

Авторская версия, принятая к печати, статья опубликована в Журнале Высшей Нервной деятельности, 2013, 63(4): 437-450
УДК 612.821.1

ВНУТРЕННЯЯ РЕПРЕЗЕНТАЦИЯ СЕРИИ ДВИЖЕНИЙ ПРИ ВОСПРОИЗВЕДЕНИИ СТАТИЧЕСКОГО РИСУНКА И ТРАЕКТОРИИ ДВИЖУЩЕГОСЯ ОБЪЕКТА

© 2013г. А.А.Корнеев^{1,2}, А.В.Курганский³

¹*Факультет психологии Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова*

e-mail: korneeff@gmail.com

²*Институт проблем интегративного (инклюзивного) образования, Московский городской психолого-педагогический университет*

³*Институт возрастной физиологии, РАО, Москва,*

e-mail: akurg@yandex.ru

Поступила в редакцию

Принята в печать

В работе исследуется вопрос о характере нейронных кодов (перцептивном, абстрактном или моторном), используемых для внутренней репрезентации элементов последовательности движений в ЦНС. Представлены результаты двух экспериментов, в которых две независимые группы испытуемых (по 16 праворуких взрослых) выполняли задачу на воспроизведение с помощью графического планшета траекторий – незамкнутых ломаных, состоящих из отрезков прямой линии и заданных зрительным образцом. Использовались два вида зрительного предъявления траектории: статический (в виде рисунка) и динамический (в виде движущегося объекта). Показано, что: 1) в диапазоне задержек от 0 до 1 с

латентное время отсроченного воспроизведения траектории, заданной зрительным образцом, больше в том случае, когда образец представляет собой движущийся объект, чем в том случае, если он задан статической картинкой. При задержке, равной 3 секундам, латентное время одинаково для двух режимов предъявления траектории; (2) Латентное время экспоненциально уменьшается с ростом задержки от 0 до 3 с, причем временные константы убывания различаются в случае предъявления статического (377 мс) и динамического (656 мс) зрительного образца. Полученные данные находятся в согласии с представлениями о перцептивной природе внутренней репрезентации последовательности движений и о том, что преобразование в моторные коды происходит непосредственно перед выполнением движения. Высказано и обсуждается предположение, что наблюдаемое с ростом времени задержки экспоненциальное сокращение латентного периода двигательного воспроизведения траектории может быть связано с процессом преобразования исходной сенсорной информации о всей зрительной сцене в перцептивную репрезентацию траектории.

Ключевые слова: латентное время, внутренняя репрезентация, серийный порядок, сенсорная память, рабочая память

Internal Representation of Movement Sequences Built upon Either Static Line Drawings or Trajectories of Moving Object

Alexey A. Korneev^{1,2}, Andrei V. Kurgansky³

¹Department of Psychology, Moscow State University

e-mail: korneeff@gmail.com

²Moscow State University of Psychology and Education

³Institute of Developmental Physiology, Russian Academy of Education,

Moscow

e-mail: akurg@yandex.ru

In this paper, we explore the issue of the nature (perceptual, abstract, or motor) of neural codes used by CNS in order to store the internal representation of elements of a sequence of movements. Reported are the results of two experiments in which two independent groups of 16 right handed adults repeated, after a given delay, the piecewise trajectories (open polygonal chains) using the graphical tablet. A trajectory was shown either as a static line-drawing (static mode) or a small moving pointer (dynamic mode). The results show that: 1) for the delay varying from 0 to 1 sec, the latent time of the trajectory production is greater in the dynamic than in the static mode, with the latent time is no different under to presentation conditions when the production delay reaches 3 sec; 2) the latent time is exponentially decaying as the trajectory production delay increases from 0 to 3000 ms, with the characteristic decay time being different in the static (377 ms) and the dynamic (656 ms) presentation modes. The results of the present study are in line with the view that the internal representation of the sequence of movements is perceptual and it is converted into the motor codes at the later stages prior to movement execution. It is suggested in the paper that the observed exponential decay of the latent time

might be related to the transformation of the early sensory (iconic) representation into the perceptual trajectory representation.

Keywords: latent time, internal representation, serial order, sensory memory, working memory

Большинство выполняемых нами действий представляют собой более или менее сложные последовательности движений. Внутренняя репрезентация привычных движений сохраняется в долговременной памяти, а при организации новой последовательности движений строится на основе сенсорной информации. И в том и в другом случае, если требуется отсрочить воспроизведение последовательности на непродолжительное время, внутренняя репрезентация сохраняется в рабочей памяти [6, 14, 25].

Вопрос о механизме поддержания серийного порядка интенсивно исследовался и был предложен целый ряд моделей [10, 14, 25]. Между тем известные механизмы обеспечения серийного порядка не налагают каких-либо ограничений на то, в каком именно виде (моторном, перцептивном или абстрактном) представлены элементы последовательности в рабочей памяти, и вопрос о модальности кодирования последовательности в рабочей памяти остается открытым. Соответственно нет ясности и в том, в какой момент происходит преобразование исходной сенсорной информации в моторную в том случае, когда сложное движение строится по перцептивно заданному образцу.

Одна из существующих точек зрения на природу внутренней репрезентации последовательности движений состоит в том, что она имеет перцептивную природу, а преобразование ее в специфически моторную форму происходит не ранее, чем начинается выполнение движения [11, 12]. Эта точка зрения подкрепляется рядом экспериментальных данных. Так, эксперименты по переносу выученного движения с одной руки на

другую показали, что, несмотря на интенсивную тренировку, достаточно сложные последовательности движений сохраняются в рабочей памяти в виде абстрактных зрительно-пространственных кодов [26]. На перцептивный характер внутренней репрезентации последовательности движений указывают и результаты работы [2], в которой изучался характер серийного научения при отсроченном воспроизведении сложных траекторий, заданных видимым движением небольшого диска (пятна) в плоскости экрана.

В подробном обзоре, посвященном внутренней репрезентации серий движений Е.Абрахамс и коллеги [1] приходят к выводу, что в процессе серийного научения действует распределенная система кодирования, которая, в частности, включает как память на собственные движения (R-based codes), так и память на стимулы (S-based codes). Из этого следует, что и вне контекста научения – при однократном предъявлении последовательности – в рабочей памяти удерживается информация различной природы. Ряд данных указывает на использование в процессе планирования движений множественных (параллельно сосуществующих) репрезентаций, в частности на кодирование движения в разных системах отсчета (например, аллоцентрических и ретинотопических) [22, 23, 27] и на различия в характере кодов (кодирование абсолютного положения и относительного перемещения) [16].

Наконец, следует подчеркнуть, что с позиций современных представлений о внутренних моделях [15, 19, 29] принципиальным моментом является то, что движение строится на основе ожидаемых сенсорных последствий: реализация движения за счет совместной работы прямой и обратной внутренних моделей предполагает использование действительной (или запомненной) сенсорной информации.

Целый ряд экспериментальных данных указывает на то, что даже в пределах одной только зрительной модальности мозговая организация

рабочей памяти зависит от того, является ли исходная сенсорная информация статической или динамической. Считается, что при построении внутренней репрезентации движений на основе статической информации, как это имеет место, например, на письме [28], модально-неспецифическая пространственная информация сохраняется в задней теменной коре [20].

Иная ситуация возникает при удержании в рабочей памяти динамической зрительной информации. Так, у приматов в этом случае существенную роль играют чувствительные к движению нейроны областей МТ/МСТ [7,8,24]. При этом планирование движений может опираться на информацию, кодируемую нейронами области МСТ, которые отвечают на движущийся объект вне зависимости от направления движения глаз и, следовательно, не зависят от положения изображения объекта на сетчатке [17]. Психофизические эксперименты на людях показали наличие интерференции между текущей оценкой направления движения и следом памяти движения в другом направлении. Этот факт также указывает на участие в мозговом обеспечении рабочей памяти сенсорных областей коры, чувствительные к направлению движению [18].

Одна из типичных в повседневной жизни задач, где мы встречаемся с удержанием в рабочей памяти статической и динамической информации о движении, – это задача построения (планирования) траектории. С построением траектории движения на основе статического зрительного образа мы имеем дело всякий раз, когда требуется скопировать незнакомую фигуру (например, перерисовать чертеж задачи по элементарной геометрии) или скопировать букву алфавита незнакомого языка. Столь же обычным является и повторение увиденного движения – прием, лежащий в основе большинства практических методов научения.

