

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ПСИХОЛОГИИ

ЭЭГ И НЕЙРОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ В ПСИХО- ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Ответственные редакторы
доктор медицинских наук
В.Б.Швырков

доктор психологических наук
В.М.Русалов

кандидат медицинских наук
Д.Г.Шевченко



МОСКВА
«НАУКА»
1987

ТИПОЛОГИЯ МЕДЛЕННЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ МОЗГА, НЕЙРОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА СИСТЕМНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПОВЕДЕНИЯ

Н. Е. Максимова, И. О. Александров
Институт психологии АН СССР

Одним из наиболее значительных и интересных результатов, полученных при изучении медленной электрической активности мозга, является выделение различных типов потенциалов со специфическими амплитудно-временными характеристиками, компонентным составом, топографией, связанных по времени с определенными событиями внешне наблюдаемого поведения. Предполагается, что чем больше будет известно различных типов

потенциалов, тем более подробно можно будет описывать активность мозга в поведении [51]. Поскольку список потенциалов постоянно пополняется и идентификация новых феноменов, по мнению Е. Дончина и Дж. Изреала [27], превращается в самостоятельную цель, то одной из наиболее важных задач становится упорядочивание феноменологии потенциалов, т. е. построение классификации, которая позволит выявить соотношения между уже известными типами потенциалов и определит место для новых.

Хотя в настоящее время общепринятой классификации не существует, можно выделить некоторые принципы упорядочивания феноменологии медленных потенциалов. Прежде всего это наиболее общее и в известном смысле исходное разделение потенциалов на экзогенные (характеристики которых определяются параметрами стимуляции) и эндогенные (характеристики которых определяются состоянием организма и выполняемой задачей) [см. 30, 33, 43, 47]. Широко распространена также классификация, основанная на связи потенциалов с событиями внешне наблюдаемого поведения [53]: вызванные в потенциалы выделяются по связи со стимуляцией, вторичные потенциалы — по связи с двигательной активностью, потенциалы с продолжительными ЛП - по связи со сложными психическими явлениями. Следует упомянуть и классификацию «эндогенных негативностей» [40] по специфической связи негативных потенциалов с экспериментальными ситуациями, т. е. с реализацией определенных психических функций (например, «негативность, связанная с обнаружением сигнала»).

Можно заметить, что приведенные классификации предполагают существование взаимнооднозначного соответствия потенциалов определенного типа, активности определенной структуры мозга и реализации определенной психической функции. Наиболее отчетливо это проявляется в классификации медленных потенциалов М. Гайдера [33], которая связывает потенциалы различной длительности, активационные структуры мозга и поведенческие феномены. Очевидно, что постулирование такого соответствия является отражением морфофункциональных представлений об организации поведения, критика которых достаточно широко и подробно представлена в литературе [8, 17; 18; 19]. Отметим лишь некоторые следствия применения этого подхода для решения проблемы классификации потенциалов. Одна из особенностей приведенных выше классификаций состоит в том, что психические функции, в соответствии с которыми выделяются и получают свое имя классы потенциалов, представляют собой произвольно выделяемые аспекты описания целостного поведения [18, 19]. Поскольку количество аспектов рассмотрения поведения принципиально не ограничено, постольку количество классов в такой классификации и их взаимоотношения не определены. Классификации потенциалов, в основе которых лежит предполагаемое соответствие потенциалов и психических процессов, об-

ладают всеми слабыми сторонами классификации самих психических процессов: противоречивостью [6], метафоричностью, феноменологическим характером, несоотнесенностью с целостным поведением и с реальными психофизиологическими процессами, составляющими его основу [19].

Подход к анализу целостного поведения, разрабатываемый в теории функциональной системы П. К. Анохина [5], исходит из представлений о поведении как единой психофизиологической реальности [17—19]. Согласно этим представлениям, поведение реализуется на основе актуализации определенных наборов функциональных систем. Каждая функциональная система фиксируется в памяти организма как целостный поведенческий акт в соответствии с целями поведения, возможностями двигательной активности организма и характеристиками среды, в которых осуществляется поведение. Конкретный состав функциональных систем, извлеченных из памяти в определенный момент времени, и их взаимоотношения характеризуют состояние субъекта поведения. Следовательно, описание поведения как целостного феномена возможно через анализ динамики состояния субъекта поведения. Важно заметить, что описания поведения в терминах психических процессов, двигательной активности или соответствия событиям во внешней среде являются лишь частными описаниями, которые характеризуют отдельные аспекты поведения.

В настоящей статье предполагается рассмотреть типологию медленных потенциалов на основе анализа системной организации поведения. Для этого необходимо решение двух вопросов. Во-первых, требуется найти такие характеристики медленных потенциалов, которые могут быть сопоставлены с реализацией целостного поведения. Традиционное выделение различных типов потенциалов (например, вызванных потенциалов (ВП), потенциалов, связанных с выполнением движений (ПД), условной негативной волны (УНВ) и т. д.) предполагает применение специальных экспериментальных процедур. При этом в случае изучения ВП и УНВ двигательная активность либо игнорируется, либо рассматривается как источник артефактов; при изучении ПД не рассматриваются события в среде и т. д. При анализе поведения с системных позиций представляется принципиально важным то обстоятельство, что события во внешней среде, двигательная активность и цели поведения являются лишь аспектами описания всегда целостного поведения [18; 19]. Поэтому для сопоставления медленных потенциалов с реализацией целостного поведения необходимо сопоставить в рамках одного и того же поведения потенциалы различного типа, например ВП, ПД, УНВ. В качестве модели, позволяющей выделить эти типы медленных потенциалов при учете экспериментальных приемов, которые традиционно применяются для их идентификации, была использована ситуация обнаружения сигнала. Предполагалось охарактеризовать феноменологию ВП при рассмотрении потенциалов по связи с событиями во внешней среде (предупреждающий сиг-

нал, обнаруженные и необнаруженные вспышки света), феноменологию ПД — при рассмотрении потенциалов по связи с двигательной активностью (нажатие на кнопку, движение глаз), феноменологию УНВ и потенциалов, специфически связанных с обнаружением — при рассмотрении потенциалов в связи с особенностями задачи и ее выполнения (наличие предупреждающего и императивного сигналов, различные, исходы обнаружения).

Вторая задача, решение которой необходимо для построения классификации медленных потенциалов, состоит в том, чтобы выяснить то, как системная организация поведения отражается в динамике потенциалов, т. е. выяснить системное значение медленных потенциалов.

Если исходить из концепции системоспецифичности нейронов [18; 19], то наиболее прямым способом изучения системной организации конкретного поведения является регистрация нейрональной активности, так как активация нейрона отражает извлечение из памяти определенной функциональной системы. Предполагалось сопоставить системную организацию поведения в ситуации обнаружения сигнала, установленную при регистрации нейрональной активности у животных, с динамикой медленных потенциалов. Данные, полученные при регистрации активности нейронов у животных, могут быть использованы для интерпретации медленных потенциалов у человека только при условии сходства потенциалов человека и животных в данной ситуации, которое предполагалось на основе сходства задач [41].

Методика

Для задания ситуации обнаружения в экспериментах и с человеком и с животными был использован метод границ в восходящем варианте. В течение интервала наблюдения на экране (размером 30x40 мм) предъявлялись бесшумные вспышки света (по 4—7 в серии) нарастающей интенсивности от 10^{-5} до 10^{-2} нт, с интервалами между вспышками 1,2 с. Длительность вспышек составляла 50 мс.

Данная модификация метода границ позволяет регистрировать следующие исходы обнаружения: правильные ответы, ложные тревоги и пропуски сигнала. Феноменологически поведение в ситуации обнаружения сигнала может быть представлено как последовательность двух этапов: наблюдения и отчета. При этом правильные ответы можно рассматривать как смену этих этапов в связи с предъявлением сигнала, ложные тревоги — как смену этапов без предъявления сигнала, пропуски сигнала — как отсутствие смены этапов при предъявлении сигнала.

Эксперимент 1. В экспериментах участвовали 10 испытуемых. Испытуемым предлагалось фиксировать взгляд на заданной точке и при появлении вспышки света нажимать на кнопку как можно быстрее.

Начало каждого интервала наблюдения задавалось предупреждающим сигналом, за которым через 1—4 с следовало предъявление серии вспышек. К правильным ответам относили реа-

лизации, в которых интервал наблюдения завершался нажатием на кнопку с ЛП 200—600 мс после вспышки (в соответствии с данными Пьерона [44] о времени реакции на пороговые по интенсивности зрительные стимулы). Как ложные тревоги рассматривались реализации с нажатием на кнопку в интервале между предупреждающим сигналом и первой вспышкой в серии. Пропусками сигнала считались реализации, в которых отсутствовали нажатия на кнопку в течение всего интервала наблюдения.

Регистрировали 7 отведений ЭЭГ ($F3, F4, Cz, P3, P4, O1, O2$) по системе 10/20 в полосе до 1000 Гц, постоянная времени 2 с референтным служил объединенный ушной электрод. Двигательная активность контролировалась по записи движений глаз (с помощью ЭОГ), движений пальца (по механограмме нажатия на кнопку) и по-ЭМГ *m. thenar*. Электроды для записи ЭОГ располагались в назальной части нижнего и в височной части верхнего края глазницы, что позволяет на одном канале регистрировать вертикальные и горизонтальные движения глаз. ЭОГ калибровалась движениями глаз 6° , что соответствует угловому размеру экрана. Реализации, которые содержали колебания ЭОГ, превышающие 6° , или моргания, исключались из анализа. Конструкция кнопки позволяла регистрировать как нажатие на кнопку после обнаружения вспышки (усилие около 3 кг), так и микронажатия на этапе наблюдения (от 30 Г). Полное смещение кнопки составляло 4 мм. Регистрировали также моменты предупреждающего сигнала и серии вспышек света.

