ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА, 2014, том 40, № 1, с. 13–25

УДК 612.821.6

# ИЗМЕНЕНИЯ АЛЬФА-РИТМА ПРИ ВВЕДЕНИИ СИГНАЛОВ *Go/NoGo* В КОНТЕКСТ ЭКСПЕРИМЕНТА С УСТАНОВКОЙ НА СЕРДИТОЕ ЛИЦО

**© 2014 г. Э. А. Костандов, Е. А. Черемушкин, И. А. Яковенко, Н. Е. Петренко**

*ФГБУН Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва*

Поступила в редакцию 14.06.2013 г.

У здоровых взрослых людей ($n = 35$) в середине 16-секундной паузы между целевым (изображение лица) и пусковым стимулами предъявлялись кондиционирующие сигналы *Go/NoGo*. Отсутствие существенных изменений пластичности установки на сердитое лицо при введении дополнительной когнитивной задачи объясняется усилением индуцированной синхронизации α-ритма в паузах между целевыми, кондиционирующими и пусковым стимулами. Это служит показателем повышения нисходящего тормозного контроля, подавляющего эффект нерелевантных факторов и тем самым облегчающего обработку значимой информации. В интервале времени между *NoGo* и пусковым стимулами локально в моторной зоне только левого полушария ($C_3$, $FC_3$) регистрируется индуцированная синхронизация низкочастотного и высокочастотного α-ритма. Экспериментально подтверждается теория о тормозной природе данного электрофизиологического явления. Понятия физиологии высшей нервной деятельности о внутреннем торможении (дифференцировочном и запаздывающем) рассматриваются в рамках теории нисходящего тормозного контроля со стороны префронтальной коры.

*Ключевые слова*: межстимульный интервал, рабочая память, когнитивная установка, внутреннее представление, оценка времени, синхронизация альфа-ритма, низкочастотный альфа-ритм, высокочастотный альфа-ритм, нисходящий тормозный контроль, внутреннее (условное) торможение.

**DOI:** 10.7868/S0131164614010081

В предыдущей работе [1] было показано, что увеличение интервала между целевыми (установочными) стимулами (изображение лица с сердитым и нейтральным выражением) и пусковым сигналом не приводит к существенному снижению пластичности установки: в целом не увеличивается число ошибочных опознаний лицевой экспрессии в процессе смены установок. Сохраняется, хотя и незначительно уменьшается, группа лиц, не совершающих ошибок при смене целевых стимулов. У последних в паузе между целевым и пусковым стимулами происходит явно более выраженная синхронизация α-ритма по сравнению со случаями, в которых смена лицевых стимулов приводит к ошибочным опознаниям экспрессии лица. В этих экспериментах нагрузка на рабочую память заключалась только в увеличении межстимульного интервала, в течение которого испытуемый должен был сохранять в памяти результат сравнительной оценки эмоционального выражения двух лиц и в ответ на пусковой стимул нажимать на кнопку и сообщать в словесной форме о своем решении. Был сделан вывод о том, что при удлинении межстимульного интервала существенное функциональное значение имеет синхронизация α-ритма в межстимульном периоде. Мы предположили, что она служит показателем нисходящего тормозного контроля со стороны лобных структур [2–6], в результате чего подавляется действие на кору нерелевантных факторов. Этим, вероятно, объясняется слабое в целом влияние фактора удлинения межстимульного интервала на процесс смены установок [1, 7]. При осуществлении последовательных когнитивных актов происходит модуляция селективного внимания, источником которой служит имплицитное внутреннее представление об отдельных отрезках времени между целевым и пусковым стимулами [8–10]. При этом нисходящие модулирующие влияния осуществляются путем изменения двух форм селективного внимания: первой – базисной, которую отражает в основном низкочастотный α-ритм, и второй, связанной с более сложной когнитивной деятельностью, в частности, семантической – высокочастотный α-ритм [1, 11].

В настоящей работе изучалась динамика α-ритма до и после предъявления сигналов *Go/NoGo* в середине 16-секундного интервала между целе-

вым и пусковым стимулами. Проведены две серии опытов: контрольная – без кондиционирующих стимулов и основная, в которой в середине межстимульной паузы в случайном порядке предъявлялись положительный (*Go*) и тормозный (*NoGo*) сигналы, определяющие двигательную реакцию руки на пусковой стимул. В первом случае испытуемый должен был нажать правой рукой на кнопку и затем в словесной форме сообщить о сравнительной оценке эмоционального выражения двух лиц (целевой стимул). Во втором случае испытуемый должен был воздержаться от нажатия, но сообщить о своей оценке. Таким образом, в каждой пробе двигательная реакция руки на пусковой стимул определялась памятным следом от сигналов *Go*/*NoGo*, хранящихся в рабочей памяти, т.е. пусковой стимул становился в этой серии комплексным.

Цель работы: экспериментально подтвердить положение о том, что вызванная (индуцированная) синхронизация α-ритма является показателем вырабатываемого ("внутреннего") коркового торможения. Задачи работы были следующими. Во-первых, выявить, как влияет на пластичность когнитивной функции опознания лицевой экспрессии нагрузка на рабочую память, когда она осуществляется только путем удлинения межстимульного интервала, и при введении в его середине дополнительных стимулов *Go*/*NoGo*. Во-вторых, выяснить роль низкочастотного и высокочастотного α-ритма в организации процесса опознания лицевой экспрессии при разных видах нагрузки на рабочую память. В-третьих, выяснить, имеются ли в пробах с *Go*/*NoGo* стимулами различия в индуцированной синхронизации α-колебаний в корковых зонах, непосредственно связанных с осуществлением двигательной реакции руки.

## МЕТОДИКА

Исследовали в контрольной серии 35 человек (17 мужчин и 18 женщин, средний возраст 24.0 ± ± 0.8 лет) и в основной серии другую группу также из 35 человек (18 мужчин и 17 женщин, средний возраст 23.8 ± 0.8 лет), здоровых с нормальным или корригированным зрением. Ранее все 70 испытуемых не участвовали в подобных исследованиях. Все они дали письменное согласие на обследование.

В контрольной серии на мониторе SVGA ("Самсунг", Корея) 15 раз предъявляли целевой стимул (*S*1): одновременно два изображения лица одного человека – слева с сердитым выражением, справа – с нейтральным (стадия формирования установки); на стадии тестирования – 30 раз предъявляли эти же лица, но оба с нейтральным выражением. Время экспозиции – 350 мс. С паузой 16 с после *S*1 предъявляли пусковой стимул *S*2 (световое пятно).

В основной серии экспериментов на той же установке 20 раз предъявляли целевой стимул (*S*1): одновременно два изображения лица одного человека – слева с сердитым выражением, справа – с нейтральным (стадия формирования установки); на стадии тестирования – 40 раз предъявляли лица с нейтральным выражением. С паузой 8 с после *S*1 предъявляли кондиционирующий стимул – круг диаметром 1 см синего или зеленого цвета. Цвета менялись случайным образом, при этом на обеих стадиях эксперимента количество предъявляемых синих и зеленых кругов было одинаковым. С паузой 8 с после кондиционирующего стимула предъявляли пусковой (световое пятно белого цвета). Согласно инструкции, испытуемый должен был нажать на кнопку джойстика в ответ на пусковой стимул, если круг был зеленого цвета, не нажимать, если синего, и сообщить устно: одинаково ли было выражение обоих лиц или же одно из них, левое или правое, более неприятно. Время экспозиции всех стимулов – 350 мс. Интервал между комплексами составлял 4–7 с и менялся в случайном порядке.