Если речь идет о планировании траектории сложного движения, состоящего из отдельных элементов, то помимо отмеченных выше

различий в организации рабочей памяти для динамических и статических зрительных сцен следует учесть еще несколько существенных обстоятельств.

Во-первых, формирование моторной репрезентации на основе статического и динамического предъявления траектории предполагает разную обработку исходной сенсорной информации. В случае статического предъявления траектории требуется ее сегментация и последующее серийное упорядочивание сегментов, что, в частности, предполагает выбор начала движения. При динамическом предъявлении траектории также требуется сегментация (например, на основе обнаружения изменения в направлении движения объекта); однако в этом случае каждый выделенный сегмент уже содержит информацию о порядке его выполнения. Во-вторых, статический и динамический способы задания траектории предполагают разный способ взаимодействия между иконической и рабочей памятью. Действительно, при статическом предъявлении вся зрительная информация сразу доступна в исходной сенсорной форме и, как целое, может быть преобразована в коды рабочей памяти. При динамическом предъявлении доступна лишь часть сенсорной информации, и занесение в рабочую память происходит последовательно. Наконец, динамический способ предъявления "навязывает" прослеживающие движения глаз и упреждающие саккады, в то время как в случае статического предъявления (при наличии достаточно продолжительной экспозиции) возможно активное рассматривание с фиксациями взора на деталях траектории.

Изложенные выше соображения, во-первых, о перцептивном кодировании элементов серийного движения, во-вторых, о позднем преобразовании этих кодов в моторную форму и, в-третьих, о различии этих кодов при статическом и динамическом способах предъявления позволяют предположить, что характеристики воспроизведения

траектории движения, такие как вероятность возникновения ошибок, длительность латентного периода и временная структура движения, могут различаться при статическом и динамическом способах задания траектории.

Цель настоящей работы состояла в том, чтобы проверить это предположение экспериментально, исследовав характер отсроченного воспроизведения траектории, представляющей последовательность простых движений, при статическом и динамическом способах ее зрительного предъявления. Ниже представлены и обсуждаются результаты двух экспериментов.

МЕТОДИКА

В силу того, что методики двух экспериментов достаточно близки, мы опишем их в рамках одного раздела.

И в первом и во втором экспериментах участвовали по 16 испытуемых (в первом эксперименте возраст испытуемых находился в диапазоне 20 – 45 лет, а во втором – 19 – 30 лет), проинформированных о задачах и характере предстоящей экспериментальной процедуры и выразивших согласие на участие в исследовании. Все испытуемые были практически здоровы, характеризовались предпочтением правой руки (по самоотчету), а также нормальным (или корригированным) зрением.

Задача испытуемого состояла в том, чтобы запоминать последовательно предъявляемые на компьютерном дисплее плоские траектории разной сложности и воспроизводить их на графическом планшете.

Траектории представляли собой незамкнутые ломаные линии, состоящие из горизонтальных и вертикальных отрезков стандартной (около 2 см), удвоенной или утроенной стандартной длины и допускающие

не более одного самопересечения. Такие траектории можно рассматривать как серии простейших движений вдоль отрезков прямой линии.

В первом эксперименте использовалось четыре набора траекторий по 8 различных траекторий в каждом (всего 32 различные траектории). Эти наборы различались числом сегментов ($N = 3, 4, 5$ или 6). Для $N = 5$ и $N = 6$ с самого начала были выбраны различные траектории. Для $N = 3$ набор из 8 траекторий был получен путем добавления к двум исходным фигурам их преобразованных вращением на $90, 180$ и 270 град. копий с последующим зеркальным отражением каждой из полученных фигур относительно вертикальной оси. Набор из 8 траекторий для $N = 4$ был получен путем зеркального отражения 4 исходных траекторий относительно вертикальной оси. Примеры исходных траекторий с разным числом сегментов показаны на рис.1, А.

Во втором эксперименте использовался набор из 64 различных траекторий, составленных из 6 сегментов. Этот набор был получен из 8 базовых траекторий (рис.1, Б), половина из которых не имела самопересечения, а половина характеризовалась одним самопересечением. За счет вращения на $90, 180$ и 270 град. получали 3 новых варианта базовой траектории. Затем каждую полученную таким способом траекторию, а также исходную траекторию отображали зеркально относительно вертикальной оси. Поскольку ни одна из базовых фигур не имела ни вращательной, ни зеркальной симметрии, был получен набор из 64 различных траекторий.

Траектории предъявлялись в положительном контрасте (белые линии на черном фоне) в центре экрана; их видимый размер вдоль оси наибольшей вытянутости не превосходил 7.5 град. Для зрительной стимуляции использовался дисплей с диагональю 40 см и частотой кадровой развертки 60 Гц. Движения записывались с помощью графического планшета Intuos3 (Wacom, USA) формата А5, который

позволял регистрировать с частотой 100 Гц горизонтальную и вертикальную координаты кончика электронного пера (пространственное разрешение – 200 линий на 1 мм), а также величину давления (1024 градаций).

Эксперименты 1 и 2 имели одинаковую структуру пробы (рис.1,*B*), но различались по своему дизайну. Последовательность событий в пределах пробы показана на рис.2. Проба начиналась с предъявления в центре экрана фиксационной точки на 1000 мс (период ожидания). Затем в течение заданного времени предъявлялась траектория. После задержки (периода удержания в рабочей памяти), составлявшей 1000 мс в первом эксперименте и варьирующейся от 0 до 3000 мс во втором эксперименте, подавался короткий звуковой императивный сигнал (go signal). Запись координат начиналась синхронно с началом предъявления траектории и завершалась экспериментатором по окончании воспроизведения траектории испытуемым. Для дальнейшего анализа использовались горизонтальная $x(t)$ и вертикальная $y(t)$ координаты кончика электромагнитного пера, а также давление $p(t)$, оказываемое им на рабочую поверхность планшета.

В первом эксперименте траектории предъявлялись в трех различных режимах, которые мы ниже будем называть статическим (S), динамическим (D) и смешанным (M) режимами. В режиме S вся траектория мгновенно появлялась на экране и оставалась на нем в течение всего времени экспозиции $T = 3000$ мс. В режиме D испытуемому предъявлялся курсор (маленький квадрат размером 3×3 мм), который двигался вдоль невидимой траектории в течение приблизительно 3 с. Движение курсора вдоль сегмента траектории имитировало типичное движение руки человека из точки в точку и характеризовалось колоколообразным профилем мгновенной скорости. Режим M ничем не отличался от режима D, кроме одного, – движущийся курсор оставлял на

экране видимый след, так что к концу предъявления, как и в режиме S, была видна вся траектория.

В этом эксперименте был использован 3×4 внутрииндивидуальный дизайн, в котором варьируемыми факторами служили режим предъявления (S, M, D) траектории и число сегментов N (3, 4, 5, 6). Сессия эксперимента состояла из трех блоков проб по 32 пробы в каждом, в каждом из которых использовался только один режим предъявления. Все испытуемые выполняли три блока в одном и том же фиксированном порядке: сначала блок, где использовался режим S, затем блок с режимом D и последним выполнялся блок с режимом M.

Во втором эксперименте траектории содержали одинаковое число сегментов ($N = 6$) и предъявлялись только в режимах S и D. Был использован 2×4 внутрииндивидуальный дизайн, в котором варьировали режим предъявления MODE (S, D) и время удержания в рабочей памяти DELAY (0, 500, 1000, 3000 мс). Этот эксперимент состоял из одного блока длиной 128 проб, и каждая из 64 траекторий предъявлялась 2 раза: один раз в режиме S, а другой – в режиме D. При этом пробы с различными сочетаниями уровней факторов MODE (S и D) и DELAY (0, 500, 1000 и 3000 мс) встречались одинаково часто: по 16 траекторий на каждое из 8 сочетаний уровней этих двух факторов. Пробы с различными сочетаниями уровней факторов выполнялись в псевдослучайном порядке, уникальном для каждого испытуемого. Время экспозиции в S- и D-режимах составило $T=3000$ мс, что для траекторий из 6 сегментов соответствует такой же, как и в первом эксперименте, продолжительности движения курсора вдоль одного сегмента траектории в 500 мс.

