

МЕЖСИСТЕМНЫЕ ОТНОШЕНИЯ В СТРУКТУРЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ: ИССЛЕДОВАНИЕ ЭФФЕКТА ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ В ЗАДАЧЕ ВЫБОРА¹

© 2001 г. Б. Н. Безденежных*, М. В. Бодунов**

*Канд. мед. наук, старший науч. сотр. ИП РАН, Москва

**Канд. психол. наук, ведущий науч. сотр., там же

Испытуемые выполняли задачу сенсомоторного выбора, отвечая быстрым поднятием пальца с клавиши исходной позиции (КИП) и нажатием клавиши отчета (КО), соответствующей одному из двух сигналов, предъявляемых на экран в случайном порядке. На один сигнал они давали ответ в момент его предъявления (быстрый ответ – Б), а на другой – отвечали при его исчезновении с экрана, т.е. через 900 мс после предъявления (задержанный ответ – З). В четырех последовательных сериях улучшалось выполнение задачи: сокращалось время Б и З. На первых этапах выполнения задачи наблюдался эффект последовательности (ЭП), проявляющийся во влиянии предшествующего ответа на время текущего ответа и на латентный период (л. п.) связанного с ним потенциала Р300 в лобных и теменных областях мозга. ЭП носил индивидуальный характер и зависел от формы не только предшествующего, но и текущего ответа. В процессе совершенствования выполнения задачи ЭП исчезал на л. п. Р300 сначала в лобных, а затем в теменных областях мозга, что проявлялось в стабилизации л. п. Р300. При этом л. п. Р300, связанных с Б, становился меньше, чем л. п. Р300, связанных с З. Стабилизация л. п. пиков Р300 способствует улучшению отношений между системами, включенными в определенное ответное действие. Улучшение проявляется не только в вытормаживании лишних систем, но и в согласовании начала активаций систем, обеспечивающих ответное действие. Важная роль в этом согласовании принадлежит вовлеченным в формирование нового опыта нейронам, которые в основном локализованы в лобных областях коры и включаются в функционирование акцепторов результатов действия (АРД) (по П.К. Анохину) последовательных ответов. Формирование АРД ответных действий проявляется в развитии Р300.

Ключевые слова: субъективное ожидание, акцептор результатов действия, межсистемные отношения, лобная и теменная области коры, Р300.

Согласно теории П.К. Анохина, становление индивидуального опыта связано с формированием функциональных систем. Каждая функциональная система формируется на определенном этапе развития и жизнедеятельности индивида для достижения полезного для него результата и во взаимодействии с ранее сформированными системами проявляется как вновь приобретенный опыт [3, 4, 11, 13–15]. На основе приведенных утверждений и экспериментальных данных сделано заключение, что любое поведение или деятельность – это реализация не какой-либо одной системы, а одновременно многих систем разного возраста в их взаимодействии [14, 15]. Внешнее проявление взаимодействия систем есть последовательная реализация поведенческих актов или действий, направленных на достижение этапных результатов деятельности. Внутреннее же проявление этой организации взаимодействующих сис-

тем определяется как психические аспекты деятельности [9, 14, 15]. Б.Ф. Ломов утверждал: «Структура деятельности, любой деятельности едина: она включает и внешнее и внутреннее... Важнейшей задачей психологии в их изучении является разработка такой теории, которая раскрывала бы эти “внешнее” и “внутреннее” в единой структуре» [9, с. 212]. Следовательно, суть одного из подходов к пониманию структуры деятельности состоит в изучении взаимодействия систем, развивающихся при ее реализации и, с одной стороны, определяющих соотношение организма со средой, а с другой – лежащих в основе психических процессов.

По мнению В.Б. Швыркова, между системами существуют как реципрокные, так и синергичные взаимодействия или отношения, которые приводят к “смене состава реализуемых и исключенных систем на каждом отрезке (поведенческого) континуума” [15, с. 104]. Однако это достаточно общее заключение, и конкретные отношения между системами требуют специальных психо-

¹ Работа выполнена при поддержке РГНФ (гранты № 98-06-18009е, 99-6-00169, 00-06-00057а) и РФФИ (грант № 00-15-98838).

физиологических исследований. Мы считаем, что поскольку в результате межсистемных отношений реализуются последовательные действия, то и изучение этих отношений логично осуществлять через анализ внешних характеристик последовательных действий и связанной с ними активности мозга. Эти характеристики носят динамический характер и зависят от эффекта последовательности (ЭП) и тренировки.

ЭП, или влияние предшествующих событий на характеристики текущего и прогнозирование будущего действий, достаточно подробно изучен для цепочки последовательных дифференцированных ответов при выполнении какой-либо задачи выбора из двух альтернатив. По своим проявлениям на время ответа и на показатели связанного с событием потенциала (ССП) ЭП довольно разнообразен. Так, он может проявляться в уменьшении времени ответа на сигналы: как повторяющийся (эффект повторения), так и чередующийся (эффект чередования) [43, 49 и др.], или в увеличении времени ответа на сигнал, который прервал закономерную последовательность сигналов (повторения или чередования) [49, 59]. В ССП наиболее чувствительным к ЭП является позитивный компонент Р300 [22, 49]. ЭП может проявляться в уменьшении амплитуды Р300 в потенциале, связанном с ответом на повторное предъявление сигнала [27, 49, 61], или в увеличении амплитуды [27, 49, 60, 61] и латентного периода пика (л. п.) Р300 [32, 60] в потенциале, связанном с ответом на сигнал, прерывающий цепочку закономерной последовательности сигналов. Многие авторы считают, что эти эффекты определяются структурой последовательности сигналов и в их основе лежит механизм ожидания [27, 32, 43, 60].

Тренировка ведет к совершенствованию выполнения задачи выбора и сопровождается не только сокращением времени ответов и уменьшением числа ошибок, но и снижением ЭП на время ответов и связанные с ними Р300 [18, 59, 60]. Кроме того, наблюдаемые при тренировке различия в динамике активности мозга позволили говорить о ведущей роли передних областей мозга по отношению к задним в формировании последовательных действий [55, 57] и, в частности, системных процессов [7, 15]. Так, в обзорной работе Пиктон и соавторы приходят к выводу о том, что «теменно-височная область коры ответственна за «тактику» ответа (действия) в соответствии с текущей сенсорной информацией, тогда как лобная и лимбическая ответственны за общую стратегию деятельности» [50, с. 458].

В настоящей работе изучались межсистемные отношения при исследовании влияния предшествующего события на время ответов и связанные с ними Р300 в лобных и теменных областях в про-

цессе совершенствования выполнения двухальтернативной задачи сенсомоторного выбора.

Традиционно изучение ЭП ограничивается только сопоставлением характеристик ответа со структурной последовательности предшествовавших сигналов, т.е. их повторения или чередования по отношению к текущему ответу, без учета формы последовательных ответов [51, 60, с. 904]. Поэтому во многих задачах сенсомоторного выбора ответы на альтернативные сигналы по своей форме одинаковы, это – быстрое нажатие соответствующей клавиши в момент предъявления сигнала. Однако известно, что при таких однообразных ответах испытуемые делают очень мало ошибок и быстро достигают лучших результатов в выполнении задачи, что не позволяет подробно изучить сами динамические процессы, сопровождающие выработку навыка [40]. Более того, «подобные ситуации максимально ограничивают самостоятельность испытуемого в определении способов и приемов осуществления деятельности...» [8, с. 104]. Для устранения этого недостатка мы модифицировали традиционную задачу быстрого сенсомоторного выбора из двух альтернатив, а именно: при предъявлении в случайном порядке равновероятных сигналов испытуемый должен как можно быстрее отвечать в **момент начала предъявления** одного сигнала и в **момент прекращения предъявления** другого сигнала. Эти ON и OFF – ответы по своей сути являются быстрым и задержанным (отсроченным) ответами при анализе их от момента предъявления сигнала и основаны на «независимых физиологических механизмах» [56, с. 87], т.е. они представлены разными по отношению к сигналу движениями, а связанные с этими ответами потенциалы отличаются.

Таким образом, парадигма, которую мы обозначаем как «быстрый/задержанный ответ» (Б/З), отвечает условиям, необходимым для экспериментального решения задачи настоящей работы. С одной стороны, отсутствие однообразия в альтернативных ответах приведет к увеличению числа реализаций, необходимых для совершенствования навыка выполнения задачи выбора. С другой стороны, мы можем сравнивать влияния одного и того же предшествовавшего события (сигнал–ответ) на характеристики альтернативных ответов, отражающие различные наборы систем, и влияния разных предшествовавших событий на характеристики ответа одной и той же формы. В эксперименте при условии постоянного сокращения времени ответов в процессе тренировки решались следующие задачи: 1) динамика зависимости времени текущего ответа от формы предшествующего; 2) динамика зависимости л. п. и амплитуды лобных и теменных Р300, связанных с текущим ответом, от форм текущего и предшествующего ответов.

