

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Институт психологии АН СССР

МОЗГ *и психическая деятельность*

Советско-финский симпозиум

Ответственные редакторы

В. Б. ШВЫРКОВ, М. В. БОДУНОВ,
Т. ЯРВИЛЕХТО, М. САМС



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1984

женными и необнаруженными тактильными стимулами при использовании метода слежения. Амплитуда компонентов H_1 и P_2 была неизменно больше после необнаруженных стимулов, чем после обнаруженных, причем эти различия были сходными при обеих пороговых методиках. Однако оказалось, что при использовании методики слежения компонент H_1 состоит из двух волн, более ранняя из которых была сходной в случаях обнаружения и необнаружения стимулов, и только поздняя волна увеличивалась, когда тактильный стимул не был обнаружен. Эта волна, возможно, имеет то же происхождение, что и негативная волна, описанная Наатаненом и Михие [7] как негативность рассогласования.

Литература

1. *Burian K.* Evoked response audiometry (ERA) — ein objektives Hörprüfungsverfahren.— HNO, 1969, Bd. 17, S. 353—358.
2. *Hensel H., Boman K. K. A.* Afferent impulses in cutaneous sensory nerves in human subjects.— J. Neurophysiol., 1960, vol. 23, p. 564—578.
3. *Järvilehto T., Härmäläinen H., Laurinen P.* Characteristics of single mechanoreceptive fibers innervating hairy skin of the human hand.— Exp. Brain Res., 1976, vol. 25, p. 45—61.
4. *Järvilehto T., Härmäläinen H., Soininen K.* Peripheral neural basis of tactile sensations in man. II. Characteristics of human mechanoreceptors in the hairy skin and correlations of their activity with tactile sensations.— Brain Res., 1981, vol. 215, p. 13—27.
5. *Johansson R. S., Vallbo A. B.* Detection of tactile stimuli: Thresholds of afferent units related to psychophysical thresholds in the human hand.— J. Physiol., 1979, vol. 297, p. 405—422.
6. *Libet B., Alberts W. W., Wright E. W., Feinstein B.* Responses of human somatosensory cortex to stimuli below threshold for conscious sensation.— Science, 1967, vol. 158, p. 1597—1600.
7. *Näätänen R., Michie P. T.* Early selective-attention effects on the evoked potential: A critical review and reinterpretation.— Biol. Psychol., 1979, vol. 8, p. 81—136.
8. *Schwartz M., Rem M. A.* Does the averaged evoked response encode subliminal perception? — Psychophysiology, 1975, vol. 12, p. 390—394.
9. *Shevrin H.* Brain wave correlates of subliminal stimulation, unconscious attention, primary and secondary-process thinking and repressiveness.— Psychol. Iss., 1974, vol. 8, p. 56—87.

ФЕНОМЕН P_{300} И ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ПОВЕДЕНИЯ

Н. Е. МАКСИМОВА, И. О. АЛЕКСАНДРОВ

Использование различных видов ЭЭГ-потенциалов в психофизиологии как весьма эффективных инструментов исследования предполагает решение вопроса об их функциональном значении. Необходимость выяснения смысла мозговых потенциалов особенно ярко проявляется в многочисленных исследованиях, использующих так называемое колебание P_{300} . Пристальное внимание пси-

хофизиологов к P_{300} связано с его несомненной эндогенностью, высокой «экологической валидностью» и необычайным богатством психологических коррелятов [8, 21]. 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 стороны, — через анализ нейрональной активности, лежащей в основе этого явления [16, 21]. Под «общим психологическим смыслом» понимается обычно нахождение таких психологических описаний всех ситуаций, где имеет место P_{300} , которые содержали бы 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 [21].

С позиций психофизиологической концепции поведения, основанной на теории функциональной системы [3, 4], ни «чисто психологическое» описание поведения, ни «чисто физиологическое» описание мозговых процессов не правомерно, 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, 24]; 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.

Цель данной работы состояла в том, чтобы попытаться определить именно психофизиологическое значение колебаний P_{300} на основе изучения системных процессов, обеспечивающих поведение в ситуации, характерной для появления P_{300} .

Основной экспериментальный материал, касающийся свойств колебания P_{300} , получен при изучении поведения человека; в то же время, поскольку возможности регистрации нейрональной активности у человека весьма ограничены, а об извлечении из памяти тех или иных систем в настоящее время можно судить главным образом по активности системоспецифичных нейронов, для решения задачи данной работы необходимо проведение опытов с животными. Поэтому в качестве экспериментальной модели была использована ситуация обнаружения порогового сигнала, которая, во-первых, широко применяется при исследовании колебания P_{300} ,

и, во-вторых, достаточно проста, что дает возможность модифицировать ее и для опытов с животными.

Задачи отдельных серий экспериментов заключались в том, чтобы идентифицировать у человека колебание P_{300} в условиях наших экспериментов традиционными способами и попытаться выяснить, существует ли аналог этого колебания в ЭЭГ животных; если такой аналог в ЭЭГ животных существует, то попытаться выяснить его системное значение при анализе активности корковых нейронов.

Методика

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^{-6} до 10^{-2} нт) с интервалами между вспышками $t=1,2$ 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-минутной темновой адаптации.

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: ЭЭГ в 7 монополярных отведениях $F_3, F_4, P_3, P_4, O_1, O_2, C_z$, референтным служил объединенный ушной электрод (характеристики записи ЭЭГ: постоянная времени — 2 с, верхняя граница полосы пропускания усилителей — 1 кГц); ЭОГ для контроля артефактов, электроды располагались в назальной части нижнего и в височной части верхнего края глазницы; механограмма нажатия на кнопку, конструкция кнопки позволяла регистрировать как усилие при нажатии на кнопку после обнаруженной вспышки света, которое задавалось инструкцией и составляло ≈ 3 кГ, так и «микроусилия» от 30 Г в период ожидания сигнала; отметки предъявления вспышек света. В качестве усилителей использовались стандартные блоки «Nihon Konden».

