

УДК 612.821.1

Зрительно-моторная синхронизация: анализ фаз инициации и устойчивой синхронизации

А.В.Курганский

Институт возрастной физиологии РАО, Москва

Фаза инициации зрительно-моторной синхронизации и фаза устойчивой синхронизации изучались в эксперименте, в котором 8 взрослых испытуемых синхронизовали свои двигательные ответы с изохронной последовательностью зрительных стимулов. Период последовательности варьировался в широком диапазоне от 500 мс до 2200 мс.

Анализ статистических свойств последовательностей ошибок синхронизации (асинхронностей) показал, что фаза устойчивой зрительно-моторной синхронизации хорошо описывается моделью текущей коррекции фазы центрального таймера, причем, как и в случае слухо-моторной синхронизации, с ростом периода последовательности стимулов возрастают вариативность интервалов центрального таймера и коэффициент фазовой коррекции.

Фаза инициации зрительно-моторной синхронизации характеризуется значительной меж- и внутри-индивидуальной вариативностью формы (экспоненциальная, линейная и ступенчатая) и длительности (от 1 до 10 ответов) перехода от реагирования на сенсорный сигнал к синхронизации. Форма и длительность переходной области зависят от величины коэффициента фазовой коррекции и от возможности использования сохраняемой в памяти оценки периода последовательности.

Полученные данные указывают на неавтоматический характер этапа инициации во всем исследованном диапазоне периодов последовательности зрительных стимулов, в частности, на существенную роль рабочей памяти в его организации.

Изучение механизмов сенсомоторной синхронизации представляет значительный интерес, поскольку синхронизация движений с периодической последовательностью сенсорных сигналов (например, следование музыкальному ритму) относится к числу наиболее ярких и непосредственных проявлений фундаментальной способности ЦНС к построению внутренних моделей [1] сенсомоторных процессов и использованию этих моделей для организации упреждающего управления движениями.

В том случае, когда движения выполняются синхронно с изохронной последовательностью стимулов, внутреннюю модель обычно представляют в виде центрального таймера [2], импульсами которого двигательные ответы запускаются еще до появления соответствующих им сенсорных сигналов. При этом синхронизация обеспечивается за счет того, что период центрального таймера поддерживается равным периоду задающей последовательности, а временная задержка импульсов таймера относительно сенсорных сигналов (фаза таймера) устанавливается таким образом, чтобы свести к нулю величину асинхронности [2, 3, 4]. Спонтанно возникающие рассогласования в парах стимул-ответ компенсируются за счет текущей коррекции периода и фазы центрального таймера, что приводит к статистической зависимости величин асинхронности для соседних двигательных ответов [2, 4]. Исследование такой зависимости служит одним из основным источником сведений о процессах преобразования информации, лежащих в основе синхронизации.

Процесс устойчивой синхронизации успешно описывается моделью, основанной на коррекции фазы центрального таймера [4]. Из этой модели следует, что величина асинхронности $A(n)$ на n -м шаге связана с двумя ее предыдущими значениями $A(n-1)$ и $A(n-2)$ при помощи авторегрессионной модели со скользящим средним (АРСС-модели):

$$A(n) = (1 - \alpha)A(n-1) + \beta A(n-2) + T_c(n) - T + M(n) - M(n-1) \quad (1).$$

В этом выражении коэффициенты α и β характеризуют вклад фазовой

коррекции, соответственно, первого и второго порядка, $T_c(n)$ и T соответствуют текущему периоду центрального таймера и периоду задающей последовательности, а величины $M(n)$ и $M(n-1)$ соответствуют запаздыванию двигательных ответов относительно команд центрального таймера. Именно за счет моторных задержек объясняется возникновение отрицательных корреляций между соседними значениями асинхронностей, не связанных с коррекцией [5].

Большинство опубликованных к настоящему времени экспериментальных работ посвящено исследованию слухо-моторной синхронизации, причем основное внимание уделялось изучению этапа устойчивой синхронизации с относительно быстрыми ($T < 1000$ мс) последовательностями [2]. В настоящей работе исследовались характер и индивидуальные особенности синхронизации двигательных ответов с задающей изохронной последовательностью зрительных стимулов. В работе использовались последовательности с периодами 500, 700, 1200 и 2200 мс, т.е. практически весь диапазон периодов, в котором возможна синхронизация в зрительной модальности и который по данным работы [6] заключен между 450 мс и 2000-3000 мс. В задачи настоящей работы входило изучить как фазу устойчивой синхронизации с последовательностью стимулов, так и фазу инициации – процесс перехода от реагирования на сенсорный сигнал к синхронизации, когда происходит оценка периода последовательности, устанавливаются параметры центрального таймера и включаются механизмы коррекции.

МЕТОДИКА

Испытуемые. В эксперименте приняли участие восемь взрослых (20 – 50 лет) испытуемых (5 мужчин и 3 женщины), одним из которых был автор работы. Все испытуемые предпочитали правую руку для двигательных ответов, характеризовались нормальным или скорректированным к

нормальному зрением и не имели выявленных неврологических заболеваний.