МЕТОДИКА

В экспериментах участвовали 15 испытуемых (9 – женского пола и 6 – мужского; все были правши) в возрасте от 19 до 23 лет, ранее не вовлекавшиеся в исследования, связанные с выполнением задачи выбора.

По данным [61] различия между ССП в задачах выбора более выражены при зрительных сигналах, чем при слуховых, поэтому мы использовали в экспериментах зрительные сигналы в виде простых геометрических фигур [7, 18]. Перед испытуемым, сидящим в удобной позе, на расстоянии 60 см от глаз находился темный экран размером 10 × 10 см. Под экраном располагалась панель с клавишами отчета (КО) и клавишей исходной позиции (КИП), находящейся на равном удалении от КО (подробнее см. [7]). Для одной половины испытуемых сигналами для быстрого и задержанного ответов были выравненные по яркости соответственно вертикальная и горизонтальная полосы, а для другой половины, наоборот, горизонтальная и вертикальная полосы. Длительность обоих сигналов составляла 900 мс, но они исчезали с экрана после снятия пальца с КИП. Для выравнивания условий предъявления сигналов каждый последующий сигнал предъявлялся через 1.5 с после завершения предшествующего ответа.

Ответы выполнялись следующим образом: а) испытуемый смотрит не мигая на центр экрана; б) исходная позиция – указательный палец правой руки находится на КИП; в) в момент предъявления сигнала, обозначающего быстрый ответ, испытуемый должен как можно быстрее поднять палец с КИП и нажать КО, соответствующую данному сигналу, и затем снова вернуть палец на КИП; г) при выполнении задержанного ответа испытуемый должен как можно быстрее поднять палец с КИП в момент исчезновения сигнала с экрана и нажать КО, соответствующую данному сигналу, и затем вернуть палец на КИП. Для избегания артефактов в ЭЭГ от испытуемого требовали по возможности не двигать глазами и в случае необходимости мигать только после нажатия КО.

В целях привыкания к экспериментальной обстановке и для отработки движений пальца от КИП к КО “вслепую” испытуемые обучались давать быстрый и задержанный ответы в простых ситуациях. Одной половине испытуемых предъявляли 50 раз один и тот же сигнал, на который они давали быстрый ответ, другая половина на предъявление этого сигнала давала задержанный ответ; после 3–5 минутного перерыва предъявляли 50 раз альтернативный сигнал, на который испытуемые первой группы давали быстрый, а испытуемые второй группы – задержанный ответ. (Простой ответ в настоящей работе не анализируется.) Задача выбора состояла из 4 повторяющихся серий, после выполнения которых испытуемые отдыхали в течение 3–5 минут. В каждой серии альтернативные сигналы предъявлялись в случайном порядке примерно по 60 раз. После тренировки в простых ситуациях, как было показано ранее [7], движение пальца с КИП на КО носит баллистический характер и занимает относительно стабильный временной интервал. В другом исследовании продемонстрировано, что наиболее динамичным и зависимым от экспериментальной ситуации является временной интервал между началом предъявления сигнала и моментом снятия пальца с КИП [53]. Поэтому в качестве времени ответа мы взяли именно этот интервал. Ошибочными считали: быстрые ответы, время которых превышало 900 мс; задержанные ответы, которые начинались до исчезновения сигнала с экрана; ответы, при которых испытуемые нажимали КО, не соответствующие предъявленным сигналам.

ЭЭГ регистрировали неполяризующимися хлорсеребряными электродами монополярно в отведениях F3, 4 и P3, 4 по международной системе 10–20; индифферентным электродом служили объединенные электроды, прикрепленные к мочкам ушей. Для контроля движений глаз регистрировали вертикальную и горизонтальную составляющие электроокулограммы (ЭОГ). Контактное сопротивление не превышало 5 Ком для ЭЭГ-электродов и 10 Ком – для ЭОГ-электродов. Верхняя граница полосы пропускания регистрирующей

системы составляла 100 Гц, постоянная времени – 2 с. Регистрируемые показатели записывали на магнитные носители памяти.

Обработку результатов проводили на лабораторной ЭВМ Plurimat-S (частота дискретизации – 200 Гц) и персональном компьютере отдельно для каждого испытуемого. Безартефактные отрезки ЭЭГ, связанные с реализацией правильных ответов, усредняли отдельно для каждого из четырех отведений от начала предъявления сигнала. Эпоха анализа – 2 с, точка усреднения находилась посередине. В качестве средней линии была взята средняя величина мгновенных амплитуд (в 20 точках через 5 мс) на 100-мс интервале ЭЭГ до момента предъявления сигнала во всех выбранных в усреднение отрезках ЭЭГ. Усреднение потенциалов проводили по каждой серии отдельно для ответов, завершающих последовательности ББ, ЗБ, ЗЗ, БЗ²; в усреднение попадало не менее 20 отрезков ЭЭГ. В усредненных потенциалах измеряли л. п. пика компонента P300; амплитуду P300 определяли от средней линии до пика. Предварительно проводился визуальный анализ усредненных ССП. Для каждой из этих выборок находили медианы времени ответов. Для удобства анализа из времени задержанных ответов вычитали время задержки, т.е. 900 мс.

При проведении статистического анализа выявляли степень влияния тренировки: 1) на время быстрого и задержанного ответов, а также на латентный период и амплитуду пика P300, связанных с этими ответами, отдельно для лобных и теменных отведений; 2) на ЭП. Факторами в эксперименте были: тренировка – 4 уровня (серии 1/2/3/4) и отведения – 2 уровня (отведения лобные/теменные). Зависимые переменные – направленные влияния (увеличение или уменьшение) предшествующего события на время быстрого или задержанного ответа, на л.п. и амплитуды связанных с этими ответами P300.

Поскольку регистрируемые показатели в процессе тренировки изменяются относительно независимо [60], то в первом случае применяли однофакторный дисперсионный анализ для связанных выборок с последующим множественным сравнением результатов четырех серий по Шеффе. Все сопоставляемые выборки содержали равное количество измерений в каждой серии. Анализ времени быстрого и задержанного ответов проводился по 15 испытуемым, при этом в каждой серии было по 30 измерений медиан времени быстрого (15 ББ + 15 ЗБ) и времени задержанного (15 ЗЗ + 15 БЗ) ответов. Вследствие того, что у 2 испытуемых имелось большое количество артефактов в ЭЭГ от движения глаз и у 2 испытуемых при визуальном анализе не во всех ССП был P300, анализ P300 проводился по 11 испытуемым. Показатели P300 анализировались по отдельности в лобных и теменных отведениях для быстрых и задержанных ответов. Каждая из четырех серий была представлена 44 средними измерениями: по 11 испытуемым брались средние показатели P300 с левого и правого отведений, т.е. 22 измерения для ответа, завершающего одну последовательность, плюс 22 измерения для ответа, завершающего другую последовательность.

Во втором случае – при анализе влияния тренировки – данные по всем испытуемым были разделены на две группы: понижение (–) и повышение (+) величины показателя. Таким образом получены следующие сгруппированные результаты. По направленности ЭП на время ответа: (–) время Б и (+) время Б; (–) время З и (+) время З (по 15 измерений для каждой группы в серии). По направленности ЭП на л. п. P300 в лобных (F) и теменных (P) областях в быстром и задержанном ответах: (–) л. п. F и (+) л. п. F; (–) л. п. P и (+) л. п. P (по 22 измерения для каждой группы в серии). По направленности ЭП на амплитуду P300 в лобных и теменных отведениях в быстром и задержанном ответах: (–) амп. F и (+) амп. F; (–) амп. P и (+) амп. P (по 22 измерения для каждой группы в се-

² Б – быстрый ответ, З – задержанный ответ. Курсивом отмечен текущий ответ.