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 непод-

вижность; на специальной площадке, и при появлении вспышки света подходить к педали и, нажимая на нее, получать порцию пищи. В опытах регистрировали: отметки предъявления вспышек света, нажатия на площадку и педаль, захвата пищи; актограмму движения головы (с помощью фотоэлектрической 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 Гринченко и Швыркова [7] в зрительной и моторной областях коры (координаты соответственно $E-9$ и $A+3$ по атласу Монье и Ганглоф). Спайковая активность нейронов и ЭЭГ регистрировалась 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 необнаруженных вспышек света, от момента принятия позы 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

Как у человека, так и у животных наблюдались следующие исходы обнаружения сигнала: правильный ответ, т. е. переход от ожидания вспышек света к отчету (побежке) при предъявлении сигнала, ложные тревоги — переход от ожидания к отчету (побежке) без предъявления сигнала и пропуски сигнала (отсутствие перехода от ожидания к ответу побежке — при предъявлении сигнала). Для испытуемых правильный ответ и ложные тревоги субъективно не различались, как это уже многократно отмечалось в психофизических исследованиях [5].

Правильный ответ в экспериментах с животными определялся как побежка кролика к педали после вспышки света с ЛП 150—500 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.

Сопоставление ЭЭГ-активности у человека и кролика при обнаружении сигнала. 1.1 Анализ ЭЭГ человека. При усреднении ЭЭГ от обнаруженной вспышки света у человека при правильном ответе найдено, что этапу ожидания сигнала 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_2 , P_3 , P_4 (рис. 1, II), что соответствует центропаритетальному распределению. По перечисленным характеристикам этот потенциал сходен с потенциалами, зарегистрированными при обнаружении звуковых сигналов [22] и движущихся объектов [14].

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 ЛП начала движения и ЛП 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 ожидания предъявления сигнала: в этот период у всех испытуемых наблюдались нажатия на кнопку, в том числе и фазические, усилием до ≈ 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 правильном ответе, хотя яркости вспышек при этих исходах были одинаковыми (рис. 1, III).

Итак, найденный при правильном ответе в ситуации обнаружения сигнала у человека позитивный ЭЭГ-потенциал по амплитудно-временным характеристикам и представленности в различных отведениях, а также по свойствам относительной независимости от физических характеристик стимуляции и конкретного движения может быть отнесен к классу колебаний P_{300} и идентифицирован как $P_{зв}$, по классификации Сквайрс и др. [23].

1.2. Анализ ЭЭГ кролика. При правильном ответе в ЭЭГ-активности кролика, усредненной от момента обнаруженной вспышки

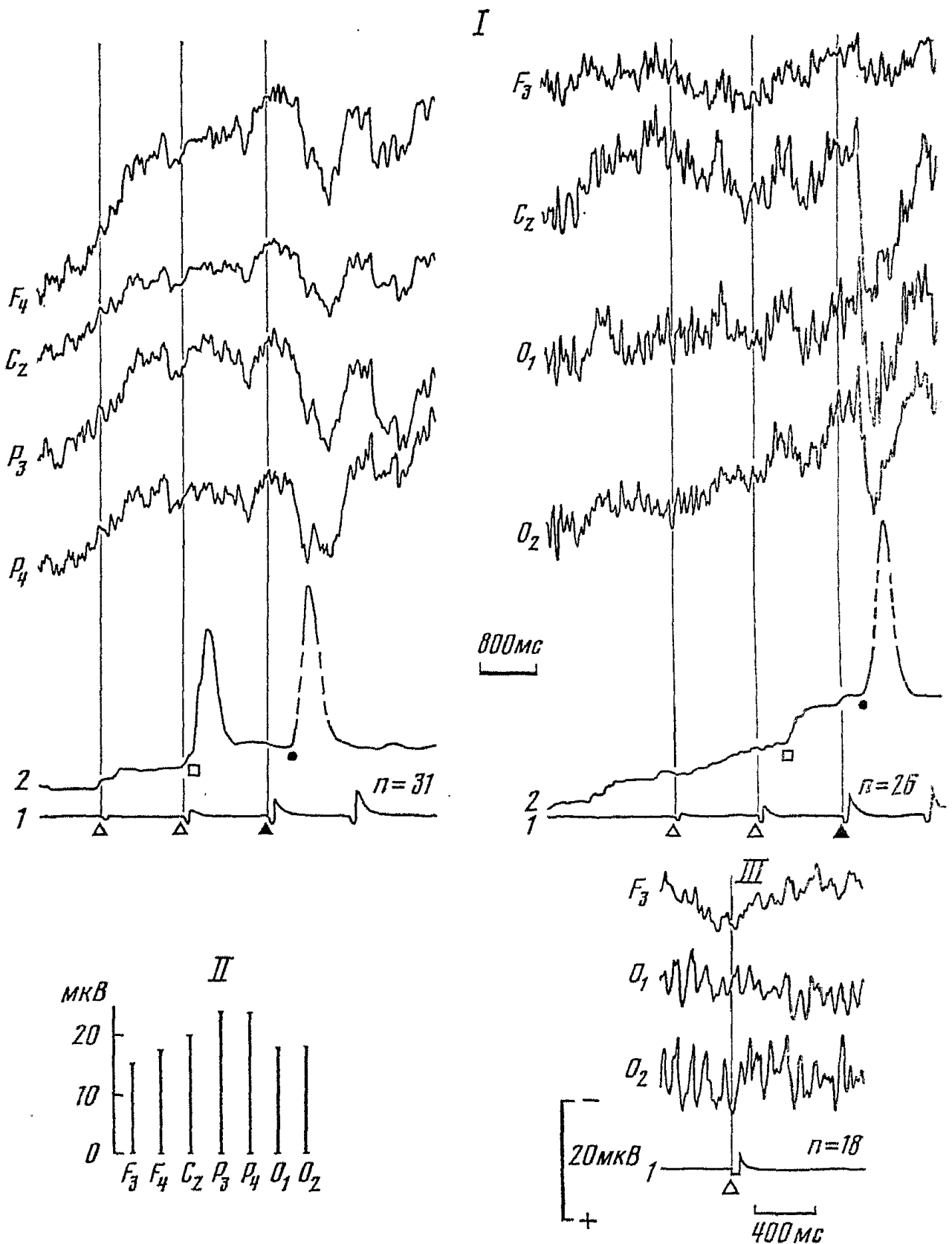


Рис. 1. ЭЭГ-активность человека при обнаружении сигнала

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 света.