Управление экспериментом и регистрацию ЭЭГ осуществляли с помощью IBM PC "Pentium IV". Отведение, усиление и фильтрацию ЭЭГ проводили с помощью системы Neocortex-Pro ("Neurobotics", Россия). Частота дискретизации – 1000 Гц. Полоса пропускания частот – 0.5–30 Гц. ЭЭГ регистрировали с помощью хлорсеребряных электродов ("Micromed", Венгрия) с сопротивлением, не превышающим 5 кОм. Электрическую активность с поверхности головы отводили с помощью 20 электродов, расположенных в соответствии с международной схемой 10–20 с дополнительными отведениями ($F_3$, $F_4$, $F_7$, $F_8$, $Fz$, $FT_7$, $FT_8$, $C_3$, $C_4$, $Cz$, $FC_3$, $FC_4$, $T_3$, $T_4$, $P_3$, $P_4$, $T_5$, $T_6$, $O_1$, $O_2$). Отведение ЭЭГ – монополярное, референтный электрод – объединенный ушной. Анализировали отдельные отрезки ЭЭГ величиной 1 с. На основе Фурье-преобразования для каждого испытуемого вычисляли "ведущую частоту", т.е. частоту наибольшей величины спектральной мощности в α-диапазоне ЭЭГ. Показано [12], что амплитуда ведущей частоты наиболее существенно изменяется в ответ на значимые стимулы. Эта частота используется для определения индивидуального диапазона α-колебаний. Он включает в себя ведущую частоту, полосу 1 Гц до нее (низкочастотный поддиапазон) и полосу 2 Гц после (высокочастотный поддиапазон). Ведущая частота в данной выборке исследуемых варьировала от 8 до 12 Гц (среднее $M = 10.6 \pm 0.2$). Таким образом, индивидуальный $\alpha_1$-диапазон изменялся в среднем от 9.6 до 10.6 Гц, а $\alpha_2$-диапазон – от 11.6 до 12.6 Гц. Далее для краткости изложения мы будем опускать слово "индивидуальные". В полученных полосах ча-

стот на основании Фурье-преобразования проводилась фильтрация ЭЭГ.

Для оценки изменений электрических потенциалов при экспонировании комплекса стимулов применяли метод анализа вариационных кривых [13]. В каждой из исследуемых полос частот для отдельных отрезков ЭЭГ со скользящим окном 100 мс и сдвигом 10 мс для каждого отведения определяли вариационную кривую. В качестве показателя, характеризующего изменение функции, использовали ее средние значения, вычисляемые на анализируемых отрезках времени. По определению вариационная кривая является произведением амплитуды потенциала на его частоту. Однако, учитывая малые изменения частотной структуры электрических колебаний на относительно небольшом отрезке времени (1 с), можно говорить о ней как о показателе мощностного (амплитудного) типа [13]. Анализировались средние значения низкочастотного и высокочастотного поддиапазонов α-ритма как по областям отведения ($F_3$, $F_4$, ($F_7$, $FT_7$), ($F_8$, $FT_8$), ($FC_3$, $C_3$), ($FC_4$, $C_4$), ($P_3$, $O_1$), ($P_4$, $O_2$)), так и по всем отведениям ЭЭГ в целом. Чтобы определить, как мощность постстимульных α-потенциалов меняется по отношению к предстимульным, из средних значений на каждом отдельном односекундном отрезке комплекса стимулов и 3 односекундных отрезках после пускового стимула вычитали среднее значение на односекундном отрезке непосредственно перед предъявлением целевого стимула.

Для оценки статистической значимости результатов использовали дисперсионный анализ (*ANOVA*, метод повторных измерений). В качестве межгруппового рассматривали фактор “пластичность установки” (2 уровня – группы испытуемых с 1–5 ошибками и более 5 ошибок восприятия лицевой экспрессии при тестировании эффекта установки), а внутригруппового – фактор “время” (односекундные отрезки ЭЭГ внутри комплекса стимулов и после пускового). В качестве межгруппового также рассматривался фактор *Go/NoGo* (пробы с нажатием на кнопку и без нажатия в опытах с кондиционирующим стимулом) для оценки его влияния по областям отведения ЭЭГ. Применяли одномерный дисперсионный анализ (*ANOVA*): изучалось влияние пластичности установки на мощность α-потенциалов на каждом отдельном односекундном интервале. Этот же анализ, наряду с критерием Стьюдента, проводился в отношении исследования времени реакции на пусковой стимул: изучалось влияние типа эксперимента на этот поведенческий показатель. Для оценки различий количества ошибочных опознаний применялся критерий Манна–Уитни. Статистическая обработка проводилась с помощью пакета программ “Statistica, v.6”.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На стадии тестирования при внезапной смене целевых стимулов, распределения испытуемых по числу ошибок восприятия в контрольной и основной сериях опытов различаются мало. Хотя следует отметить, что группа “без ошибок” во второй серии уменьшается вдвое по сравнению с первой, контрольной серией. Число испытуемых этой группы мало ($n = 3$), поэтому мы сочли нецелесообразным включать ее в статистическую обработку. Средние значения числа ошибочных опознаний лицевой экспрессии в обеих сериях незначительно различаются ($M = 9.9 \pm 1.5$ в контрольной серии и $M = 12.0 \pm 2.4$ – в основной; $U = 546$; $p < 0.4$ по критерию Манна–Уитни). Время реакции (ВР) на пусковой стимул во второй серии экспериментов, когда в межстимульной паузе вводились сигналы *Go/NoGo*, в целом увеличивалось по сравнению с контрольной группой ($F(1, 68) = 5.4$, $p < 0.02$). При этом достоверные различия наблюдались только в группе испытуемых, совершающих большое число ошибок в опознании экспрессии лица на стадии тестирования: на стадии формирования установки ВР равнялось $293 \pm 12$ мс у испытуемых серии с кондиционирующим стимулом и $264 \pm 10$ мс у контрольной группы ($t = 2.3$, $df = 38$, $p < 0.03$; по критерию Стьюдента); на стадии тестирования – $305 \pm 20$ мс и $259 \pm 10$ мс, соответственно ($t = 2.14$, $df = 38$, $p < 0.01$). В группе испытуемых, которые совершили небольшое (1–5) число ошибок в опознании целевых стимулов при их смене, достоверных различий в величине ВР между основной и контрольной группами не отмечалось.

**Низкочастотный α-ритм.** Из рис. 1 видно, что на 1-й секунде после предъявления целевых стимулов в контрольной серии происходит явное уменьшение мощности потенциалов, т.е. десинхронизация α-колебаний. Она больше выражена в “ригидной” группе испытуемых, т.е. тех, которые на стадии тестирования установки совершали большее число ошибочных опознаний лицевой экспрессии. Эти различия наблюдались не только при тестировании, но и на предыдущей стадии, когда все испытуемые во всех пробах правильно определяли различия в лицевой экспрессии двух одновременно предъявляемых изображений лица – с сердитым и нейтральным выражением. Со 2-й секунды мощность потенциалов α-диапазона в “ригидной” группе начинает увеличиваться, т.е. происходит синхронизация низкочастотного α-ритма, которая существенно не меняется на протяжении всего межстимульного периода. В группе испытуемых, делающих мало ошибок в процессе смены установки, на протяжении всего межстимульного периода не происходило значительных изменений мощности α-ритма (рис. 1).