Таблица 1. Зависимость направленности эффекта последовательности на время текущего ответа и л. п. Р300 (знак в скобках) у отдельных испытуемых от последовательности ответов и самого текущего ответа в четырех сериях

Испытуемые	Последовательности					Испытуемые	Последовательности				
	ББ	ЗБ	БЗ	ЗЗ	Ошибки, %		ББ	ЗБ	БЗ	ЗЗ	Ошибки, %
АНА	+(+)	-()	-()	+(+)	8.6	КИВ	-(+)	+()	-(+)	+()	6.7
	-(+)	+()	-*	+	4.5		-(+)	+()	-()	+(+)	5.3
	-	+	+()	-(+)	1.3		-(+)	+()	-(+)	+()	1.6
	+	-	+	-	0.8		-(+)	+()	-(+)	+()	0.0
АНВ	+(+)	-()	-(+)	+()	5.3	СЕВ	+()	-(+)	-()	+(+)	3.8
	+(+)	-()	-(+)	+()	1.6		+()	-(+)	-()	+(+)	1.3
	+	-	+	-	0.6		+	-	-	+	0.0
	+	-	-	+	0.0		+	-	-	+	0.8
КАН	-()	+(+)	-(+)	+()	1.8	ГЕЛ	+(+)	-()	+()	-(+)	2.7
	-()	+(+)	-(+)	+()	1.4		+(+)	-()	+()	-(+)	1.4
	-()	+(+)	-(+)	+()	0.0		+(+)	-()	+	-	0.0
	-	+	-	+	0.0		+	-	+	-	0.0
КВЕ	-()	+(+)	-(+)	+()	14.3	ШОВ**	-	+	-	+	3.6
	-()	+(+)	-(+)	+()	4.7		+	-	-	+	1.0
	-()	+(+)	-(+)	+()	1.7		+	-	+	-	0.8
	-()	+(+)	-	+	0.8		+	-	+	-	0.0
ШСС	-(+)	+()	-()	+(+)	11.8	ЛОГ**	+	-	-	+	10.0
	-(+)	+()	-()	+(+)	10.7		-	+	-	+	2.7
	-(+)	+()	-	+	5.3		+	-	-	+	1.1
	+	-	-	+	1.0		+	-	+	-	0.0
ОЛА	-()	+(+)	-(+)	+()	14.4	УДВ***	-	+	-	+	20.6
	-()	+(+)	-(+)	+()	3.5		-	+	-	+	17.6
	-	+	-(+)	+()	2.8		-	+	-	+	13.6
	-	+	-	+	1.1		-	+	-	+	9.7
КЛН	-()	+(+)	+(+)	-()	4.6	ММА***	-	+	-	+	22.2
	-()	+(+)	-(+)	+()	2.0		-	+	+	-	14.6
	-()	+(+)	+	-	0.8		-	+	+	-	5.8
	-	+	+	-	0.2		-	+	+	-	8.8
ВАН	+()	-(+)	-(+)	+()	8.1						
	+()	-(+)	-	+	3.4						
	+	-	-	+	0.8						
	+	-	-	+	0.8						

* Пропущенные знаки указывают на отсутствие ЭП на регистрируемый показатель.

** Испытуемые, имеющие в ЭЭГ артефакты от движений глаз.

*** Испытуемые, у которых не произошло существенного сокращения времени ответов и в усредненных ССП не обнаружались явные Р300.

**** Строки соответствуют 1–4-й сериям эксперимента.

рии). Каждая пара в каждой серии сравнивалась по t -критерию для парных случаев. Дисперсионный анализ и сравнение по t -критерию осуществлялись с помощью пакета статистических программ SPSS 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние тренировки на время текущего ответа

Как показал дисперсионный анализ, в процессе тренировки у испытуемых на протяжении четырех серий происходило сокращение времени

быстрого ($F_{3,116} = 5.221, p = .002$) и задержанного ($F_{3,116} = 7.259, p = .000$) ответов. Множественные сравнения по Шеффе выявили следующее: достоверные сокращения времени быстрых и задержанных ответов зафиксированы только между 1-й и 3-й сериями ($p = .036$ и $p = .007$) и между 1-й и 4-й сериями ($p = .007$ и $p = .001$); при сравнении последовательных серий обнаружилась лишь тенденция сокращения времени ответов от 1-й серии к 4-й: 1/2 серии – $p = .627$ для быстрых и $p =$

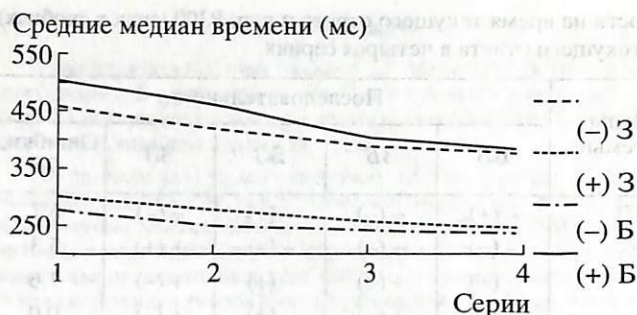


Рис. 1. Динамика времени быстрого и задержанного ответов, сгруппированных по направленности на них ЭП, при тренировке.

(+)Б и (+)З – увеличение времени ответа под действием ЭП.

(-)Б и (-)З – уменьшение времени ответа под действием ЭП.

= .190 для задержанных ответов; 2/3 серии – $p = .441$ для быстрых и $p = .592$ для задержанных ответов; 3/4 серии – $p = .951$ для быстрых и $p = .903$ для задержанных ответов.

Влияние предшествующего события на время ответов в процессе тренировки

Сравнение времени быстрого ответа в последовательностях ББ и ЗБ и времени задержанного ответа – БЗ и ЗЗ показало, что время текущего ответа зависит от формы предшествующего. После одной формы ответа это время более короткое (-), чем время такого же ответа после другой формы ответа (+), т.е. наблюдается ЭП первого порядка. В табл. 1 приведены направленности ЭП в разных последовательностях ответов для каждого испытуемого. Данные этой таблицы говорят о том, что направленность ЭП на время быстрого (Б) и задержанного (З) ответов: а) носит индивидуальный характер; б) зависит от формы не только предшествующего, но и текущего ответа; в) может меняться в процессе тренировки.

На рис. 1 (по данным всех испытуемых) показана динамика времени быстрого и задержанного

ответов, сгруппированных по направленности на них ЭП, в 4 последовательных сериях. Сокращение времени обеих форм ответов в процессе тренировки сопровождалось постепенным снижением зависимости этого времени от предшествующего события, причем, как видно из табл. 2, ЭП на время быстрого ответа исчез в 4-й серии.

Влияние тренировки на латентный период Р300

В процессе тренировки л. п. Р300, связанных как с быстрыми, так и с задержанными ответами, претерпевают достоверные изменения. Л. п. Р300, связанных с быстрыми ответами, сокращаются в лобных ($F_{3,172} = 26.759, p = .000$) и теменных ($F_{3,172} = 42.399, p = .000$) областях. Л. п. Р300, связанных с задержанными ответами, увеличиваются в лобных ($F_{3,172} = 27.931, p = .000$) и теменных ($F_{3,172} = 23.660, p = .000$) областях. При множественном сравнении по Шеффе (табл. 3) оказалось, что достоверные изменения л. п. Р300 в лобных областях произошли уже во 2-й серии; в последующих сериях достоверных изменений этого показателя не происходило. По данным табл. 3 достоверные изменения л. п. Р300 в теменных областях с последующей стабилизацией этого показателя произошли только в 3-й серии.

Влияние предшествующего события на латентный период Р300 в процессе тренировки

При визуальном анализе усредненных ССП было выявлено, что л. п. Р300, как и время ответа, варьируют в зависимости от формы предшествующего ответа; при этом ЭП имел однонаправленное действие на л. п. Р300, зарегистрированных во всех четырех отведениях. Направленность ЭП на л. п. Р300, связанных с ответами, завершающими разные последовательности, представлена в табл. 1 (знаки в скобках). На основании данных этой таблицы можно заключить, что:

1. Направленность ЭП на л. п. Р300 определяется не только предшествующим ответом, но и формой текущего ответа, с которым данный потенциал связан. Так у 9 (из 11) испытуемых один и тот же предшествующий ответ оказывал противоположные влияния на л. п. Р300, связанных с разными формами ответов. В качестве иллюстрации данного заключения на рис. 2 представлены усредненные ССП испытуемого АНВ в левых лобном и теменном отведениях. Видно, что в 1-й серии л. п. Р300, связанного с быстрым ответом, больше, если ответу предшествует быстрый ответ по сравнению с ситуацией, когда быстрому ответу предшествует задержанный ответ. Обратная закономерность происходит с л. п. Р300, связанного с задержанным ответом, – предшествующий этому ответу быстрый ответ приводит к

Таблица 2. Сравнение времени ответов, сгруппированных попарно по направленности на них ЭП, в каждой серии

Сравниваемые пары	Серия	t	df	p
(-)время Б/(+)время Б	1-я	5.302	14	.000
	2-я	3.552	14	.003
	3-я	4.096	14	.001
	4-я	1.608	14	.130
(-)время З/(+)время З	1-я	3.188	14	.007
	2-я	4.356	14	.001
	3-я	3.130	14	.007
	4-я	3.001	14	.010