Предъявление предупреждающего сигнала (звуковой тон 60 дБ, длительностью 20 мс) и серии вспышек контролировались мини-ЭВМ. Все показатели в режиме эксперимента вводились в магнитную память ЭВМ. ЭЭГ усредняли от предупреждающего сигнала, обнаруженных и необнаруженных вспышек света, начала нажатия на кнопку после обнаруженной вспышки света, от начала ЭМГ-активаций, от начала микронажатий, от начала саккадических движений глаз. Вероятность ложных тревог составляла 0,02 для всей группы испытуемых, что было недостаточно для рассмотрения ЭЭГ в этом исходе обнаружения. Идентификация различных типов потенциалов осуществлялась по компонентному составу, временным и амплитудным характеристикам, топографии, а также связи с выполняемой задачей [28, 43, 54]. Для всех последовательных точек усредненных потенциалов, т. е. для каждого мгновенного значения амплитуды, рассчитывались значения дисперсии. Для оценки стандартности формы усредненных потенциалов рассчитывались вероятности появления максимумов и минимумов текущего значения стандартного отклонения, достоверность которых определялась по F-критерию Фишера.

Эксперимент 2. Эксперименты проведены на 10 свободно подвижных кроликах. Животных обучали ожидать предъявления вспышек света в заданной позе на специальной площадке (расстояние от глаз животного до экрана около 10 см) и после

появления вспышки света нажимать на педаль, которая включала устройство, подающее порцию пищи. В каждой реализации серия вспышек предъявлялась через 0,5—10 с после момента принятия позы. При отсутствии вспышек нажатие на педаль было неэффективным.

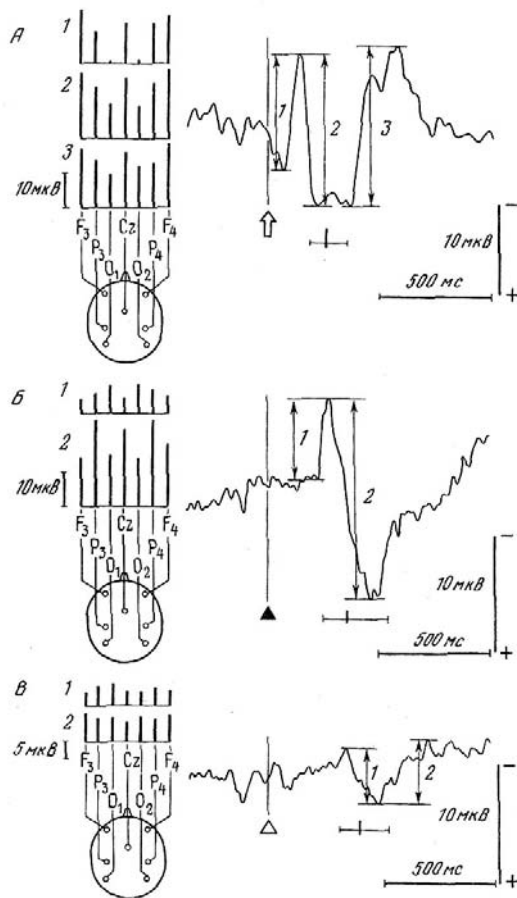
Регистрировали ЭЭГ зрительной области коры, спайковую активность нейронов зрительной и моторной областей коры, отметки предъявления вспышек света, нажатия на площадку и педаль, захвата пищи, актограмму движений головы кролика с помощью фотоэлектрической методики. Более подробно описание методики см. [1].

Результаты и их обсуждение

I. Феноменология медленных потенциалов в связи с анализом целостного поведения.

I.1. Медленные потенциалы, связанные по времени с предъявленными сигналами. В потенциале, усредненном от звукового тона (рис. 1, А), могут быть выделены три основных компонента: негативный — с ЛП начала 50 мс, максимума — 90 мс; позитивный — с ЛП максимума 160—180 мс (учитывая размах распределения ЛП для всех отведений и испытуемых), медленная негативность с ЛП максимума 280—400 мс. Восходящий фронт первой негативности (1), как правило, отсутствовал в отведениях $O1$ и $O2$ и был максимально выражен в $F3, F4$ и Cz . Амплитуда позитивного фронта (2) была минимальной в $O1$ и $O2$ и максимальной в $F3, F4$ и Cz . Следующий медленный негативный фронт (3) был в наибольшей степени представлен в отведениях $F3, F4, Cz$. По конфигурации, временным характеристикам, амплитуде и топографии этот потенциал может быть идентифицирован как слуховой ВП [30, 31, 42, 43, 47] с компонентами $H1, H2$ и $H2$. Следует отметить, что в интервале, близком к максимуму $H2$, группируются начала микронажатий на кнопку (среднее усилие 120 Г) и саккадических движений глаз (амплитудой до 6°) (рис. 1, А), что соответствует данным Т. Икеды [33] о соотношении начала двигательного ответа (по механограмме) на слуховые стимулы с развитием $H2$.

В потенциале, усредненном от обнаруженной вспышки света (рис. 1, Б), выделяются два компонента: негативный — с ЛП начала 220—240 мс и максимума 290—340 мс, и позитивный — с ЛП максимума 470—640 мс. Негативный фронт (1) имел наибольшую выраженность в теменно-затылочных отведениях, а позитивный (2) — в центральном и теменных. Конфигурация, временные характеристики, амплитуда и топография этого потенциала позволяют идентифицировать его как зрительный ВП на стимулы низкой интенсивности и обозначить компоненты как $H2$ и $P3$ [22, 31, 43, 46]. Вопрос об отсутствии ранних компонентов в этом ВП подробно рассмотрен в работе И. О. Александрова [1]. Развитие колебания $P3$ соответствует максимуму распределения начал нажатий на кнопку (по механограмме) при отчете, заданном инструкцией, что согласуется с данными литературы (см. например, [14, 34]).



справа — усредненный потенциал

При усреднении ЭЭГ от необнаруженных вспышек был найден потенциал (рис. 1, B), в котором выделяются позитивный компонент с ЛП максимума 410—500 мс и медленная негативность длительностью более 400 мс. Позитивный фронт (1) был преимущественно выражен в теменнозатылочных отведениях; негативный фронт (2) был равномерно представлен во всех отведениях. Позитивность (1) довольно точно по амплитуде, ЛП максимума соответствует позитивной волне, полученной, что особенно важно, в ситуации обнаружения сигнала, в случаях подпороговой величины звуковой стимуляции [13]. Развитию этой позитивности соответствует распределение начала микронажатий на кнопку и саккадических движений глаз.

Таким образом, в ситуации обнаружения сигнала были выде-

лены слуховой и зрительные ВП. Следует отметить, что позитивным компонентам этих потенциалов соответствовали по времени изменения двигательной активности. Обращает на себя внимание связь амплитуды потенциалов с этапами поведения в ситуации обнаружения. Амплитуда позитивных компонентов потенциалов на звуковой тон (14,7—30 мкВ) на обнаруженную вспышку света пороговой яркости (14—25 мкВ), которые соответствуют границам этапа наблюдения, различаются значительно меньше, чем амплитуды позитивных компонентов ВП, на близкие по физическим характеристикам обнаруженную (14—25 мкВ) и необнаруженную (3,4—5,7 мкВ) вспышки света.

И. 2. Медленные потенциалы, связанные по времени с двигательной активностью испытуемых. Потенциалы усредняли от моментов начала нажатия на кнопку после обнаруженной вспышки света, а также от начала микронажатий и саккадических движений глаз. Отдельно рассматривали микронажатия и саккадические движения глаз, впервые на этапе наблюдения с ЛП 120—280 мс после предупреждающего сигнала.

В потенциале, усредненном от начала нажатия на кнопку, заданного инструкцией (рис. 2, A), выделяется медленная негативизация, предшествующая движению, которая ранее всего начинается в F3 (1020 мс) и позже в O2 (910 мс). Синхронно с наиболее ранними ЭМГ-активациями на фоне медленного негативного отклонения наблюдается короткая низкоамплитудная (4—6 мкВ) позитивность. Максимум распределения начала движения (по механограмме) соответствует фронту высокоамплитудного позитивного колебания. Длительность нажатия на кнопку (по механограмме: от начала движения до начала отпускания) составляла в среднем 175 мс (110—250 мс), что совпадает с максимумом этой позитивности. После окончания движения развивается медленное негативное отклонение. Как принято при оценке потенциалов, связанных с выполнением быстрых произвольных движений, амплитуды части компонентов оценивались по отношению к средней величине потенциала, рассчитанной на интервале 500 мс до начала медленного негативного отклонения [25, 38]. Амплитуда негативности за 150 мс до начала ЭМГ-активаций (1 на рис. 2, A) составляла 5,1—9,5 мкВ, а в момент начала ЭМГ-активаций (2 на рис. 2, A) 6—11 мкВ. В обоих случаях негативность была представлена во всех отведениях, причем максимальные значения амплитуды наблюдались в F3. Амплитуда восходящего фронта быстро негативного компонента, наблюдавшегося предпочтительно в F3, P3 (3 на рис. 2, A) составляла 3—6 мкВ. Позитивность (4) амплитудой 13,6—20,8 мкВ была представлена во всех отведениях с тенденцией к наибольшей выраженности в P3 и P4.