1 — отметка предъявления вспышек света: белые треугольники — необнаруженные вспышки, черные — обнаруженные; 2 — механограмма нажатия на кнопку: квадраты — подготовительные движения, черные кружки — начало нажатия на кнопку при обнаружении. Механограмма нажатия на кнопку при обнаружении сигнала показана схематично; n — число накоплений

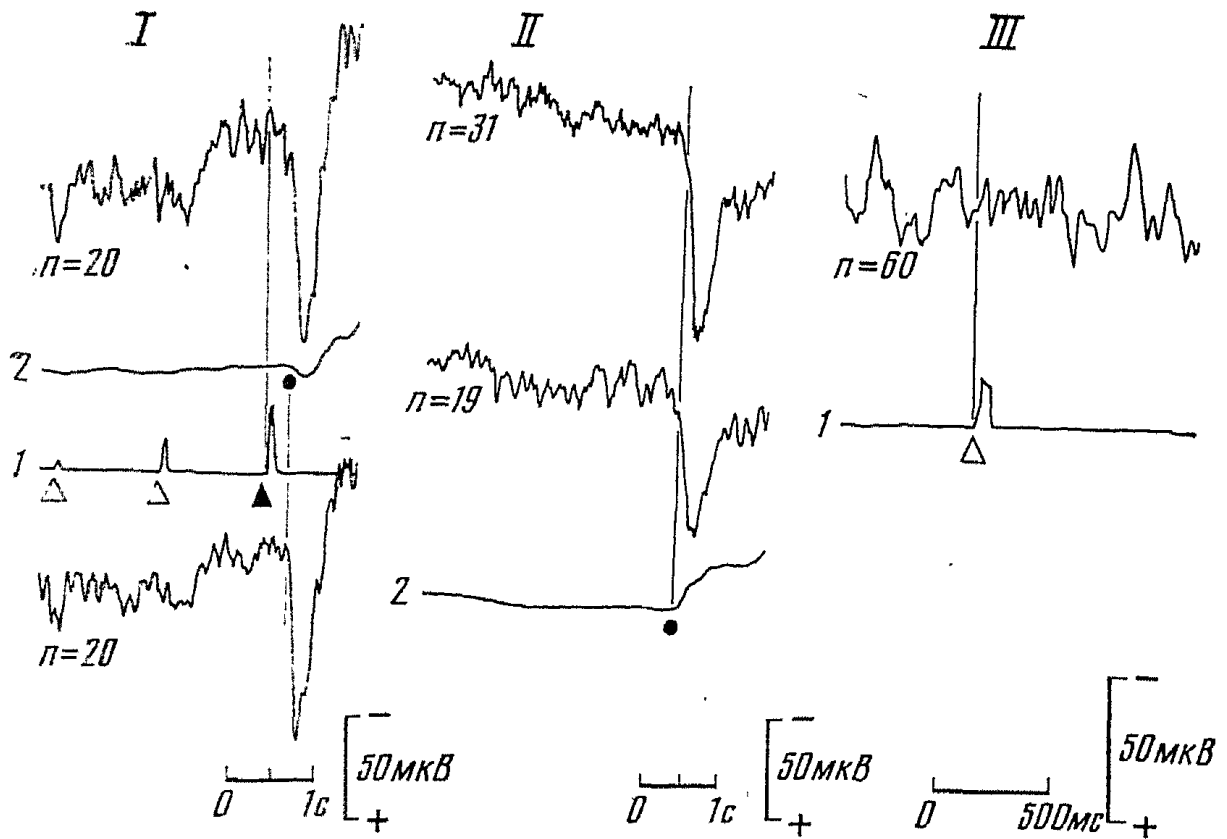


Рис. 2. ЭЭГ-активность зрительной области коры мозга кролика при разных исходах обнаружения сигнала

I — правильный ответ: потенциал сверху — усреднение от обнаруженной вспышки света (черный треугольник), 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 тревог (вверху) и при правильном ответе (внизу); *III* — пропуски сигнала: усреднение ЭЭГ от необнаруженной вспышки света (белый треугольник)
 1 — отметка предъявления вспышек света; 2 — актограмма движения головы кролика; n — число накоплений

света, выделяется высокоамплитудный позитивный потенциал с ЛП начала — 170 мс и ЛП максимума — 460 мс, завершающий негативное отклонение (рис. 2, *I*). 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*).

Форма высокоамплитудного позитивного колебания при правильном ответе и временное соотношение его с началом движения на этапе отчета (побежки к педали) весьма сходны у человека и у кролика. Сопоставимость P_{300} у человека и соответствующего

колебания у животных на основе сходства их свойств была ранее показана Вайлдер и др. [26]. Таким образом, найденное высокоамплитудное позитивное колебание потенциала у кролика может рассматриваться как аналог колебания P_{300} у человека в данной ситуации.

Наличие этого потенциала при правильном ответе и ложных тревогах и отсутствие при пропусках сигнала позволяет предположить, что появление колебания P_{300} связано со сменой последовательных этапов поведения: «ожидания» и «отчета», несмотря на то, что содержание и конкретное выполнение поведения в данной ситуации у человека и у кролика различны.

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 областей коры не изменяли активности в связи с рассматриваемым поведением. Активации только в период ожидания были найдены у 13 клеток зрительной и 12 клеток моторной областей коры (рис. 3, I). Активации только в период побежки к педали показали 20 нейронов зрительной и 23 нейрона моторной областей коры (рис. 4, I). 17 клеток зрительной и 12 клеток моторной областей 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 Гринченко [6] и Шевченко [9].

Активность 45 клеток зрительной и 44 клеток моторной областей (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 — ожиданию предъявления сигнала 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 ожидания, 13 — этапу побежки к педали); активации остальных 19 нейронов соответствовали фрагментам целых этапов. Следует отметить, что у одного и того же нейрона могли наблюдаться активации в связи с несколькими фрагментами поведения (рис. 3, II).

Нейроны зрительной области разделились следующим образом: у 23 клеток активность была связана с целыми этапами (у 12 — с этапом ожидания, у 11 — с этапом побежки к педали); связь с более дробными фрагментами поведения показали 22 нейрона (рис. 4, II).