Таблица 3. Множественные сравнения л. п. Р300 лобных и теменных отведений, связанных с быстрыми и задержанными ответами, по Шеффе*

Форма ответа	Отведения	Серия	Число измерений	Различающиеся подмножества ($\alpha = .05$)		
				1	2	3
Быстрый	Лобные	4-я	44	305.682		
		3-я	44	307.296		
		2-я	44	315.864		
		1-я	44		345.432	
Быстрый	Теменные			$p = .258$	$p = 1.000$	
		4-я	44	307.091		
		3-я	44	308.296		
		2-я	44		334.477	
Задержанный	Лобные	1-я	44			354.082
		2-я	44			$p = 1.000$
		3-я	44			
		4-я	44			
Задержанный	Теменные			$p = .996$	$p = 1.000$	
		1-я	44	347.659		
		2-я	44		375.341	
		3-я	44		376.659	
Задержанный	Лобные	4-я	44		376.864	
				$p = 1.000$	$p = .984$	
		1-я	44	350.409		
		2-я	44	359.773		
Задержанный	Теменные	3-я	44		375.364	
		4-я	44		377.886	
				$p = .111$	$p = .931$	

* Представлены средние л. п. Р300 выборки.

Таблица 4. Сравнение л. п. Р300, сгруппированных попарно по направленности на л. п. эффекта последовательности, в каждой серии

Форма ответа/Сравниваемые пары	Серия	t	df	p	Форма ответа/Сравниваемые пары	Серия	t	df	p
Быстрый	1-я				Быстрый	3-я			
(-) л.п. F/(+) л.п. F		4.296	21	.000	(-) л.п. F/(+) л.п. F		1.436	21	.166
(-) л.п. P/(+) л.п. P		7.287	21	.000	(-) л.п. P/(+) л.п. P		1.143	21	.266
Задержанный					Задержанный				
(-) л.п. F/(+) л.п. F	2-я	6.685	21	.000	(-) л.п. F/(+) л.п. F	4-я	.190	21	.851
(-) л.п. P/(+) л.п. P		5.352	21	.000	(-) л.п. P/(+) л.п. P		5.295	21	.000
Быстрый					Быстрый				
(-) л.п. F/(+) л.п. F		1.772	21	.091	(-) л.п. F/(+) л.п. F		.167	21	.869
(-) л.п. P/(+) л.п. P	Задержанный	4.242	21	.000	(-) л.п. P/(+) л.п. P	Задержанный	1.022	21	.319
(-) л.п. F/(+) л.п. F		1.741	21	.096	(-) л.п. F/(+) л.п. F		.062	21	.951
(-) л.п. P/(+) л.п. P		5.212	21	.000	(-) л.п. P/(+) л.п. P		.339	21	.738

уменьшению, а предшествующий задержанный ответ – к увеличению л. п. Р300.

2. Один и тот же предшествующий ответ может оказывать неоднозначное влияние на л. п. Р300, связанного с одной и той же формой ответа у разных испытуемых.

3. Направленность ЭП на время ответа и л. п. Р300 может быть противоположной. Этот фено-

мен наблюдался у 5 испытуемых в быстром ответе и у 7 – в задержанном ответе.

Как уже отмечалось выше, в процессе многократного выполнения задачи выбора л. п. Р300, связанных с быстрым ответом, сокращаются, а л. п. Р300, связанных с задержанным ответом, увеличиваются до величины, характерной для данной формы ответа (рис. 2, 3). Параллельно с изменением л. п. Р300 уменьшается и затем исче-

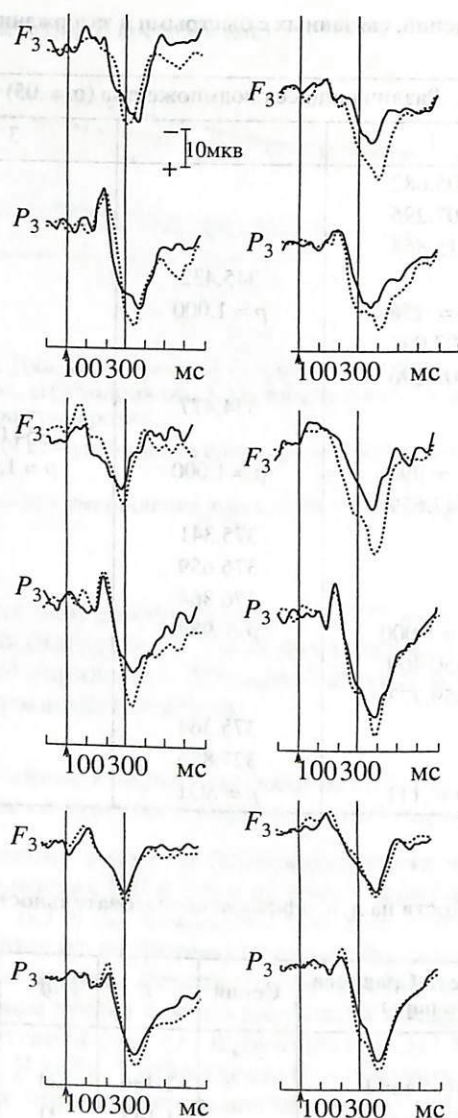


Рис. 2. Динамика латентного периода пика 300 в потенциалах, связанных с быстрым (левый столбик) и задержанным ответами (правый столбик), в процессе тренировки выполнения задачи выбора (исп. АНВ).

F3 – потенциалы, зарегистрированные в левом лобном отведении. P3 – потенциалы, зарегистрированные в левом теменном отведении. Сплошная линия – потенциалы, связанные с соответствующим ответом, которому предшествовал быстрый ответ; пунктирная – потенциалы, связанные с соответствующим ответом, которому предшествовал задержанный ответ. В усреднении выбрано по 50 безартефактных фрагментов ЭЭГ. Первая, вторая и третья строки соответствуют 1-й, 2-й и 4-й сериям эксперимента. Стрелкой указан момент предъявления сигнала.

зает зависимость этого показателя от ЭП (табл. 4). При попарном сравнении выборок с разнонаправленным действием ЭП на л. п. P300 оказалось, что достоверность этого разнонаправленного действия на л. п. P300 в лобных отведениях исчезает уже во 2-й серии, а на л. п. P300 в теменных отведениях – в 3-й и 4-й сериях.

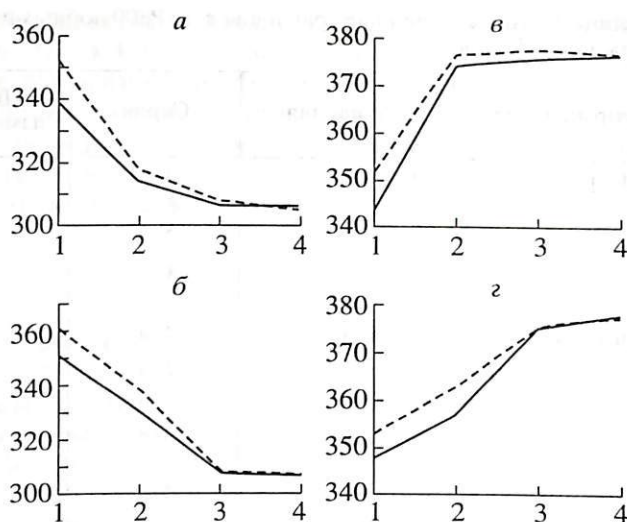


Рис. 3. Динамика латентных периодов P300 в лобных (а и б) и теменных (б и г) областях, связанных с быстрыми (а и б) и задержанными (б и г) ответами, сгруппированных по направленности на них ЭП, при тренировке. Сплошная линия – л. п. P300, которые уменьшаются под действием ЭП; пунктирная – л. п. P300, которые увеличиваются под действием ЭП.

По вертикали – л. п. P300 в мс, по горизонтали – номера экспериментальных серий.