Этот потенциал в соответствии с общепринятыми критериями может быть идентифицирован как потенциал, сопровождающий выполнение быстрых произвольных движений полной конфигурации. Перед началом движения развивается «потенциал готовности», после начала ЭМГ-активаций, которым соответствует низко-

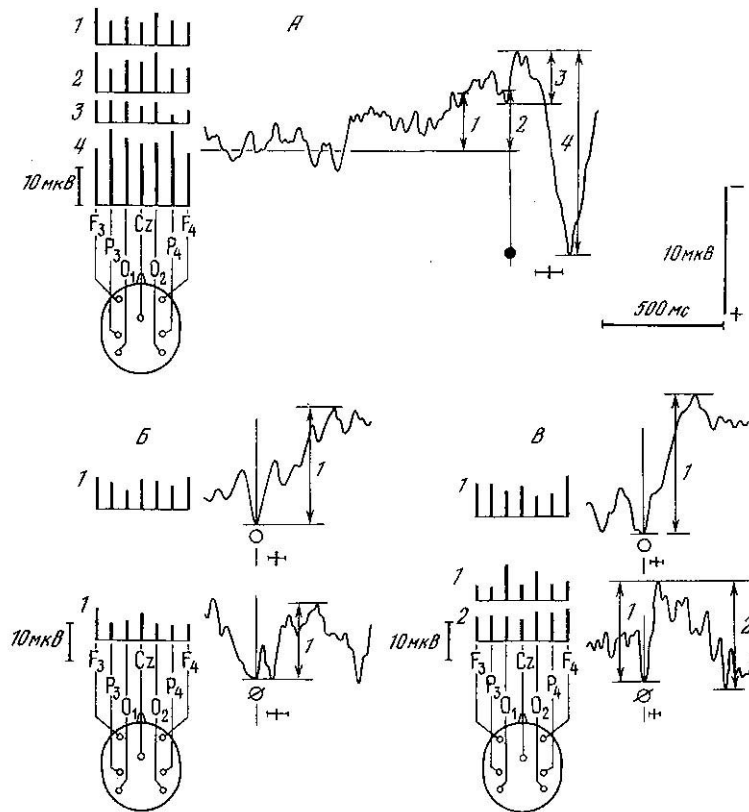


Рис. 2. Конфигурация, топография, амплитудные и временные характеристики медленных потенциалов, связанных по времени с двигательной активностью
 А — усреднение от начала ЭМГ-активаций (черный кружок) при нажатии на кнопку после обнаруженной вспышки света, отведение O1, n=101. Внизу отмечен размах распределения окончаний движения;
 Б — усреднение от начала микронажатий: сверху — первых после звукового тона (белый кружок), отведение P3, n = 15; внизу — на этапе наблюдения (перечеркнутый кружок), отведение F3, n = 33,
 В — усреднение от начала саккадических движений глаз: сверху — от первых после звукового тона (белый кружок), отведение F4, n=17; внизу — на этапе наблюдения (перечеркнутый кружок), отведение O2, n=14. Под каждым потенциалом на Б и В показаны распределения окончаний движений. Остальные обозначения см. на рис. 1

амплитудная позитивность, наблюдается «моторный потенциал», окончанию движения соответствует «реафферентационная позитивность» и «финальный потенциал» [9, 26, 29, 35, 38, 43, 47, 49].

В связи с началом первых на этапе наблюдения микронажатий (рис. 2, Б) и саккадических движений глаз (рис. 2, В) развивается низкоамплитудная позитивность, за которой следует негативное колебание (1), максимально выраженное в обоих случаях во фронтальных отведениях. Микронажатия и движения глаз завершаются на интервале, соответствующем восходящему фронту негативности (1). По соотношению с началом движения негативность, связанная с микронажатиями, может быть отнесена к классу негатив-

ных колебаний, сопровождающих выполнение движений [26], а негативность, связанная с саккадическими движениями глаз, может быть сопоставлена с негативностью, сопровождающей фиксацию взгляда, которая выражена во фронтальных и центральных отведениях [37] и наблюдается и при движениях глаз в темноте [39].

Началу микронажатий (рис. 2, Б, нижний фрагмент) и саккадических движений глаз (рис. 2, В), зарегистрированных на этапе наблюдения, соответствует низкоамплитудное позитивное колебание, за которым следует негативность длительностью 300—500 мс. Движение в обоих случаях завершается в интервале, соответствующем максимуму негативности. Амплитуда восходящего фронта (1) максимальна для микронажатий в F3 и Cz, а для саккадических движений глаз — в O1 и O2. Потенциал, связанный с микронажатиями, в соответствии с конфигурацией и амплитудой может быть описан как негативность, сопровождающая выполнение произвольных движений [26]. Соотношение с началом саккады и фиксации, амплитуда, топография восходящего (1) и нисходящего (2) фронтов негативности позволяют идентифицировать потенциал на рис. 2, В (нижний фрагмент) как лямбда-комплекс [39, 55]. Тот факт, что потенциалы, усредненные от микронажатий и саккадических движений глаз, имеют разную топографию, может быть сопоставлен с данными об увеличении амплитуды компонентов зрительного ВП при саккадах — в теменных и затылочных отведениях, а при движениях руки — в прецентральных [37].

Как показывают результаты, при характеристике потенциалов, связанных с двигательной активностью, в данной экспериментальной ситуации получена основная феноменология потенциалов этого типа. Потенциал полной конфигурации наблюдается только при нажатии на кнопку после обнаруженной вспышки. По-видимому, этот факт не может быть объяснен разницей величины усилия при микронажатиях и «полных» нажатиях, так как стандартная форма потенциала сохраняется (несмотря на некоторые различия в амплитуде) при уменьшении усилия в 3,5 раза [23], при усилиях, сопровождающихся одиночными спайками в ЭМГ [36]. В связи с этим следует отметить сходство амплитуды и конфигурации потенциалов, связанных с микронажатиями, и потенциалов, усредненных от начала саккадических движений глаз. По-видимому, объяснение полученных фактов связано не с физическими характеристиками или типом движения (микронажатия или движения глаз), а с принадлежностью событий границам этапа наблюдения или к интервалам, соответствующим субэтапам в реализации поведения. Таким образом, в связи с движениями в начале этапа наблюдения развивается негативность, преимущественно выраженная во фронтальных отведениях, движениям на этапе наблюдения соответствуют негативности, сходные по конфигурации для движений глаз и микронажатий, но обладающие специфическим распределением амплитуд по скальпу. Движению при завершении этапа наблюдения соответствует развитие ПД полной конфигурации. Следует подчеркнуть, что во всех случаях началу движения соответствуют позитивизации потенциала.

И. 3. Медленные потенциалы, связанные с выполнением задачи обнаружения сигнала. Этап наблюдения в данной экспериментальной ситуации методически задается как интервал между предупреждающим звуковым тоном и обнаруженной вспышкой света и может рассматриваться как интервал между предупреждающим и императивным для нажатия на кнопку сигналами. Следовательно, медленное негативное отклонение, которое начинается через 160—180 мс после предупреждающего сигнала, достигающее максимума перед обнаруженной вспышкой света и завершающееся через 220—240 мс после нее высокоамплитудной позитивностью, можно рассматривать как комплекс УНВ — ПЗ00 (рис. 3, А) [10, 11, 33, 40, 43, 48, 54]. Амплитуда негативного отклонения, измеренная как разность между средними значениями потенциалов на интервалах за 500 мс перед императивным и предупреждающим сигналами, составила от 6 до 14 мкВ, причем минимальные значения наблюдались в затылочных отведениях, а максимальные — в C_z . Так как интервал между предупреждающим сигналом и началом предъявления вспышек света варьировал и обнаруженными могли быть 2, 3, 4 и 5 вспышки в серии, то длительность интервала наблюдения изменялась от 2 до 9 с. При этом с увеличением длительности интервала наблюдения конфигурация УНВ могла усложняться. При коротком интервале наблюдения УНВ предпочтительно состояла из одного негативного колебания, при увеличении длительности в ней выделялись 2 негативных колебания, в последнем из которых могли выделяться дополнительные субнегативности, что согласуется с данными литературы (см. обзоры [10, 11, 48]). Первый негативный компонент длительностью около 1—1,5 с по амплитудно-временным характеристикам и выраженности восходящего фронта (1) в центральном и фронтальных отведениях может быть идентифицирован как О-компонент УНВ; второй компонент по своим характеристикам можно рассматривать как Е-компонент УНВ (рис. 3, А) [10, 11, 48].

Потенциалами, связанными с решением задачи обнаружения сигнала, являются также потенциалы, приуроченные непосредственно к моменту обнаруженной вспышки света (рис. 3, Б). Это прежде всего негативно-позитивный комплекс с ЛП 220—240 мс после обнаруженной вспышки, негативный компонент которого выражен преимущественно в теменных и затылочных отведениях, а позитивный — в центральной и теменных областях. Медленное негативное отклонение, предшествующее развитию негативно-позитивного комплекса, которое начинается за 700 мс перед началом нажатия на кнопку, равномерно представлено во всех отведениях. Это колебание сходно с тем, которое описано Купером [24] как негативность, связанная с обнаружением.

Таким образом, для правильных ответов характерно развитие после предупреждающего сигнала медленного негативного отклонения сложной конфигурации, которое соответствует всему этапу наблюдения. Наиболее характерными его компонентами являются субнегативность, начинающаяся после вспышки, предшествующей

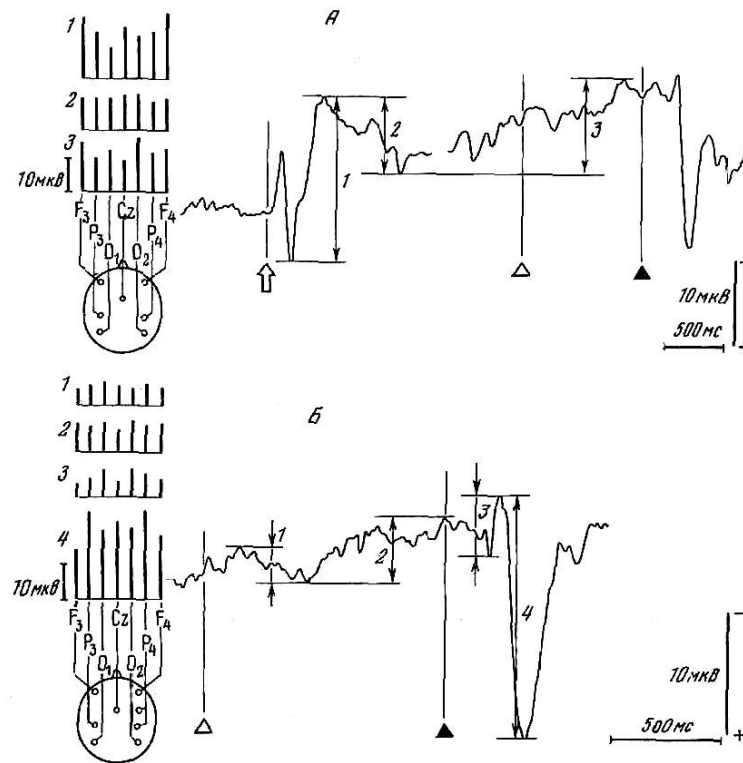


Рис 3. Конфигурация, топография, амплитудные и временные характеристики медленных потенциалов, наблюдающихся при решении задачи обнаружения сигнала А - усреднение от моментов предупреждающего сигнала (стрелка) и императивного сигнала (черный треугольник), отведение F_3 , $n = 22$; Б - потенциалы, связанные по времени с обнаруженной вспышкой света (черный треугольник - обнаруженная, белый треугольник - необнаруженные вспышки света), отведение O_1 , $n = 45$. Остальные обозначения см. на рис. 1

обнаруженной, и негативно-позитивный комплекс, завершающий медленную негативность. Эти компоненты отсутствуют при пропусках сигнала; вместо них может регистрироваться медленная позитивная волна.