Соответствие активности нейронов этапам поведения большей или меньшей степени дробности позволяет соотнести активность

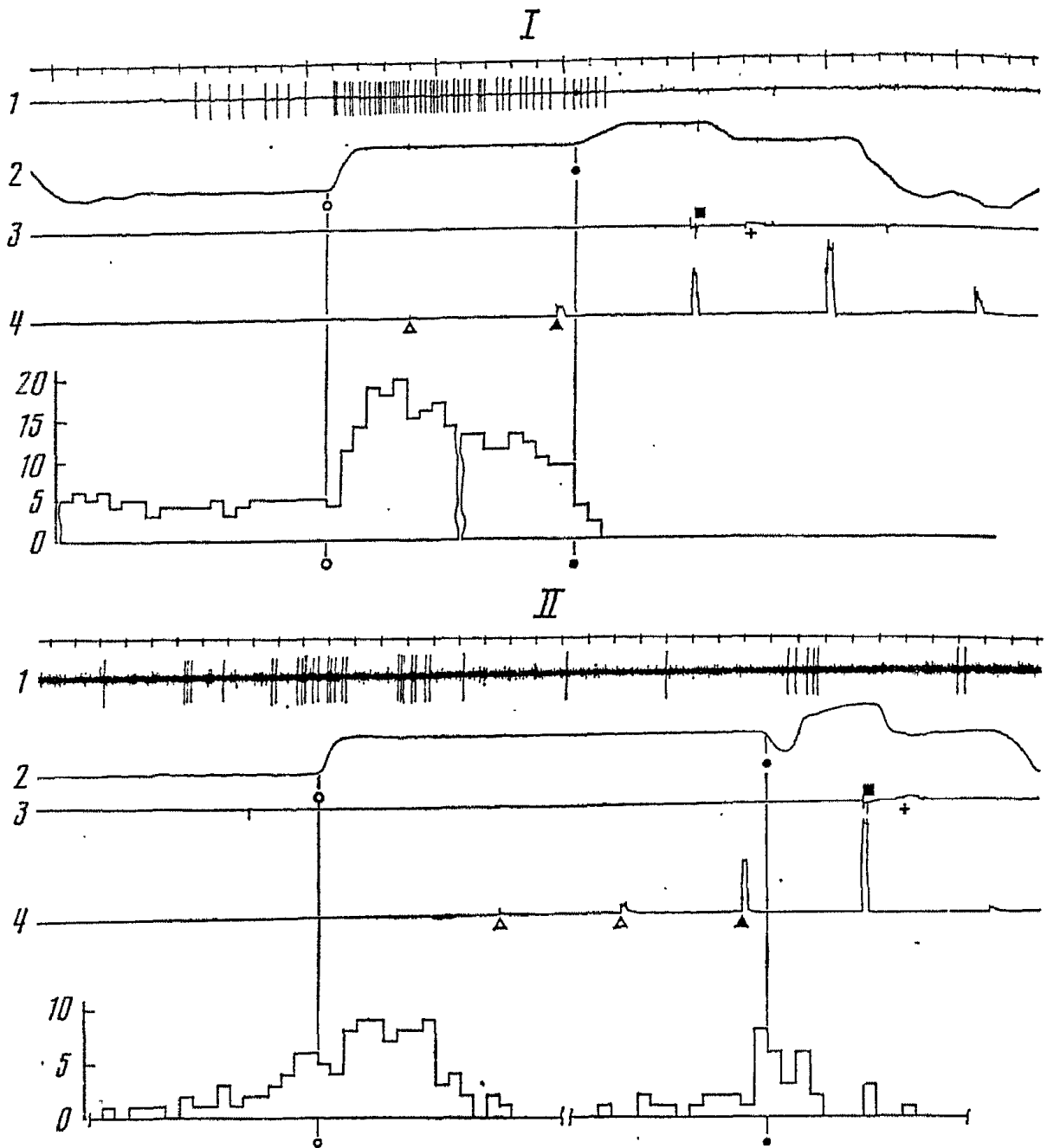


Рис. 3. Соответствие активности нейронов моторной области коры мозга кролика этапам поведения различной степени подробности

I — пример нейрона, активация которого соответствует всему этапу ожидания сигнала: от момента принятия позы до начала побежки к педали, число наблюдений — 8; *II* — пример нейрона, активация которого соответствует фрагментам этапов ожидания сигнала и побежки к педали, число наблюдений — 8.

Сверху — отметка времени на *I* и на *II* — 200 мс; 1 — нейронограмма; 2 — актограмма движений головы кролика: белый кружок — принятие позы, черный — начало побежки к педали; 3 — отметки нажатия на педаль (черный квадрат) и захвата пищи (крест); 4 — отметка предъявления вспышек света: необнаруженные вспышки — белые треугольники, обнаруженная вспышка — черный треугольник.

На *I* и *II* внизу — гистограммы активности, построенные от принятия позы (левая часть) и начала побежки к педали (правая часть); по вертикали — число спайков в каждом интервале

нейронов с системами различных уровней иерархии [1, 11, 12] и разделить их на 2 группы, соответствующие системам более высокого иерархического уровня (активность которых связана с целыми этапами поведения) и «субсистемам» (активность которых связана с фрагментами этапов поведения).