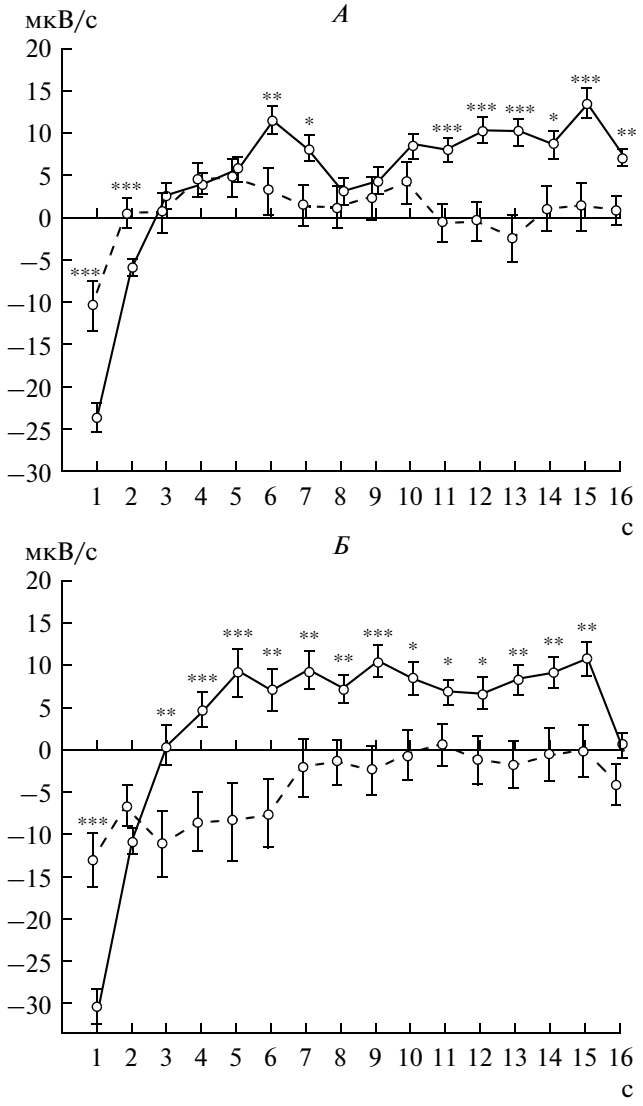


**Рис. 1.** Десинхронизация/синхронизация низкочастотного α-ритма на 1-секундных отрезках между целевым и пусковым стимулами. *А* – формирование установки, *Б* – тестирование. По оси ординат – величина потенциалов, мкВ/с, суммарно по всем отведениям ЭЭГ, по оси абсцисс – время, с; пунктир – 1–5 ошибок, сплошная линия – более 5 ошибок опознания лицевой экспрессии на стадии тестирования установки. Приведена ошибка среднего. Уровень достоверности различий между группами: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. Показана ошибка среднего.

Различия в индуцированных реакциях низкочастотных α-колебаний между испытуемыми с малым и большим числом ошибочных опознаний лицевой экспрессии сохранялись и в сериях опытов с введением в межстимульной паузе стимулов *Go/NoGo*. В "ригидной" группе синхронизация α-ритма в интервале с 3 по 6 с после целевого или кондиционирующего стимулов была явно больше, чем у испытуемых, совершающих мало ошибок. Эти различия хорошо выражены как в пробах, где использовался стимул *Go* (рис. 2), так и в пробах, где предъявлялся тормозный стимул *NoGo* (рис. 3). Это наблюдалось на обеих стадиях эксперимента. При сопоставлении рис. 2 и 3 можно видеть, что реакция десинхронизации $\alpha_1$-потенциалов в ответ на кондиционирующий и пусковой стимулы на стадии формирования (напомним, целевой стимул состоял из изображения двух лиц с сердитым и нейтральным выражением) явно сильнее выражена, чем на стадии тестирования (два лица с одинаковым нейтральным выражением). Из этих же рисунков видно, что у испытуемых "ригидной" группы во всех пробах десинхронизация потенциалов начиналась за 1–2 секунды до момента предъявления кондиционирующего и пускового стимулов, т.е. наблюдалась опережающая реакция.

В табл. 1 представлены результаты сравнения суммарной мощности потенциалов в разных корковых зонах левого и правого полушарий в интервале 3–6 с после предъявления кондиционирующих стимулов у испытуемых обеих групп. На стадии формирования установки в левом полушарии, в центральном и примыкающем к нему лобно-центральном участке ($C_3$, $FC_3$), наблюдаются достоверные различия между пробами *Go* и *NoGo*. В пробах, в которых использовался тормозный кондиционирующий стимул *NoGo*, наблюдается явная синхронизация $\alpha_1$-потенциалов, в то время как после стимула *Go* в этом участке коры происходит, наоборот, десинхронизация. Следует отметить, что этот факт наблюдается только в одном участке левого полушария, а именно, в корковой зоне, непосредственно связанной с осуществлением двигательной реакции правой руки. В правом полушарии в обеих пробах наблюдается синхронизация потенциалов. Интересно, что на стадии тестирования достоверных различий между пробами *Go/NoGo* не было – во всех случаях наблюдалось увеличение мощности потенциалов.

**Высокочастотный α-ритм.** В контрольной серии экспериментов, где не применялись кондиционирующие стимулы, различия между группами испытуемых отмечались на 1-й секунде после предъявления лицевых стимулов – у испытуемых "ригидной" группы наблюдалась выраженная десинхронизация потенциалов на обеих стадиях эксперимента. В группе испытуемых, делающих мало ошибок в опознании лицевой экспрессии, эта реакция полностью отсутствовала (рис. 4). Различия между группами выявились также в межстимульном периоде: на стадии формирования установки в "ригидной" группе в большинстве односекундных интервалов мощность α-ритма достоверно больше, чем в более пластичной группе (рис. 4).

В основной серии экспериментов реакция десинхронизации на лицевой стимул была слабее