Влияние тренировки и предшествующего события на амплитуду P300

Общей закономерности ЭП на амплитуды P300 ССП, связанных с тем или иным ответным действием, не выявлено. В процессе тренировки эта амплитуда имеет тенденцию уменьшаться в потенциалах, связанных с быстрым ответом ($p = .07$), и увеличиваться в потенциалах, связанных с задержанным ответом ($p = .055$). Кроме того, как показывает t -критерий для парных случаев, амплитуда P300 больше в теменных, чем в лобных отведениях – для P300, связанных с быстрыми ответами: $t = 6.086$, $df = 175$, $p = .000$; для P300, связанных с задержанными ответами: $t = 3.926$, $df = 175$, $p = .000$.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как показали результаты экспериментов, каждое ответное действие в сенсомоторной задаче выбора сопровождается регистрируемыми в лобных и теменных отведениях ССП, в которых наиболее выраженным компонентом является P300. При этом данный компонент чувствителен к предшествующему ответу (событию). Какие же процессы, сопровождаемые развитием P300 и чувствительные к предшествующим событиям, включаются в выполнение дифференцированных ответов? Сам феномен ЭП дает ответ на этот вопрос. В настоящее время существует экспериментально доказанное утверждение, что ЭП свя-

зан с “субъективным ожиданием”, “моделью”, “схемой” будущей ситуации и действия в ней [8, 17, 26, 27, 59, 64 и др.]. Субъективное ожидание проявляется у человека как “непреодолимая тенденция ожидать определенных событий, даже если это полностью иррационально, например, при вероятностном характере внешних событий” [59, с. 598] и “испытываемые постоянно осуществляют избирательную подготовку к реакциям” [8, с. 129]. Существуют прямые доказательства того, что процессы, отражающиеся в Р300, связаны с будущими событиями и действиями. Так, в исследованиях Е. Дончина с соавторами [26] испытуемые должны были нажимать ту или иную кнопку в соответствии с предъявляемым на экран женским или мужским именем. Авторы для анализа выбрали две группы пар последовательных ответов, где первый ответ ошибочный, второй в одной группе – снова ошибочный, а в другой группе – правильный. Оказалось, что амплитуда Р300, связанного с первым ответом в последовательности “ошибочный – ошибочный ответ”, меньше таковой в последовательности “ошибочный – правильный ответ”. В работе Мансона с соавторами [49] показано, что амплитуда Р300, связанного с реализацией ответа n , возрастала только тогда, когда испытуемый ожидал альтернативный, а не повторный сигнал в реализации $n + 1$.

Обнаруженная нами индивидуальная зависимость времени ответа и л. п. пика Р300 от предшествующего действия подтверждает общепринятый вывод о том, что ожидание строится на основе оценки субъектом предшествующей последовательности альтернативных сигналов [8, 49, 60, 61]. Следовательно, в развитии Р300 отражаются мозговые процессы, которые связаны с прогнозированием будущих событий, построенном на субъективной оценке вероятностей предъявления предшествующих сигналов. Что представляют собой эти процессы? В настоящее время наиболее известной концепцией, описывающей мозговые процессы, которые находят выражение в Р300, является предложенная Дончиным с соавторами концепция обновления субъективной модели внешней среды [25, 26]. Она была построена в рамках когнитивной психофизиологии, широко использующей метафору информационных процессов. При построении концепции авторы, исходя из обоснованного выше факта, что Р300 связан с прогнозированием следующего сигнала. Другим важным фактом является описанное в ряде работ отсутствие строгой корреляции между л. п. пика Р300 и временем ответа в задачах выбора [19, 25, 60]. Это дало основание авторам исключить из предполагаемых процессов, отражающихся в развитии Р300, процессы, связанные с выбором и реализацией двигательных компонентов текущего ответного действия. Суть концепции заключается в том, что субъект в своих дей-

ствиях пользуется репрезентированной в мозговых процессах моделью внешней среды. Любое значимое изменение внешней среды сопровождается обновлением ее субъективной модели, что и отражается в развитии Р300. В обновлении модели участвуют “стратегические” информационные процессы, которые вовлечены в планирование и контроль поведения. Эти процессы связаны с субъективным отражением вероятностей событий во внешней среде и их прогнозированием для оптимизации последующих действий. Определенные физические события, будь то сигналы или двигательные ответы, вносят свою вклад в этот поток процессов. “Тактические” же информационные процессы, которые протекают одновременно со “стратегическими” и ответственны за выбор ответа в текущем ответном действии, по мнению авторов, скорее всего, не отражаются на развитии Р300 [26].

Однако концепция обновления модели внешней среды не объясняет источников и механизмов формирования, а также времени протекания “стратегических” и “тактических” информационных процессов. Нам кажется искусственным предположение об этих двух информационных процессах, которые протекают вне связи друг с другом, хотя и одновременно, и осуществляют контроль над механизмами поведения. С позиций этой концепции непонятно, почему именно в интервале развития Р300 обновляется модель внешней среды? Концепция не объясняет ни зависимости характеристик Р300 от формы текущего ответа, ни динамики характеристик Р300 в процессе совершенствования деятельности, ни связи этой динамики с областью регистрации потенциала. Еще одним недостатком модели является то, что в ней остается непонятной роль таких внутренних факторов, влияющих на параметры Р300, как объем извлекаемое из памяти материала [47], уровень мотивации испытуемого [41] или степень его активности [51]. Более того, факт, положенный в основу концепции, – отсутствие в характеристиках Р300 проявления процессов, связанных с двигательным компонентом текущего ответного действия, – спорен. Так, в некоторых работах показана прямая корреляция между характеристиками Р300 и временем ответа [58]. Другие авторы считают, что в основе ЭП на время ответа, амплитуду и л. п. Р300 лежит общий механизм ожидания (см., например, [44]).

При рассмотрении феноменов, связанных с Р300, с позиции теории функциональных систем вопрос об описанных гипотетических информационных процессах не ставится. Речь может идти только о формировании и реализации определенных систем и об их взаимоотношениях при осуществлении деятельности. Тем не менее в своих рассуждениях мы исходили из идеи Дончина с соавторами о связи процессов, включенных в прогнозирование,

с электрическим показателем мозговой активности – Р300 и использовали аргументы, которые подтверждают эту мысль. Итак, известно, что функциональные системы каждый раз формируются заново. Формирование любой системы происходит благодаря процессу афферентного синтеза (АС) и образованию акцептора результатов действия (АРД) [3, 4]. Именно в процессе АС существенную роль играют перечисленные выше внешние и внутренние факторы, влияющие на Р300, и именно АРД является механизмом, лежащим в основе предвосхищения будущего события. С позиций системного подхода субъективное ожидание есть психический аспект АРД. Отсюда мы предполагаем, что развитие Р300 связано с процессами АС и образования АРД системы будущего ответного действия.

В связи со сказанным выше важно отметить, что при выполнении задачи выбора формирование последующего ответного действия начинается на фоне реализации текущего. На это указывает тот факт, что Р300 развивается до двигательного проявления ответного действия. Перекрытие во времени последовательных мозговых процессов показано в разных психофизиологических исследованиях [20, 43, 53], в том числе при регистрации активности отдельных нервных клеток у животных в циклическом пищедобывательном поведении [1]. При анализе поведенческих показателей выявлено, что перекрытие текущего и развивающегося последующего поведенческих актов происходит в любых координированных действиях, будь то груминговое поведение грызунов [31] или речевая деятельность у человека [45]. Следует отметить, что в такой деятельности, так напечатание текста, перекрытие систем сопровождают последовательные акты разного уровня сложности – напечатание буквы и слова [6]. Таким образом, формирование систем последующего действия на фоне реализации систем текущего можно признать универсальным феноменом при выполнении последовательных действий и проявлением опережающего отражения действительности. Это свойство межсистемных отношений обеспечивает интеграцию поведенческих актов в целостное континуальное поведение (см., например, [31]).

