

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ
(КОГНИТИВНОЙ) ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

УДК 612.821

ОТРАЖЕНИЕ В ПАРАМЕТРАХ СВЯЗАННЫХ С СОБЫТИЯМИ
ПОТЕНЦИАЛОВ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ МЕХАНИЗМА
ПРОГНОЗИРОВАНИЯ ВРЕМЕННОГО РЯДА СОБЫТИЙ

© 2019 г. В. Н. Кирой^{1,*}, О. М. Бахтин¹, Н. Р. Миняева¹

¹ Научно-исследовательский технологический центр нейротехнологий,
Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия

* e-mail: kirov@sfedu.ru

Поступила в редакцию 13.09.2017 г.

После доработки 25.01.2018 г.

Принята к публикации 05.03.2018 г.

Исследовались характеристики (амплитуда и латентный период) компонентов связанных с событиями потенциалов (ССВП) в динамике деятельности, направленной на прогнозирование момента появления целевого стимула, которому предшествовала прогностическая подсказка, представляющая собой детерминированную последовательность из 5 стимулов. Показано, что функционирование механизма прогнозирования отражается в характеристиках компонентов N2 и P3 ССВП, регистрируемых на стимулы прогностической подсказки, первый из которых преимущественно связан с особенностями реализуемой стратегии обработки сенсорной информации, а второй – оценкой информативности предикторов и принятием решения.

Ключевые слова: прогнозирование событий, связанные с событиями потенциалы, прогностическая подсказка

DOI: 10.1134/S0044467719010052

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время убедительно показано, что формирование целостного, непрерывного и осмысленного восприятия невозможно без функционирования аппарата прогнозирования или *predictive brain activity*. В рамках иерархических моделей предсказательного кодирования [Lee, Mumford, 2003; Friston, 2005] сформулировано представление о том, что процессы восприятия, планирования и реализации поведения неразрывно связаны с этим механизмом [Clark, 2013a; Hohwy, 2013]. Мозг активно обрабатывает только ту часть входной информации, которая является новой, и реагирует, используя имеющиеся шаблоны, на предсказанный стимул прежде, чем информация о нем достигнет его [Arnal, Giraud, 2012; Wacongne et al., 2012; SanMiguel et al., 2013; Мачинская и др., 2015]. Более того, многие авторы полагают, что предвидение (прогнозирование) является одним из фундаментальных механизмов мозга, лежащих в основе не только перцептивных, но и когнитивных процессов [Friston, 2010; Bubic et al.,

2010; De Ridder et al., 2014; O’Callaghan, 2016]. Полагают, что структуры мозга работают при этом по принципу максимизации байесовского доказательства актуальной модели мира посредством активного отбора информации (т.е., на основе реализации процессов сверху вниз) [Kiebel et al., 2009; Friston et al., 2012; Koster-Hale, Saxe, 2013; Claire et al., 2016; Kwisthout et al., 2017].

Известно, что одним из нейрофизиологических коррелятов прогнозирования является условное негативное отклонение (CNV), которое регистрируется в активности мозга в период, предшествующий появлению стимула-мишени (целевого стимула, ЦС) и коррелирует с укорочением времени реакции (ВР) на него [Fan, 2007; Gomez, Flores, 2011; Кирой и др., 2017]. Показано, что этот феномен регистрируется как при использовании стимульной парадигмы Познера [Posner, 1980], когда явно заданная подсказка совпадает или не совпадает с ЦС [Kononowicz, Penney, 2016], так и подсказки в виде фиксированной последовательности стимулов [Кирой и др.,

2017], о существовании которой обследуемому *a priori* неизвестно. В последнем случае амплитуда CNV возрастает с увеличением прогностической ценности элементов подсказки.

Характер активности структур ЦНС, развивающейся после появления ЦС, как правило, исследуется с использованием методов связанных с событием потенциалов (ERPs, ССВП) или fMRI в рамках познеровской парадигмы прайминга. Показано, что наличие предстимульной CNV положительно коррелирует с возрастанием амплитуды компонентов P1, N1 и P2 ССВП, регистрируемых на ЦС, при его совпадении с подсказкой, по сравнению с ситуацией несовпадения [Arjona, Gómez, 2014; Eimer, 1993; Mangun, Hillyard, 1991; Perchet et al., 2001; 2005]. Компонент P1 связывают при этом с процессами внимания, в частности, его направленностью на ЦС [Woldorffe et al., 1993; Woldorffe, Hillyard, 1991; Hopfinger et al., 2000; Talsma et al., 2005; Gómez et al., 2008; Gómez et al., 2009; Lasaponara et al., 2011], N1 – концентрацией внимания и процессами дискриминации (различения) стимулов по их значимости [Luck et al., 1990; Mangun, Hillyard, 1991; Anllo-Vento, 1995; Coull, 1988; Talsma et al., 2005, Lasaponara et al., 2017], а P2 – с оценкой эффективности прогноза [Talsma et al., 2005; Fan et al., 2007; Baess et al., 2009; Cardoso-Leite et al., 2010; Gomez, Flores, 2011; Roussel et al., 2013; Kimura, Takeda, 2014]. Формирование направленного внимания при восприятии зрительных стимулов связывается с активацией экстрастриарной коры [Hopfinger et al., 2000; Gómez et al., 2008; 2009], концентрация внимания и процессы дискриминации – нисходящими путями от префронтальных и теменных областей [Badler, Heinen, 2006; O’Callaghan et al., 2016]. Значительную роль в механизмах собственно прогнозирования (предсказания) отводят верхней височной борозде (STS), височно-теменной области (TPJ) и медиально-префронтальной коре (mPFC) [Koster-Hale, Saxe, 2013]. В этот список некоторые авторы предлагают включить также переднюю инсулярную кору (AIC) [Seth, Suzuki, Critchley, 2012]. Отмечается [Pally, 2006; Хокинс, Блейкли, 2007; Kononowicz, 2015], что эти структуры входят в состав иерархически организованной системы, ключевыми элементами которой являются лобные и теменные области неокортекса [Brunia, 1999; Liang, Wang, 2003; Bubic et al., 2010; Gomez et al., 2007; Gomez, Flores, 2011;

Krieghoffa et al., 2011; Massimo et al., 2014]. Утверждается даже, что в прогностической деятельности участвует вся кора и что один и тот же общий механизм используется для реализации прогноза разного уровня [Clark, 2013a,b; Kilner et al., 2007; Koster-Hale, Saxe, 2013].

Наконец, экспериментально показано, что при неправильном прогнозе (по сравнению с правильным) в ССВП, регистрируемых на ЦС, наблюдается рост амплитуды компонента P3 (P300), который рассматривается как следствие рассогласования прогноза и стимула и переориентации внимания [Mangun, Hillyard, 1991; Eimer, 1993; Talsma et al., 2005; Digiacoimo et al., 2008; Gomez et al., 2008; Baess et al., 2009; Cardoso-Leite et al., 2010; Gomez, Flores, 2011; Roussel et al., 2013; Kimura, Takeda, 2014]. Снижение амплитуды этого компонента при правильном прогнозе связывают с наличием предварительной (опережающей) активации сенсорной сети, в которой представлена сенсорная копия ожидаемого события [Kuhn et al., 2010; Roussel et al., 2013; San Miguel et al., 2013; Waszak et al., 2012]. На фоне уже активированных сенсорных элементов нейронный ответ на ожидаемый стимул снижается. Показано также, что вариабельность амплитуды компонента P300 положительно коррелирует с уровнем активации стриатума, который ряд авторов связывают с обработкой “вознаграждения” [Pfabigan et al., 2014].

Таким образом, взаимосвязь характеристик CNV и компонентов ССВП с функционированием механизма прогнозирования исследуется, как правило, в рамках познеровской парадигмы, которая предусматривает наличие предиктора (подсказки), однозначно связанного со стимулом-мишенью. Организация нервных процессов мозга в ситуации, когда формирование прогноза является следствием активного поиска и обнаружения предикторов в ряду событий (собственно прогностической деятельностью), т.е. требует когнитивных усилий, в настоящее время практически не изучена.

Целью настоящего исследования являлось изучение характеристик зрительных ССВП в динамике прогнозирования, основанного на активном поиске предикторов, предшествующих появлению целевого стимула.