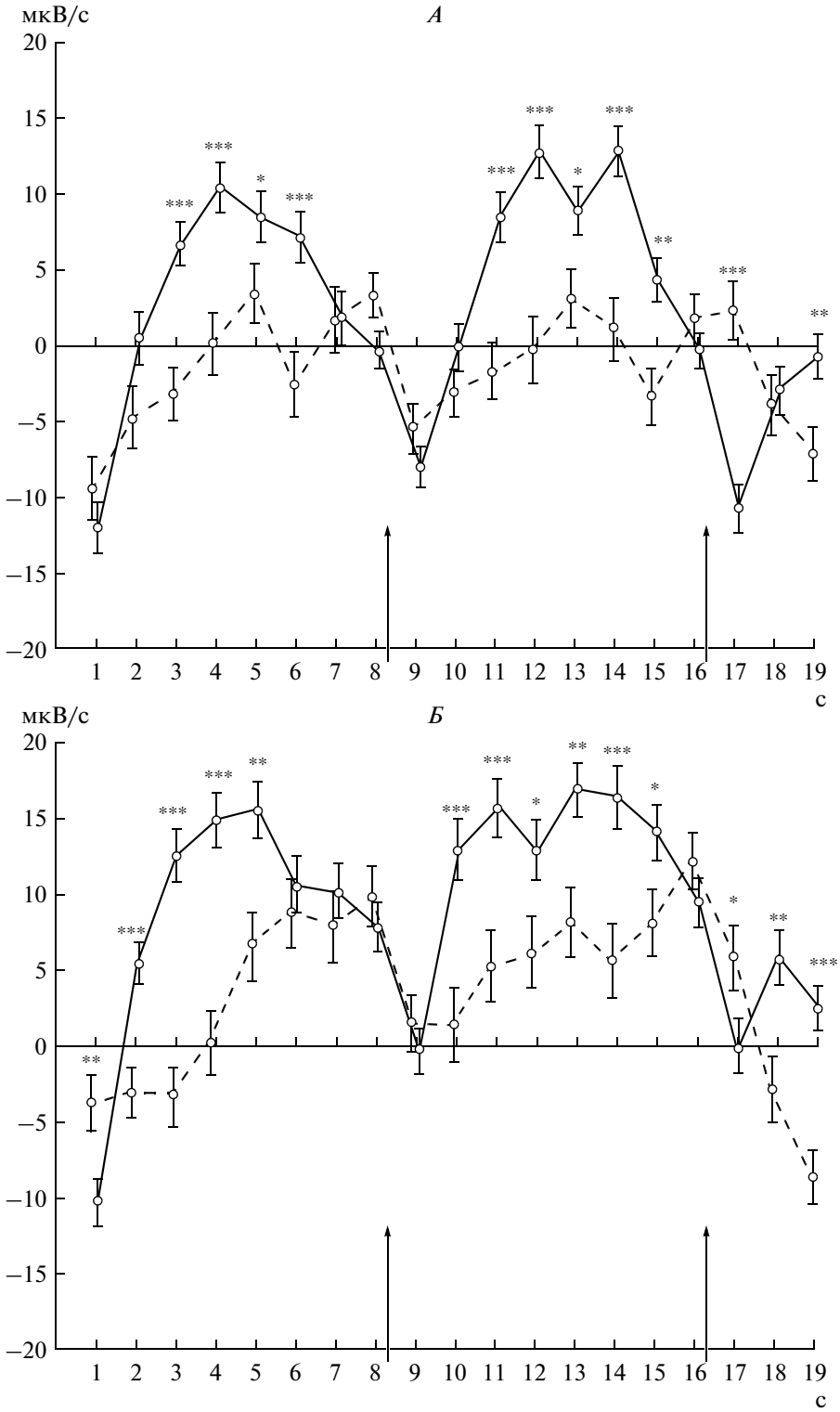


**Рис. 2.** Десинхронизация/синхронизация низкочастотного α-ритма в пробах с кондиционирующим стимулом *Go*. Обозначения: стрелки – момент предъявления кондиционирующего и пускового стимулов. Остальные обозначения, см. рис. 1.

выражена, чем десинхронизация $\alpha_1$-потенциалов, у испытуемых "ригидной" группы, а у "пластичной" вовсе отсутствовала (рис. 5 и 6). У испытуемых с ригидной установкой на протяжении всего 16-секундного межстимульного периода в опытах с положительным кондиционирующим

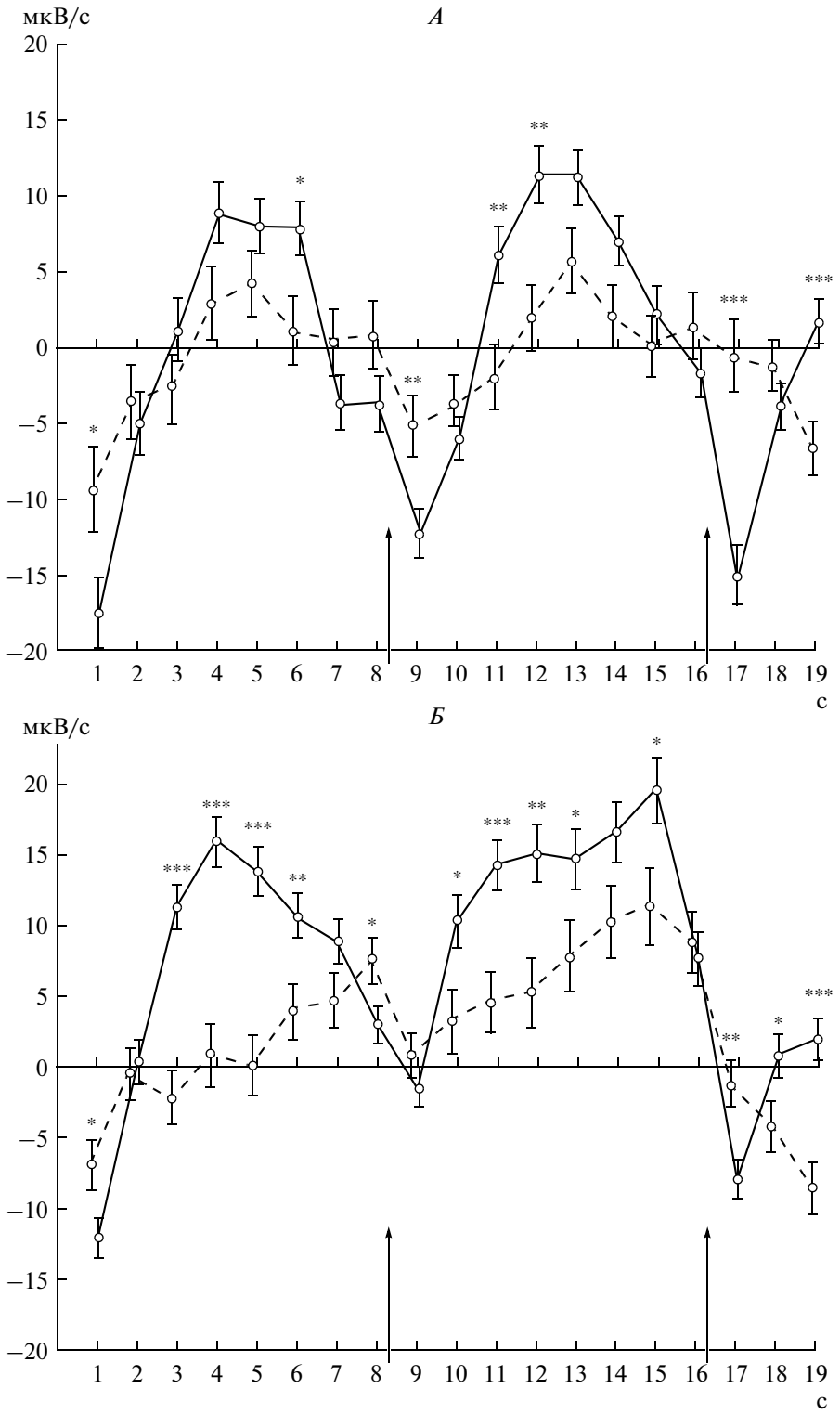


**Рис. 3.** Десинхронизация/синхронизация низкочастотного α-ритма в пробах с кондиционирующим стимулом *NoGo*. Обозначения см. на рис. 1 и 2.

стимулом наблюдалась синхронизация $\alpha_2$-потенциалов, которая в ответ на этот стимул не уменьшалась, а, наоборот, увеличивалась. Эта “парадоксальная” реакция наглядно проявлялась на стадии тестирования также в ответ на пусковой стимул, на который испытуемый должен был от-

**Таблица 1.** Регионарные различия мощности (М) потенциалов $\alpha_1$-диапазона в интервале 3–6 с после стимулов *Go/NoGo*