Возникает вопрос: почему формирование АРД будущего акта происходит в определенный временной интервал текущего ответного действия? Стабилизация л. п. Р300 и тенденция установления амплитуды на величинах, характерных для текущего ответа, указывают на то, что формирование систем будущего ответа происходит в соответствии с закономерностями развития текущего ответа. Какие это закономерности? Во-первых, при исследовании быстрых ответов методом аддитивных факторов Стернберга [62] было обнаружено, что эти действия состоят из двух иден-

тифицируемых перекрывающихся актов – распознавания сигнала и движения, завершающего ответное действие [53]³. При реализации задержанного ответа активируется несколько дополнительных систем, которые отсутствуют в быстром ответе. Так, например, активность половины исследованных нейронов в лобных областях коры была связана с задержкой движения [36]. При этом у одних нейронов активность была связана с предъявленным сигналом (“looking back” – клетки), у других – с будущим движением (“looking forward” – клетки), третья группа клеток имела характерную импульсную активность с постепенным увеличением или уменьшением частоты на протяжении всей задержки, что указывает на их участие в контроле времени задержки. Предполагается, что активность этих клеток вовлечена в когнитивный процесс, интерпретируемый как “контроль времени задержки” [54], “сенсорное и мнемоническое внимание и подготовка к двигательному ответу” [35], “процесс по обработке информации о времени” [29]. Во-вторых, Р300 развивается в переходный период от когнитивных актов к исполнительным (двигательным) [44, 53] и, что очень важно, величина л. п. Р300 прямо зависит от числа когнитивных актов [32]. В задержанном ответе когнитивных актов (систем) больше, чем в быстром, поэтому и л. п. Р300, связанного с задержанным ответом, больше, чем л. п. Р300, связанного с быстрым ответом. Поскольку часть систем двух последовательных актов перекрывается, а амплитуда Р300 имеет прямую зависимость от числа перекрывающихся систем (см., например, [41]), то становится понятной тенденция увеличения амплитуды Р300 в задержанном ответе по сравнению с быстрым. В-третьих, переходный период от когнитивных актов к исполнительным является чувствительным к внешним по отношению к системам акта воздействиям, тогда как в период реализации каждого поведенческого акта эта чувствительность снижена [31]. Такая закономерность подтверждена многочисленными экспериментальными данными. С одной стороны, как было уже отмечено, ни один компонент ССП, кроме Р300, не имеет устойчивой, закономерной чувствительности к предшествующим событиям [49]. Далее, при тестировании методом вторичной реакции временного интервала от 260 до 409 мс текущего ответа оказалось, что время этой реакции зависит от момента предъявления тестирующего сигнала в исследуемом интервале, причем эта зависимость проявляется в виде U-образной кривой, пик которой, т.е. минимальное время, характерен для реакции на сигнал, предъявленный че-

³ Одновременно с реализацией акта распознавания сигнала развивается подготовительная фаза движения, проявляющаяся в виде латерализованного потенциала готовности в ЭЭГ и недифференцированной мышечной активности [19, 20, 39].

рез 310 мс после начала развития текущего ответа [65, рис. 2]. С другой стороны, показано, что в периоды реализаций этих актов представляющие их системы становятся доминирующими в активности мозга и, по-видимому, блокируют активность систем, не относящихся к текущему акту. Так, известно, что: а) чувствительность к тактильным раздражителям нейронов теменной области обезьян резко снижается, когда обезьяна смотрит на предмет-мишень, которую нужно достать лапой [38]; амплитуда потенциала, вызванного раздражением срединного нерва предплечья, подавлялась, если это раздражение осуществлялось через 180–200 мс после сигнала, на который испытуемый должен дать соответствующий ответ в задаче “быстрый – свернутый ответ” [37]; б) во время активных движений наблюдается снижение интенсивности афферентных влияний с кожной поверхности у кошки и человека [21]; у нейронов моторной коры обезьян снижается чувствительность к кинестетическим воздействиям во время баллистических движений [34]. Таким образом, отмеченные выше закономерности позволяют утверждать, что развитие АС и формирование АРД могут осуществляться только в период смены систем когнитивного акта на системы исполнительного акта. В период же реализации поведенческие акты, а точнее – обеспечивающие их системы, защищены от внешних по отношению к этим системам процессов. При этом в задержанном ответе, если судить по величине л. п. Р300, процессы, связанные с формированием АРД, осуществляются позднее, чем в быстром ответе, потому что в задержанном ответе по сравнению с быстрым реализуется большее количество систем, обеспечивающих когнитивные акты.

С учетом сказанного можно заключить: динамика л. п. Р300 и времени ответа в первых сериях экспериментов отражает неустойчивость отношений между системами когнитивных и исполнительных (двигательных) актов, включенных в текущий ответ, и зависимость этих отношений от факторов формирования систем будущего ответа, что отражается на развитии ЭП. Поскольку формирование систем строится на основе субъективного прогноза, то и направленность ЭП на время ответа и л. п. Р300 (табл. 1) носит индивидуальный характер. Общим для испытуемых является то, что стабилизация и синхронизация л. п. пиков Р300 в разных областях мозга сопровождаются постепенным сокращением времени ответа. У тех испытуемых, у которых не наступает такой стабилизации, сохраняется большое количество ошибочных ответов и нет сокращения времени ответа [7]. Таким образом, стабилизация л. п. пиков Р300 на временном интервале, характерном для определенной формы ответа, рассматривается как показатель совершенствования изучаемой

деятельности испытуемого в вероятностной среде благодаря формированию устойчивых отношений между реализующимися системами в текущем ответе [7].

Какие механизмы лежат в основе формирования устойчивых межсистемных отношений? Мы считаем, что ответ на этот вопрос можно найти при анализе особенностей лобных и теменных областей головного мозга. Полученная в экспериментах последовательная стабилизация активности мозга по показателям ССП первоначально в лобных, а затем в теменных областях в процессе совершенствования выполнения задач выбора была проанализирована нами и ранее [7, 18]. Опережающая роль лобных областей мозга по отношению к теменным областям в формировании навыка выполнения последовательных двигательных ответов показана также при отображении активности мозга методами функционального магнитного резонанса [55] и позитронной эмиссионной томографии [57]. Клинические, нейрофизиологические и психофизиологические данные указывают на то, что поражение каждой из этих структур приводит к нарушению только определенных аспектов поведения. При всем разнообразии этих нарушений, определяемых условиями тестирования или эксперимента, мы выделим только те, которые наблюдаются при попытке выполнить ряд последовательных действий. Так, поражение теменных областей сопровождается неспособностью животного или пациента оценить значение предъявленного сигнала и начать простой двигательный ответ [23]. Только при поражении лобных долей нарушается выполнение в определенной последовательности дифференцированных поведенческих актов у животных и человека [12, 63]. Причина заключается в следующем: “лобные” больные и животные с удаленными лобными структурами обладают повышенной чувствительностью к предшествующим действиям [48] из-за невозможности подавления интерферирующих влияний от альтернативных событий и действий [36], что приводит к трудности последовательного перехода от одного акта к другому и развитию персевераций [5, 10]. Таким образом, полученные нами различия между лобными и теменными ССП при выполнении задачи сенсомоторного выбора можно объяснить тем, что из лобных и теменных областей в системы этой деятельности включаются нейроны в основном с разными функциональными возможностями. По-видимому, из теменных областей в системные процессы переходят нейроны, обеспечивающие системы простых актов: распознавание сигналов и двигательные акты, а из лобных областей в системные процессы в основном вовлекаются нейроны, активность которых способствует реализации поведенческих актов в определенной последовательности.

Если распознавание сигналов и двигательные акты не требуют специального обучения и испытуемый просто использует ранее приобретенные навыки, то последовательное выполнение ответов совершенствуется при тренировке. В случаях когда ССП не стабилизируется в лобных отделах, они не стабилизируются и в теменных областях, и это сопровождается отсутствием динамики совершенствования навыка [7, 18]. Отсюда можно заключить, что в совершенствовании изучаемого навыка нейронам лобных структур принадлежит особая роль. Как уже отмечено, они обеспечивают осуществление поведенческих актов в определенной последовательности. Поскольку смена поведенческих актов возможна только при определенных взаимоотношениях включенных в них систем (самого разного возраста), постольку можно утверждать, что нейроны лобной коры обеспечивают определенную последовательность активации этих систем в реализующейся деятельности и тем самым способствуют совершенствованию и стабилизации межсистемных отношений в новом индивидуальном опыте. В соответствии с системно-эволюционным подходом нейроны лобной коры специализируются относительно этого нового опыта [14, 15].

Представленные ниже в определенной логической последовательности факты, полученные разными авторами, дают нам основание подтвердить данное предположение. *Первое* – исследования мозга методом магнитного резонанса (MRI) с одновременной регистрацией ЭЭГ показали, что существенный вклад в компонент Р300 вносит активность корковых клеток [33]. *Второе* – активность этих клеток угнетается алкоголем, поскольку острое введение его вызывает в лобных областях человека значительное уменьшение амплитуды пика Р300, чем в других областях мозга [46]. *Третье* – результаты ряда исследований подтверждают, что острое введение алкоголя блокирует активность тех нервных клеток, которые обеспечивают реализацию вновь сформированных систем [2, 16]. И наконец, в экспериментах на обезьянах, у которых разрушали различные структуры мозга, только при удалении лобной коры наблюдалось выраженное нарушение выполнения нового навыка последовательных действий, как внутренне, так и внешне иницируемых, тогда как старые навыки не изменялись [24, 36]. При этом чем более новое действие предлагается для выполнения, тем большую роль в его реализации играет префронтальная кора [36]. Следует отметить, что нейроны, специализированные относительно нового опыта в выполнении последовательных действий (назовем их “новые” нейроны), по-видимому, локализованы во многих структурах мозга [14, 15]. Дело в том, что лобная кора, занимающая 1/3 неокортекса, формируется значительно позже других образо-

ваний мозга и поэтому никак не может быть вовлечена в обеспечение последовательности поведенческих актов на начальных этапах постнатального развития. В отсутствие развитой лобной коры эту роль выполняют нейроны других структур. Это утверждение с очевидностью вытекает из экспериментов П.Н. Коровина (1956) и Л.Г. Воронина с сотр. (1960) (цит. по [5]), которые не обнаружили видимых нарушений выработки навыка последовательных действий у молодых обезьян с удаленной лобной корой в отличие от старых обезьян. По-видимому, с возрастом доля “новых” нейронов в лобной коре увеличивается.