МЕТОДИКА

Обследуемые. В экспериментах приняли участие 10 юношей и 10 девушек, студенты 2–5 курсов естественных факультетов ЮФУ (средний возраст 22.0 ± 2.8 года). В соответствии с протоколом, утвержденным комиссией по биоэтике НИТЦ нейротехнологий ЮФУ и основанным на положениях Хельсинкской декларации, обследуемые давали письменное согласие на участие в электрофизиологическом исследовании перцептивной деятельности с регистрацией электроэнцефалограммы. Ранее все они участвовали в аналогичном обследовании.

Стимулы и аппаратура. Сценарий эксперимента был реализован в среде “Неостимул” фирмы “Нейроботикс” (г. Зеленоград). Стимулами служили полутонные изображения предметов, относящихся к категориям “фрукты” (яблоко, лимон, груша) и “посуда” (ложка, тарелка, стакан), которые имели идентичные угловые размеры (4×10 угл. град) и предъявлялись на экране монитора SyncMaster-943n размером 17". Идентичность яркости изображений и оттенков серого достигалась с помощью программных средств пакета Corel PHOTO-PAINTX3 (режим: “изображение – преобразовать в оттенки серого/16 бит/”). Длительность предъявления каждого стимула составляла 300 мс, межстимульный интервал 2 с.

Последовательность предъявления стимулов и поведенческая задача. В отличие от ранее выполненного исследования [Кирой и др., 2017], в котором предиктором появления ЦС служила фиксированная последовательность из трех стимулов, в настоящем исследовании прогностической подсказкой (ПП) служила последовательность из пяти стимулов. Первым стимулом в ПП всегда был “смайлик”, далее следовали два стимула из категории “посуда” (например, тарелка и ложка) и два изображения одного и того же фрукта (например, яблока) (рис. 1(a)). Все элементы ПП (в т.ч. “смайлик”) могли предъявляться и по отдельности, а также в других сочетаниях. В целом за пределами ПП стимулы предъявлялись в случайном порядке.

В соответствии с инструкцией обследуемый должен был максимально быстро реагировать посредством нажатия на кнопку компьютерной мыши в тот момент, когда появлялся или ожидалось появление ЦС. При этом в инструкции ему сообщалось, что в по-

рядке следования стимулов имеется определенная закономерность (подсказка), обнаружив которую он может существенно сократить ВР на ЦС или даже предвидеть момент его появления, что стимулировало прогностическую деятельность. Регистрировалось наличие/отсутствие и ВР на предъявляемые стимулы.

Полный цикл обследования включал 720 предъявлений стимулов, длительность его составляла 30–40 минут, включая установку электродов и ознакомление с инструкцией. Указанная длительность эксперимента обеспечивала стабильность функционального состояния обследуемых. В контексте настоящего исследования участие обследуемых в ранее выполненном следует рассматривать как обучающую серию.

Регистрация ЭЭГ, обработка и анализ электрограмм. ЭЭГ регистрировали монополярно от 12 отведений (f3, f4, c3, c4, t3, t4, p3, p4, t5, t6, o1, o2) по Международной схеме 10-20 с использованием хлор-серебряных электродов. Референтные электроды помещались на мочки ушей, нейтральный – на лбу. Регистрация осуществлялась с использованием аппаратно-программного комплекса “Нейровизор-БММ” производства фирмы “Нейроботикс” (Россия, г. Зеленоград) с частотой дискретизации аналоговых сигналов 1000 Гц в полосе частот 0.5–100.0 Гц. Постоянная составляющая фильтровалась с использованием программных средств комплекса. Одновременно регистрировалась окулограмма от правого глаза для контроля артефактов, связанных с морганиями. Устранение артефактов осуществлялось с использованием процедуры PCA (анализ независимых компонент) [Makeig et al., 1996; Arnaud et al., 2007]. Критериями для определения служили карта их представленности по скальпу, частота и спектральная мощность.

Для последующего анализа отбирались безартефактные ЭЭГ-эпохи длительностью 700 мс, из которых 100 мс непосредственно предшествовали моменту предъявления стимула. С целью идентификации ССВП они усреднялись для каждого отведения, типа стимула и обследуемого. Всего рассчитывали 4 типа ССВП, а именно:

- ССВП1 – на стимулы ПП при наличии прогноза, т.е., реакции, опережающей момент предъявления контрольного стимула;
- ССВП2 – на ЦС при наличии прогноза;

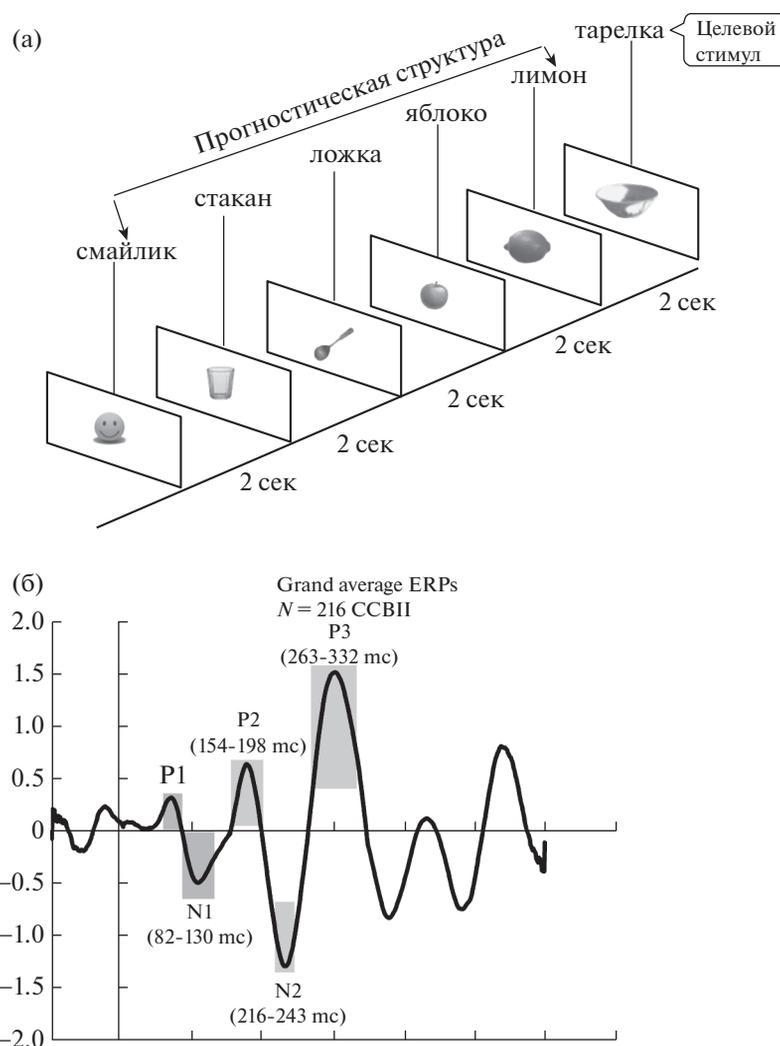


Рис. 1. (а) схематическое изображение фрагмента последовательности стимулов с прогностической подсказкой; (б) графическое изображение *grandmean* с обозначением компонентов ССВП и соответствующих временных окон

Fig. 1. (a) Schematic representation of a fragment of a sequence of stimuli with predictive prompt; (b) Grandmean with ERP components and their time windows

- ССВП3 – на ЦС в отсутствие прогноза;
- ССВП4 – на стимулы, входящие в состав ПП, но предъявляемые вне ПП.

Для определения временных окон, в которых программно осуществлялся поиск компонентов ССВП, посредством усреднения ответов, зарегистрированных на все стимулы, во всех отделениях и у всех обследованных, рассчитывался усредненный ССВП (рис. 1б), на котором были идентифицированы следующие компоненты: P1 (во временном окне 60–78 мс), N1 (87–126 мс), P2 (138–184 мс), N2 (216–235 мс) и P3 (263–322 мс).