| Зона отведения | Стадии опыта | М, мкВ/с *Go* | М, мкВ/с *NoGo* | Уровень достоверности |
|---|---|---|---|---|
| $F_3$ | Ф | +0.7 ± 3.1 | +3.6 ± 3.1 | $F(1, 68) = 0.42$, $P < 0.52$ |
| | Т | +6.6 ± 3.1 | +6.7 ± 3.1 | $F(1, 68) = 0.001$, $P < 0.99$ |
| $F_4$ | Ф | +3.4 ± 3.0 | +1.0 ± 3.0 | $F(1, 68) = 0.33$, $P < 0.6$ |
| | Т | +4.9 ± 3.1 | +4.1 ± 3.1 | $F(1, 68) = 0.04$, $P < 0.85$ |
| ($F_7$, $FT_7$) | Ф | –0.9 ± 1.9 | +0.2 ± 1.9 | $F(1, 138) = 0.16$, $P < 0.69$ |
| | Т | –0.8 ± 1.6 | –1.9 ± 1.6 | $F(1, 138) = 0.24$, $P < 0.62$ |
| ($F_8$, $FT_8$) | Ф | –0.6 ± 1.9 | +0.5 ± 1.9 | $F(1, 138) = 0.12$, $P < 0.67$ |
| | Т | –0.5 ± 1.8 | –2.8 ± 1.8 | $F(1, 138) = 0.8$, $P < 0.37$ |
| ($C_3$, $FC_3$) | Ф | **–2.3 ± 2.9** | **+6.6 ± 2.9** | $\mathbf{F(1, 138) = 4.6, P < 0.034}$ |
| | Т | +7.3 ± 3.1 | +9.4 ± 3.1 | $F(1, 138) = 0.25$, $P < 0.62$ |
| ($C_4$, $FC_4$) | Ф | +5.4 ± 3.1 | +5.7 ± 3.1 | $F(1, 138) = 0.004$, $P < 0.95$ |
| | Т | +11.8 ± 3.1 | +8.4 ± 3.1 | $F(1, 138) = 0.6$, $P < 0.44$ |
| ($T_3$, $T_5$) | Ф | +3.4 ± 2.9 | +2.9 ± 2.9 | $F(1, 138) = 0.02$, $P < 0.9$ |
| | Т | +5.5 ± 3.5 | +6.7 ± 3.5 | $F(1, 138) = 0.06$, $P < 0.81$ |
| ($T_4$, $T_6$) | Ф | +11.3 ± 3.5 | +8.0 ± 3.5 | $F(1, 138) = 0.5$, $P < 0.5$ |
| | Т | +15.0 ± 4.2 | +12.6 ± 4.2 | $F(1, 138) = 0.16$, $P < 0.7$ |
| ($P_3$, $O_1$) | Ф | +10.4 ± 4.4 | +10.1 ± 4.4 | $F(1, 138) = 0.003$, $P < 0.96$ |
| | Т | +23.4 ± 5.7 | +25.7 ± 5.7 | $F(1, 138) = 0.08$, $P < 0.78$ |
| ($P_4$, $O_2$) | Ф | +25.1 ± 6.1 | +16.6 ± 6.1 | $F(1, 138) = 0.99$, $P < 0.32$ |
| | Т | +36.1 ± 7.6 | +37.1 ± 7.6 | $F(1, 138) = 0.02$, $P < 0.89$ |

*Примечание*. Здесь и в табл. 2: Ф – формирование установки, Т – тестирование. Жирным шрифтом выделены достоверные различия.

вечать нажатием правой руки на кнопку. Из рис. 5, *Б* хорошо видно, что в группе испытуемых, совершающих мало ошибок в опознании, в ответ на стимулы *Go* происходит кратковременная синхронизация потенциалов, также как и в ответ на пусковой стимул. На остальных отрезках межстимульного периода мощность $\alpha_2$-потенциалов практически не изменяется по отношению к фоновой предстимульной активности (рис. 5).

Из рис. 6 можно видеть, что в пробах с использованием тормозного кондиционирующего стимула на стадии формирования установки суммарная со всех регистрируемых участков мощность потенциалов высокочастотного $\alpha$-диапазона по сравнению с предстимульной фоновой ЭЭГ изменяется незначительно у обеих групп испытуемых, поэтому между ними почти нет различий. Более динамичная картина наблюдается на стадии тестирования, в которой в ответ на тормозный *NoGo* и пусковой стимулы в “ригидной” группе отмечается хорошо выраженная реакция синхронизации. На этой стадии эксперимента мощность $\alpha$-ритма у данной группы на многих интервалах межстимульного периода достоверно больше, чем у “пластичной” .

При анализе региональных изменений высокочастотного $\alpha$-ритма в интервале 3–6 с после предъявления кондиционирующих стимулов в корковых участках левого полушария, связанных с осуществлением произвольной двигательной реакции правой руки ($C_3$, $FC_3$), выявилась существенная разница в реакциях на положительный стимул *Go* и тормозный *NoGo*. Она наблюдалась только на стадии формирования установки и, как это показано в табл. 2, заключалась в том, что после стимула *Go* только в этом моторном участке наблюдалась десинхронизация, а после *NoGo* – синхронизация.

В остальных корковых участках никаких региональных и межполушарных различий не наблюдалось.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Введение в межстимульном периоде зрительных стимулов *Go/NoGo*, определяющих сигнальное значение используемого через 8 с пускового стимула, в целом не привело к существенному увеличению числа ошибочных опознаний лицевой экспрессии. Дополнительная когнитивная задача заключалась в различении кондициониру-

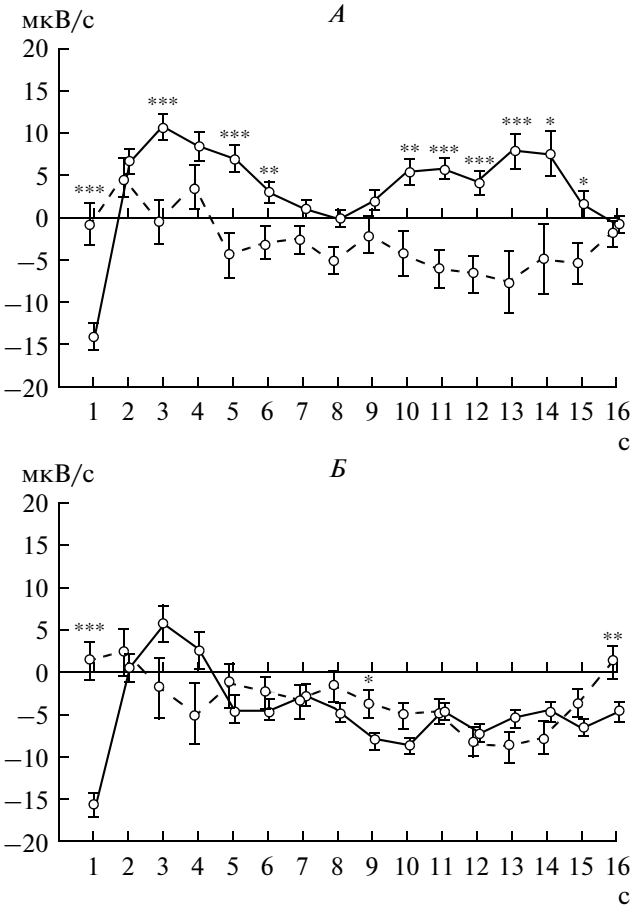


**Рис. 4.** Десинхронизация/синхронизация высокочастотного α-ритма на 1-секундных отрезках между целевым и пусковым стимулами. Обозначения см. на рис. 1.