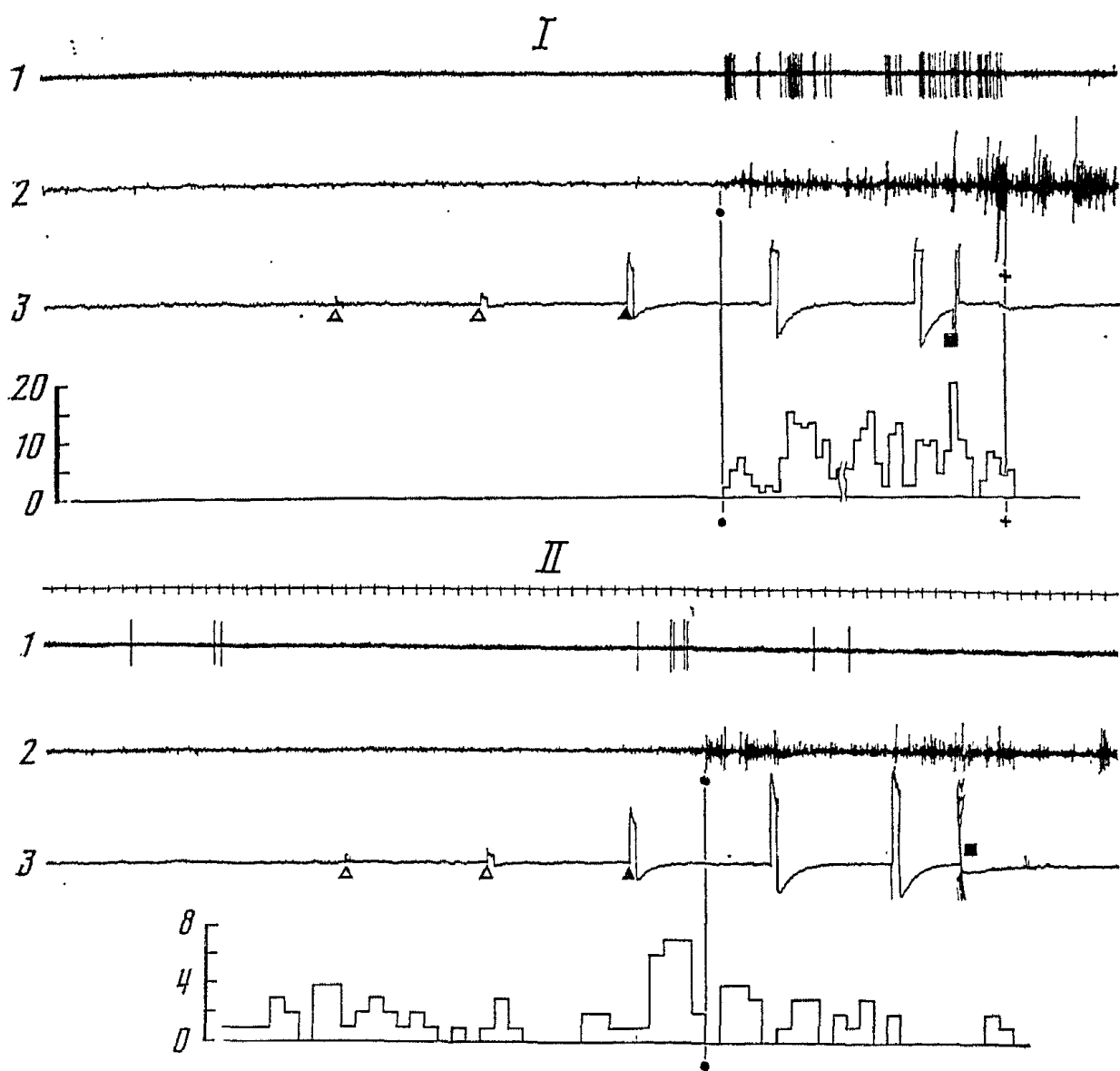


Рис. 4. Соответствие активности нейронов зрительной области коры этапам поведения различной степени дробности

I — пример нейрона, активация которого соответствует этапу побежки к педали — от начала движения к педали до захвата пищи, число наблюдений — 4; *II* — пример нейрона, активация которого приурочена к началу движения к педали, число наблюдений — 15.

Отметка времени 100 мс; 1 — нейнограмма; 2 — ЭМГ шейных мышц; 3 — отметка предъявления вспышек света. На *I* — гистограмма активности построена от начала движения к педали (левая часть) и от момента захвата пищи (правая часть); на *II* — от начала движения к педали. Остальные обозначения те же, что на рис. 3

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. 5). Хотя перестройки активности нейронов как в моторной (рис. 5, *II*), так и в зрительной (рис. 5, *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. 5, *IV, V*). Следует отметить различие распределений для нейронов, активных на всем протяжении одного из этапов поведения (ожидания предъявления сигнала или