Характеристики компонентов ССВП, зарегистрированных на стимулы различных ти-

пов, а именно, их латентные периоды (ЛП) и амплитуды (А), статистически сравнивали с использованием многомерного дисперсионного анализа (ANOVA/MANOVA, метод повторных измерений – repeated measures). При этом выделялись следующие факторы: ГРУППЫ (2 уровня: лица с эффективным – ЭП и неэффективным прогнозированием – НП); ТИП стимула (4 уровня: ССВП1, ССВП2, ССВП3, ССВП4); КОМПОНЕНТЫ (5 уровней: P1, N1, P2, N2, P3); ОТВЕДЕНИЯ (f3, f4, c3, c4, t3, t4, p3, p4, t5, t6, o1, o2). Значения А и ЛП компонентов анализировали отдельно.

При оценке достоверности наблюдаемых различий использовали 2 уровня значимости. При $p < 0.05$ различия считались достоверными, при $0.05 < p < 0.08$ — существенными (констатировали наличие тренда) с учетом поправки Гринхауза—Гейзера и результатов процедуры Post-hoc (критерий Фишера).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Статистический анализ поведенческих показателей

Учитывая случайный характер предъявления стимулов за пределами ПП, а также их относительно небольшое число (720), общее число предъявлений ЦС составляло в отдельных обследованиях от 20 до 25, а число реакций на них — от 4 до 10. Относительно небольшое число реакций собственно на ЦС было обусловлено значительным числом совпадающих с его предъявлением и опережающих реакций, возникающих после предъявления последнего стимула ПП. Доля таких реакций составляла от 20 до 80% от всех реакций, зарегистрированных в связи с ЦС.

Поскольку наличие совпадающих и опережающих реакций свидетельствует о прогнозе появления ЦС, все обследуемые по доле таких реакций были разделены на группы с эффективным (ЭП, ЕР) и неэффективным (НП, НР) прогнозированием. К первой были отнесены лица, доля прогностических реакций у которых от общего числа реакций на предъявление ЦС составила более, а во вторую — менее 50%. Анализ показал, что доля опережающих и совпадающих реакций при таком разделении на группы у лиц с ЭП (10 чел.) в среднем оставила $57.1 \pm 3.2\%$, а у лиц с НП (10 чел.) — $34.7 \pm 3.6\%$ от числа реакций на ЦС. Собственно реакции на ЦС регистрировались, как правило, только в начале обследования, а именно у лиц с ЭП — после первых 3–9, а у лиц с НП — 7–13 ПП. При этом среднее ВР на ЦС в группе лиц с ЭП составило 722.1 ± 18.2 мс, а НП — 773.4 ± 19.5 мс. Указанные различия были статистически недостоверны. Значимые различия обнаружались во времени опережающих реакций, которые регистрировались после предъявления последнего стимула ПП и предшествовали моменту появления ЦС. Среднее ВР, рассчитанное относительно начала предъявления последнего стимула ПП, было достоверно меньше в группе лиц с ЭП, по сравнению с группой лиц с НП

Таблица 1. Статистические характеристики выделенных классов

Table 1. Statistical characteristics of the selected classes

Группы	Показатели	Кластеры		
		1 кластер	2 кластер	3 кластер
ЭП	Минимум	193.0	444.0	545.0
	Максимум	411.0	719.0	1353.0
	Среднее	310.3	597.8	873.6
	Ст.отклонение	69.0	77.2	146.1
НП	Минимум	228.0	754.0	863.0
	Максимум	740.0	1046.0	1705.6
	Среднее	612.6	890.0	1234.0
	Ст.отклонение	109.4	87.8	179.6

(674.5 ± 21.1 и 869.04 ± 29.9 мс соответственно; $t = -5.48$, $df = 196$, $p < 0.0000001$).

Кластеризация указанных значений ВР, выполненная с использованием процедуры K-means Cluster Analysis для числа кластеров, равного 3 (рис. 2, табл. 1), показала, что в группе лиц с ЭП распределение вероятностей для всех кластеров оказалось сдвинуто в сторону более коротких значений по сравнению с лицами из группы НП на 300–350 мс.

Таким образом, прогнозирование момента появления ЦС, основанное на обнаружении ПП, имело место как в группе лиц с ЭП, так и НП, что подтверждает мнение об универсальности этого механизма. Различия сводились к тому, что в группе лиц с НП прогноз формировался позднее и оказывал менее существенное влияние на эффективность деятельности, в частности, ВР. Особенности, определяющие эффективность функционирования этого механизма, изучались посредством проведения внутри- и межгрупповых сравнений параметров ССВП.

2. Интегральная оценка характеристик ССВП

Как указывалось выше, в реализованной в настоящем исследовании экспериментальной парадигме обследуемый мог реагировать не только на ЦС, но и на любой из стимулов, если был уверен в появлении вслед за ним ЦС. Тем самым была предпринята попытка более детального изучения электрографических феноменов, непосредственно связанных с функционированием механизма прогнозирования, а не влияния прогноза на параметры ССВП, регистрируемых на ЦС. Теоретически опережающие (прогностиче-

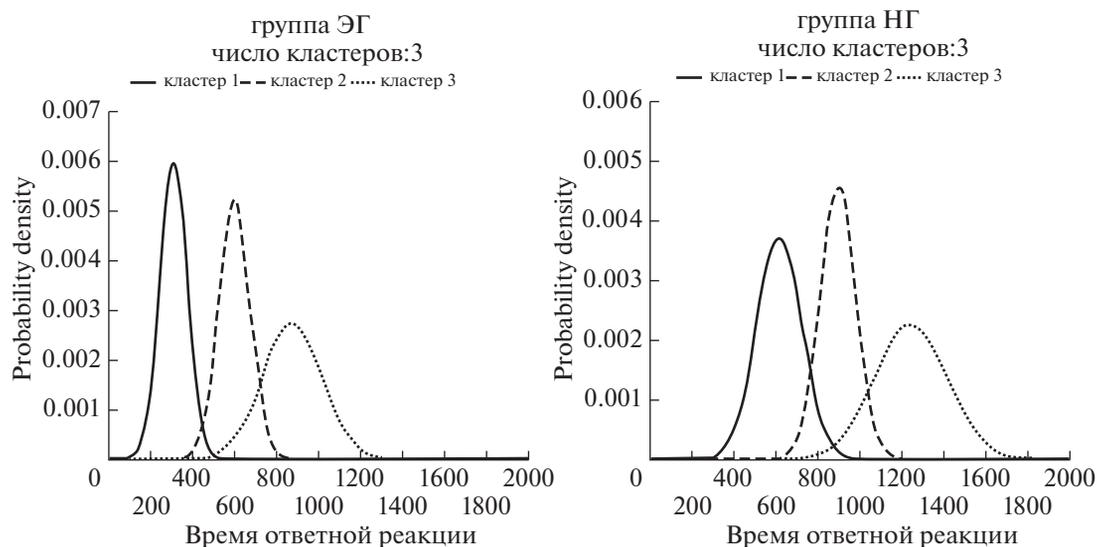


Рис. 2. Графическое изображение результатов кластерного анализа значений времени реакции (ВР) на стимулы прогностической подсказки (ПП) у лиц с эффективным прогнозом (ЭП) (левый график) и неэффективным прогнозом (НП) (правый график). Обозначения: по оси X – значения ВР (в мс); по оси Y – плотность вероятности распределения

Fig. 2. The results of cluster analysis of reaction time (RT) values for predictive prompt (PP) stimuli in persons with effective prediction (EP, left graph) and ineffective prediction (IP, right graph). OX – values of reaction time (ms); OY – probability density of the distribution

ские) реакции могли иметь место на любой из стимулов ПП после ее обнаружения, однако, учитывая ее характер, наиболее уверенный прогноз мог быть сформирован только после предъявления последнего стимула, что и наблюдалось в наших экспериментах.

На рис. 3 приведены 2D-диаграммы распределения А-компонентов ССВП, зарегистрированных у лиц с ЭП и НП. Их анализ показывает, что:

1. Амплитуда всех компонентов ССВП в ответ на ЦС была минимальной при условии отсутствия его прогноза и отсутствия стимулов, входящих в состав ПП, но предъявляемых вне его;

2. Амплитуда всех компонентов ССВП была максимальной у лиц с ЭП;

3. Из этих правил исключение составляет компонент P1, который присутствовал в электрограммах затылочных отведений как у лиц с ЭП, так и у испытуемых с НП.

Трехфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) (“ОТВЕДЕНИЯ” – constant) значений А и ЛП компонентов ССВП показал наличие достоверных взаимодействий факторов “ГРУППЫ”, “ТИП ССВП” и “КОМПОНЕНТЫ” (табл. 2). Они были более выражены для значений А компонентов ССВП

(по сравнению с ЛП), что указывает на их большую зависимость от анализируемых факторов.

3. Вызванная активность мозга в условиях прогнозирования

Сравнительный анализ характеристик компонентов ССВП, зарегистрированных на все типы стимулов, показал наличие между ними существенных различий. Ниже анализируются только достоверные ($p < 0.05$) различия между исследуемыми показателями, имеющие отношение к предмету настоящего исследования.

Компонент P1 был существенно более выражен в ССВП, регистрируемых в затылочных отведениях на ЦС в отсутствие прогноза (ССВП3), причем, как у лиц с ЭП, так и НП, и менее – стимулы ПП при наличии прогноза (ССВП1). В группе лиц с ЭП он формировался практически во всех отведениях и имел сходные характеристики в ССВП, регистрируемые на все типы стимулов. В группе лиц с НП этот компонент не регистрировался в ряде отведений, в т.ч. на ЦС и стимулы ПП. В обеих группах ЛП этого компонента, идентифицируемого в ССВП различных отведений, значимо не различались.

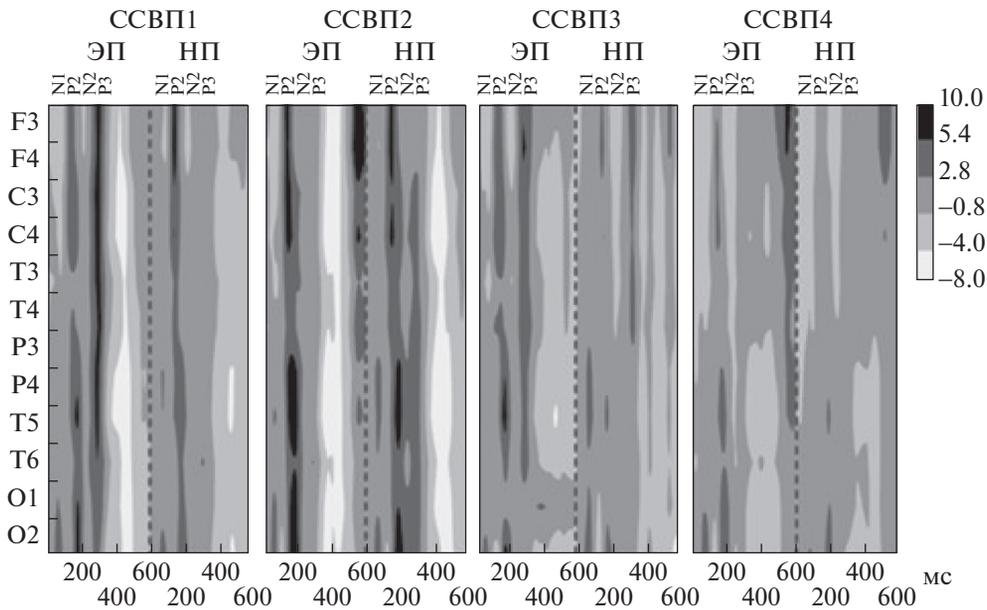


Рис. 3. 2D-диаграммы амплитуд ССВП, зарегистрированных у лиц с ЭП и НП. Обозначения: по оси X – время (в мс), по оси Y – отведения. Насыщенность оттенков серого отражает диапазон амплитудных значений ССВП в соответствии со шкалой, расположенной справа

Fig. 3. A 2D diagrams of ERP amplitudes was registered in persons with EP and IP. OX – time (ms), OY – areas of EEG records; saturation of black and white shades shows the range of ERP amplitude values according to the scale on the right

В группе лиц с ЭП **компонент N1** отчетливо формировался практически во всех отведениях и был более выражен в ССВП, регистрируемых на стимулы ПП и ЦС при наличии прогноза (ССВП 1 и ССВП 2). В группе лиц с НП этот компонент не регистрировался в ряде отведений, в т.ч. в ССВП на ЦС и стимулы, входящие в состав ПП. В обеих группах и во всех типах ССВП ЛП этого компонента в

различных отведениях значимо не различались.

Компонент P2 (рис. 4) регистрировался во всех типах ССВП и статистически значимо не различался своими ЛП в различных отведениях. Его А была максимальной в ССВП, регистрируемых в ответ на предъявление ЦС как в отсутствие прогноза (ССВП3, группа лиц с ЭП), так и при его наличии (ССВП2, группа лиц с НП) преимущественно в задних

Таблица 2. Результаты трехфакторного анализа (ANOVA, “Отведения” – constant) значений А и ЛП компонентов ССВП, зарегистрированных у лиц с ЭП и НП

Table 2. The results of the three-factor analysis (ANOVA, “Areas” – constant) of the values of A and LP components of ERPs registered with persons with EP and IP

Факторы	А			ЛП		
	df	F	P	df	F	P
Intercept	1	1138.30	0.000000	1	46766.67	0.000000
Группы (ЭП, НП)	1	25.74	0.000002	1	0.06	0.813085
ТИП (ССВП 1-4)	3	69.11	0.000000	3	3.43	0.020503
КОМПОНЕНТЫ	3	271.95	0.000000	3	840.04	0.000000
Группы × Тип	3	25.56	0.000000	3	1.34	0.266637
Группы × Компоненты	3	2.16	0.118960	3	0.32	0.729702
Тип × Компоненты	9	24.98	0.000000	9	2.03	0.063913
Группы × Тип × Компоненты	9	5.17	0.000065	9	2.70	0.015671

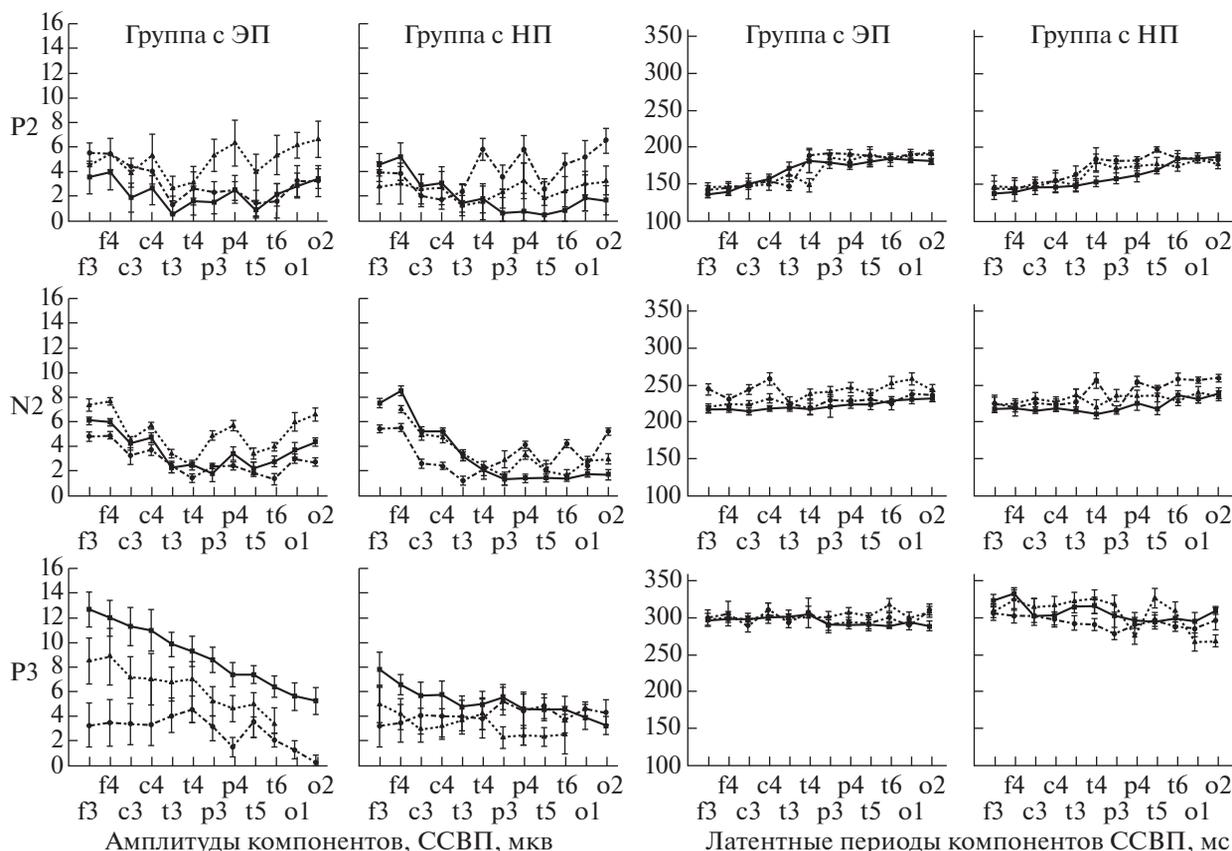


Рис. 4. Значения Аи ЛП компонентов P2, N2 и P3, зарегистрированных в ССВП1 (—), ССВП2 (---) и ССВП3 (.....) в разных отведениях у лиц с ЭП и ИП. По оси X – отведения ЭЭГ; по оси Y – величина латентных периодов в мс и амплитуды в мкВ.