И. 4. Сопоставление различных типов медленных потенциалов при решении задачи обнаружения сигнала. Поскольку в данной экспериментальной ситуации оказалось возможным по общепринятым критериям идентифицировать основные типы медленных потенциалов, то мы имеем возможность выяснить соотношение между ними в связи с анализом целостного поведения. Началу этапа наблюдения соответствует потенциал сложной конфигурации, представляющий собой по отношению к звуковому тону слуховой ВП, поздний негативный компонент которого относится к потенци-

алам, сопровождающим выполнение движения, и одновременно является негативностью, соответствующей фиксации взгляда после саккады; в то же самое время эта негативность по связи с предупреждающим сигналом может быть рассмотрена как О-компонент УНВ.

Потенциал, соответствующий завершению этапа наблюдения, по отношению к вспышке света представляет собой зрительный ВП, по отношению к нажатию на кнопку — комплекс потенциалов, предшествующих и сопровождающих быстрые произвольные движения, по отношению к императивному сигналу — комплекс Е-компонент УНВ — высокоамплитудная позитивность; по отношению к обнаруженной вспышке может быть рассмотрен как последовательность, негативная волна - - высокоамплитудный негативно-позитивный комплекс, специфически связанный с обнаружением сигнала. Реализации этапа наблюдения соответствует негативное отклонение сложной конфигурации, субкомпоненты которого связаны с микронажатиями на кнопку, саккадическими движениями глаз и необнаруженными вспышками света. По отношению к условиям задания этапа наблюдения эта сложная негативность представляет собой УНВ.

Таким образом, оказывается, что основные типы медленных потенциалов, идентифицированные в данной ситуации по общепринятым критериям, представляют собой не специфические феномены, а элементы многокомпонентного потенциала, сопровождающего реализацию и смену этапов поведения. Этот потенциал имеет специфическую конфигурацию, определенную последовательность основных компонентов, временные характеристики, амплитуду и топографию в соответствии со стадиями развития поведения.

Основными составляющими этого потенциала, которые представлены во всех отведениях, являются позитивно-негативный комплекс в начале этапа наблюдения, следующая за ним медленная позитивность, за которой развивается негативизация, сопровождающая реализацию этапа, и негативно-позитивный комплекс, соответствующий завершению этапа. Медленное негативное колебание, соответствующее реализации этапа наблюдения, разделяется на субкомпоненты, которые соответствуют субэтам развития поведения, наиболее выраженный из них начинается после последней из необнаруженных вспышек света. Таким образом, на границах этапа регистрируются высокоамплитудные потенциалы, на интервале между ними — низкоамплитудная позитивность и негативизация, которая разделяется на субкомпоненты низкоамплитудными позитивностями. Обобщая данные, полученные в специальных усреднениях, можно сделать вывод о том, что потенциалы в начале этапа имеют большие значения амплитуд во фронтальных и центральных отведениях, а потенциалы, соответствующие завершению этапа, — в теменных и затылочных. При этом низкоамплитудные позитивизации и негативизации на этапе представлены во всех отведениях без выраженных максимумов.

Важно отметить, что многокомпонентный потенциал, сопровож-

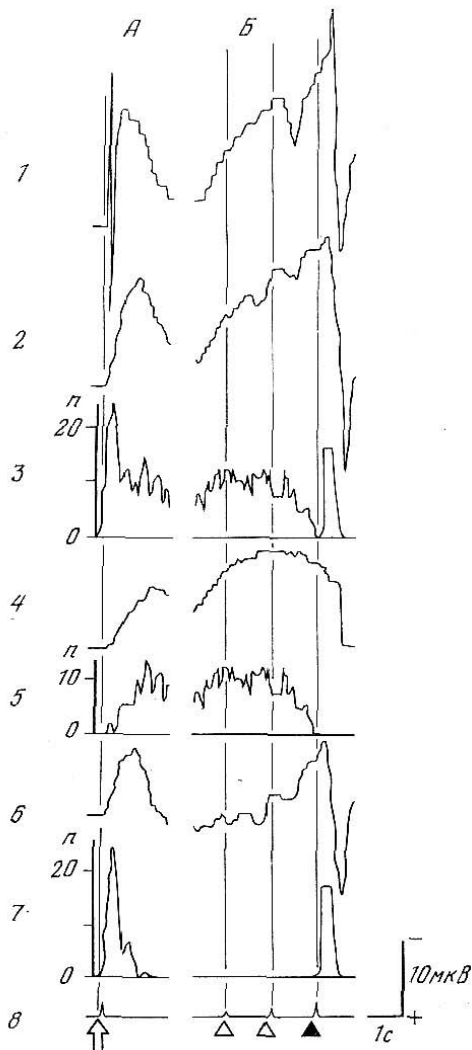
дающий этап наблюдения, не является специфическим для ситуации обнаружения светового порогового сигнала. Сходная конфигурация описана для поведения в ситуации обнаружения зрительных, слуховых [12] и тактильных стимулов [50], обнаружения движущихся объектов [24]. Этот потенциал обязателен для разнообразных моделей исследования УНВ [10, 11, 48]. Такая же конфигурация потенциала характерна и для поведения человека в неэкспериментальных условиях, например у трубача оркестра при отсчете, паузы перед исполнением соло [47]. По-видимому, лишь недостаточная длительность эпохи анализа позволяет наблюдать только часть компонентов этого потенциала при изучении движений [26]. Перечисленные факты позволяют заключить, что поскольку во всех этих экспериментальных ситуациях воспроизводится реализация и смена этапов поведения, в них регистрируется потенциал описанной выше конфигурации. Хотя потенциалы в соответствии со спецификой экспериментальной ситуации имеют особенности топографии, по-видимому, как общая их черта выделяется преимущественная выраженность потенциалов во фронтальных и центральных отведениях в начале и преимущественно в постцентральных отведениях сзади от вертекса — в конце этапа поведения.

Приведенные данные позволяют прийти к заключению о том, что основная феноменология медленных потенциалов выявляется при рассмотрении компонентов единого потенциала универсальной конфигурации в соответствии с различными аспектами описания целостного поведения. Как показали наши данные, рассмотрение одного и того же потенциала по отношению к событиям во внешней среде дает феноменологию ВП, по отношению к двигательной активности — феноменологию ПД и т. д. Из этого следует, что, суммируя потенциалы, полученные при усреднении, например от начала движений различного типа, которые регистрируются в ситуации обнаружения сигнала, или, усредняя потенциалы от предупреждающего звукового тона и обнаруженной вспышки света, можно получить именно потенциал универсальной конфигурации, а не какую-либо его часть, дополнительную к другим «аспектным» частям.

Для проверки этого предположения суммировали потенциалы, усредненные от начала движений различных типов (см. рис. 2) в соответствии с распределением этих движений на этапе наблюдения. На рис. 4 представлены последовательные результаты суммации потенциалов, усредненных от начала нажатия на кнопку при отчете, от микронажатий и саккадических движений глаз, первых на этапе наблюдения, от микронажатий и движений глаз на протяжении этапа наблюдения. Расчет коэффициента корреляции показал высокую степень сходства ($R = 0,8$, $p < 0,05$) конфигураций потенциала, полученного при суммации, и потенциала, усредненного от предупреждающего сигнала и обнаруженной вспышки света. Этот факт показывает, что независимо от аспекта поведения, в соответствии с которым рассматриваются потенциалы, общая

Рис. 4. Соотношения конфигураций потенциалов

1 — усредненного от звукового тона и обнаруженной вспышки света, отведение F3;
 2 — представляющего собой сумму потенциалов, регистрируемых при нажатии на кнопку и движениях глаз в соответствии с плотностью их распределения на этапе наблюдения (3). Данные по всей группе испытуемых;
 4 — сумма потенциалов, усредненных от микронажатий и саккадических движений глаз, в соответствии с их распределением на этапе наблюдения (5);
 6 — сумма потенциалов, усредненных от микронажатий и саккадических движений глаз в начале этапа наблюдения и от начала нажатия на кнопку после обнаруженной вспышки света;
 8 — отметки см. на рис. 3 (А).
 На 3 и 7 амплитуда распределения начала движения после обнаруженной вспышки света составляет 25% реальной величины; Усреднение и суммирование потенциалов:
 А — от предупреждающего сигнала; Б — от обнаруженной вспышки света.
 На 3, 5, 7 — по ординате — количество случаев; гистограммы построены с шагом 50 мс



конфигурация остается неизменной. Это означает, что не существует специфических для отдельных аспектов описания поведения частей потенциала. Тогда можно предположить, что потенциал универсальной конфигурации отражает динамику состояния субъекта поведения на этапе наблюдения, а последовательность основных компонентов потенциала соответствует определенным стадиям динамики состояния субъекта поведения.