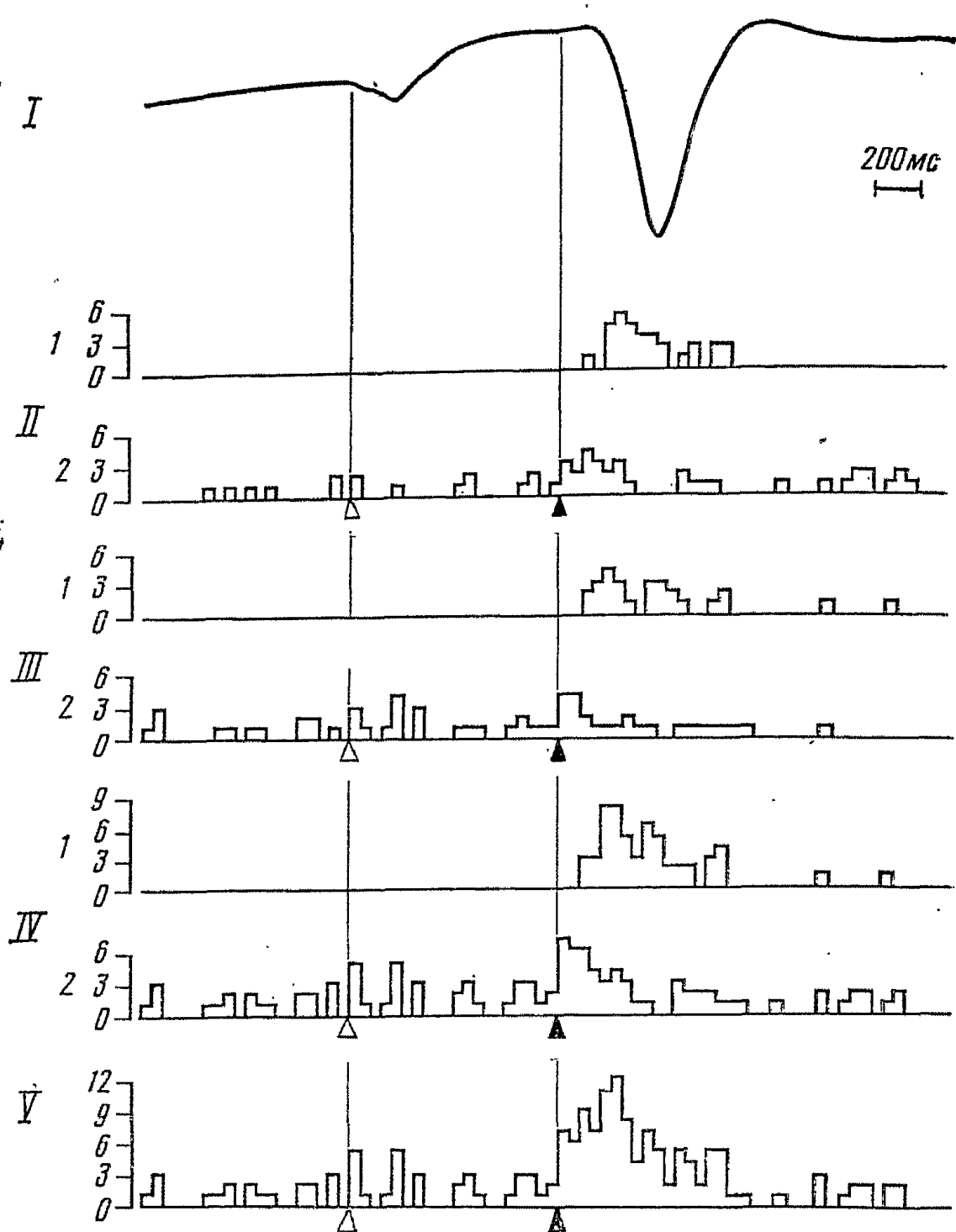


Рис. 5. Сопоставление ЭЭГ-потенциала зрительной области коры мозга кролика и распределения моментов завершения и начала активаций нейронов зрительной и моторной областей коры при правильном ответе

I — схема ЭЭГ-потенциала, ЛПН начала и максимума положительного колебания — средние данные по всем животным, белые треугольники — обнаруженные вспышки света; черные — обнаруженная вспышка; II—IV — гистограммы распределений во времени появления и завершения активаций нейронов; по вертикали — количество таких событий в данный момент. На фрагментах II—IV: 1 — распределение для нейронов, активных на протяжении либо всего этапа ожидания сигнала, либо всего этапа побежки к педали; 2 — распределение для нейронов, активации которых соответствуют более подробным фрагментам 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 областей коры; V — сумма распределений для обоих типов нейронов зрительной и моторной областей коры

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—700 мс после обнаруженной вспышки света (рис. 5, II—1, III—1, IV—1). Для нейронов, активность которых связана с субэтапами, перестройки группируются преимущественно в интервале 0—300 мс (рис. 5, II—2, III—2, IV—2). Иначе говоря, позитивному колебанию ЭЭГ, которое наблюдается при правильном ответе и может быть идентифицировано как P_{300} , соответствует смена активных нейронов обоих выделенных типов, но преимущественно нейронов, активность которых связана с целыми этапами поведения (рис. 5). Сходство рассмотренных распределений для нейронов зрительной и моторной областей коры мозга еще раз подтверждает общемозговой характер системных процессов [10, 11, 12].

Поскольку в интервале, на котором происходит смена совокупностей активных нейронов, одновременно могут быть активны и нейроны, связанные с этапом ожидания предъявления сигнала, и нейроны, связанные с побегом к педали, проверялось, не отражает ли развитие колебания P_{300} изменение числа активных нейронов и среднего уровня спайковой активности. Для тех же 45 клеток зрительной и 44 клеток моторной областей коры сопоставлялась частота спайковой активности на интервале 300 мс перед обнаруженной вспышкой света, где амплитуда медленного негативного отклонения ЭЭГ максимальна, и на отрезке длительностью 300 мс, соответствующем развитию позднего позитивного колебания (т. е. от 250 до 550 мс). Для нейронов зрительной области значения средних частот на этих интервалах составляли 1,03 и 1,12 спайка за 100 мс, для нейронов моторной области — 0,86 и 0,83 спайка соответственно. В обоих случаях средние значения частоты спайковой активности на сравниваемых интервалах достоверно не различались даже для $p=0,2$. Число нейронов, активных до начала развития позитивного колебания, в момент максимальной его амплитуды и после его завершения, не различалось (при том же уровне достоверности). Эти данные показывают, что развитию высокоамплитудного позитивного колебания не соответствует изменение (увеличение или уменьшение) средней частоты спайковой активности рассматриваемых совокупностей нейронов или изменение числа активизирующихся клеток.

Обсуждение результатов

Анализ ЭЭГ-активности в ситуации обнаружения сигнала у человека и у кролика показал, что высокоамплитудное позитивное колебание потенциала, наблюдающегося после обнаруженной вспышки света, может быть идентифицировано как колебание P_{300} и является сходным у человека и у животных по форме, ЛП, по связи с определенными исходами обнаружения сигнала и по

временному соответствию этого потенциала переходу от одного этапа поведения к другому.

Это позволяет использовать полученное в работе соответствие колебания P_{300} и максимума перестроек совокупностей нейронов, обеспечивающих последовательные этапы поведения в ситуации обнаружения сигнала, для объяснения происхождения и психофизиологического значения колебания P_{300} как у животных, так 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 ожидания предъявления сигнала, 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», причем, по-видимому, смена систем более высокого иерархического уровня может произойти только при условии смены систем более низких уровней иерархии. 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 и сопоставимо с перестройкой «текущего содержания психики» [11].

Перестройка активности нейронов в интервале развития колебания P_{300} происходит таким образом, что часть активаций при смене перекрывается во времени, а часть разделена временным интервалом. За счет этого в целом для всей группы нейронов в этот период не происходит ни увеличения или уменьшения уровня импульсной активности, ни изменения числа активных нейронов. Поэтому и наличие, и высокая амплитуда колебания P_{300} , по-видимому, не могут объясняться изменением уровня нейрональной активности, как это предполагалось ранее [21].

Можно предположить, что колебание P_{300} , будучи связано по времени со сменой совокупностей активных нейронов, соответствующих системам различного уровня иерархии, отражает не изменение активности особого класса «нейронов больших систем», а соответствует именно определенному объему изменений межсистемных отношений, сопоставимому с перестройкой «текущего содержания психики», т. е. со сменой состояния «субъекта поведения» в целом.