Fig. 4. The values of amplitude and latency of P2, N2 and P3 components ERP1 (—), ERP2 (---) and ERP3 (.....) registered in different leads in subjects with EP and IP. On the X axis – EEG leads; along the Y axis, the latency values in ms and the amplitudes in μV .

(теменных, нижневисочных и затылочных) отведениях.

Компонент N2 также идентифицировался практически во всех ССВП. ЛП этого компонента в ССВП 1, регистрируемых на стимулы ПП при наличии прогноза, были практически равны во всех отведениях как у лиц с ЭП, так и ИП. В ССВП2, регистрируемых на ЦС при наличии прогноза, у лиц с ИП ЛП этого компонента в целом ряде отведений был достоверно больше, чем в ССВП1 и ССВП3. Амплитуда этого компонента у лиц с ЭП была минимальной в ССВП, регистрируемых при наличии прогноза (ССВП1 и ССВП2). У лиц с ИП А этого компонента были минимальной в ССВП, регистрируемых на ЦС при наличии прогноза (ССВП2).

ЛП **компонента P3**, регистрируемого в ССВП разного типа, различались незначительно. У лиц с ЭП он достоверно раньше

возникал лишь в ССВП, регистрируемых от ряда отведений правого полушария на стимулы ПП при наличии прогноза (ССВП1). У лиц с ИП этот компонент в ССВП1, напротив, формировался позднее, чем в ССВП2 и ССВП4. Амплитуда компонента P3 была больше в ССВП, регистрируемых на стимулы ПП при наличии прогноза (ССВП1), причем по сравнению с ССВП, регистрируемыми на ЦС при наличии прогноза (ССВП2), – практически во всех (лица с ЭП) или лобных (лица с ИП) отведениях. По сравнению с ССВП, регистрируемыми на стимулы ПП, но предъявляемыми вне ПП (ССВП4), различия в разных группах лиц и отведениях имели различную направленность. В ССВП, регистрируемых на ЦС в отсутствие прогноза (ССВП3), А компонента N2 была больше, чем при наличии прогноза, преимущественно в передних и те-

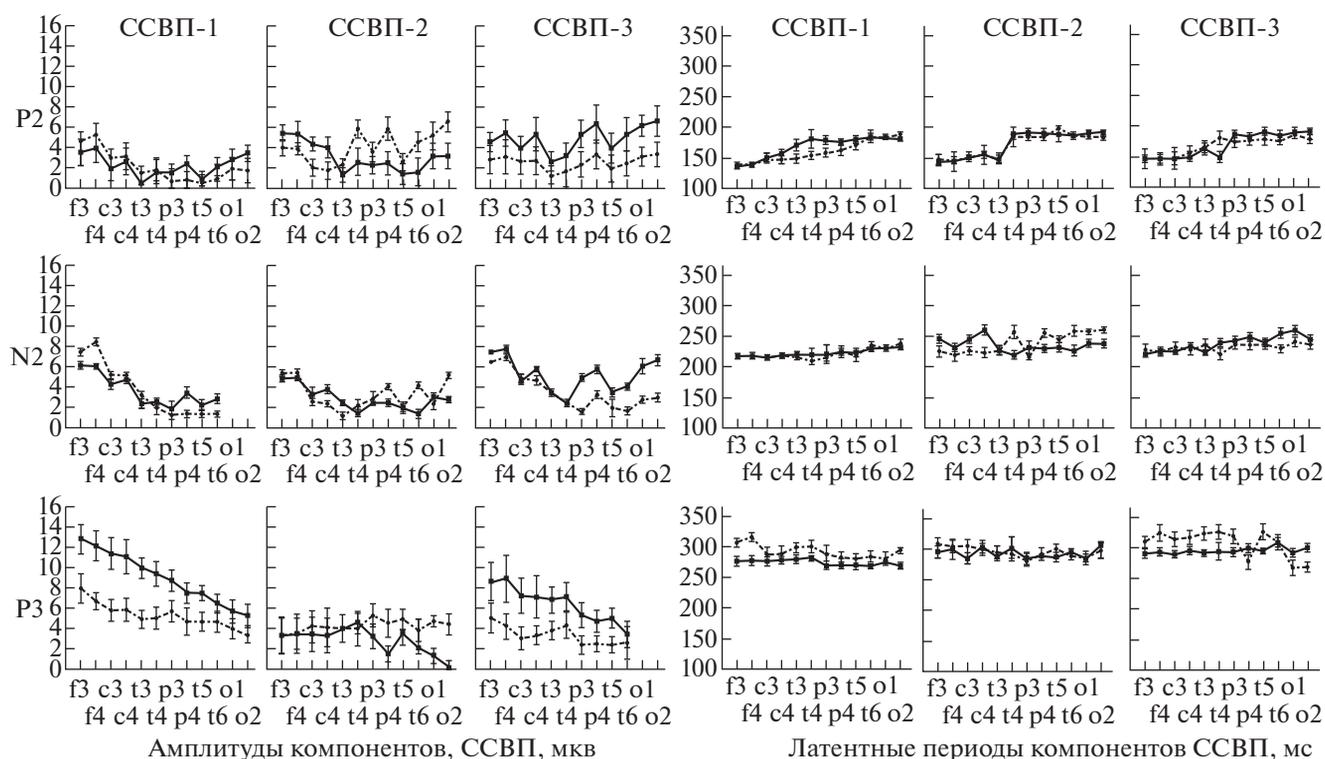


Рис. 5. Значения А и ЛП компонентов P2, N2 и P3 ССВП, зарегистрированных у лиц с ЭП (—••••) и НП (---•). По оси X — отведения ЭЭГ; по оси Y — величины латентности в мс и амплитуды в мкВ.

Fig. 5. The amplitude and latency values of the P2, N2 and P3 components ERPs, recorded in subjects with EP (—••••) and NP (---•). On the X axis — EEG leads; along the Y axis, the latency values in ms and the amplitudes in µV.

менных отведениях и он практически не обнаруживался в затылочных.

4. Электрографические корреляты эффективности прогнозирования и его влияния на эффективность деятельности

Как свидетельствовал анализ поведенческих характеристик, прогностическая деятельность может реализовываться с разным качеством, что и послужило основанием для выделения групп лиц с ЭП и НП. Сравнительный анализ характеристик ССВП, зарегистрированных у лиц указанных групп, позволяет более точно выделить как электрографические феномены и области мозга, тесно связанные с механизмами прогнозирования, так и те области мозга, которые оказывают существенное влияние на эффективность реализуемой в этих условиях деятельности.

Как отмечалось выше, **компонент P1** ССВП у всех обследуемых был наиболее представлен в активности затылочных отведений. Значимых различий в его параметрах (А и ЛП) между группами лиц с ЭП и НП не

наблюдалось, за исключением того, что у лиц с НП он был представлен не только в затылочных, но и в ряде других отведений.

Несмотря на то что между группами лиц с разной эффективностью прогнозирования имели место некоторые различия в параметрах **компонента N1**, как правило, они не достигали значимого уровня. В целом он был более широко представлен в ССВП разных отведений в состояниях, связанных с прогнозированием (ССВП1 и ССВП2).