Два эксперимента различались также в отношении стартового положения кончика пера. В первом эксперименте испытуемых просили до начала воспроизведения последовательности удерживать перо над поверхностью планшета (этому соответствует нулевое давление). Во

втором эксперименте в качестве стартового положения использовалась фиксированная точка в центре планшета (соответственно, давление было ненулевым).

Испытуемых просили начинать воспроизведение запомненной траектории как можно быстрее после разрешающего сигнала (короткий гудок) и как можно быстрее выполнять движение, не исправляя ошибок, если они допущены. Особо подчеркивалось, что даже если испытуемый не уверен, правильно ли он запомнил траекторию, он, тем не менее, должен воспроизвести ее так, как запомнил.

Перед началом эксперимента испытуемым предлагалось выполнить короткую тренировочную сессию, состоящую из 10 проб, в которых предъявлялись траектории, не используемые в тестовых пробах. В первом эксперименте каждый блок проб длился около 15 мин. Между последовательными блоками проб испытуемый мог отдохнуть в течение 2 – 3 мин. Типичная длительность второго эксперимента составляла 25 – 30 мин.

Полученные записи визуально анализировались на предмет наличия ошибок воспроизведения. Ошибками при этом считались пропуск и добавление лишнего сегмента, недопустимо большие искажения (замена прямолинейных сегментов кривыми), а также неправильное взаимное расположение сегментов.

Записанные зависимости координат от времени $x(t)$ и $y(t)$ сглаживались низкочастотным фильтром Баттерворта с граничной частотой 15 Гц, затем вычислялась мгновенная тангенциальная скорость (рис.2), которая вместе с давлением $p(t)$ использовались для автоматической сегментации траектории движения и последующего вычисления латентного времени (RT), а также усредненной длительности движения (MT) вдоль сегментов траектории (детали алгоритма сегментации описаны в Приложении). Дальнейшему статистическому

анализу были подвергнуты только те значения RT и MT , которые относились к траекториям, содержащим такое же число сегментов, что и зрительный образец.

При статистическом тестировании полученных результатов использовался дисперсионный анализ (схема с повторными измерениями и консервативный многомерный тест Уилкса), а для парных сравнений – тест Стьюдента для связанных выборок.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Эксперимент 1

Пример правильно воспроизведенной траектории вместе с зависимостью тангенциальной скорости от времени показан на рис.2,А. По результатам визуального анализа общая доля ошибочно воспроизведенных траекторий оказалась незначительной (2.2, 1.0 и 4.6% соответственно в режимах S, M и D). Автоматический алгоритм сегментации (см. Приложение) показал большой процент траекторий, не совпадающих по числу сегментов со зрительным образцом (6.6, 8, и 4.9% соответственно в режимах S, M и D). Ввиду малого числа ошибок, их статистический анализ не проводился.

Время реакции RT было подвергнуто дисперсионному анализу (схема с повторными измерениями, $rmANOVA$) с режимом предъявления $MODE$ (S, M, D) и числом сегментов N (3,4,5,6) в качестве факторов. Многомерный тест Уилкса показал наличие значимых эффектов факторов $MODE$ ($F_{2,14} = 5.484, p = 0.017$) и N ($F_{3,13} = 5.549, p = 0.011$). Взаимодействие $MODE \times N$ оказалось незначимым ($p = 0.211$).

Такому же анализу была подвергнута и величина MT . Единственным значимым эффектом оказалось влияние фактора $MODE$ ($F_{2,14} = 4.458, p = 0.032$); влияние N ($p = 0.093$) и взаимодействие $MODE \times N$ ($p = 0.194$) не достигали уровня значимости.

Среднее по всем испытуемым и всем пересечениям условий время движения составило 293 ± 77 мс.

На рис.3,А отдельно для S- D- и M-режимов показаны усредненные по 16 испытуемым зависимости RT от числа сегментов N в траектории. Аналогичные зависимости $MT(N)$ для длительности движения показаны на рис.3,Б.

Если зависимости $MT(N)$ качественно сходны в трех режимах, то, как следует из рис.3,А, зависимости $RT(N)$ практически совпадают в режимах D и M, но обе они существенно отличаются от таковой в режиме S. Дополнительное статистическое тестирование величины RT (mANOVA с двумя уровнями факторов MODE – D и M – и всеми четырьмя уровнями фактора N и отдельно mANOVA с одним фактором N (3, 4, 5, 6) для S-режима) показало, что для D- и M-режимов влияние фактора N значимо ($F_{3,13} = 6.863$, $p = 0.005$) при отсутствии эффекта фактора MODE ($p > 0.8$) и взаимодействия MODE \times N ($p > 0.8$), а для S-режима влияние фактора N оказалось незначимым.

Результаты первого эксперимента свидетельствуют о различии в длительности латентного периода выполнения траектории между статическим предъявлением траектории, с одной стороны, и с другой – динамическим и смешанным режимами, между которыми такое различие отсутствует. Между тем к первому эксперименту можно предъявить ряд претензий. Во-первых, блочный дизайн первого эксперимента с фиксированным порядком выполнения блоков закономерно вызывает вопрос о том, не приводит ли трехкратное предъявление траекторий последовательно в S-, D- и M-блоках к нивелированию различий между режимами. Во-вторых, использованная фиксированная величина задержки 1000 мс, в течение которой внутренняя репрезентация траектории удерживалась в рабочей памяти, достаточно произвольна. Кроме того,

использование фиксированной задержки неизбежно приводит к предвосхищению момента появления императивного сигнала, что делает время реакции ненадежным показателем длительности процесса подготовки к движению, хотя и не может влиять на *различия* в величине *RT* при сравнении режимов S, D и M. Наконец, сравнение *RT* в разных режимах предъявления для одной единственной величины задержки не дает возможности судить о том, происходят ли какие-либо процессы преобразования внутренней репрезентации в течение того периода, когда она удерживается в рабочей памяти. Поэтому был проведен второй эксперимент, в котором в пределах одного блока в рандомизированном порядке предъявлялись траектории в S- и D-режимах (режим M был исключен как мало отличающийся от динамического режима D). При этом мы ограничились наиболее сложными траекториями, состоящими из 6 сегментов, поскольку именно для таких траекторий в первом пилотном эксперименте были обнаружены наибольшие различия между S- и D-режимами предъявления. Кроме того, в этом случае длительность движения вдоль сегмента составляет 500 мс, что примерно совпадает с характерной продолжительностью соответствующего движения, выполняемого человеком.

Эксперимент 2

Пример правильно воспроизведенной траектории вместе с зависимостью тангенциальной скорости от времени показан на рис.2, Б. По результатам качественного анализа доля ошибочно воспроизведенных траекторий оказалась существенно более высокой, чем в первом эксперименте, причем при воспроизведении в динамическом режиме испытуемые допускали ошибки в 29.3% проб, а в статическом – только в 11.6%. Кроме того, число ошибок примерно линейно возрастало с ростом величины задержки от 0 до 3000 мс (общий рост примерно в 1.5 раза).

Дисперсионный анализ (схема с повторными измерениями, *rmANOVA*) частоты ошибок с факторами *MODE* (S, D) и *DELAY* (0, 500, 1000 и 3000 мс) показал наличие высокосignificant эффекта фактора *MODE* ($F_{1,15} = 19.64, p = 0.00048$); остальные эффекты оказались незначимыми ($p > 0.31$). Сегментация с помощью автоматического алгоритма (см. Приложение) выявила несколько больший процент ошибочных ($N \neq 6$) траекторий: доля отбракованных траекторий варьировала от 32 до 44% в ряду из 8 (2×4) сочетаний уровней факторов.

Время реакции (*RT*) было подвергнуто дисперсионному анализу (схема с повторными измерениями, *rmANOVA*) с факторами режим предъявления *MODE* (S, D) и время удержания в рабочей памяти *DELAY* (0, 500, 1000 и 3000 мс) в качестве двух внутрииндивидуальных факторов. Этот анализ показал высокосignificant влияние факторов *MODE* ($F_{1,15} = 11.728, p = 0.004$) и *DELAY* ($F_{3,13} = 14.738, p < 0.0005$). Взаимодействие этих факторов оказалось незначимым ($p = 0.088$).