ющих стимулов, сохранении ее результатов в рабочей памяти и организации положительной или тормозной двигательной реакции нажатия рукой на кнопку при появлении пускового стимула. На положительный стимул, как и следовало ожидать, ВР по сравнению с контрольной серией удлинилось как на стадии формирования, так и тестирования установки. Незначительное изменение пластичности установки, по нашему мнению, объясняется действием нисходящего тормозного контроля в межстимульной паузе, показателем которого служит синхронизация α-ритма [1, 11]. Данный механизм обеспечивает гибкость когнитивной деятельности путем подавления действия на кору больших полушарий нерелевантных факторов. Следует отметить, что введение дополнительной когнитивной задачи при паузе 1.35 с между целевым и пусковым стимулами, когда вызванная реакция α-ритма ограничивалась его десинхронизацией и, поэтому вышеупомянутый защитный механизм не действовал, значительно уменьшалась гибкость установки, ее смена на новую (*switching*) или обновление (*updating*) требовали значительно больше проб [14]. Этому объяснению, казалось бы, противоречат результаты данной работы, полученные при сопоставлении α-ритма у испытуемых с малым и большим числом ошибочных опознаний лицевой экспрессии. У последних величина вызванной реакции синхронизации потенциалов $\alpha_1$ и $\alpha_2$ на лицевые стимулы была существенно больше. Различия наблюдались и на стадии формирования, в которой все испытуемые во всех пробах правильно различали эмоциональное выражение двух лиц. Этот факт, по нашему мнению, отражает индивидуальные особенности, присущие субъектам с разной степенью инертности корковых процессов. Можно предположить, что у испытуемых с более инертными свойствами этих процессов необходимо большее участие нисходящего когнитивного контроля, выражающегося в синхронизации α-ритма в межстимульной паузе между значимыми стимулами. По-видимому, индуцированная синхронизация α-колебаний, отражающая функцию нисходящего тормозного контроля [2, 15], это сложный феномен: он может быть хорошо выражен при формировании сверхгибких зрительных установок, меньше, но явно проявляться при ее ригидных формах и быть менее значительным при установках, смена которых сопровождается относительно небольшим числом ошибок в опознании лицевой экспрессии. Следует отметить, что реакция десинхронизации только низкочастотного α-ритма опережала на 1–2 с кондиционирующие и пусковой стимулы. Эта опережающая реакция вызыватся нисходящими (*top-down*) импульсами, источником которых служит внутреннее представление о временных интервалах, формирующееся в префронтальной коре в процессе обучения. Это положение основано на многочисленных экспериментальных данных. которые показали, что на основе способности к неосознанному определению секундных интервалов времени происходит модуляция селективного внимания в отдельные периоды рабочей памяти, чем создаются оптимальные условия для восприятия значимых явлений окружающей среды [9, 10, 16–20]. В опытах на обезьянах показано, что “внутренний контроль внимания”, модуляция селективного внимания на отдельных этапах рабочей памяти регулируется нисходящими импульсами из префронтальной коры. Активация нейронов в этой структуре на значимый стимул развивается раньше, чем в париетальной и зрительной коре [21]. Также у обезьян обнаружена группа нейронов в префронтальной коре, которые проявляют повышенную активность в определенные отрезки межстимульного периода. Авторы работы [22] пишут об “интервал–специфической активности” корковых клеток в 9-м корковом поле. Они считают, что эти нейроны

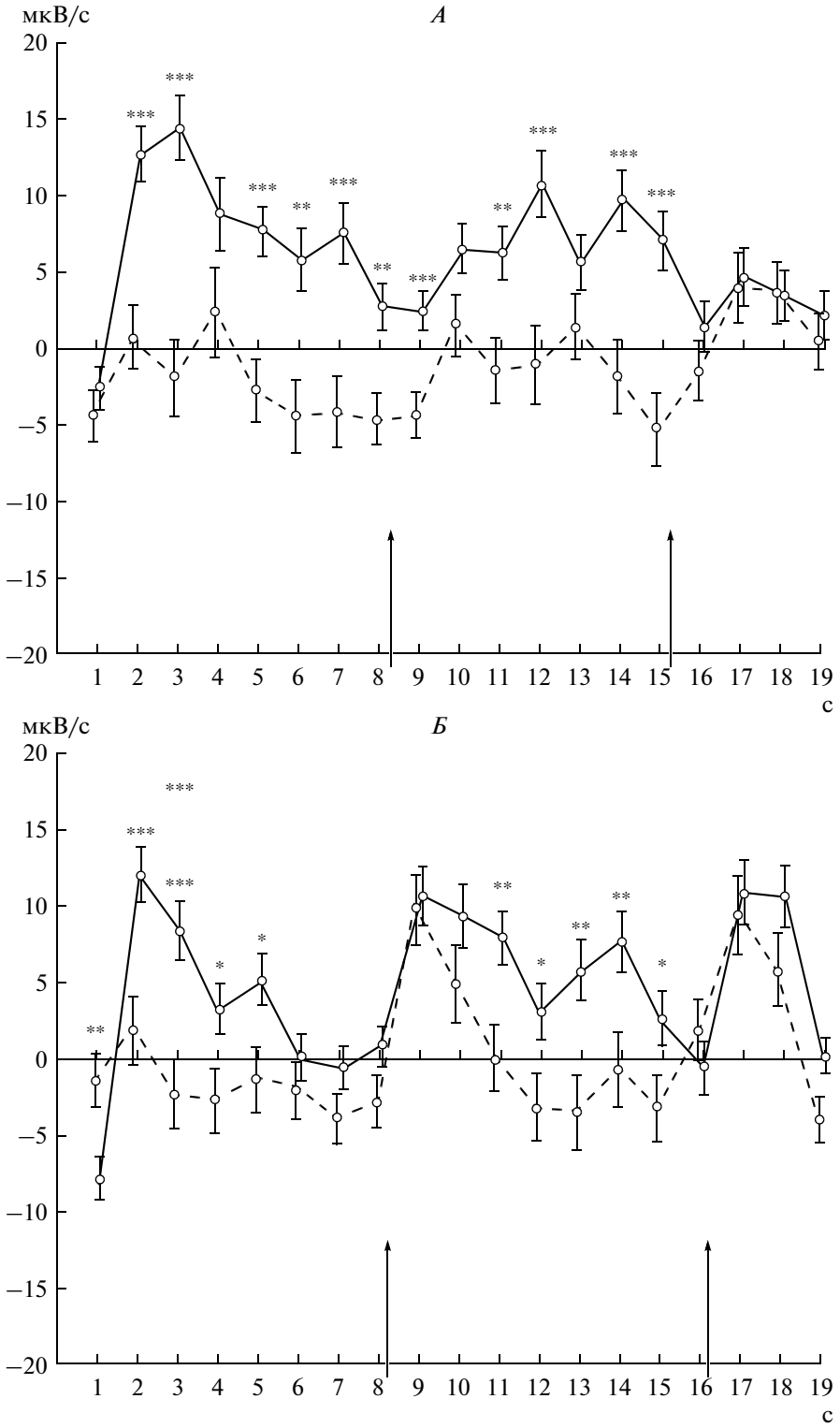


**Рис. 5.** Десинхронизация/синхронизация высокочастотного α-ритма в пробах с кондиционирующим стимулом *Go*. Обозначения см. на рис. 1 и 2.

участвуют в функции оценки мультисекундных интервалов.

В свете приведенных положений мы рассматриваем не только опережающую реакцию десинхронизации низкочастотного α-ритма, но и синхронизацию α-колебаний по своей природе индуцированными, вызванными нисходящими импульсами из префронтальной коры, как пока-