Компонент P2 (рис. 5) имел более короткий ЛП в ССВП, регистрируемых у лиц с НП на стимулы ПП при наличии прогноза (ССВП1), а в ССВП2, регистрируемых на ЦС при наличии прогноза, у тех же лиц была выше его амплитуда.

Лица с ЭП и НП существенно различались значениями ЛП **компонента N2**. В ССВП, зарегистрированных на предъявление ЦС при наличии прогноза (ССВП2), этот компонент быстрее формировался у лиц с ЭП в правом центральном и нижневисочном отведениях, а у лиц с НП — правом теменном, задневисоч-

ном и затылочных отведениях. Отчетливые различия наблюдались также в значениях А этого компонента. В ССВП1 его А была выше у лиц с ЭП в правом теменном и нижневисочном отведениях, а у лиц с НП — лобных. В ССВП2 А этого компонента у лиц с ЭП была больше в правом центральном и левом теменном, а у лиц с НП — правом теменном, нижневисочном и затылочном отведениях. Наконец, в ССВП3 А компонента N2 была выше у лиц с ЭП в правом центральном и нижневисочном, а также теменных и затылочных отведениях.

Наконец, *компонент P3* достоверно раньше формировался в ССВП целого ряда отведений у лиц с ЭП в ответ на предъявление стимулов ПП при наличии прогноза (ССВП1), а также предъявление ЦС при отсутствии прогноза (ССВП3). Его А в ССВП1 и ССВП3 была выше у лиц с ЭП (за исключением затылочных и правого нижневисочного отведения). В ССВП, регистрируемых на предъявление ЦС при наличии прогноза (ССВП2), А этого компонента была минимальной, однако в затылочных и правом теменном отведениях у лиц с НП она была выше.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сравнительный анализ показал, что практически все обследуемые, ранее [Кирой и др., 2017] отнесенные нами к группе лиц с эффективным прогнозированием, были включены в аналогичную группу и по результатам настоящего исследования. Это позволяет рассматривать эффективное прогнозирование как способность, устойчивую личностную характеристику, что соответствует выводам, сделанным ранее целым рядом авторов [Ломов, Сурков, 1980; Friston, 2010; Bubic et al., 2010; De Ridder et al., 2014; O’Callaghan et al., 2016]. О наличии существенных различий в эффективности функционирования механизма прогнозирования свидетельствовали, в частности, значимые различия во времени прогностических реакций (674.5 ± 21.1 и 869.0 ± 29.9 мс соответственно у лиц с ЭП и НП), а также тот факт, что они существенно раньше формировались у лиц с ЭП. Поскольку в той или иной мере (с тем или иным качеством) эту способность в настоящих экспериментах продемонстрировали все обследуемые, это свидетельствует об универсальности механизма прогнозирования.

Как известно, когнитивная обработка высокого порядка, к которой относится и прогнозирование, требует формирования структурированных представлений [Dietrich, Markman, 2003; Griffiths et al., 2010; Kwisthout, Van Rooij, 2015], включающих не только перечень признаков или переменных, но и отношения между ними. В ряде случаев (на ранних этапах онтогенеза, в процессе обучения) такая информация дается субъекту в “готовом” виде. Однако даже в этом случае требуется активное функционирование механизма прогнозирования, который, как указывалось выше, неразрывно связан с процессом восприятия.

В соответствии с инструкцией, которая использовалась при проведении настоящего исследования, обследуемый должен был максимально быстро реагировать на ЦС или любой из стимулов, если был уверен в том, что следующим будет целевой. Несмотря на то что основой для прогнозирования мог стать и фиксированный межстимульный интервал, наиболее эффективно его можно было реализовать, лишь распознав подсказку, о существовании которой было известно. Фиксированный межстимульный интервал позволял прогнозировать лишь момент появления очередного стимула, который мог быть как целевым, так и не являться таковым, причем со значительно большей вероятностью. Учитывая структуру ПП, максимально высокий уровень уверенности в появлении ЦС мог сформироваться только после предъявления последнего стимула, что и имело место в экспериментах. После распознавания ПП ответ собственно на ЦС реализовывался по схеме простой сенсомоторной реакции, о чем свидетельствовали значения ВР на этот стимул. Это указывает на то, что обнаружение ПП повышало значимость (субъективную ценность) стимулов, входящих в ее состав, что соответствует так называемой Байесовской вероятности [Bubic et al., 2010; Friston, 2010; De Ridder et al., 2013, 2014; O’Callaghan et al., 2016; Kwisthout et al., 2017].

Сравнительный анализ показал, что *компонент P1* был более выражен в ССВП на ЦС при отсутствии прогноза, у лиц с ЭП представлен практически только в затылочных отведениях, тогда как у лиц с НП — существенно шире. Как указывалось выше, по мнению многих исследователей этот компонент является индикатором уровня внимания при восприятии. В контексте принципа ми-

нимизации свободной энергии [Friston, 2010], его более локальная представленность рассматривается как существенное преимущество для формирования прогноза. С другой стороны, показано [Slagter et al., 2016; Lasarona et al., 2017], что предсказательный контекст снижает выраженность этого компонента. Все это согласуется с полученными нами результатами. Увеличение А компонента Р1 при правильном прогнозе продемонстрировано [Eimer, 1993; Perchet et al., 2001; Perchet, Garcia-Larrea, 2005; Arjona, Gómez, 2014] при использовании познеровской парадигмы с подсказкой, роль которой выполняет другой стимул.

В отличие от *компонента Р1, компонент N1* был более представлен в ССВП, связанных с формированием прогноза. Однако, учитывая приведенные выше сведения о его взаимосвязи с процессами дискриминации, распознавания, прежде всего повторяющихся событий [Mangun, Hillyard, 1991; Eimer, 1993; Perchet et al., 2001; Perchet, Garcia-Larrea, 2005; Arjona, Gómez, 2014], а также характер наблюдаемых различий в А и ЛП данного компонента в различных отведениях, более вероятной представляется его взаимосвязь с особенностями реализуемой стратегии обработки сенсорной информации лицами с ЭП и НП.

Экспериментально показано, что А *компонента Р2* снижается при совпадении реального и прогнозируемого события и увеличивается при их несовпадении [Kimura, Takeda, 2015]. Проведенный нами анализ показал, что А этого компонента у лиц с ЭП была минимальной при наличии прогноза, причем как в передних, так и задних отведениях. У лиц с НП различия были более дифференцированными. В передних отведениях А этого компонента при наличии прогноза была несколько выше, однако, только на ЦС. В ССВП, регистрируемых на стимулы ПП при наличии прогноза, его А была, напротив, ниже. Последнее указывает, по-видимому, не на то, что у лиц с НП реальный стимул не совпадал с прогнозируемым, а на низкий уровень уверенности в правильности прогноза, что и могло приводить к увеличению ВР как на ЦС, так и опережающих реакций на стимулы ПП.

Компонент N2, по-видимому, имеет более непосредственное отношение к функционированию механизма прогнозирования. Во-первых, ЛП этого компонента, существенно различающийся в различных отведениях в

ССВП, регистрируемых при отсутствии прогноза, на стимулы ПП при наличии прогноза характеризовался высокой стабильностью как у лиц с ЭП, так и НП. Во-вторых, как у лиц с ЭП, так и НП в ситуации прогнозирования этот компонент был значительно более широко представлен в отведениях, чем при его отсутствии. Региональные различия характеристик этого компонента у лиц с ЭП и НП указывают на то, что в основе прогнозирования у них лежали различные стратегии обработки сенсорной информации.