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, 21], 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 сменяемых межсистемных отношений, 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 можно феноменологически выделить последовательные этапы поведения, которые можно обозначить (как и в настоящей работе) следующим образом: ожидание предъявления сигнала 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 своем названии несет отпечаток $S-R$ -парадигмы. Однако наличие колебания P_{300} в ложных тревогах и сходство его характеристик с P_{300} в правильном ответе у животных (в настоящей работе) и у человека (по данным Сквайрс и др. [22]), а также субъективная идентичность этих исходов обнаружения для испытуемых 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. 21], о наличии волны P_{300} на ожидаемые, но отсутствующие в последо-

вательности стимулы [26], о связи амплитуды P_{300} с завершенностью синтаксических структур [17]. В работах Купера и др. [14] и Дончина [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., напр., 19]. По-видимому, именно связь колебания P_{300} со сменой многих систем, 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} : $P_{за}$, $P_{зв}$ [23], P_{300} на новизну стимуляции [15], которые различаются по амплитуде, топографии, ЛП, специфической связи с экспериментальными переменными, может отражать разные варианты перестройки «текущего содержания психики». В частности возможно, что разный объем перестроек, зависящий от конкретного содержания экспериментальной ситуации, отражается в разной амплитуде позитивных колебаний. Поскольку новизна стимуляции, вызывая ориентировку, прерывает текущее поведение, амплитуда P_{300} в этом случае бóльшая, чем амплитуда $P_{за}$ и $P_{зв}$, может объясняться изменением межсистемных отношений, объем которого соответствует перестройке всего «текущего содержания психики», т. е. смене всех извлеченных из памяти систем. Меньшая амплитуда $P_{зв}$ может быть связана с тем, что в ситуации, типичной для появления этого вида P_{300} , как показывают наши данные, межсистемные отношения перестраиваются в меньшем объеме, так как совокупности систем, соответствующих последовательным этапам поведения, частично перекрываются. В таком случае амплитуда $P_{за}$ отражает еще меньший объем изменений межсистемных отношений в пределах «текущего содержания психики». Можно также предположить, что все позитивные колебания, наблюдающиеся в ЭЭГ, соответствуют перестройкам межсистемных отношений различного ранга, которые постоянно имеют место при осуществлении поведения.

Выводы

1. Высокоамплитудное позитивное колебание ЭЭГ, которое развивается при переходе от ожидания сигнала к «поведению отчета» в ситуации обнаружения сигнала, сходно по своим свойствам у кролика и у человека и может быть идентифицировано как колебание P_{300} .

2. Колебанию P_{300} у кролика соответствует наибольшее число моментов окончания активаций нейронов, связанных с предшест-

вующим этапом поведения, и наибольшее число моментов начала активаций нейронов, связанных с последующим этапом поведения, причем нейроны, активирующиеся на всем этапе ожидания, прекращают разряжаться, а нейроны, активирующиеся на всем этапе побегки к педали, начинают разряжаться преимущественно в интервале 200—600 мс.

3. Предполагается, что колебание P_{300} в отличие от низкоамплитудных позитивных колебаний отражает весьма значительную перестройку межсистемных отношений, соответствующую смене «текущего содержания психики», или состояния «субъекта поведения», и обуславливающую переход от одного этапа поведения к другому.

Литература

1. Александров Ю. И., Гринченко Ю. В. Иерархическая организация элементарного поведенческого акта.— В кн.: Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука, 1979, с. 170—233.
2. Александров Ю. И., Гринченко Ю. В., Швырков В. Б., Ярвилехто Т., Самс М. О детерминации активности нейронов моторной коры в поведении.— Психол. журн., 1983, т. 4, № 2, с. 74—86.
3. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина, 1968. 548 с.
4. Анохин П. К. Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем.— В кн.: Принципы системной организации функций. М.: Наука, 1973, с. 5—61.
5. Бардин К. В. Проблема порогов чувствительности и психофизические методы. М.: Наука, 1976. 396 с.
6. Гринченко Ю. В. Нейрофизиологические механизмы смены отдельных актов в сложном поведении.— В кн.: Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука, 1979, с. 19—71.
7. Гринченко Ю. В., Швырков В. Б. Простой микроманипулятор для исследования нейронной активности у кроликов в свободном поведении.— ЖВНД, 1974, т. 24, вып. 4, с. 870—874.
8. Рутман Э. М. Вызванные потенциалы в психологии и психофизиологии. М.: Наука, 1979. 214 с.
9. Шевченко Д. Г. О детерминации активности нейронов зрительной коры в пищедобывательном поведении.— В кн.: Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука, 1979, с. 92—110.
10. Швырков В. Б. Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М.: Наука, 1978. 240 с.
11. Швырков В. Б. На пути к психофизиологической теории поведения.— Психол. журн., 1982, т. 3, № 2, с. 70—79.
12. Швырков В. Б. Системная детерминация активности нейронов в поведении.— Усп. физиол. наук, 1983, т. 14, № 1, с. 45—66.
13. Швырков В. Б., Возник С. Изучение структуры пищедобывательного поведения.— В кн.: Системные механизмы и мотиваций. М., 1982, с. 31—34.
14. Cooper R., McCallum W. C., Newton P. et al. Cortical potentials associated with the detection of visual events.— Science, 1977, vol. 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, vol. 39, p. 131—143.
16. Donchin E. Surprise!.. Surprise? — Psychophysiology, 1981, vol. 18, N 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, vol. 38, p. 255—262.

18. *Mountcastle V. B.* Some neural mechanisms for directed attention.— In: Cerebral correlates of conscious experience/Ed. Buser, Rongeur-Buser. Amsterdam: North-Holland Publ. Co, 1978, p. 37—52.
19. *McCarthy G., Donchin E.* A metric for thought: A comparison of P₃₀₀ latency and reaction time.— Science, 1981, vol. 211, p. 77—79.
20. *Näätänen R.* Selective attention and evoked potentials in humans — a critical review.— Biol. Psychol., 1975, vol. 2, p. 273—307.
21. *Pritchard W. S.* Psychophysiology of P₃₀₀.— Psychol. Bull., 1981, vol. 89, p. 506—540.
22. *Squires K. C., Squires N. K., Hillyard S. A.* Decision — related cortical potentials during an auditory signal detection task with cued observation intervals.— J. Exp. Psychol. Human Perception and Performance, 1975, vol. 1, p. 268—279.
23. *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, vol. 38, N 4, p. 387—401.
24. *Watanabe M.* Prefrontal unit activity during delayed conditioned discriminations in the monkey.— Brain Res., 1981, vol. 225, p. 51—65.
25. *Weinberg H., Walter W., Cooper R., Aldridge V.* Emitted cerebral events.— EEG and Clin. Neurophysiol., 1974, vol. 36, N 5, p. 449—456.
26. *Wilder M. B., Farley G. R., Starr K. A.* Endogenous late positive component of evoked potential in cat corresponding to P₃₀₀ in humans.— Science, 1981, vol. 211, p. 605—607.