Что касается длительности движения *MT*, подвергнутой такому же, как и *RT* дисперсионному анализу, то ни факторы *MODE* и *DELAY*, ни их взаимодействие не достигали уровня значимости (все $p > 0.089$). Среднее по всем испытуемым и всем пересечениям условий время движения составило 368 ± 87 мс.

На рис.4,А отдельно для режимов S и D показаны усредненные по 16 испытуемым зависимости *RT* от длительности интервала удержания *T*. Аналогичные зависимости *MT(T)* для длительности движения показаны на рис.4,Б. Из рис.4,А видно, что *RT* существенно убывает с ростом *T* как для S-режима, так и для D-режима предъявления траектории. Причем если при немедленном воспроизведении ($T = 0$) *RT* в динамическом режиме примерно на 400 мс больше, чем в статическом, то при максимально длительной задержке ($T = 3000$ мс) различие в величине времени реакции практически исчезает. Действительно, как показывают парные сравнения с

помощью теста Стьюдента для связанных выборок, величина RT значимо больше при D-режиме по сравнению с S-режимом для нулевой задержки (на 398.95 мс; $t(15) = 3.363$, $p = 0.004$), при задержках 500 мс (на 246.14 мс; $t(15) = 3.208$, $p = 0.006$) и 1000 мс (на 148.09 мс; $t(15) = 2.176$, $p = 0.046$), но не отличается значимо при задержке 3000 мс (на 20.68 мс; $t(15) = 0.659$, $p = 0.52$).

Оказалось, что $RT(T)$ для режимов S и D очень точно могут быть приближены функцией экспоненциальной релаксации $RT(T) = A + Be^{-T/\tau}$, где τ соответствует характерному времени убывания величины RT , A является асимптотическим значением, к которому RT приближается при больших по сравнению с τ задержках T , а B – числовой множитель. Для режима S параметры A , B и τ оказались соответственно равны 474.876 ± 5.283 , 276.438 ± 7.736 и 377.07 ± 28.615 ($R^2 = 0.999$), а для режима D – 492.101 ± 3.675 , 657.349 ± 4.782 и 656.499 ± 10.96 ($R^2 = 1$ с точностью до 5-го десятичного знака).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты, полученные в первом эксперименте, показали, что латентное время воспроизведения траектории при динамическом предъявлении больше, чем при статическом ее предъявлении для траекторий с разным числом сегментов от 3 до 6. Результаты второго эксперимента не только подтвердили существенно большее латентное время воспроизведения траектории в динамическом режиме по сравнению со статическим, но и показали, что за время ожидания императивного сигнала происходит уменьшение латентного времени примерно в 2 раза (!) как при статическом, так и при динамическом предъявлении (рис.4,А).

В соответствии с общепринятой схемой сенсомоторного преобразования исходная "сырая" сенсорная информация должна быть

преобразована в перцептивную форму, содержащую информацию о числе сегментов траектории, их направлениях и длинах. На следующем этапе происходит преобразование перцептивной информации в моторную форму, в которой с каждым будущим движением ассоциируются группы нейронов моторной коры, кодирующие направление движения и его амплитуду [13]. Помимо собственно моторного представления элементов должен быть назначен порядок выполнения элементов [25], в том числе выбран начальный элемент (для незамкнутых кривых существует две возможности). Нейрофизиологические данные указывают на то, что серийный порядок элементов сохраняется в дорзолатеральной префронтальной коре в виде тонического разряда нейронов, кодирующих элементы последовательности (такое представление в отличие от моторного можно считать абстрактным), при этом порядок выполнения элементов определяется частотой разряда соответствующих нейронов [3-5]. Эти два представления (моторное и абстрактное) связаны между собой в систему, поддерживающую серийный порядок, например так, как это предполагает SQ-модель [10].

Исходя из схемы сенсомоторного преобразования, можно выдвинуть несколько объяснений обнаруженному сокращению латентного времени с ростом задержки воспроизведения траектории. Одно из них состоит в том, что уменьшение латентного времени отражает сокращение задержки в выдаче эндогенного сигнала инициации движения. Такое сокращение в свою очередь является следствием убывания неопределенности времени появления императивного сигнала. Действительно, непосредственно в момент окончания предъявления траектории возможны 4 варианта для момента появления императивного сигнала: через 0, 500, 1000 или 3000 мс. По мере ожидания (с ростом T) число альтернатив сокращается (так, при $T = 1500$ мс остается всего две альтернативы), и тогда, как это следует из закона Хика ($RT = a + b \log(n)$), латентное время должно уменьшаться.

Однако из такого объяснения следует, что функция $RT(T)$ обязательно должна быть выпуклой. В этом несложно убедиться, подставляя в формулу $RT = a + b \log(n)$ значения $n =$ от 4 до 1 соответственно для $T = 0, 500, 1000$ и 3000 мс. Между тем полученные в эксперименте зависимости $RT(T)$ для обоих режимов предъявления являются вогнутыми функциями времени задержки T (рис.4).

В рамках CQ-модели уменьшение латентного времени можно было бы связать с возрастанием градиента активации в слое, содержащем абстрактные узлы, где за счет латерального торможения происходит их соревнование за "право" выполнения соответствующих элементов последовательности [25]. Однако в этом случае уменьшение латентного времени должно было бы сопровождаться и уменьшением числа ошибок, что не подтверждается нашими экспериментальными данными.

Наконец, наиболее правдоподобное объяснение, как нам представляется, состоит в том, что сокращение латентного времени может отражать протекающее в период ожидания преобразование исходной "сырой" сенсорной информации в перцептивную репрезентацию последовательности элементов траектории. При немедленном воспроизведении траектории такое преобразование осуществляется в течение латентного периода. Однако при увеличении периода ожидания все большая доля этого процесса происходит до предъявления императивного сигнала и соответственно все меньшая его доля приходится на латентный период движения, пока не сократится до нуля по достижении 3000 мс. В пользу такого предположения свидетельствует тот факт, что полученная в настоящей работе константа убывания латентного времени при статическом режиме предъявления ($\tau = 377$ мс) близка к константе затухания иконической памяти (например, по данным работы [21], она составляет 340 мс для молодых взрослых).

Из предложенного объяснения следует, что различия в величинах латентного времени в режимах S и D вызваны разницей в длительности преобразования статической и динамической сенсорной информации в перцептивные коды. На это можно было бы возразить, что в статическом режиме процесс преобразования начинается раньше – с самого начала предъявления стимула, – чем в динамическом режиме. Однако такому объяснению противоречат два факта: во-первых, зависимости $RT(T)$ для динамического и статического режимов, как мы видели, характеризуются различными константами затухания (это означает, что две кривые $RT(T)$ не могут быть смещенными вдоль оси T копиями одной и той же кривой). Во-вторых, если бы такое преобразование происходило с самого начала предъявления траектории в статическом режиме, то длительности предъявления 3000 мс было бы вполне достаточно для практически полного завершения процесса преобразования. В самом деле, более медленный процесс преобразования, наблюдаемый в динамическом режиме, успевает завершиться в течение 3 с.

Помимо литературных данных, обсуждавшихся выше, на существенные различия в организации рабочей памяти и характере внутренней репрезентации при динамическом и статическом режимах косвенно указывают еще два факта. В первом эксперименте было найдено различие между статическим и динамическим режимами в характере зависимости латентного времени от числа сегментов траектории. Второй эксперимент показал, что при предъявлении траекторий в динамическом режиме испытуемые совершают большее число ошибок, чем при статическом их предъявлении.

Относительно значимости второго аргумента могут возникнуть сомнения, поскольку не вполне ясно, откуда возникло существенное различие между первым и вторым экспериментами в отношении доли ошибочно воспроизведенных траекторий, даже в том случае, если

сравнивать только те траектории, которые состоят из 6 сегментов. Хотя нельзя полностью исключить влияние группы испытуемых, все же такое объяснение представляется маловероятным. Скорее, существенную роль сыграло различие в структурах первого и второго экспериментов: известно, что блочный план (block design) и рандомизированный план (random design) эксперимента приводят к несколько разным результатам при измерении одних и тех же величин [9]. Не исключено также, что предъявление во втором эксперименте траекторий, содержащих одинаковое число сегментов, в отличие от первого эксперимента, в котором были перемешаны траектории с разным числом сегментов ($N = 3, 4, 5$ и 6), привело к большей интерференции между смежными пробами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе показано, что латентное время отсроченного воспроизведения траектории, заданной зрительным образцом, систематически больше в том случае, когда образец представляет собой движущийся объект, чем в том случае, если он задан статической картинкой ("картой пути"). Такое соотношение между двумя латентными временами при двух способах задания траектории движения сохраняется в диапазоне задержек воспроизведения по крайней мере от 0 до 1000 мс, а при задержке, равной 3 с, различие в величине латентного времени исчезает.