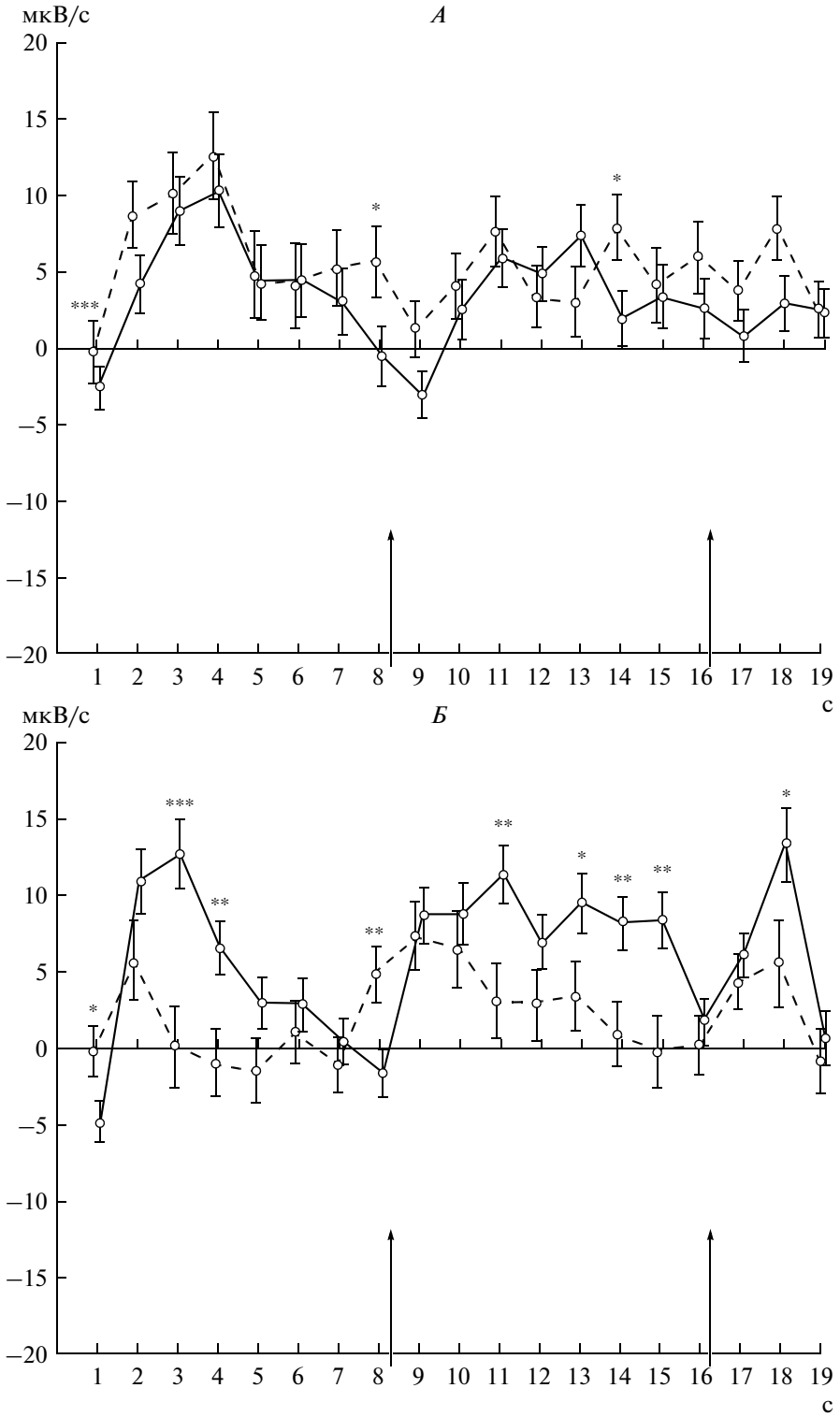


**Рис. 6.** Десинхронизация/синхронизация высокочастотного α-ритма в пробах с кондиционирующим стимулом *NoGo*. Обозначения см. на рис. 1 и 2.

затели модуляции селективного внимания на разных этапах рабочей памяти.

Анализ изменений мощности α-потенциалов по отдельным корковым регионам на положительный *Go* и тормозный *NoGo* кондиционирующие стимулы выявил, как мы считаем, весьма интересный факт, еще раз прямо подтверждающий положение о том, что индуцированная синхрони-

**Таблица 2.** Регионарные различия мощности (М) потенциалов $\alpha_2$-диапазона в интервале 3–6 с после стимулов *Go/NoGo*

| Зона отведения | Стадии опыта | М, мкВ/с *Go* | М, мкВ/с *NoGo* | Уровень достоверности |
|---|---|---|---|---|
| $F_3$ | Ф | −2.4 ± 3.6 | +1.6 ± 33.6 | $F(1, 68) = 0.62$, $P < 0.43$ |
| | Т | +0.6 ± .3 | +4.4 ± 3.3 | $F(1, 68) = 0.66$, $P < 0.42$ |
| $F_4$ | Ф | +1.3 ± 3.5 | +0.2 ± 3.5 | $F(1, 68) = 0.05$, $P < 0.82$ |
| | Т | −2.7 ± 2.7 | −0.7 ± 2.7 | $F(1, 68) = 0.29$, $P < 0.59$ |
| ($F_7$, $FT_7$) | Ф | **−7.5 ± 1.6** | **−2.8 ± 1.6** | $\mathbf{F(1, 138) = 4.3, P < 0.038}$ |
| | Т | −4.8 ± 1.2 | −2.7 ± 1.6 | $F(1, 138) = 1.4$, $P < 0.25$ |
| ($F_8$, $FT_8$) | Ф | −6.5 ± 2.0 | −5.2 ± 2.0 | $F(1, 138) = 0.23$, $P < 0.63$ |
| | Т | −7.4 ± 1.7 | −4.7 ± 1.7 | $F(1, 138) = 1.33$, $P < 0.25$ |
| ($C_3$, $FC_3$) | Ф | **−5.3 ± 3.5** | **+9.0 ± 3.5** | $\mathbf{F(1, 138) = 8.5, P < 0.004}$ |
| | Т | −2.4 ± 3.4 | +4.5 ± 3.4 | $F(1, 138) = 2.11$, $P < 0.15$ |
| ($C_4$, $FC_4$) | Ф | +2.9 ± 3.0 | +7.4 ± 3.0 | $F(1, 138) = 1.1$, $P < 0.31$ |
| | Т | −2.2 ± 3.0 | +1.7 ± 3.0 | $F(1, 138) = 0.85$, $P < 0.36$ |
| ($T_3$, $T_5$) | Ф | −1.2 ± 3.0 | +4.8 ± 3.0 | $F(1, 138) = 1.95$, $P < 0.16$ |
| | Т | −0.6 ± 2.6 | +5.3 ± 2.6 | $F(1, 138) = 2.5$, $P < 0.12$ |
| ($T_4$, $T_6$) | Ф | +4.4 ± 3.2 | +5.1 ± 3.2 | $F(1, 138) = 0.024$, $P < 0.88$ |
| | Т | +4.4 ± 3.2 | +5.4 ± 3.2 | $F(1, 138) = 0.05$, $P < 0.82$ |
| ($P_3$, $O_1$) | Ф | +15.8 ± 5.4 | +15.9 ± 5.4 | $F(1, 138) = 0.001$, $P < 0.99$ |
| | Т | +13.8 ± 6.3 | +18.7 ± 6.3 | $F(1, 138) = 0.3$, $P < 0.58$ |
| ($P_4$, $O_2$) | Ф | +22.2 ± 6.4 | +11.2 ± 6.4 | $F(1, 138) = 1.45$, $P < 0.23$ |
| | Т | +22.0 ± 6.9 | +23.6 ± 6.9 | $F(1, 138) = 0.023$, $P < 0.87$ |

зация α-ритма – показатель функционального торможения коры [2]. Это торможение является активным процессом, блокирующим корковую обработку нерелевантной информации и тем самым повышающим селективную активацию коры на значимые явления. Наши результаты показывают, что тормозный процесс может происходить в ограниченном корковом участке, непосредственно связанном с осуществлением конкретной двигательной деятельности: синхронизацию α-потенциалов после тормозного стимула *NoGo* и десинхронизацию после стимула *Go* мы наблюдали только в моторной корковой зоне ($C_3$ и $FC_3$) левого полушария (напомним, испытуемый нажимал на кнопку правой рукой в пробах *Go*). Следует отметить, что различия в знаке изменений мощности α-потенциалов наблюдались как в низкочастотном, так и высокочастотном поддиапазонах. Вместе с тем недавно было показано, что при подавлении ранее обученных сложных последовательных движений пальцев руки происходит синхронизация в моторной зоне соответствующего полушария только высокочастотного α-ритма [5]. Вероятно, расхождения наших и литературных данных обусловлены различиями в характере и сложности моторного акта. У нас есть весомое основание утверждать, что вызванная синхронизация не только высокочастотного, но и низкочастотного α-ритма может служить показателем активного торможения в коре.