ЭЭГ-СВЯЗИ ПРИ СЛЕЖЕНИИ ЗА ПЕРИОДИЧЕСКИМ СИГНАЛОМ

В. А. ДЕНИСОВ

Использование электроэнцефалографических методов в инженерно-психологических исследованиях имеет свою специфику и должно опираться на общую концепцию инженерной психологии как науки об информационном взаимодействии человека и технических устройств в системах контроля и управления [6], поэтому для исследования организации мозговых процессов человека, выполняющего операторскую деятельность, необходим именно инженерно-психологический подход к анализу ЭЭГ. Он может базироваться на концепции включения, предложенной А. А. Крыловым, — информационные процессы в системе «человек—машина» невозможны без их включения в систему мозга человека—оператора, при этом механизмом преобразования информации является такая внутренняя организация информации (мозговых процессов), которая объединяет входную и выходную формы в единое целое [5].

По нашему мнению, подобная организация невозможна без образования системы мозговых каналов передачи и обработки информации. Они необходимы для обмена и передачи информации между подсистемами при их включении и работе в функциональной системе деятельности.

Другим необходимым условием использования данных ЭЭГ должна быть опора на результаты инженерно-психологических ис-

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
-----------------------	---

Раздел первый

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПСИХИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ

<i>Швырков В. Б.</i> Нейрофизиологическое изучение структуры психики	4
<i>Наатанен Р., Самс М.</i> Ориентировочное поведение и связанные с событиями мозговые потенциалы	23
<i>Монахов К. К.</i> ЭЭГ как отражение программы мозговой активности	31
<i>Сойнинен К., Ярвилехто Т.</i> Существуют ли соматосенсорные вызванные ответы на подпороговые тактильные стимулы?	38
<i>Максимова Н. Е., Александров И. О.</i> Феномен P_{300} и психофизиология поведения	44
<i>Денисов В. А.</i> ЭЭГ-связи при слежении за периодическим сигналом	60
<i>Лютюгинен Х.</i> Психофизиология антиципации: результаты экспериментов, проведенных на человеке	68
<i>Ушакова Т. Н., Свидерская Н. Е., Шустова Л. А.</i> Использование ЭЭГ-показателей для характеристики речевого процесса	93
<i>Русалов В. М.</i> О связи между вариабельностью ВП и пластичностью поведения человека	97
<i>Аладжалова Н. А.</i> Ритмическая организация психических и мозговых функций	103
<i>Данилова Н. Н.</i> Электрофизиологические корреляты активации и обучения	107
<i>Голубева Э. А.</i> О соотношении общих человеку и животным и специально человеческих типологических свойств как факторов индивидуально-психологических различий	119
<i>Гавриш И. В., Равич-Щербо И. В., Шибаровская Г. А., Шляхта Н. Ф.</i> Индивидуальная ЭЭГ, ее онтогенетическая стабильность и генотипическая обусловленность	125
<i>Бодунов М. В.</i> Типы динамики пространственной синхронизации ЭЭГ и умственное напряжение	137

Раздел второй

СЕНСОРНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И ПСИХОФИЗИКА

<i>Ярвилехто Т.</i> Новое сочетание методов изучения нейрофизиологических механизмов психики	142
<i>Лебедев А. Н.</i> Психофизиологические основы восприятия и памяти	154
<i>Хамалайнен Х.</i> Периферические нервные механизмы атонального интервала вибротактильности	159
<i>Александров И. О., Александров Ю. И.</i> Сравнительный анализ влияния закрытия глаз на активность нейронов зрительной и моторной областей коры в поведении	164

<i>Шевыркова Н. А.</i> Активность нейронов зрительной области коры при изменении пространственной организации среды	175
<i>Карпов А. П.</i> Системная организация активности нейронов обонятельной луковицы	185
<i>Вирсу В., Ровамо Ю.</i> Нейрональные детерминанты зрительной контрастной чувствительности	194
<i>Соколов Е. Н.</i> Ориентировочный рефлекс: нейронные механизмы	207
<i>Иваницкий А. М.</i> Изучение причинных связей между физиологическими и психическими феноменами при исследовании восприятия . . .	210
<i>Бардин К. В., Михалевская М. Б., Скотникова И. Г.</i> Возможности и ограничения метода средней ошибки в сенсорных измерениях . . .	216
<i>Дикая Л. Г.</i> Ориентировочный рефлекс и функциональные состояния человека	221
<i>Корж Н. Н.</i> Психофизические аспекты памяти	225
<i>Барабанчиков В. А., Белопольский В. И.</i> Функциональная гибкость глазодвигательной системы человека	230

Раздел третий

НАРУШЕНИЕ ПСИХИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ ПРИ ЛОКАЛЬНЫХ ПОРАЖЕНИЯХ МОЗГА

<i>Вилчки Ю.</i> Изменения сложного восприятия и памяти после фронтотимбической психохирургии	236
<i>Самс М., Вилчки Ю., Ярвилехто Т., Альхо К., Хари Р.</i> Связанные с событиями потенциалы мозга и нарушения внимания у больных с поражениями мозга	246
<i>Салми К., Ханнинен Р., Квиikka П., Пиетаринен С., Хайринен И., Рати Х., Саарилуома П.</i> Нейропсихологическое исследование и реабилитация больных, перенесших инсульт (перспективный план) . .	256
<i>Йолаасмаа Н., Оутакоски Дж., Хирвенойя Р., Тиенари П., Йкахаймо М.</i> Нейрофизиологические нарушения перед и после операции на открытом сердце	265

МОЗГ И ПСИХИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Советско-финский симпозиум

Утверждено к печати Институтом психологии АН СССР

Редактор издательства О. П. Цатурян

Художник Н. Н. Якубовская

Художественный редактор Н. А. Фильчагина

Технический редактор О. М. Гуськова

Корректоры Г. П. Лосева, Л. В. Лукичева

ИБ № 28399

Сдано в набор 13.12.83. Подписано к печати 24.02.84. Т-05535. Формат 60×90^{1/16}.

Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая.

Усл. печ. л. 17,5. Уч.-изд. л. 19,9. Усл. кр. отт. 19,9. Тираж 6600 экз.

Тип. зак. 3516. Цена 1 р. 30 к.

Издательство «Наука» 117864 ГСП-7, Москва В-485

Профсоюзная ул., 90. 2-я типография издательства «Наука»

121099, Москва, Г-99, Публицкий пер., 10