Поскольку двигательная активность является внешним проявлением динамики состояния субъекта поведения [18, 19], представляет особый интерес высокая корреляция ($R = -0,42$) между конфигурацией потенциала (рис. 4, 1) и распределением начала движений всех типов на этапе наблюдения (рис. 4, 3). Максимум распределения моментов начала движения соответствует позитивизации потенциала, а минимум — негативизации. Следует вспомнить, что в специальных усреднениях показано соответствие начала движений различным фазам позитивных колебаний. Эти факты говорят о том, что общей характеристикой всех позитивных колебаний потенциала в противоположность негативным является

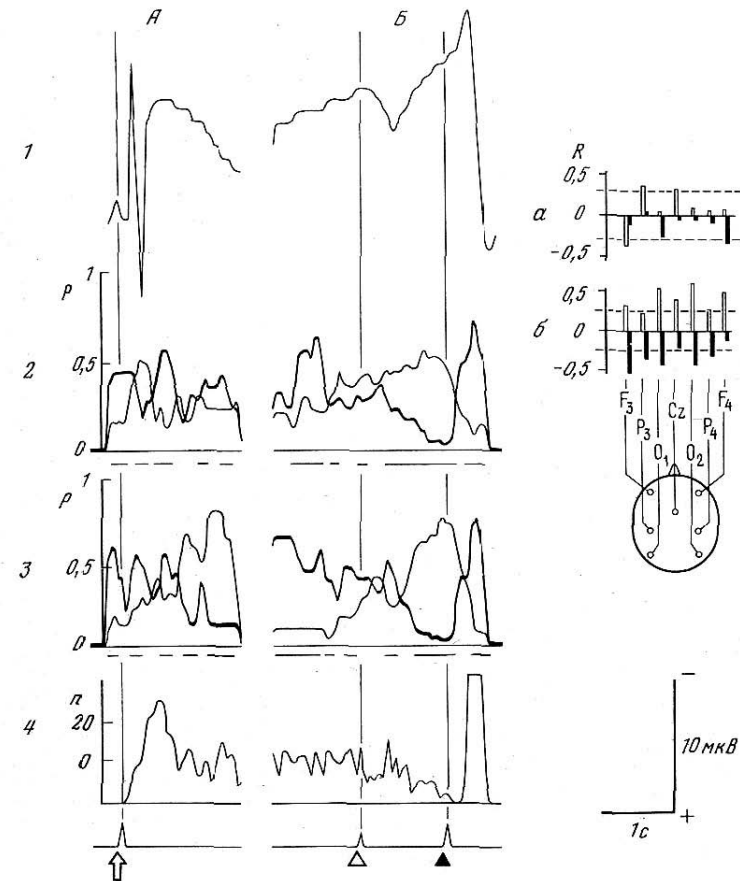


Рис. 5. Соотношение конфигурации усредненного потенциала, сопровождающего поведение в ситуации обнаружения сигнала, с распределением вероятности появления максимальных и минимальных значений дисперсии и с перестройками двигательной активности испытуемых

А — усреднение от предупреждающего сигнала; Б — усреднение от обнаруженной вспышки света;
 1 — конфигурация потенциала, усредненного для всей группы испытуемых (отведение P3). 2 и 3 — распределение во времени вероятностей (P) появления максимума (—) и минимума (—) текущего значения дисперсии, рассчитанных по всей группе испытуемых для отведения P3 и O2 соответственно. Интервалы, на которых R_{\max} и R_{\min} дисперсии достоверно различны ($p < 0,05$) подчеркнуты; 4 — распределение во времени микронажатий и нажатий на кнопку и саккадических движений глаз (данные суммированы по всей группе испытуемых, амплитуда распределения начала нажатия на кнопку после обнаруженной вспышки света составляет 40% реальной величины); 5 — отметки и обозначения см. на рис. 3 (А) Справа — коэффициенты корреляций (R), рассчитанные для каждого отведения, между значениями вероятности минимума дисперсии потенциала и амплитудой потенциала (белые столбики) и двигательной активностью (черные столбики); а и б для фрагментов А и Б соответственно. Пунктир — пределы достоверных значений для R ($p \leq 0,05$)

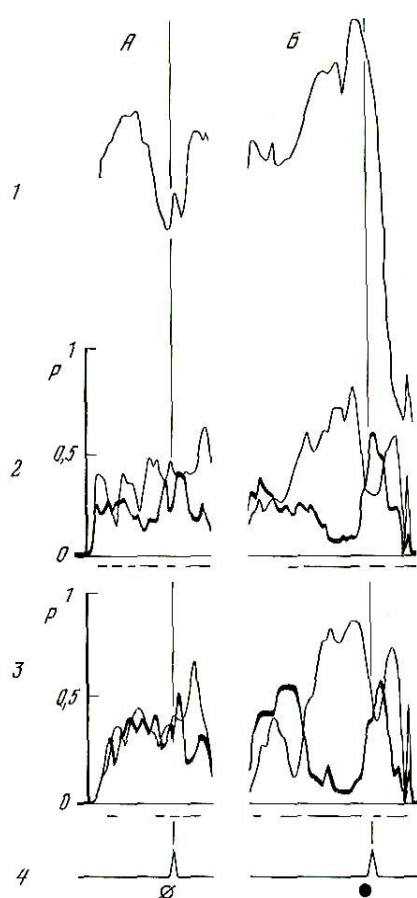


Рис. 6. Соотношение конфигурации медленных потенциалов с вероятностью появления максимальных и минимальных значений дисперсии
 А — при усреднении от начала микронажатий на этапе наблюдения;
 Б — при нажатии на кнопку после вспышки света.
 Данные по всей группе испытуемых:
 1, 2, 3 — см. рис. 5,
 4 — см. рис. 2

соответствие их во времени моментам изменения двигательной активности испытуемых.

Дополнительным показателем, характеризующим усредненные потенциалы, является дисперсия, которая позволяет оценить стандартность формы потенциала на протяжении этапа наблюдения. Общий характер динамики вероятности появления минимумов и максимумов дисперсии для всех отведений был одинаков (рис. 5). На протяжении этапа вероятность появления минимума возрастала. Вероятность появления максимума дисперсии была наибольшей в моменты, соответствующие максимумам начала движений. Получена отрицательная корреляционная связь между вероятностью появления минимума дисперсии и распределением начал движений ($R = -0,39$) на этапе наблюдения (рис. 5, а и б). Полученные данные показывают, что наименее стандартная форма потенциалов наблюдается на границах этапа, на протяжении этапа происходит нарастание стандартности формы, достигающее максимума непосредственно перед завершением этапа. Наиболее ва-

риативными компонентами потенциала универсальной конфигурации являются позитивности, особенно совпадающие с границами этапа, а наиболее стандартными — негативности, особенно негативность непосредственно перед завершением этапа. Это подтверждается высокими значениями корреляций кривой, описывающей вероятность появления минимума дисперсии, и конфигурацией потенциала (рис. 5, б). Следует отметить уменьшение вариативности формы потенциалов после завершения микродвижений (рис. 6, А). При завершении этапа соответствие стандартности формы потенциала и роста негативности особенно демонстративно (рис. 6, Б). Полученные факты связи стандартности формы потенциала со структурой движений и стадией в развитии поведения согласуются с данными об уменьшении вариативности поведения к моменту достижения результата [4] и предположением о связи вариативности ВП и легкости перестроек поведения [16].

Исследование показало, что потенциал сложной конфигурации, сопровождающий реализацию и смену этапов поведения, неразложим на потенциалы, связанные с отдельными аспектами рассматриваемого поведения. Поскольку реализации этапов и субэтапов поведения соответствуют негативные потенциалы, а сменам этапов (субэтапов) — позитивные, то можно предположить, что с динамикой целостного поведения сопоставимы именно негативные и позитивные колебания. Важно также то, что позитивные и негативные потенциалы представляют собой противоположные группы по связи с моментами изменения двигательной активности и по стандартности формы. Представляется возможным описать потенциал, сопровождающий реализацию и смену этапов поведения, как определенную последовательность позитивностей и негативностей, которые имеют специфические амплитудно-временные характеристики и топографию, зависящие от принадлежности колебания к той или иной стадии динамики состояния субъекта поведения.

II. Организация нейрональной активности и ее отражение в медленных потенциалах у кролика в ситуации обнаружения пороговых сигналов.

Этапу наблюдения в поведении кроликов соответствует медленная негативная волна (рис. 7, 2). Амплитуда этой волны (относительно уровня потенциала в момент принятия позы) составляла в среднем 65 мкВ. Началу этапа наблюдения (момент принятия позы) соответствует позитивное колебание. На границе этапов наблюдения и побегки к педали при правильных ответах, т. е. в связи с началом движения кролика к педали после обнаруженной вспышки света, медленное негативное колебание завершается высокоамплитудной позитивностью (86 мкВ) с ЛП начала позитивации 170 мс, максимума 460 мс, при среднем ЛП начала движения 340 мс. После высокоамплитудной позитивности развивается медленное негативное отклонение, длящееся во время всей побегки к педали. На этапе наблюдения в соответствии с изменением двигательной активности животного выделяются субэтапы поведения. Границам этих субэтапов, определяемых по движениям головы кролика, соответствуют позитивные колебания, амплитудой

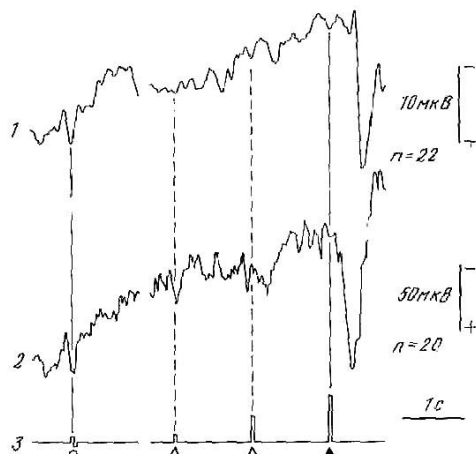


Рис. 7. Сопоставление конфигураций медленных потенциалов 1 — зарегистрированных при решении задачи обнаружения у человека; 2 — у кролика. Левый фрагмент — усреднение от первых на этапе наблюдения микронажатий на кнопку у человека (отведении R_3) и от момента принятия позы у кролика (белый кружок). Правый фрагмент — усреднение от обнаруженной вспышки света; 3 — отметки: черный треугольник — обнаруженная, белый треугольник — не обнаруженные вспышки света

38 мкВ, разделяющие медленную негативную волну на субкомпоненты. Сложность конфигурации медленного негативного потенциала, т. е. количество субнегативностей было связано с длительностью этапа наблюдения. Наиболее постоянный субкомпонент выявляется в интервале между последней не обнаруженной и обнаруженной вспышкой света.

На рис. 7 сопоставлены потенциалы, зарегистрированные у человека и у кролика. Конфигурации этих потенциалов и соотношение с событиями в поведении в обоих случаях весьма сходны.

При ложных тревогах этапу наблюдения у кролика соответствует потенциал такой же конфигурации [1]. Основное различие между потенциалами при правильных ответах и пропусках сигнала, как и у человека, состоит в том, что если при правильных ответах моментам вспышек света соответствуют негативные колебания, то при пропусках сигнала — низкоамплитудные позитивные колебания и в части случаев медленная позитивизация. При этом в связи со вспышками обнаружимой яркости не развивается высокоамплитудная позитивность [1].