В рамках теории нисходящего тормозного контроля при осуществлении когнитивной деятельности по-новому следует рассматривать проблему внутреннего торможения. Используемые в нашей работе кондиционирующие стимулы *Go/NoGo* – это случай применения положительного и дифференцировочного стимулов ("условного тормоза"), а значительное удлинение интервала времени между целевым и пусковым стимулами следует рассматривать не только как нагрузку на рабочую память, но и как прием для изучения запаздывающего торможения. Показателем последнего служит динамика синхронизации α-колебаний на разных этапах рабочей памяти в отдельных участках коры больших полуша-

рий. Регулирующая роль префронтальной коры в нисходящем контроле активации коры была показана в опытах с транскраниальной магнитной стимуляцией, временно выключающей отдельные корковые участки [15].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Применение в межстимульной паузе кондиционирующих стимулов *Go/NoGo* не изменяет существенно пластичность установки на сердитое лицо. Это объяснятся усилением индуцированной синхронизации низкочастотных и высокочастотных потенциалов α-диапазона после применения целевого и кондиционирующих стимулов. Синхронизация α-колебаний является показателем повышения нисходящего тормозного контроля, подавляющего действие нерелевантных факторов, облегчающего корковую обработку значимой информации. Имеются явные различия в индуцированных реакциях низкочастотного и высокочастотного α-ритма в пробах с кондиционирующими стимулами.

После стимула *NoGo* локально в моторной зоне левого полушария происходит синхронизация α-ритма, что служит, как мы считаем, экспериментальным подтверждением положения о тормозной природе данного электрофизиологического феномена. Понятия физиологии высшей нервной деятельности о дифференцировочном и запаздывающем торможении рассматриваются в рамках теории тормозного нисходящего контроля со стороны структур префронтальной коры.

Работа выполнена частично при поддержке Российского гуманитарного научного фонда (грант № 13-06-00130а).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Костандов Э.А., Черемушкин Е.А., Яковенко И.А., Петренко Н.Е.* Различия в индуцированной синхронизации альфа-ритма в паузах между зрительными стимулами при разной степени пластичности когнитивной установки // Журн. высш. нерв. деятельности. 2013. Т. 63. № 6. С. 675.
2. *Klimesch W.* Alpha-band oscillations, attention, and controlled access to stored information // Trends Cogn. Sci. 2012. V. 16. № 12. P. 606.
3. *Klimesch W.* Evoked alpha and early access to the knowledge system: The P1 inhibition timing hypothesis // Brain Res. 2011. V. 1408. P. 52.
4. *Klimesch W., Sauseng P., Hanslmayr S.* EEG alpha oscillations: the inhibition–timing hypothesis // Brain Res. Rev. 2007. V. 53. № 1. P. 63.
5. *Sauseng P., Gerloff Ch., Hummel F.C.* Two brakes are better than one: The neural bases of inhibitory control of motor memory traces // Neuroimage. 2013. V. 65. P. 52.
6. *Sauseng P.* Brain oscillations: phase-locked EEG alpha controls perception // Current Biology. 2012. V. 22. № 9. P. 306.
7. *Костандов Э.А., Черемушкин Е.А.* Психофизиологические признаки высокопластичных форм установки на эмоционально-негативное выражение лица // Журн. высш. нерв. деятельности. 2013. Т. 63. № 2. С. 175.
8. *Capotosto P., Babiloni C., Romani G.L., Corbetta M.* Frontoparietal cortex controls spatial attention through modulation of anticipatory alpha rhythms // J. Neurosci. 2009. V. 29. P. 5863.
9. *Coull J.T., Nobre A.C.* Where and when to pay attention: the neural systems for directing attention to spatial locations and to time intervals as revealed by both PET and fMRI // J. Neurosci. 2008. V. 18. P. 7426.
10. *Gazzaley A., Nobre A.* Top-down modulation: bridging selective attention an working memory // Trends Cogn. Sci. 2012. V. 16. № 2. P. 129.
11. *Костандов Э.А., Черемушкин Е.А.* Изменения низко- и высокочастотных колебаний альфа-диапазона ЭЭГ в интервалах между значимыми зрительными стимулами // Физиология человека. 2013. Т. 39. № 4. С. 5.
12. *Klimesch W.* EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis // Brain Res. Rev. 1999. V. 29. № 2–3. P. 169.
13. *Козлов М.К.* Оценка достоверности вариационных характеристик пре- и постстимульной кривой ЭЭГ по критерию хи-квадрат // Журн. высш. нерв. деятельности. 2009. Т. 59. № 2. С. 281.
14. *Костандов Э.А.* Влияние контекста на пластичность когнитивной деятельности // Физиология человека. 2010. Т. 36. № 5. С. 19.
15. *Sauseng P., Feldheim J.F., Freunberger R., Hummel F.C.* Right prefrontal TMS disrupts interregional anticipatory EEG alpha activity during shifting of visuospatial attention // Front. Psychol. 2011. V. 2. P. 241.
16. *Babiloni C., Miniussi C., Babiloni F. et al.* Sub-second "temporal attention" modulates alpha rhythms. A high-resolution EEG study // Cogn. Brain Res. 2004. V. 19. № 3. P. 259.
17. *D'Esposito M.* From cognitive to neural models of working memory // Phil. Trans. R. Soc. 2007. V. 362. P. 761.
18. *Ivry R., Schlerf J.* Dedicated and intrinsic models of time perception // Trends Cogn. Sci. 2008. V. 12. P. 273.
19. *Miniussi C., Wilding E., Coull J., Nobre A.* Orienting attention in time: Modulation of brain potentials // Brain. 1999. V. 122. P. 1507.
20. *Praamstra P., Kourtis D., Kwok H.F., Oostenveld R.* Neurophysiology of implicit timing in serial choice reaction-time performance // J. Neurosci. 2006. V. 26. № 20. P. 5448.
21. *Buschman T.J., Miller E.K.* Top-down versus bottom-up control of attention in the prefrontal and posterior parietal cortices // Science. 2007. V. 315. P. 1860.
22. *Yumoto N., Lu X., Henry T.R. et al.* Neural correlate of the processing of multi-second time intervals in primate prefrontal cortex // PLoS One. 2011. V. 6. № 4. e19168.

# Changes of the Alpha-Rhythm after Introducing Stimuli Go/NoGo in the Context of Experiments with a Set to an Angry Face

**E. A. Kostandov, E. A. Cheremushkin, I. A. Yakovenko, N. E. Petrenko**

At healthy adults is ($n = 35$) in the middle of 16 second pauses between target (faces) and starting stimuli conditioning signals Go/NoGo. Lack of essential changes of flexibility of the set after introduction of an additional cognitive task is explained by enhansment of the induced synchronization of an alpha rhythm in time intervals between target, conditioning and starting stimuli. The increase of alpha potentials synchronization reflect the top-down inhibitory control suppressing effect of irrelevant factors, and that facilitating processing of significant information. In the range of time between NoGo and starting stimuli locally in a motor zone of cortex of only the left hemisphere ($C_3$, $FC_3$) the induced synchronization of low-frequency and especially high-frequency alpha rhythm is registered. One more experimental confirmation of the theory on the brake nature of this electrophysiological phenomenon is obtained. Used in physiology of the highest nervous activity of concept about internal or conditional inhibition is considered within the theory of top-down inhibitory control from prefrontal cortex.

*Keywords:* interstimuli intervals, working memory, cognitive set, inner representation, time estimation, synchronization, alpha-oscillations, upper alpha-rhythm, low alpha-rhythm, top-down inhibitory control.