Наиболее прямое отношение к функционированию механизма прогнозирования имеет, по-видимому, *компонент Р3*. У лиц с ЭП его А была максимальной именно в ССВП, регистрируемых на стимулы, входящие в структуру ПП, и минимальной — на предъявление ЦС. У лиц с НП она также была максимальной в ССВП, регистрируемые на стимулы ПП, но только в передних (лобных) отведениях. По сравнению с лицами с НП, у лиц с ЭП А компонента Р3 была существенно выше в ситуациях принятия решения, основанного на прогнозировании. При этом ЛП этого компонента у лиц с ЭП был существенно меньше (особенно в передних областях). Наконец, близость значений ЛП *компонента Р3*, регистрируемого в различных отведениях в условиях прогнозирования, может свидетельствовать о синхронизации активности структур мозга, которая может являться основой для их взаимодействия. Различия с результатами, приводимыми рядом авторов [Mangun, Hillyard, 1991; Eimer, 1993; Talsma et al., 2005; Digiacomo et al., 2008; Gomez et al., 2008; Gomez, Flores, 2011] и свидетельствующими о повышении А компонента Р3 в условиях неправильного прогноза, обусловлены тем, что ими использовалась упомянутая выше познеровская парадигма.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, прогнозирование является одним из базовых механизмов, обеспечивающих эффективность восприятия. В условиях неопределенности, связанной с отсутствием однозначной взаимосвязи между подсказкой и ЦС, эффективность прогностической деятельности определяется способностью к концентрации внимания и использованию более широкого контекста как стратегии обработки сенсорной информации. Формирование прогноза, более эффек-

тивно реализуемое при активации системы произвольного внимания, выполняющего роль фильтра, параметры которого определяются актуальной субъективной моделью, приводит к повышению селективности и скорости процессов дискриминации, эффективности деятельности, связанной с распознаванием ЦС. Роль регулятора при оценке параметров входного сигнала при этом играет субъективная уверенность в его соответствии ожидаемому, который либо является целевым, либо выполняет роль предиктора, позволяющего с той или иной степенью уверенности прогнозировать появление последнего. Ключевыми элементами, определяющими эффективность механизма прогнозирования, являются стратегия обработки сенсорной информации и способность принимать решение в условиях неопределенности на основе актуальной субъективной модели ситуации.

Работа выполнена при финансовой поддержке базовой части госзадания № 6.5961.2017/8.9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кирой В.Н., Бахтин О.М., Миняева Н.Р., Шапошников Д.Г., Асланян Е.В., Лазуренко Д.М. Электрографические корреляты прогнозирования временного ряда событий. Журн. высш. нервн. деят. 2017. 67 (3): 299–311.
- Ломов Б.Ф., Сурков Е.Н. Антиципация в структуре деятельности. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Мачинская Р.И., Талалай И.В., Курганский А.В. Функциональная организация коры головного мозга при направленном и имплицитном модально-специфическом предвосхищающем внимании. Анализ когерентности альфаритма в пространстве источников. Журн. высш. нервн. деят. 2015. 65 (6): 661–675.
- Хокинс Дж., Блейксли С. Об интеллекте. М.: Вильямс, 2007. 240 с.
- Anllo-Vento L. Shifting attention in visual space: effects of peripheral cueing on brain cortical potentials. *Int. J. Neurosci.* 1995. 80: 353–370.
- Arjona A., Gómez C.M. Sequential Effects in the Central Cue Posner Paradigm: Online Bayesian Learning. *Cognitive Electrophysiology of Attention.* 2014: 45–57. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-398451-7.00004-X>.
- Arnal L.H., Giraud A.L. Cortical oscillations and sensory predictions. *Trends Cogn.Sci.* 2012. 16: 390–398.
- Arnaud D., Seojnwski T., Makeig S. Enhanced detection of artifacts in EEG data using higher-order statistics and independent component analysis. *NeuroImage.* 2007. 34: 1443–1449.
- Badler J.B., Heinen S.J. Anticipatory movement timing using prediction and external cues. *J. Neurosci.* 2006. 26: 4519–4525.
- Baess P., Widmann A., Roye A., Schröger E., Jacobsen T. Attenuated human auditory middle latency response and evoked 40 Hz response to self-initiated sounds. *European Journal of Neuroscience.* 2009. 29 (7): 1514–1521. <http://dx.doi.org/doi/10.1111/j.1460-9568.2009.06683.x>.
- Brunia C.H.M. Neural aspects of anticipatory behavior. *Acta Psychologica.* 1999. 101 (2–3): 213–242.
- Bubic A., von Cramon D.Y., Schubotz R.I. Prediction, cognition and the brain. *Frontiers in Human Neuroscience.* 2010. 4: 1–15. (www.frontiersin.org/doi/10.3389/fnhum.2010.00025)
- Cardoso-Leite P., Mamassian P., Schütz-Bosbach S., Waszak F. A new look at sensory attenuation. *Psychological Science.* 2010. 21 (12): 1740–1745.
- Claire O., Kveraga K., Shine J.M., Adams R.B. Convergent evidence for top-down effects from the “predictive brain”. *Behavioral and Brain Sciences.* 2016. 39:254. <https://doi.org/10.1017/S0140525X15002599>
- Clark A. Whatever next? Predictive brains, situated agents, and the future of cognitive science. *Behavioral and Brain Sciences.* 2013a. 36: 191–253.
- Clark A. The many faces of precision (Replies to commentaries on “Whatever next? Neural prediction, situated agents, and the future of cognitive science”). *Frontiers in Theoretical and Philosophical Psychology.* 21 May 2013b (4): Article 270 p. 1–9. <https://doi.org/doi/10.3389/fpsyg.2013.00270>
- Coull J.T. Neural correlates of attention and arousal: insights from electrophysiology, functional neuroimaging and psychopharmacology. *Prog. Neurobiol.* 1988 (55): 343–361.
- De Ridder D., Verplaetse J., Vanneste S. The predictive brain and the “free will” illusion *Front. J. Psychol.* 2013. 30 (4): 1–3. <http://dx.doi.org/10.3389/fpsyg2013.00131>
- De Ridder D., Vanneste S., Freeman W. The Bayesian brain: Phantom percepts resolve sensory uncertainty. *Neuroscience and Biobehavioral Rev.* 2014. 44: 4–15.
- Dietrich E., Markman A.B. Discrete Thoughts: Why cognition must use discrete representations. *Mind and Language.* 2003. 18 (1): 95–119.
- Digiacomo M.R., Marco-Pallares J., Flores A.B., Gomez C.M. Wavelet analysis of the EEG during the neurocognitive evaluation of invalidly cued targets. *Brain Res.* 2008. 1234: 94–103.
- Eimer M. Spatial cueing, sensory gating and selective response preparation: an ERP study on visuo-spatial orienting. *EEG and Clin. Neurophysiol.* 1993. 88: 408–420.
- Fan J., Kolster R., Ghajar J., Suh M., Knight R.T., Sarkar R., McCandliss B.D. Response Anticipation and Response Conflict: An Event-Related Potential and Functional Magnetic Resonance