Каким образом вновь вовлеченные в индивидуальный опыт нейроны обеспечивают определенную последовательность реализаций систем? Если исходить из инвариантного принципа построения функциональных систем, то очевидно, что эти “новые” нейроны включаются в функциональную систему ответного действия наравне с ранее существовавшими (“старыми”) системами и взаимодействуют с ними. Следовательно, можно утверждать, что “новые” нейроны могут взаимодействовать со “старыми” системами только тогда, когда эти системы оказываются открытыми, т.е. во время формирования у них акцепторов результатов действия (АРД). На основании факта развития Р300 во всех структурах мозга можно полагать, что при последовательных действиях процессы АС и формирования АРД одновременны для всех систем, вовлеченных в реализацию будущего действия. Взаимодействуя со “старыми” системами через их АРД, “новые” нейроны не изменяются функциональной значимости систем (т.е. их направленности на достижение определенных результатов, поскольку именно по этому функциональному признаку они и были включены в большую систему), а лишь определяют время начала их реализации.

Таким образом, взаимодействие между системами текущего ответа осуществляется через их акцепторы результатов действия, которые формируются одновременно на фоне текущего ответа и составляют общий АРД будущего ответа. Совершенствование выполнения задачи выбора происходит за счет не только вытормаживания лишних систем, но и согласования времени активации систем, обеспечивающих ответ. Инициация этого совершенствования исходит из акцептора результатов действия ответа, в активности которого важная роль принадлежит “новым” нейронам.

ВЫВОДЫ

1. При выполнении последовательных ответных действий в задаче сенсомоторного выбора испытуемые прогнозируют будущее ответное

действие на основании субъективной оценки вероятностного распределения предшествующей последовательности сигналов.

2. С системных позиций субъективное прогнозирование является психическим аспектом АРД (по П.К. Анохину), формирование которого отражается в развитии Р300.

3. АРД будущего ответного действия формируется на фоне реализации текущего ответного действия.

4. Время формирования АРД определяется межсистемными отношениями текущего ответного действия. При совершенствовании этих отношений время формирования АРД стабилизируется на временном интервале, характерном для текущего ответного действия.

5. Совершенствование межсистемных отношений проявляется не только в устранении лишних систем, но и в фиксации определенной временной последовательности активаций систем текущего действия.

6. Определенная последовательность активации систем обеспечивается вновь вовлекаемыми в системные процессы нейронами, преобладающее число которых локализовано в лобных областях мозга.

7. Предполагается, что эти "новые" нейроны включены в функционирование АРД ответных действий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров И.О., Максимова Н.Е. Функциональное значение колебания Р300 // Психол. журн. 1985. Т. 6. № 2. С. 86–95.
2. Александров Ю.И., Самс М., Лавикайнен Ю., Рейникайнен К., Наатанен Р. Зависимость свойств связанных с событиями потенциалов от возраста элементов субъективного опыта, актуализируемых при категоризации слов родного и иностранного языков // Психол. журн. 1997. Т. 18. № 1. С. 133–145.
3. Анохин П.К. Проблемы высшей нервной деятельности. М.: Изд-во АМН СССР, 1949.
4. Анохин П.К. Избранные труды. Философские аспекты теории функциональных систем. М.: Наука, 1978.
5. Батуев А.С. Эволюция лобных долей и интегративная деятельность мозга. Л.: Медицина, 1973.
6. Безденежных Б.Н., Пашина А.Х. Структура ЭЭГ активности при печатании предложения на пишущей машинке // ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 185–197.
7. Безденежных Б.Н. Динамика ЭЭГ-потенциалов при выполнении задач на внимание // Психол. журн. 1993. Т. 14. № 1. С. 120–130.
8. Конопкин О.А. Психологические механизмы регуляции деятельности. М.: Наука, 1980.
9. Ломов Б.Ф. Методологические и теоретические проблемы психологии. М.: Наука, 1984.
10. Лобные доли и регуляция психических процессов / Под ред. А.Р. Лурии, Е.Д. Хомской. М.: Изд-во МГУ, 1966.
11. Пономарев Я.А. Психологическое и физиологическое в системе комплексного исследования // Системный подход к психофизиологической проблеме. М.: Наука, 1982. С. 5–10.
12. Прибрам К. Современные исследования функций лобных долей мозга у обезьяны и человека // Лобные доли и регуляция психических процессов / Под ред. А.Р. Лурии, Е.Д. Хомской. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 117–132.
13. Швырков В.Б. О системных основах психофизиологии // Системный подход к психофизиологической проблеме. М.: Наука, 1982. С. 10–23.
14. Швырков В.Б. Что такое нейрональная активность и ЭЭГ с позиций системно-эволюционного подхода // ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 253–269.
15. Швырков В.Б. Введение в объективную психологию. М.: Изд-во ИП РАН, 1995.
16. Alexandrov Yu.I., Grinchenko Yu.V., Laukka S., Jarvilehto T., Maz V.N., Svetlaev I.A. Acute effect of ethanol on the pattern of behavioral specialization of neurons in the limbic cortex of the freely moving rabbit // Acta physiologica Scandinavica. 1990. V. 140. P. 257–268.
17. Bertelson P. Sequential redundancy and speed in a serial two-choice responding task // Quarterly Journal of Experimental Psychology. 1961. V. 13. P. 90–102.
18. Bezdenzhnykh B.N. Practice-dependent changes in sequential effect on the P-3 in a quick go/delay go task // 8th World Congress of Psychophysiology. Abstract. Tampere, Finland, 1996. P. 113.
19. Coles M.G.H., Gratton G., Bashore T.R., Eriksen Ch.W., Donchin E. A Psychophysiological investigation of the continuous flow model of human information processing // Journal of experimental psychology: human perception and performance. 1985. V. 11. № 5. P. 529–553.
20. Coles G.H., Gratton G., Donchin E. Detecting early communication: using measures of movement-related potentials to illuminate human information processing // Biological psychology. 1988. V. 26. № 1/2/3(special issue). P. 69–89.
21. Coquery J.M. Role of active movement in control of afferent input from skin in cat and man // Active touch / Ed. G. Gordon. N.Y.: Pergamon Press, 1978. P. 161–169.
22. Courchesne E. Changes in P3 waves with event repetition: long-term effects on scalp distributions and amplitude // EEG and Clinical Neurophysiology. 1978. V. 45. № 6. P. 754–766.
23. Critchley M. The parietal lobes. London: Edward Arnold, 1953.
24. Deecke L., Kornhuber H.H., Lang W., Lang M., Schreiber H. Timing function of the frontal cortex in sequential motor and learning tasks // Human neurobiology. 1985. V. 4. № 3. P. 143–154.
25. Donchin E. Surprise! ... Surprise? // Psychophysiology. 1981. V. 18. № 5. P. 493–513.