Выяснилось, что по мере возрастания задержки воспроизведения траектории в ряду 0, 500, 1000 и 3000 мс наблюдается экспоненциальное уменьшение латентного времени воспроизведения, при этом временные константы убывания различаются в случае предъявления статического (377 мс) и динамического (656 мс) зрительного образца.

Эти данные находятся в согласии с рассмотренными в начале статьи представлениями о том, что информация, на основе которой формируется

двигательная программа, сохраняется в перцептивной форме и преобразуется в моторные коды непосредственно перед выполнением движения.

Для объяснения полученных результатов были выдвинуты два предположения: 1) по окончании зрительной стимуляции (предъявления траектории) начинается процесс преобразования исходной сенсорной информации в перцептивные коды и 2) характер этого процесса неодинаков в случае предъявления траектории в статической и динамической формах. Насколько эти предположения справедливы, покажут дальнейшие экспериментальные исследования.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 12-06-00327а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Abrahamse E.L., Jimenez L., Verwey W.B., Clegg B.A.* Representing serial action and perception. *Psychonom. Bull. Rev.* 2010. 17(5): 603-623.
2. *Agam Y., Galperin H., Gold B.J., Sekuler R.* Learning to imitate novel motion sequences. *J. Vis.* 2007. 7(5): 1.1-17.
3. *Amiez C., Petrides M.* Selective involvement of the mid-dorsolateral prefrontal cortex in the coding of the serial order of visual stimuli in working memory. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2007. 104(34): 13786 – 13791.
4. *Averbeck B.B., Chafee M.V., Crowe D.A., Georgopoulos A.P.* Parallel processing of serial movements in prefrontal cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2002. 99(20): 13172 – 13177 .
5. *Averbeck B.B., Lee D.* Prefrontal neural correlates of memory for sequences. *J. Neurosci.* 2007. 28(9): 2204 –2211.
6. *Baddeley A.* Working memory: looking back and looking forward. *Nat. Rev. Neurosci.* 2003. 4:829 – 839.
7. *Bisley J.W., Pasternak T.* The multiple roles of visual cortical areas MT/MST in remembering the direction of visual motion. *Cereb. Cortex.* 2000. 10(11):1053 – 1065.
8. *Bisley J.W., Zaksas D., Droll J.A., Pasternak T.* Activity of neurons in cortical area MT during a memory for motion task. *J. Neurophysiol.* 2004. 91(1):286 – 300.
9. *Bruder C., Ribeiro-do-Valle L.* Influence of separate and mixed experimental designs on reaction times to two simple visual stimuli. *Psychol. Neurosci.* 2009. 2(1):3 – 9.
10. *Bullock D.* Adaptive neural models of queuing and timing in fluent action. *Trends Cogn. Sci.* 2004. 8(9): 426 – 433.

11. *Cisek P.* Neural representations of motor plans, desired trajectories, and controlled objects. *Cogn. Proc.* 2005. 6(1): 15 – 24.
12. *Cisek P.* Cortical mechanisms of action selection: the affordance competition hypothesis. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 2007. 362:1585 – 1599.
13. *Georgopoulos A.P.* Neural aspects of cognitive motor control. *Curr. Opin. Neurobiol.* 2000. 10: 238 – 241.
14. *Grossberg S., Pearson L.R.* Laminar cortical dynamics of cognitive and motor working memory, sequence learning and performance: toward a unified theory of how the cerebral cortex works. *Psychol. Rev.* 2008. 115(3):677 – 732.
15. *Grush R.* The emulation theory of representation: motor control, imagery, and perception. *Behav. Brain Sci.* 2004. 27(3): 377 – 396.
16. *Hudson T.E., Landy M.S.* Motor learning reveals the existence of multiple codes for movement planning. *J. Neurophysiol.* 2012. 108(10): 2708 – 2716.
17. *Inaba N., Shinomoto S., Yamane S., Takemura A., Kawano K.* MST neurons code for visual motion in space independent of pursuit eye movements. *J. Neurophysiol.* 2007. 97: 3473–3483.
18. *Kang M.S., Hong S.W., Blake R., Woodman G.F.* Visual working memory contaminates perception. *Psychonom. Bull. Rev.* 2011. 18(5):860 – 869.
19. *Kawato M.* Internal models for motor control and trajectory planning. *Curr. Opin. Neurobiol.* 1999. 9(6):718 – 727.
20. *Lehnert G., Zimmer H.D.* Modality and domain specific components in auditory and visual working memory tasks. *Cogn. Proc.* 2008. 9(1):53 – 61.
21. *Lu Z-L., Neuse J., Madigan S., Doshier B.A.* Fast decay of iconic memory in observers with mild cognitive impairments. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2005. 102(5): 1797 – 1802.

22. *Malkinson T.S., McKyton A., Zohary E.* Motion adaptation reveals that the motion vector is represented in multiple coordinate frames. *Journal of Vision*, 12(6):30, 1–11.
23. *McGuire L.M., Sabes P.N.* Sensory transformations and the use of multiple reference frames for reach planning. *Nat. Neurosci.* 2009. 12(8):1056 – 1061.
24. *Pasternak T., Zaksas D.* Stimulus specificity and temporal dynamics of working memory for visual motion. *J. Neurophysiol.* 2003. 90(4):2757 – 2762.
25. *Rhodes B.J., Bullock D., Verwey W.B., Averbach B.B., Page M.P.A.* Learning and production of movement sequences: Behavioral, neurophysiological, and modeling perspectives. *Hum. Mov. Sci.* 2004. 23:699 – 746.
26. *Shea C.H., Kovacs A.J., Panzer S.* The coding and inter-manual transfer of movement sequences. *Front. Psychol.* 2011. 2:52, 1 – 10.
27. *Thompson A.A., Henriques D.Y.* Locations of serial reach targets are coded in multiple reference frames. *Vis. Res.* 2010. (24):2651 – 2660.
28. *Wing A.M.* Motor control: Mechanisms of motor equivalence in handwriting. *Curr. Biol.* 2000. 10(6):R245 – R248.
29. *Wolpert D.M., Ghahramani Z.* Computational principles of movement neuroscience. *Nat. Neurosci.* 2000. 3:1212 – 1217.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Сглаженные версии функций $x(t)$ и $y(t)$ использовались для вычисления тангенциальной скорости (рис.2): $v(t) = \sqrt{\dot{x}^2(t) + \dot{y}^2(t)}$, где $x'(t)$, $y'(t)$ – скорости вдоль соответствующих координатных осей.

В качестве первого шага были найдены все локальные пики $v(t)$ и определены их высота и положение во времени. Локальным максимумом считалась всякая точка t , значение $v(t)$ в которой было строго больше, чем значение в каждой из трех соседних точек слева и справа. Такой способ поиска локальных максимумов уменьшал вероятность регистрации случайных пиков, отстоящих друг от друга во времени менее чем на 40 мс.

Из множества найденных пиков исключались те, которые соответствовали движениям, начавшимся до предъявления императивного сигнала. Кроме того, исключались и те пики, на протяжении которых было зарегистрировано хотя бы одна точка с нулевым давлением $p(t) = 0$ ("отрыв пера", см. участки траектории, нарисованные пунктирной линией на рис.2). Последнее ограничение позволило исключить те субдвижения, которые соответствовали уже не сегментам траектории, а движению вниз к планшету (как это было в первом эксперименте) или заключительному движению в исходную позицию (это типично для обоих экспериментов).