- Imaging Study. *J. of Neuroscience*. 2007. 27 (9): 2272–2282.
- Friston K.J.* A theory of cortical responses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2005. 360 (1456): 815–836.
- Friston K.* The free-energy principle: a unified brain theory? *Nat. Rev. Neuroscience*. 2010. 11: 127–138.
- Friston K., Adams R.A., Perrinet L., Breakspear M.* Perceptions as Hypotheses: Saccades as Experiments. *Front Psychol*. 28 May 2012. 3: Article 151. p. 1–20. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00151>
- Gomez C.M., Flores A., Ledesma A.* Fronto-parietal networks activation during the contingent negative variation period. *Brain Research Bulletin*. 2007. 73: 40–47.
- Gómez C.M., Flores A., Digiaco M.R., Ledesma A., González-Rosa J.* P3a and P3b components associated to the neurocognitive evaluation of invalidly cued targets. *Neurosci. Lett*. 2008. 430: 181–185.
- Gómez C.M., Flores A., Digiaco M.R., Vázquez-Marrufo M.* Sequential P3 effects in a Posner's spatial cueing paradigm. Trial-by-trial learning of the predictive. *Acta Neurobiol. Exp.* 2009. 69: 155–167.
- Gomez C.M., Flores A.A.* A neurophysiological evaluation of a cognitive cycle in humans. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 2011. 35: 452–461.
- Griffiths T.L., Chater N., Kemp C., Perfors A., Tenenbaum J.B.* Probabilistic models of cognition: Exploring representations and inductive biases. *Trends in Cognitive Sciences*. 2010. 14 (8): 357–364.
- Hohwy J.* The predictive mind. Oxford, UK: Oxford University Press. 2013. 290 p.
- Hopfinger J.B., Buonocore M.H., Mangun G.R.* The neural mechanisms of top-down attentional control. *Nat. Neurosci.* 2000. 3: 284–291. <http://dx.doi.org/10.1177/0956797610389187>.
- Kiebel S.J., von Kriegstein K., Daunizeau J., Friston K.J.* Recognizing Sequences of Sequences. *PLoS Computational Biology*. August 14, 2009. 5: e1000464. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000464>
- Kilner J.M., Friston K.J., Frith C.D.* Predictive coding: An account of the mirror neuron system. *Cognitive Processing*. 2007. 8 (3): 159–166.
- Kimura M., Takeda Y.* Stimulus-driven prediction in vision: Its information-filtering function indicated by prediction-mismatch and prediction-match ERP effects. *International Journal of Psychophysiology*. 2014. 94 (2): 154–155.
- Kimura M., Takeda Y.* Automatic prediction regarding the next state of a visual object: Electrophysiological indicators of prediction match and mismatch. *Brain Research*. 2015. 1626: 31–44.
- Kononowicz T.W.* Dopamine-dependent oscillations in frontal cortex index “start-gun” signal in interval timing. *Front. Hum. Neurosci.* 2015. 9: 331: 1–4. doi: 10.3389/fnhum.201500331
- Kononowicz T.W., Penney T.B.* The contingent negative variation (CNV): timing isn't everything. *Current Opinion in Behavioral Sciences*. 2016. 8: 231–237.
- Koster-Hale J., Saxe R.* Theory of mind: A neural prediction problem. *Neuron*. 2013. 79: 836–848.
- Krieghoff V., Waszak F., Prinza W., Brass M.* Neural and behavioral correlates of intentional actions. *Neuropsychologia*. 2011. 49: 767–776.
- Kuhn S., Seurinck R., Fias W., Waszak F.* The internal anticipation of sensory action effects: when action induces FFA and PPA Activity/ *Front. Hum. Neurosci.* 28 June 2010. 54 (4). P. 1–7. Medline doi: 10.3389/fnhum.2010.00054
- Kwisthout J., Van Rooij I.* Free energy minimization and information gain: The devil is in the details. Commentary on Friston K., Rigoli F., Ognibene D., Mathys C., FitzGerald T., and Pezzulo G. Active inference and epistemic value. *Cognitive Neuroscience*. 2015. 6 (4): 216–218.
- Kwisthout J., Bekkering H., Van Rooij I.* To be precise, the details don't matter: On predictive processing, precision, and level of detail of predictions. *Brain and Cognition*. 2017. 112: 84–91.
- Lasaponara S., Chica A.B., Lecce F., Lupianez J., Doricchi F.* ERP evidence for selective drop in attentional costs in uncertain environments: Challenging a purely premotor account of covert orienting of attention. *Neuropsychologia*. 2011. 49: 2648–2657.
- Lasaponara S., Donofrio M., Dragone A., Pinto M., Caratelli L., Doricchi F.* Changes in predictive cuing modulate the hemispheric distribution of the P1 inhibitory response to attentional target. *Neuropsychologia*. 2017. 99: 156–164.
- Lee T.S., Mumford D.* Hierarchical Bayesian inference in the visual cortex. *Journal of the Optical Society of America A*. 2003. 20 (7): 1434–1448.
- Liang H., Wang H.* Top-Down Anticipatory Control in Prefrontal Cortex. *Theory in Biosciences*. 2003. 122 (1): 70–86.
- Luck S.J., Heinze H.J., Mangun G.R., Hillyard S.A.* Visual event-related potentials index focused attention within bilateral stimulus arrays. II. Functional dissociation of P1 and N1 components. *EEG and Clin. Neurophysiol.* 1990. 75: 528–542.
- Makeig S., Bell A.J., Jung T.P., Sejnowski T.J.* Independent component analysis of electroencephalographic data. In: *Touretzky D., Mozer M., Hasselmo M.* (Eds.), *Advances in Neural Information Processing Systems*. 1996. 145–151.
- Mangun G.R., Hillyard S.A.* Modulations of sensory-evoked brain potentials indicate changes in perceptual processing during visual-spatial priming. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept Perform.* 1991. 17 (4): 1057–1074.

- Massimo S., Nunez C.E., Clemence R., Tom V.* Reward expectation and prediction error in human medial frontal cortex: An EEG study. *NeuroImage*. 2014. 84: 376–382.
- O'Callaghan C., Kveraga K., Shine J.M., Adams R.B.* Convergent evidence for top-down effects from the “predictive brain”. *Behavioral and Brain Sciences*. 2016. 39: 254 <https://doi.org/10.1017/S0140525X15002599>
- Pally R.* The predicting brain: psychoanalysis and repeating the past in the present. In: *Mancia M.*, ed. *Psychoanalysis and Neuroscience*. Milan Italy: Springer-Verlag Italia. 2006: 193–218.
- Perchet C., Revol O., Fournier P., Mauguière F., García-Larrea L.* Attention shifts and anticipatory mechanisms in hyperactive children: an ERP study using the Posner paradigm. *Biol. Psychiatry*. 2001. 50: 44–57.
- Perchet C., García-Larrea L.* Learning to react: anticipatory mechanisms in children and adults during a visuospatial attention task. *EEG and Clin. Neurophysiol.* 2005. 116: 1906–1917.
- Pfabigan D.M., Seidel E.-M., Sladky R., Hahn A., Paul K., Grahl A., Küblböck M., Kraus Ch., Hummer A., Kranz G.S., Windischberger Ch., Lanzenberger R., Lamm C.* P300 amplitude variation is related to ventral striatum BOLD response during gain and loss anticipation: An EEG and fMRI experiment. *NeuroImage*. 2014. 96: 12–21.
- Posner M.I.* Orienting of attention. *Q. J. Exp. Psychol.* 1980. 32: 3–25.
- Roussel C., Hughes G., Waszak F.* A preactivation account of sensory attenuation. *Neuropsychologia*. 2013. 51 (5): 922–929. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2013.02.005>.
- SanMiguel I., Widmann A., Bendixen A., Trujillo-Barreto N., Schröger E.* Hearing Silences: Human Auditory Processing Relies on Preactivation of Sound-Specific Brain Activity Patterns. *J. Neurosci.* 2013. 33 (20): 8633–8639.
- Seth A.K., Suzuki K., Critchley H.D.* An interoceptive predictive coding model of conscious presence. *Frontiers in Psychology Research*. 10 January 2012. 2: Article 395. p. 1–16. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00395>
- Slagter H.A., S. Prinssen L.C., Reteig Mazaheri A.* Facilitation and inhibition in attention: functional dissociation of pre-stimulus alpha activity, P1, and N1 components. *NeuroImage*. 2016. 125: 25–35.
- Talsma D., Slagterh A., Nieuwenhuis S., Hage J., Kok A.* The orienting of visuospatial attention: An event-related brain potential study. *Cognitive Brain Research*. 2005. 25: 117–129.
- Wacongne C., Changeux J.P., Dehaene S.* A neuronal model of predictive coding accounting for the mismatch negativity. *J. Neurosci.* 2012. 32: 3665–3678.
- Waszak F., Cardoso-Leite P., Hughes G.* Action effect anticipation: Neurophysiological basis and functional consequences. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 2012. 36 (2): 943–959. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.11.004>
- Woldorffe M.G., Hillyard S.A.* Modulation of early auditory processing during selective listening to rapidly presented tones. *EEG and Clin. Neurophysiol.* 1991. 79: 170–191.
- Woldorffe M.G., Galen C.C., Hampson S.A., Hillyard S.A., Pantev C., Sobel D.* Modulation of early sensory processing in human auditory cortex during auditory selective attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1993. 90: 8722–8726.

REFLECTION IN PARAMETERS OF EVENT-RELATED POTENTIALS OF THE FUNCTIONING OF THE FORECASTING MECHANISM OF THE TIME-SEGMENT EVENT

V. N. Kiroy^{a,#}, O. M. Bakhtin^a, and N. R. Minyaeva^a

^a Research Center of Neurotechnologies of Southern federal university, Rostov-on-Don, Russia

[#] e-mail:kiroy@sfedu.ru

The characteristics of amplitude and latency of the components of event-related potentials (ERPs) in the activity aimed at prompt predictive searching for target stimulus onset. It is shown that the functioning of the forecasting mechanism was reflected in the characteristics of the N2 and P3 components of the ERPs registered for the stimulus during predictive prompt searching. The first component (N2) was of strongly related with features implemented sensory information processing strategies, and the second – an estimation of informative predictors value and decision making.

Keywords: event prediction, event-related potentials, predictive prompt.