Оценка стандартности формы потенциала, сопровождающего поведение на этапе наблюдения, показывает те же закономерности, которые были выявлены при оценке потенциалов у человека (рис. 8, 1). Границам этапа соответствует повышение вероятности появления максимумов дисперсии. На протяжении этапа нарастает вероятность появления минимума, достигая наибольших значений в интервале, близком к обнаруженной вспышке. Конфигурация потенциала тесно связана с изменением вероятности появления минимума ($R = 0,68$, $p < 0,0001$), т. е. наиболее стандартную форму имеют негативные колебания при завершении этапа. Поскольку форма потенциала оказалась тесно связанной ($R = -0,52$, $p < 0,0001$) с формой распределения начала движений, то представляет интерес рассмотреть конфигурацию и стандартность фор-

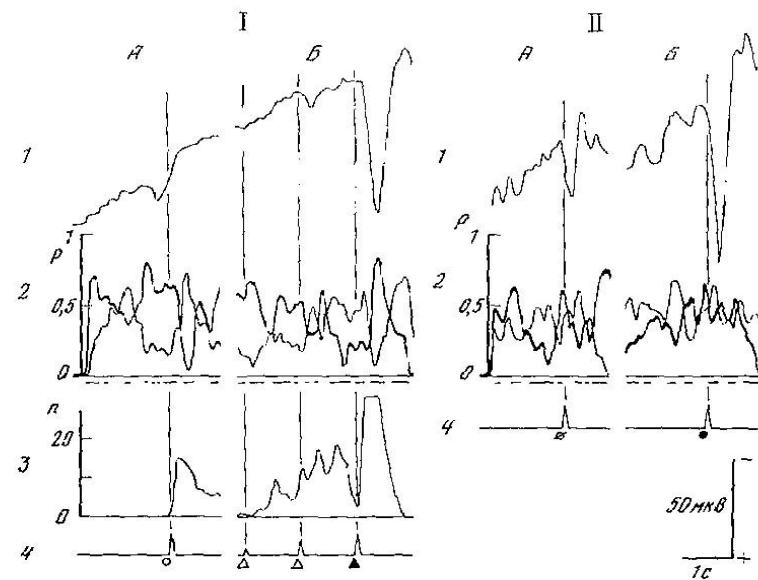


Рис. 8. Соотношение конфигурации

1 — медленных потенциалов кролика с вероятностью появления максимальных и минимальных значений дисперсии; 2 — при усреднении от момента принятия позы (I, А), обнаруженной вспышки света (I, Б), микродвижений на этапе наблюдения (II, А), начала побежки к педали (II, Б). Суммированы данные по всем животным, 1 и 2 — см. рис. 4; 3 — распределение во времени движений на этапе наблюдения и начала побежки к педали. Амплитуда распределения начала побежки к педали составляет 60% реальной величины; 4 — см. обозначения на рис. 7, 2

мы потенциалов, усредненных от начала движений. Как и при движениях головы кролика на этапе наблюдения, так и при побежке кролика к педали начало движения связано с позитивизацией потенциала. Этому моменту соответствует минимум стандартности формы потенциала. В интервале до и после движения наблюдается повышение стандартности формы потенциалов.

Таким образом, конфигурация потенциала, соответствующего этапу наблюдения, его связь с особенностями решения задачи обнаружения, противоположность позитивных и негативных колебаний по отношению к двигательной активности и стандартности формы показывают сходство со свойствами медленных потенциалов, зарегистрированных у человека. Сопоставимость отдельных типов медленных потенциалов у человека и животных разных видов было неоднократно показано (см. обзор [41]). Сходство же многокомпонентного потенциала у человека и у животного в ситуации обнаружения сигнала в целом еще раз подтверждает его универсальный характер и позволяет предполагать, что основные характеристики динамики состояния субъекта поведения при решении задачи обнаружения у человека и животных сходны. Это дает возможность использовать данные, полученные на животных при выяснении системного значения медленных потенциалов у человека.

Была проанализирована активность 61 нейрона зрительной, 60 нейронов моторной области коры по отношению к этапам и субэтапам поведения. Характер активности нейронов этих областей коры в ситуации обнаружения сигнала обладает значительным сходством [1], поэтому далее будет рассматриваться вся совокупность исследованных нейронов, без разделения их по областям коры.

Среди нейронов, активировавшихся в связи с исследуемым поведением, были найдены клетки, активации которых продолжались на протяжении целых этапов — либо от момента принятия позы до начала побежки к педали (этап наблюдения), либо от начала побежки до нажатия на педаль и захвата пищи (этап отчета). Другая группа нейронов показала связь активаций с субэтапами поведения (принятие позы, движения головы при поддержании позы, нажатие на педаль и т. д.). Данные о количестве нейронов указанных типов приведены в [1]. Полученные факты говорят о том, что на последовательных этапах поведения активируются различающиеся наборы нейронов, что соответствует данным литературы [7, 15, 45 и др.].

Исходя из концепции системоспецифичности активности нейронов [18, 19], можно предполагать, что совокупность систем, обеспечивающих последовательные этапы поведения, находятся в отношениях оппонентности, т. е. их одновременная актуализация невозможна. Для того чтобы оценить динамику изменения состояния субъекта поведения при смене этапов, рассматривались распределения моментов появления и завершения активаций всех изученных нейронов в ситуации правильного ответа. Наиболее интенсивные изменения состояния субъекта поведения происходят на интервале 0—800 мс после обнаруженной вспышки света (рис. 9, 2). Если для внешнего наблюдения смена этапов происходит «одномоментно», то реальный процесс смены протекает как изменение состояния субъекта поведения, которое занимает относительно длительный интервал времени. Следует обратить внимание на различие распределений для нейронов, связанных с субэтапами (рис. 9, 3), максимум которого локализован на интервале 0—300 мс, и для нейронов, связанных с целыми этапами поведения (рис. 9, 4), которое группируется предпочтительно в интервале 200—600 мс.

Смена совокупностей активных нейронов происходит так, что одновременно могут быть активны нейроны, связанные как с этапом наблюдения, так и с этапом отчета. Для того чтобы рассмотреть характер перекрытия активаций таких клеток, оценивали распределение вероятности совпадения во времени активаций нейронов, связанных с последовательными этапами (рис. 9, 5). Это перекрытие распределено на интервале 100—700 мс с максимумом ($P = 0,8$) 350 мс, который соответствует развитию высокоамплитудного позитивного колебания. Можно предположить, что позитивизация потенциала отражает нарастание вероятности одновременной актуализации систем, обеспечивающих последовательные этапы поведения, т. е. находящихся в оппонентных отношениях.

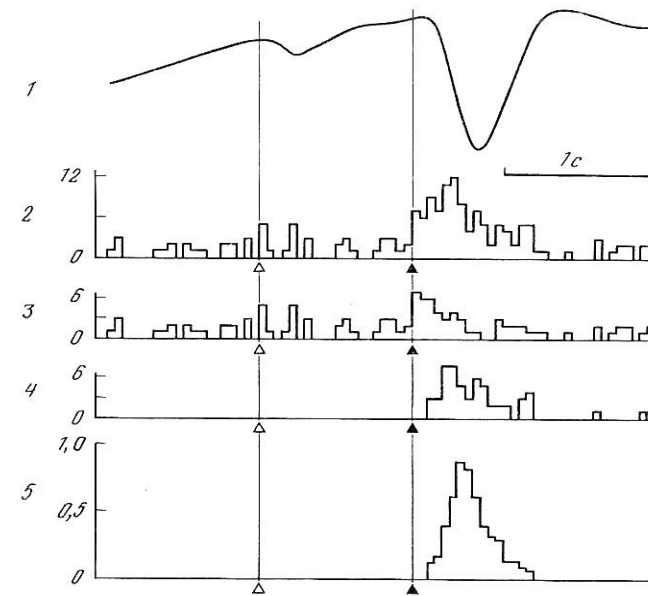


Рис. 9. Соотношение конфигурации медленного потенциала, усредненного от обнаруженной вспышки света, и распределения моментов начала и завершения активации нейронов зрительной и моторной областей коры

1 — схема потенциала, ЛП и амплитуды колебаний — средние данные по всем животным; 2 — распределение во времени моментов начала и завершения активаций; суммирующие данные для нейронов, активность которых связана с субэтапами поведения (3) и с целыми этапами (4); 5 — распределение во времени вероятности одновременной активации нейронов, связанных с последовательными этапами поведения. Черный треугольник — обнаруженная, белый — необнаруженная вспышка света

Иначе говоря, состав систем, актуализированных на интервале развития позитивного колебания, наименее специфичен.

Было найдено, что при различных исходах обнаружения на этапе наблюдения активируются различные наборы нейронов [1].

Для того чтобы выяснить, как распределены на этапе наблюдения различия активности нейронов при разных исходах для каждого нейрона сравнивали гистограммы спайковой активности, построенные от начала движения к педали, при правильных ответах и ложных тревогах. Как показано на рис. 10, в начале этапа активность лишь небольшой части нейронов различна. Количество клеток, имеющих различную активность при разных исходах, нарастает на протяжении этапа наблюдения, достигая максимума непосредственно перед началом побежки к педали. Характер активности на протяжении этапа наблюдения изменяется таким образом, что если в начале этапа вероятны и правильные ответы, и ложные тревоги, то к моменту завершения этапа состав активных клеток, т. е. набор систем, реализующих поведение, становится наиболее специфичным для конкретного исхода обнаружения.