Среди множества оставшихся пиков определяли наиболее высокий пик (глобальный максимум тангенциальной скорости), и из этого множества исключали все пики, высота которых оказалась менее 10% высоты наиболее высокого пика. Оставшиеся пики рассматривались как соответствующие выполнению последовательности сегментов траектории. Такой выбор порогового значения определялся следующими соображениями: во-первых, отношение длин сегментов (в исходных фигурах либо 1:1 либо 1:3) не превышало 1:5; во-вторых, в подавляющем большинстве случаев один сегмент выполнялся либо за счет одного субдвижения (одиночный колоколообразный профиль $v(t)$), либо, реже, как

дублет сильно перекрывающихся пиков; в-третьих, длина приблизительно прямолинейного сегмента пропорциональна площади пика, а при неизменной его форме – высоте пика. Таким образом, при варьировании отношения длин сегментов до 1:5 в случае быстрых движений можно ожидать приблизительно такого же динамического диапазона высот пиков. Диапазон 1:10 с достаточной степенью надежности позволял выделять пики, соответствующие выполнению серии движений, и в то же время исключал флуктуации.

Процедура сегментации опиралась на приблизительную прямолинейность отрезков и на относительную близость углов между смежными сегментами к прямому углу. Для каждого пика тангенциальной скорости определялись его начало и конец. Началом пика считался такой момент времени, в который тангенциальная скорость начинает и продолжает монотонно возрастать до достижения пикового значения. Соответственно концом пика считался такой момент времени, в который в монотонное убывание тангенциальной скорости сменялось ее возрастанием. На плоскости $xу$ каждому пику ставился в соответствие вектор, проведенный из начального положения в конечное. Отрезки траектории, соответствующие двум смежным пикам функции $v(t)$, считались принадлежащими одному и тому же сегменту, если угол между соответствующими этим пикам векторами был больше порогового значения 135 град. При этом в качестве начала сегмента принималось положение, которое занимало перо в начале первого пика скорости $v(t)$, а в качестве конечной точки сегмента – положение, соответствующее концу последнего пика, относящегося к тому же сегменту. Отметим здесь, что пауза ("стояние") между сегментами не входила в состав сегментов.

На основе выделенных пиков и найденных границ сегментов вычислялись время реакции (RT) и средняя длительность сегмента (MT). Величина RT определялась как разность времени начала первого пика

первого сегмента t_{beg} и времени начала предъявления императивного сигнала t_{go} : $RT = t_{beg} - t_{go}$. Величина MT рассчитывалась как разность между моментом времени окончания последнего пика в последнем сегменте t_{end} и времени начала первого пика первого сегмента t_{beg} , поделенная на число N найденных сегментов: $RT = \frac{t_{end} - t_{beg}}{N}$.

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ

Рис.1. Примеры траекторий, используемых в экспериментах 1 (А) и 2 (В), и временное расписание событий в пробах двух экспериментов (В), где римскими цифрами I, II, III и IV обозначены соответственно период ожидания предъявления траектории, период экспозиции траектории, задержка 1000 мс и период воспроизведения траектории; положение пиктограммы громкоговорителя соответствует моменту предъявления императивного сигнала. Объяснение в тексте.

Рис.2. Примеры зависимостей мгновенной тангенциальной скорости $v(t)$, взятые из первого (А) и второго (В) экспериментов. Соответствующие траектории показаны на врезках в координатах x - y . Положение пиктограммы громкоговорителя соответствует времени предъявления императивного сигнала. Участки зависимости $v(t)$, соответствующие нулевому давлению на поверхность планшета, показаны пунктирной линией, участки с ненулевым давлением – сплошной тонкой линией, а участки, соответствующие воспроизведению траектории, – сплошной толстой линией. Фазы предъявления (II), латентное время (RT) показаны горизонтальными фигурными скобками.

Рис.3. Зависимость латентного времени RT (А) воспроизведения траектории и средней длительности движения MT (В) вдоль одного сегмента от числа сегментов N , составляющих траекторию. На обоих графиках кружками, квадратами и треугольниками обозначены усредненные по группе испытуемых величины соответственно для статического, динамического и смешанного режимов предъявления траектории.

Рис.4. Зависимость латентного времени RT (A) воспроизведения траектории и средней длительности движения MT (B) вдоль одного сегмента от длительности задержки T императивного сигнала относительно окончания предъявления траектории. На обоих графиках кружками и квадратами обозначены усредненные по группе испытуемых величины соответственно для статического и динамического режимов предъявления траектории.

FIGURE CAPTIONS

Fig.1. Shown are examples of the trajectories used in experiment 1 (*A*) and experiment 2 (*B*) and the sequence of event in a single trial (*B*); The roman numerals are used to denote the four consecutive periods: waiting (I), presentation (II), retention (III), and the trajectory production (IV). The position of the loudspeaker icon along the time axis corresponds to the go signal. Further explanation are given in the text.

Fig.2. Shown are the snapshots of the tangential velocity profiles $v(t)$. The snapshots are taken from the experiment 1 (*A*) and experiment 2 (*B*) data. The corresponding trajectories are shown in insets as xy -plots. The temporal position of the loudspeaker icon corresponds to the go signal. The segments of $v(t)$ with zero pressure exerted onto the tablet surface are given in dotted line (a small cartoon with a hand lifted over the surface is shown above those segments); the segments corresponding to nonzero pressure are drawn in the thin solid lines; the segments that correspond to trajectory production are given in the thick solid lines (a small cartoon with a hand drawing on the surface is shown above those segments). The trajectory presentation phase (II) and latent time (RT) are shown with horizontal curly brackets.

Fig.3. Latent time RT (*A*) of the trajectory production and the averaged movement time MT (*B*) along a single trajectory segment as a function of the number of segments, N , in the trajectory. In both panels, *A* and *B*, the averaged over all subjects values are marked by circles, squares, and triangles for the static, dynamic, and mixed presentation modes, respectively.

Fig.4. Latent time RT (*A*) of the trajectory production and the averaged movement time MT (*B*) along a single trajectory segment as a function of the

delay, T , the time between the onset of go signal and the offset of the trajectory presentation. In both panels, A and B , the averaged over all subjects values are marked by circles and squares for the static and dynamic presentation modes, respectively.