26. Donchin E., Coles M.G.H. Is the P300 component manifestation of context updating? // Behavioral and brain sciences. 1988. V. 11. № 3. P. 357–374.
27. Duncan-Jonson C.C., Donchin E. On quantifying surprise: The variation of event-related potentials with subjective probability // Psychophysiology. 1977. V. 14. P. 456–467.
28. Eimer M. Effects of attention and stimulus probability on ERPs in a Go/Nogo task // Biological Psychology. 1993. V. 35. P. 123–138.
29. Elbert Th., Ulrich R., Rockstroh B., Lutzenberger W. The processing of temporal interval reflected by CNV-like brain potentials // Psychophysiology. 1991. V. 28. № 6. P. 648–655.
30. Falkenstein M., Koshlykova N.A., Kiroj V.N., Hoormann J., Hohnsbein J. Late ERP components in visual and auditory Go/Nogo tasks // Electroencephalography and clinical Neurophysiology. 1995. V. 96. P. 36–43.
31. Fentress J.C. The development of coordination // Journal of Motor Behavior. 1984. V. 16. № 2. P. 99–134.
32. Ford J.M., Pfefferbaum A., Tinklenberg J.R., Kopell B.S. Effects of perceptual and cognitive difficulty on P3 and RT in young and old adults // Electroencephalography and clinical Neurophysiology. 1982. V. 54. P. 311–321.
33. Ford J.M., Sullivan E.V., Marsh L., White P.M., Lim K.O., Pfefferbaum A. The relationship between P300 amplitude and regional gray matter volumes depends upon the attentional system engaged // Electroencephalography and clinical Neurophysiology. 1994. V. 90. P. 214–228.
34. Froom C., Evarts E.V. Motor cortex responses to kinesthetic inputs during postural stability, precise fine movement and ballistic movement in the conscious monkey // Active touch / Ed. G. Gordon. N.Y.: Pergamon Press, 1978. P. 105–117.
35. Fuster J.M. Unit activity in prefrontal cortex during delayed-response performance: neuronal correlates of transient memory // Journal of Neurophysiology. 1973. V. 36. P. 61–78. (Цит. по: Picton T.W., Campbell K.B., Baribeau-Braun J., Proulx G.B. The neurophysiology of human attention: a tutorial review // Attention and Performance VII / Ed. T. Requin. Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates Publishers, 1978. P. 429–467.
36. Fuster J.M. The prefrontal cortex, mediator of cross-temporal contingencies // Human neurobiology. 1985. V. 4. № 3. P. 169–179.
37. Hoshiyama M., Sheean G. Changes of somatosensory evoked potentials preceding rapid voluntary movement in Go/No-go choice reaction time task // Cognitive Brain Research. 1998. V. 7 № 1. P. 137–142.
38. Hyvarinen J. Function of parietal associative area 7 // Proceeding of XXVII international congress in physiological sciences. Paris, 1977.
39. Ilan A.B., Miller J. A distinction between the initiation and the continuation of response preparation // Psychophysiology. 1999. V. 36. P. 209–219.
40. Jensen A.R. Methodological and statistical techniques for the chronometric study of mental abilities // Methodological and statistical advances in the study of individual differences / Eds. C.R. Reynolds, V.L. Willson. N.Y.: Plenum, 1986. P. 51–116.
41. Johnson R., Jr. A triarchic model of P300 amplitude // Psychophysiology. 1986. V. 23. № 4. P. 367–384.
42. Karlin E., Kayama Y. Relation of a negative ERP components to response inhibition in a Go/No-go task // Electroencephalography and clinical Neurophysiology. 1969. V. 28. P. 307–313.
43. Leuthold H., Sommer W. Stimulus presentation rate dissociates sequential effects in event-related potentials and reaction times // Psychophysiology. 1993. V. 30. № 5. P. 510–517.
44. Leuthold H., Sommer W. Postperceptual effects and P300 latency // Psychophysiology. 1998. V. 35. № 1. P. 34–46.
45. Leberman A.M., Studdert-Kennedy M. Phonetic perception // Handbook of sensory physiology / Eds. R. Held, H. Leibowitz, H. Teuber. Heidelberg: Springer Verlag, 1978. V. VIII. P. 143–178.
46. Lukas S.E., Mendelson J.H., Kouri E., Bolduc M. et al. Ethanol-induced alterations in EEG alpha activity and apparent source of the auditory P300 evoked response potential // Alcohol. 1990. V. 7. P. 471–477.
47. Mecklinger A., Ullsperger P., Molle M., Grune K. Event-related potentials indicate information extraction in a comparative judgement task // Psychophysiology. 1994. V. 31. P. 23–28.
48. Milner B., Pertides M., Smith M.L. Frontal lobes and the temporal organization of memory // Human neurobiology. 1985. V. 4. № 3. P. 137–142.
49. Munson R., Ruchkin D., Ritter W., Sutton S., Squires N. The relation of P-3b to prior and future behavior // Biological Psychology. 1984. V. 19. № 1. P. 1–29.
50. Picton T.W., Campbell K.B., Baribeau-Braun J., Proulx G.B. The neurophysiology of human attention: a tutorial review // Attention and Performance VII / Ed. J. Requin. Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum associates, Publishers, 1978. P. 429–467.
51. Polich J., McIsaac H.K. Comparison of auditory P300 habituation from active and passive conditions // Int. J. Psychophysiology. 1994. V. 17. № 1. P. 25–34.
52. Remington R.J. Analysis of sequential effects in choice reaction times // Journal of Experimental Psychology. 1969. V. 82. P. 250–257.
53. Renault B., Fiory N., Giambi S. Latencies of event related potentials as a tool for studying motor processing organization // Biological psychology. 1988. V. 26. P. 217–230.
54. Requin J. Toward a psychobiology of preparation for action // Tutorial in motor behavior // Eds. G.E. Stelmach, J. Requin. North-Holland Publishing Co., 1980. P. 373–397.
55. Sakai K., Hikosaka O., Miyauchi S., Takino R., Sasaki Y., Putz B. Transition of brain activation from frontal to parietal areas in visuomotor sequence learning // The Journal of Neuroscience. 1998. V. 18. № 5. P. 1827–1840.
56. Schweitzer P.K. Auditory evoked brain response: Comparison of ON and OFF responses at long and short durations // Perception and Psychophysics. 1977. V. 22. № 1. P. 87–94.
57. Shadmehr R., Holcomb H. Neural correlates of motor memory consolidation // Science magazine. 1997 (<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/277/5327/821>).

58. *Smulder F.Y., Kenemans J.L., Schmidt W.F., Kok A.* Effects of task complexity in young and old adults: reaction time and P300 latency are not always dissociated // *Psychophysiology*. 1999. V. 36. P. 118–125.
59. *Soetens E., Boer L.C., Hueting J.E.* Expectancy or automatic facilitation? Separating sequential effects in two-choice reaction time // *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*. 1985. V. 11. P. 598–616.
60. *Sommer W., Matt J., Leuthold H.* Consciousness of attention and expectancy as reflected in event-related potential and reaction times // *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*. 1990. V. 16. № 5. P. 902–915.
61. *Squires K., Petuchowski S., Wickens C., Donchin E.* The effect of stimulus sequence on event related potentials: A comparison of visual and auditory sequences // *Perception and Psychophysics*. 1977. V. 22. № 1. P. 31–40.
62. *Sternberg S.* The discovery of processing stages: Extension of Donders' method // *Attention and performance II* / Ed. W.G. Koster. Amsterdam, 1969. P. 276–315.
63. *Teuber H.L.* The frontal lobes and their functions: further observations on rodents, carnivores, subhuman primates, and man // *International Journal of neurology*. 1966. V. 5. P. 282–300.
64. *Verleger R.* Sequential effects on response times in reading and naming colored color words // *Acta Psychologica*. 1991. V. 77. P. 167–189.
65. *Woodward S.H., Brown W.S., Marsh J.T., Dawson M.E.* Probing the time-course of the auditory oddball P3 with secondary reaction time // *Psychophysiology*. 1991. V. 28. № 6. P. 609–618.

INTERSYSTEM RELATIONS IN THE STRUCTURE OF ACTIVITY: RESEARCH OF SEQUENTIAL EFFECTS IN CHOICE TASK

B. N. Bezdenezhnykh*, M. V. Bodunov**

**Cand. sci. (medicine), senior res. ass., IP RAS, Moscow*

***Cand. sci. (psychology), leading res. ass., the same Institute*

In two-choice reaction time 15 Ss released as quickly as possible rest position key (RP) and pressed response key (RK) at appearance of one visual stimulus (quick response – Q) and released RP and pressed another RK as quickly as possible at disappearance of another stimulus, i. e. 900 msec after its appearance (delay response – D). In four successive series there was improvement of performance in terms of the shortening of RT in both Q and D from the first to the last series. At the beginning of task performance the sequential effects (SE) were noticed. It manifested itself as the influence of previous response on RT of current response and latency and amplitude of related P300 in frontal and parietal areas of cortex. SE varied individually and depended on the forms of previous and current responses. In the course of performance improvement SE disappeared on the P300 latency at first in frontal and then in parietal areas; in so doing the latency of P300 related to Q stabilized in more short interval than one related to D. It is proposed that this stabilization is due to improvement of relation between the systems involved in current response. The improvement is accounted for not only by inhibition of unnecessary systems but also by coordination of the beginnings of systems' activation which provided response. The neurons which are substantially localized in frontal cortex played a key part in this coordination. It is proposed that these neurons represented the image of current response or the acceptor of action results (AAR) in terms of theory of functional system by P.K. Anokhin. The generation of AAR is manifested by the development of P300.

Key words: subjective expectancy, acceptor of action results, intersystem relations, frontal and parietal areas, P300.