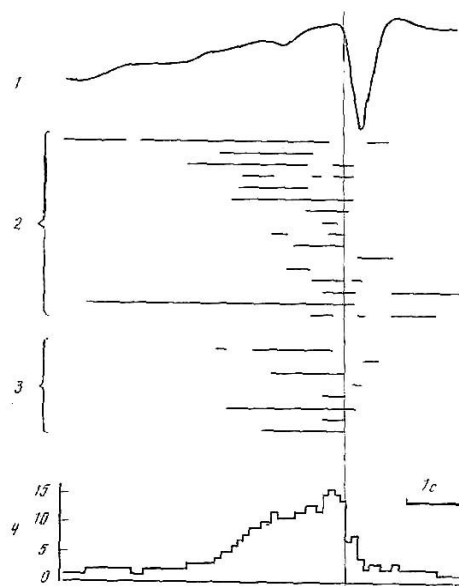


Рис. 10. Соотношение конфигурации потенциала, усредненного от начала движения кролика к педали (черный кружок), и распределения во времени различной активности нейронов при правильных ответах и ложных тревогах
 1 — схема потенциала, ЛП и амплитуда колебаний — средние данные по всем животным;
 2 — для нейронов зрительной области коры;
 3 — для нейронов моторной области коры (горизонтальными линиями отмечены интервалы, на которых активность определенного нейрона в сравниваемых ситуациях достоверно различна — $p < 0,05$);
 4 — гистограмма распределения по времени количества нейронов, имеющих различную активность в сравниваемых исходах обнаружения, которая суммирует события, представленные на рис. 2 и 3

Было проведено сравнение средних частот спайковой активности нейронов на интервалах, соответствующих максимальной амплитуде негативного (за 300 мс до обнаруженной вспышки) и позитивного (250—550 мс после обнаруженной вспышки) колебаний. Получено отсутствие достоверных отличий уровня спайковой активности клеток даже при $p = 0,2$ (по t-критерию Стьюдента). Эти интервалы также не различаются значимо по числу активных нейронов.

Полученные данные позволяют сопоставить конфигурацию потенциала, сопровождающего реализацию и смену этапов поведения, с изменением состава систем, обеспечивающих поведение в ситуации обнаружения сигнала. Для правильного решения задачи обнаружения необходима актуализация на этапе наблюдения конкретного набора систем и смена этого набора на другой, реализующий поведение на этапе отчета. Если негативизация потенциала отражает увеличение степени конкретности состояния субъекта поведения за счет исключения систем, «лишних» по отношению к конкретному исходу обнаружения, то позитивизация связана со снижением степени конкретности за счет одновременной актуализации систем, принадлежащих к совокупностям, находящимся в оппонентных отношениях.

При ложных тревогах и правильных ответах направленность динамики конкретизации состояния субъекта поведения совпадает, поэтому в этих ситуациях регистрируются потенциалы сходной конфигурации. При пропусках сигнала на этапе наблюдения происходит актуализация систем, не связанных с решением

задачи обнаружения [2], одновременно со снижением степени актуализации систем, обеспечивающих правильное решение задачи. В этом случае на этапе наблюдения происходит не увеличение, а снижение степени конкретности состояния субъекта поведения, чему соответствует наличие либо медленной позитивизации потенциала, либо коротких низкоамплитудных позитивностей, совпадающих с моментами обычно обнаруживаемых вспышек.

Полученный в работе факт возрастания степени конкретности состояния субъекта поведения на протяжении этапа наблюдения согласуется с представлениями о снижении числа степеней свободы системы при осуществлении поведенческого акта к моменту достижения результата [4].

Отметим, что динамика состояния субъекта поведения при завершении этапа наблюдения осуществляется за счет систем, представленных преимущественно нейронами зрительной области коры. Из 21 клетки, имеющей разную форму активности на этапе наблюдения при правильных ответах и ложных тревогах, лишь 6 относятся к нейронам моторной области.

Заключение

В настоящем исследовании был выделен многокомпонентный потенциал универсальной конфигурации, сопровождающий реализацию и смену последовательных этапов поведения. Этот потенциал может быть представлен как последовательность негативных и позитивных колебаний, которые имеют специфическую амплитуду, временные характеристики и топографию, определяющиеся стадией в развитии поведения. Сопоставление основных компонентов потенциала, т. е. медленной негативности, соответствующей этапу наблюдения, и высокоамплитудной позитивности, соответствующей смене этапов наблюдения и отчета, с системной организацией поведения позволило предположить, что динамика медленных потенциалов отражает изменение степени конкретности состояния субъекта поведения. Конкретизация состояния субъекта поведения понимается как процесс актуализации конкретного по составу набора систем, необходимого для достижения определенного результата, через исключение «лишних» систем. Независимо от амплитуды, длительности и топографии все позитивные и негативные потенциалы представляют собой две противоположные группы, различающиеся по стандартности формы и связи с изменениями двигательной активности. Полученные факты дают основания полагать, что системное значение всех негативных потенциалов состоит в увеличении, а всех позитивных — в снижении степени конкретности состояния субъекта поведения. Эта гипотеза позволяет рассматривать динамику мгновенных амплитуд усредненного потенциала как формирование и распад конкретных наборов систем, а дисперсию мгновенных амплитуд — как отражение пределов разнообразия набора систем, актуализированных в вошедших в усреднение реализациях.

Ранее предполагалось, что все негативные потенциалы связаны с активацией, а позитивные — с релаксацией соответствующих областей мозга [26]. Результаты настоящей работы, а также данные, полученные одним из авторов [1], показывают, что уровень активности структуры, оцененный по количеству активных нейронов и среднему уровню спайковой активности, не может быть решающим фактором в развитии позитивных и негативных колебаний. Представление о системном значении медленных потенциалов позволяет объяснить данные об улучшении качества работы с сигналами при предъявлении их на фоне спонтанных негативностей по сравнению со спонтанными позитивностями [32]. В случае негативизации сигнал совпадает с фазой конкретного состояния субъекта поведения, позволяющего достигать заданный инструкцией результат, что оказывается менее эффективным на фоне позитивизации потенциала, когда необходимая совокупность систем не сформирована или находится в фазе распада.

Следует отметить, что если развитие негативностей и позитивностей высокой амплитуды соответствует актуализации и смене всей совокупности систем, обеспечивающей реализацию целого этапа поведения, то низкоамплитудные негативные и позитивные колебания отражают изменения составов систем меньшего объема, связанных с реализацией субэтапов поведения. По-видимому, амплитуда и длительность позитивизации или негативизации зависят от состава актуализированных систем, их количества и взаимоотношений между ними.

Изменение степени конкретности состояния субъекта поведения носит дискретный характер в соответствии с субэтапами поведения, при смене которых происходит относительное снижение степени конкретности. По-видимому, внешним выражением смены последовательных конкретных состояний субъекта поведения являются движения, которые служат «метками» границ субэтапов и этапов поведения. В таком случае количество компонентов потенциала универсальной конфигурации отражает необходимые стадии конкретизации состояния субъекта поведения.

Как было показано, амплитуды начальных фрагментов потенциала универсальной конфигурации имеют преимущественную выраженность во фронтальных и центральных отведениях, а завершающих — в теменных и затылочных. Эти факты можно связать с различием представленных в этих областях наборов систем, определяющихся этапом индивидуального развития, на котором сформированы данные системы [3, 19, 20, 21]. В соответствии с предположением Ю. И. Александрова [3] о системоспецифичности нейронов различных областей мозга в филогенезе, у человека в премоторных и моторных областях (поля 4 и 6), которым соответствуют отведения F_3 , F_4 и C_z , представлены преимущественно базовые системы, сформированные на самых ранних стадиях онтогенеза, по сравнению с теменно-затылочными областями отведения (P_3 , P_4 , O_1 и O_2), в которых представлены преимущественно дифференцированные системы. Формирование

таких систем связано с усложнением поведения на поздних стадиях индивидуального развития. Можно предположить, что большая выраженность амплитуды начальных компонентов потенциала универсальной конфигурации именно в F_3 , F_4 , C_z отражает динамику конкретизации состава преимущественно базовых систем, обеспечивающих реализацию этапа поведения в целом. Это, по-видимому, объясняет связь О-компонента УНВ с такой обобщенной характеристикой поведения, как ориентировка [11, 12, 48]. Большая выраженность амплитуды завершающих фрагментов потенциала в отведениях P_3 , P_4 , O_1 , O_2 отражает в таком случае динамику конкретизации преимущественно в составе дифференцированных систем, связанных с конкретными способами достижения результата. В пользу этого предположения говорят данные, полученные в настоящей работе о том, что динамика состояния субъекта поведения при завершении этапа наблюдения происходит главным образом за счет систем, представленных преимущественно нейронами зрительной области коры, т. е. за счет дифференцированных систем. По-видимому, через эти особенности можно объяснить связь Е-компонента УНВ с готовностью к действию, вниманием, ожиданием [11, 12, 48].

Таким образом, по характеристикам потенциала универсальной конфигурации можно судить о динамике конкретизации состояния субъекта поведения. Количество компонентов потенциала отражает количество дискретных стадий конкретизации; негативизация и позитивизация потенциала связаны соответственно с увеличением и снижением степени конкретности; топография амплитуд потенциала отражает возрастной состав актуализированных систем; длительность негативизации или позитивизации зависит от конкретного состава актуализированных систем, их количества и взаимоотношений между ними.