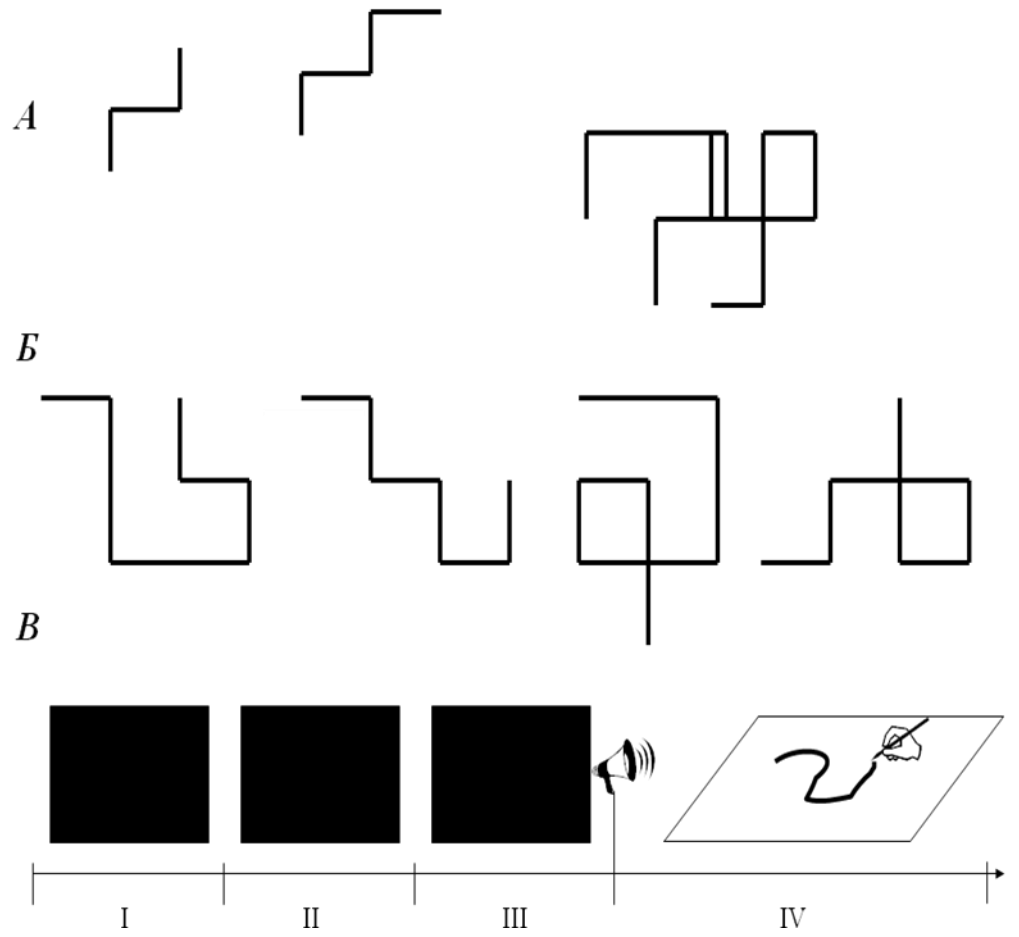


Рис. 1

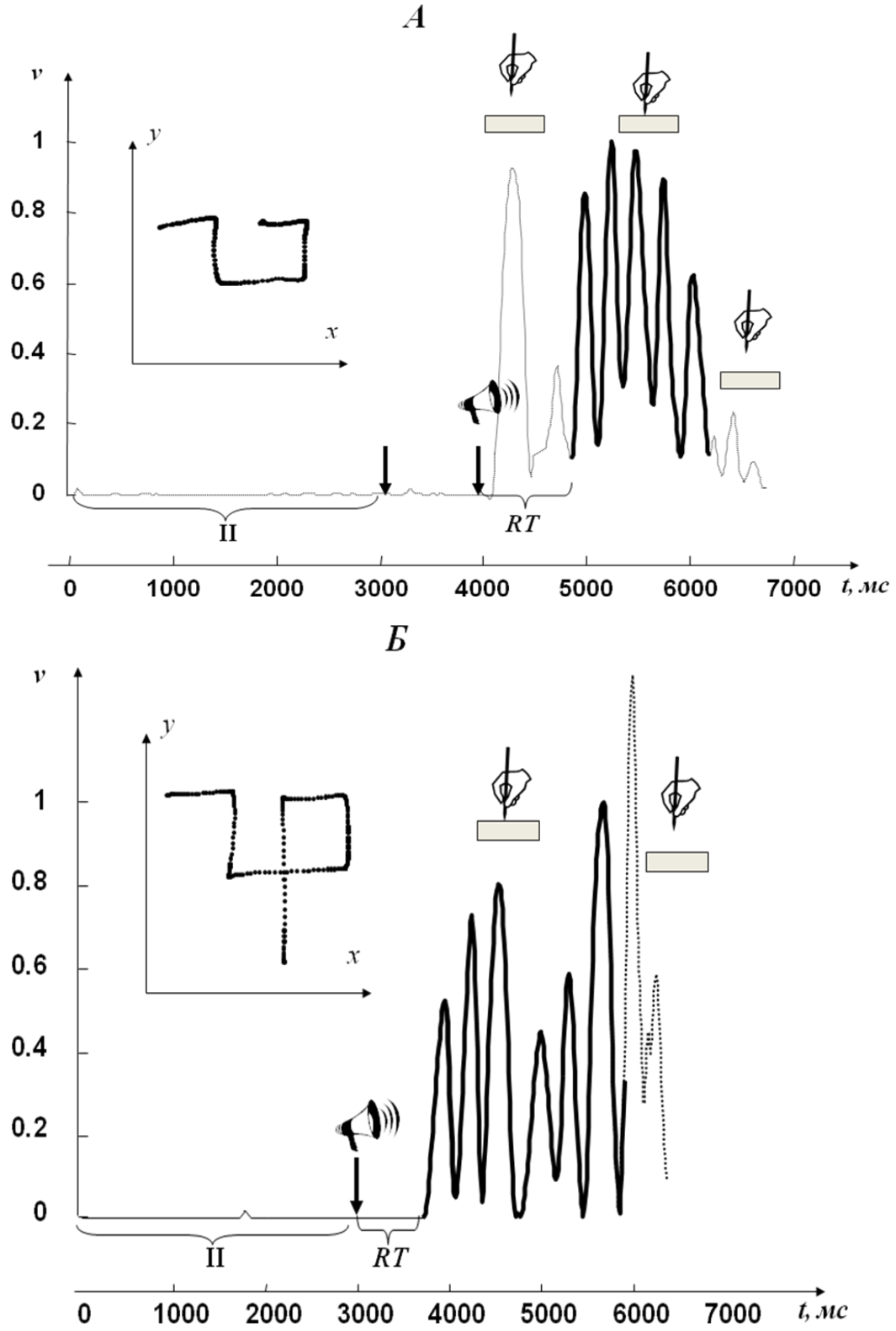


Рис. 2.

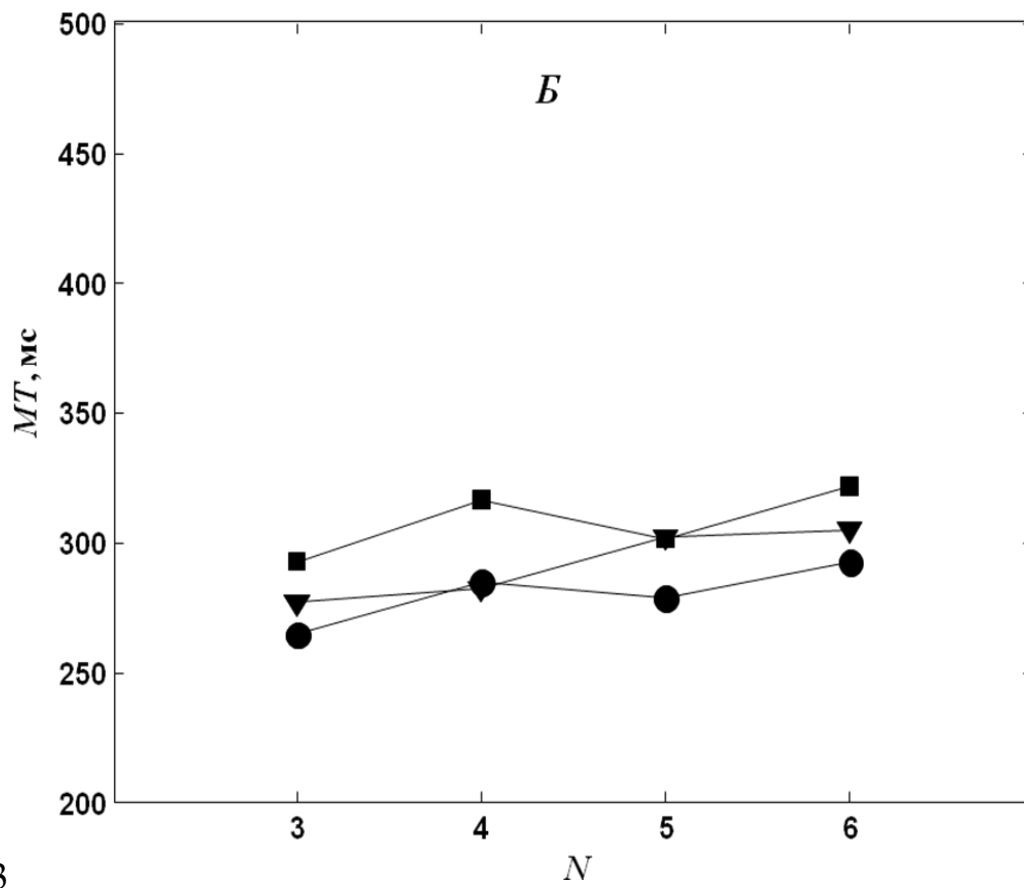
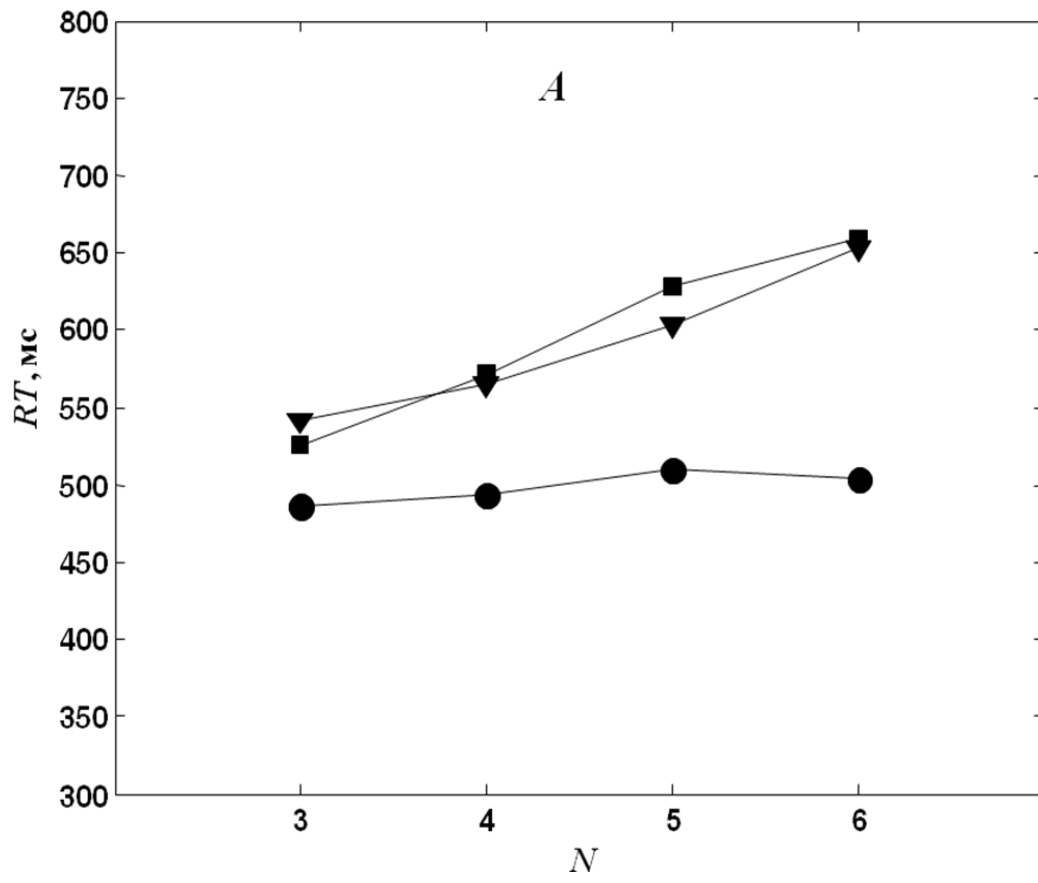


Рис. 3

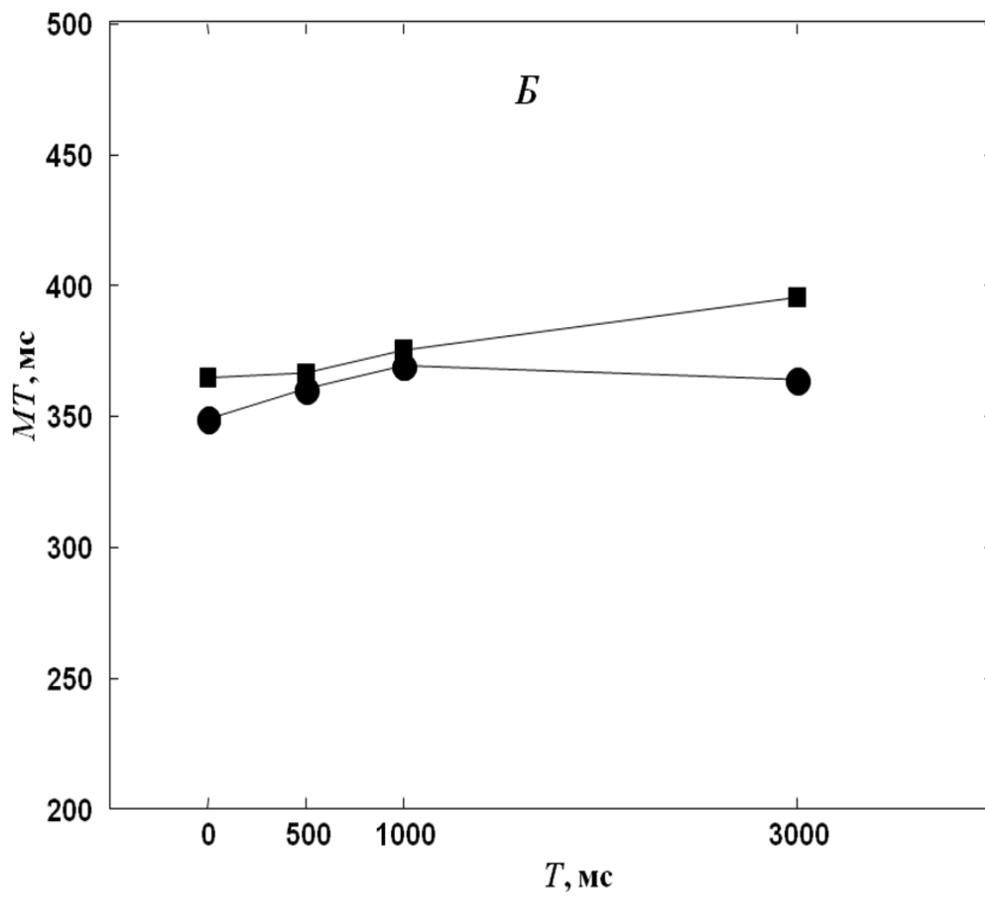
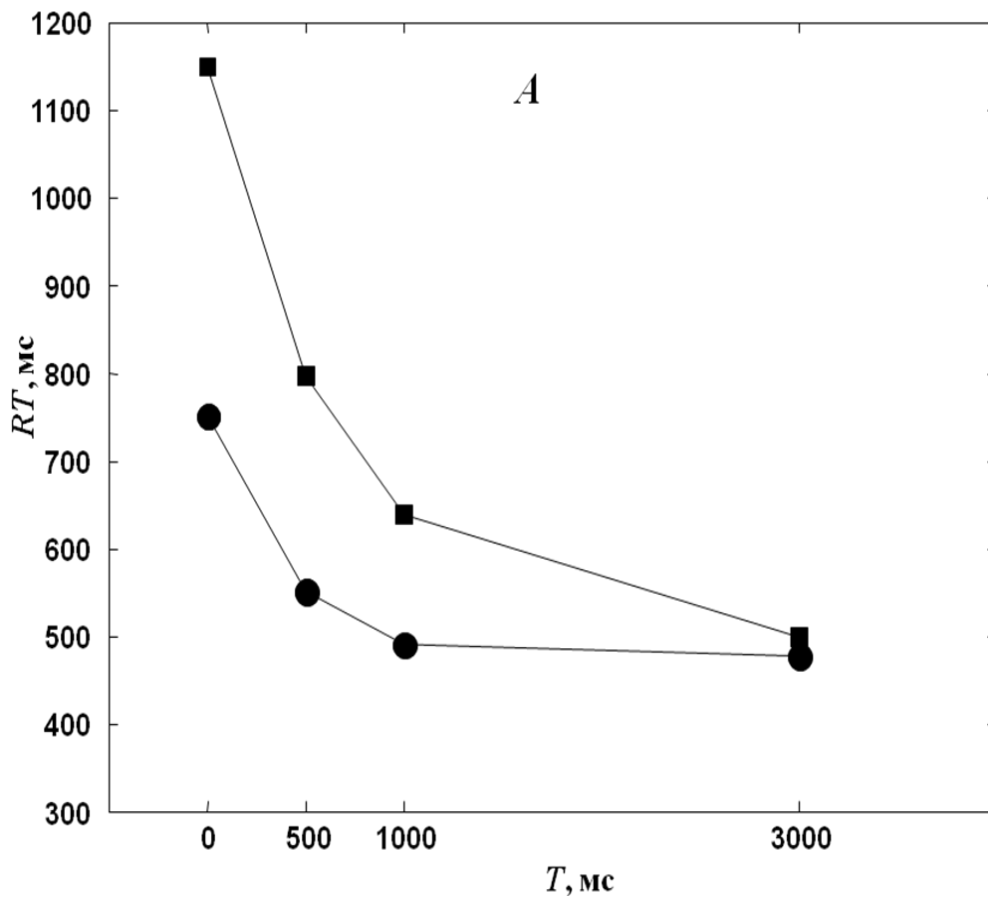


Рис. 4