Поскольку основная феноменология медленных потенциалов может быть получена при рассмотрении единого потенциала в связи с различными аспектами описания поведения, можно предположить, что предметом классификации медленных потенциалов должен быть этот многокомпонентный потенциал, соответствующий реализации и смене этапов поведения. Из этого следует, что классы предполагаемой классификации могут представлять собой устойчивые формы вариации такого потенциала. Так, одним из возможных классов может быть потенциал «полной» конфигурации (как в настоящей работе), как вариант изменения конфигурации потенциала — упрощенная форма классической УНВ [54] или инверсия негативной волны, т. е. наличие в интервале между пусковым и предупреждающим сигналами условной позитивной волны [52]. С этой классификацией может быть соотнесена (возможно, иерархически) классификация известных типов потенциалов как элементов потенциала универсальной конфигурации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров И. О. Психофизиологическое исследование поведения человека и животных при обнаружении сигнала // Психофизика дискретных и непрерывных задач. М.: Наука, 1985. С. 195—228.
2. Александров И. О. Активность корковых нейронов при различных исходах обнаружения сигнала // Нейроны в поведении; Системн. аспекты. М.: Наука, 1986. С. 194—206.
3. Александров Ю. И. Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении: Автореф. дис. ... докт. психол. наук. М.: МГУ, 1986.
4. Александров Ю. И., Гринченко Ю. В., Хвастунов Р. М. Иерархическая организация поведения//Успехи физиол. наук. 1980, Т. 11, № 4. С. 115—144.
5. Анохин П. К. Избранные труды: Филос. аспекты теории функцион. системы. М.: Наука, 1978.
6. Ганзен В. А. Системные описания в психологии. Л.: ЛГУ, 1984.
7. Гринченко Ю. В. Нейрофизиологические механизмы смены отдельных актов в сложном поведении // Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука, 1979. С. 19 -71.
8. Дубровский Д. И. Психические явления и мозг. М.: Наука, 1971.
9. Иванова М. П., Уланов О. И. Корковый моторный потенциал, связанный с произвольным окончанием движения // ЖВНД. 1981. Т. 34, №3. С. 437—443.
10. Кануников И. Е. Условная негативная волна (CNV) как электрофизиологический показатель психической деятельности: Сообщ. I. Феноменология CNV// Физиология человека. 1980. Т. 6, № 3. С. 505—519.
11. Кануников И. Е. Условная негативная волна (CNV) как электрофизиологический показатель психической деятельности: Сообщ. II. Психофизиологическая значимость и нейрогенез CNV// Физиология человека. 1980. Т. 6, № 3. С. 520—530.
12. Кануников И. Е. Модальность императивного сигнала и характеристики условной негативной волны (CNV): Сообщ. II //Физиология человека. 1982. Т. 8, № 5. С. 715—720.
13. Костандов Э. А. Восприятие и эмоции. М.: Медицина, 1977.
14. Максимова Н. Е. Мозговые потенциалы человека как корреляты системных процессов целостного поведенческого акта // Системный подход к психофизиологической проблеме. М.: Наука, 1982. С. 154—167.
15. Пашина А. Х. Нейрофизиологическое изучение исполнительных механизмов поведения // Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука, 1979. С. 146—169.
16. Русалов В. М. Биологические основы индивидуально-психологических различий. М.: Наука, 1979.
17. Швырков В. Б. Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М.: Наука, 1978.
18. Швырков В. Б. На пути к психофизиологической теории поведения // Психол. журн. 19821 Т. 3, № 2. С. 70—88.
19. Швырков В. Б. Психофизиологическое изучение структуры субъективного отражения//Психол. журн. 1985. Т. 6, № 3. С. 22—37.
20. Шевченко Д. Г., Александров Ю. И., Гаврилов В. В., Горкин А. Г., Гринченко Ю. В. Сопоставление активности нейронов различных областей коры в поведении//Нейроны в поведении: Системн. аспекты. М.: Наука, 1986. С. 25—35.
21. Alexandrov Yu. I., Alexandrov I. O. Specificity of visual and motor cortex neurons activity in behavior//Acta neurobiol. exp. 1982. Vol. 42. P. 457—468.
22. Allison T., Matsumiya Y., Goff G. D., Goff W. R. The scalp topography of human visual evoked potentials//Electroencephalogr. and Clin. Neurophysiol 1977. Vol. 42. P. 185—197.
23. Becker W., Kristeva R. Cerebral potentials prior to various force deployment // Progress in brain research. Amsterdam: Elsevier. 1980. Vol. 54: Motivation, motor and sensory processes of the brain: electrical potentials, behavior and clinical use. P. 189—194.
24. Cooper R., McCallum W. C., Newton P., Papakoslopoulos D., Pocock P., Warren W. J. Cortical potentials associated with the detection of visual events // Science. 1977. Vol. 196. P. 74—77.
25. Deecke L. Functional significance of cerebral potentials preceding voluntary movement // Multidisciplinary perspectives in event-related brain potential research. (EPA—600/9—77—043). Wash. (D. C.): Gov. Print. Off., 1978. P. 87—91.
26. Deectte L., Bashori T., Brunia C. H. M., Gruneuald-Zuberbier E., Grunewald G., Kristeva R. Movement-associated potentials and motor control: Rep. of the EPIC VS Motor Panel//Brain and information: Event-related potentials. N. Y.: N. Y. Aead. Sci. 1984. P. 398—428. (Ann. N. Y. Acad. Sci.; Vol. 425).
27. Donchin E., Isreal J. B. Event-related potentials and psychological theory // Progress in brain research. Amsterdam: Elsevier, 1980. Vol. 54: Motivation, motor and sensory processes of the brain: electrical potentials, behavior and clinical use. P. 697—715.
28. Donchin E., Calluway E., Cooper R., Desmedt L. E., Goff W. R., Hiiilgard S. A., Sutton S. Publication criteria for studies of evoked potentials (EP) in man: Report of a Committee // Attention, voluntary contractions and event-related cerebral potentials. Basel: Karger, 1977. P. 1—11.
29. Gilden L., Vaughan H. G., Costa L. D. Summated human EEG potentials with voluntary movement//Electroencephalogr. and Clin. Neurophysiol. 1966. Vol. 20. P. 433—438.
30. Goff G. D., Matsumiya Y., Allison T., Coff W. R. The scalp topography of human somatosensory and auditory evoked potentials // Ibid. 1977. Vol. 42. P. 57—76.
31. Goff W. R., Allison T., Vaughan H. G. The functional neuroanatomy of event-related potentials//Event-related brain potentials in man. N. Y.: Acad. press, 1978. P. 1—19.
32. Guttmann G., Bauer H. Learning and information processing in dependence on cortical DC-potentials // Psychophysiology: Memory, motivation and event-related potentials in mental operations. Jena: Fischer; Amsterdam: Elsevier, 1983. P. 141—149.
33. Haider M, Groll-Knapp L., Ganglberger J. A. Event-related slow (DC) potentials in the human brain // Rev. Physiol., Biochem. and Pharmacol. 1981. Vol. 88. P. 125—196.
34. Ikeda T. Reaction time and early negative components of evoked potentials // Folia psychiat. et neurol. jap. 1973. Vol. 27, N 3. P. 241—256.
35. Kornhuber H. H., Deecke L. Hirnpotentialanderungen bei Willkurbewegungen und passiven Bewegungen des Menschen: Bereitschaftspotential und reafferente potentierte//Pflugers Arch. 1965. Bd. 284. S. 1—17.
36. Kristeva R., Kornhuber H. H. Cerebral potentials related to the smallest human finger movement // Progress in brain research. Amsterdam: Elsevier. 1980. Vol. 54: Motivation, motor and sensory processes of the brain: electrical potentials, behavior and clinical use. P. 177—182.
37. Kurzberg D., Vaughan H. G. Differential topography of human eye movement potentials, preceding visually triggered arid self-initiated saccades //Ibid. P. 203—208.
38. Kutas M., Donchin E. Preparation to respond as manifested by movement-related brain potentials//Brain Res. 1980. Vol. 202. P. 95—115.
39. Marton M., Szirtes L, Donauer N. A comparative study of averaged lambda potentials in man and monkey. // Psychophysiology: Memory, motivation and event-related potentials in mental operation, Jena: Fisher; Amsterdam: Elsevier, 1983. P. 379—389.
40. Naatanen R., Michie P. T. Different variants of endogenous negative brain potentials in performance situation: a review and classification//Human evoked potentials. N. Y.: Plenum publ. Corp., 1979. P. 251—267.
41. Neville H, L, Hillyard S. A. et al. Neuropsychological approaches state of the art report // Life Sci, Res. Rep. 1982. Vol. 21. P. 333—353.
42. Picton T. W., Hillyard S. A., Krausz H. J., Galambos R. Human auditory evoked potentials. I: Evaluation of components // Electroencephalogr. and Clin. Neurophysiol. 1974. Vol. 36. P. 179—190.

43. *Picton T. W., Stuss D. T.* The component structure of the human event-related potentials. Progress in brain research. Amsterdam: Elsevier, 1980. Vol. 54: Motivation, motor and sensory processes of the brain: electrical potentials, behavior and clinical use. P. 17—42.
44. *Pieron H.* Nouvelles recherches sur l'analyse du temps de latence sensorielle et sur la loi qui relie ce temps a l'intensite de l'excitation // *Annee psychol.* 1922. Vol. 22. P. 58—142.
45. *Porter R., Lewis M. Me.* Relationship of neuronal discharges in the precentral gyrus of monkeys to the performance of arm movements // *Brain Res.* 1975. Vol. 98. P. 21—36.
46. *Pritchard W. S.* Psychophysiology of P-300 // *Psychol. Bull.* 1981. Vol. 89. P. 506—540.
47. *Rockstroff B., Elbert T., Birbaumer N., Lutzenberger W.* Slow brain potentials and behavior. Baltimore; Munich: Urban and Schwarzenberg, 1982.
48. *Rohrbaugh J. W., Gaillard A. W. K.* Sensory and motor aspects of contingent negative variation // *Tutorials in ERP research: Endogenous components.* Amsterdam: North-Holland, 1983. P. 269—310.
49. *Shibasaki H., Barrett G., Halliday E., Halliday A. M.* Components of the movement-related cortical potential and their scalp topography // *Electroencephalogr. and Clin. Neurophysiol.* 1980. Vol. 49. P. 213—226.
50. *Soininen K., Jarvilehto T.* Somatosensory evoked potentials associated with tactile stimulation at detection threshold in man // *Ibid.* 1983. Vol. 56. P. 494—500.
51. *Sutton S., Ruchkin D. S.* The late positive complex; Advances and new problems // *Brain and information: Event-related potentials.* Annals of the New York. N. Y.: Acad. Sci., 1984. P. 1—23. (Ann. N. Y. Acad. Sci.; Vol. 425).
52. *Timsit-Berkier M., Gerono A., Rousseau J. C.* CNV and functional state changes during long-lasting and repetitive recording sessions // *Progress in brain research.* Amsterdam: Elsevier, 1980. Vol. 54: Motivation, motor and sensory processes of the brain: electrical potentials, behavior and clinical use. P. 673—681.
53. *Vaughan H. G.* The relationship of brain activity to scalp recordings of event-related potentials // *Averaged evoked potentials: Methods, results and evaluations.* Wash. (D. C): NASA SP-191, 1969. P. 45—94.
54. *Walter W. G., Cooper R., Aldrige V.* Contingent negative variation: an electric sign of sensorimotor association and expectancy in the human brain // *Nature.* 1964. Vol. 203, N 4943. P. 380—384.
55. *Yagi A.* Visual signal detection and lambda responses // *Electroencephalogr. and Clin. Neurophysiol.* 1981. Vol. 52. P. 604—610.