Экспериментальная установка состояла из ПК и подключенного к нему игрового пульта (модель Saitek P880), одна из кнопок которого использовалась испытуемым для ответов указательным пальцем правой руки. Эксперимент проводился под управлением программы, разработанной автором для ОС Windows XP. Зрительные стимулы предъявлялись на ЭЛ-мониторе с частотой кадровой развертки 90 Гц. Моменты предъявления стимулов и нажатий на кнопку фиксировались с точностью в 1 мс. Поскольку межстимульные интервалы были распределены приблизительно нормально со стандартным отклонением 10.8 мс, и, следовательно, для самой быстрой из последовательностей (500 мс) коэффициент вариации периода не превышал 2.2%, последовательность стимулов можно считать практически изохронной.

Стимулом служил небольшой белый квадратик, предъявляемый на черном фоне в центре экрана. Стимул предъявлялся течение 200 мс; в перерыве между предъявлениями стимула испытуемого просили фиксировать взор на фиксационном крестике такого же размера, что и целевой стимул, и расположенного также в центре экрана.

Задачи. Каждый испытуемый выполнял две задачи: задачу на простую зрительно-моторную реакцию и задачу на синхронизацию двигательных ответов с изохронной последовательностью зрительных стимулов. Первая задача представляла собой блок из 60 проб, выполняемый однократно. Вторая задача выполнялась в виде четырех сессий, отличавшихся длительностью периода задающей последовательности: 500, 700, 1200 и 2200 мс. Каждая сессия включала в себя 10 блоков по 60 проб в каждом.

Экспериментальная процедура. Все испытуемые выполняли задачи в одной и той же фиксированной последовательности: сначала задачу на простую зрительно-моторную реакцию, а затем четыре сессии второй задачи в порядке убывания периода задающей последовательности: 2200, 1200, 700

и 500 мс. В задаче на синхронизацию перед началом выполнения очередного блока проб испытуемому напоминали, что он должен реагировать как можно быстрее на самый первый стимул последовательности, а затем как можно быстрее и точнее синхронизовать свои двигательные ответы со стимулами. По завершении очередного блока проб испытуемому предоставлялся непродолжительный отдых. Перерыв между сессиями был более продолжительным (от часа до суток). Выполнение обеих задач занимало один-два дня.

Обработка данных. Сначала в каждом блоке из 60 проб находилось соответствие стимул-ответ. Ответом на первый стимул считался тот, который был дан не ранее, чем через 150 мс после предъявления стимула и не позднее момента предъявления второго стимула. В качестве ответа на каждый из последующих стимулов выбирался тот, который находился в интервале от $(S(n) - \frac{1}{2}T, S(n) + \frac{1}{2}T)$, где $S(n)$ обозначает момент предъявления n -го стимула, а T – период последовательности. Затем для каждой пары стимул-ответ вычислялась величина асинхронности по формуле $A(n) = R(n) - S(n)$, где $R(n)$ соответствует моменту времени, когда был дан n -й ответ.

Статистические свойства последовательностей $A(n)$ (единичных реализаций) на этапе устойчивой синхронизации характеризовались с помощью автокорреляционной функции (АКФ), авторегрессионной (АР) модели и авторегрессионной модели со скользящим средним (АРСС). Поскольку порядок модели P в случае зрительно-моторной синхронизации заранее не известен, вместо выражения (1) было использована более общая формула

$$A(n) = \sum_{k=1}^P a_k A(n-k) + A_0 + e(n), \quad (2)$$

учитывающая систематическое смещение A_0 , характерное для распределения величины асинхронности [7]. Коэффициенты авторегрессии a_k в (2) связаны с коэффициентами фазовой коррекции α и β соотношениями: $a_1 = 1 - \alpha$ и $a_2 = \beta$, а величина $e(n) = e_c(n) + e_M(n) - e_M(n-1)$ описывает вклад вариативности

центрального таймера $e_c(n)$ и вариативности моторной задержки $e_M(n)$ в суммарную вариативность процесса фазовой коррекции. Величины $e_c(n)$ и $e_M(n)$, представляют собой независимые белые гауссовские шумы со стандартным отклонением, соответственно, σ_c и σ_M .

Оптимальный порядок P модели (2) определялся для каждой из 320 (4 периода \times 8 испытуемых \times 10 блоков) индивидуальных реализаций на основе критерия Шварца [8] в предположении, что (2) является АР-моделью (что справедливо, когда $\sigma_M \ll \sigma_c$). Поиск оптимального порядка проводился в диапазоне с 1-го по 5-й порядок включительно с использованием метода, разработанного в работе [9]. АР-коэффициенты a_k для модели (2) оптимального порядка вычислялись с помощью уравнений Юла-Уолкера [10] как для случая АРСС-модели, так и для случая АР-модели.

При исследовании этапа инициации, в том случае, когда он характеризовался экспоненциальной формой кривой релаксации величины асинхронности к ее стационарному значению (далее для краткости будем говорить "кривой релаксации" или просто "релаксацией"), т.е. когда $A(n)$ убывал по закону "зашумленной" геометрической прогрессии

$A(n) = a_1 A(n-1) + e(n)$ на сегменте $n = 1, 2, \dots, N$, коэффициент a_1 оценивался по формуле

$$a_1 = \frac{\sum_{n=2}^N A(n)A(n-1)}{\sum_{n=2}^N A^2(n-1)}, \quad (3)$$

полученной минимизацией ошибки линейного предсказания вперед [10] и справедливой для случая $A_0 = 0$.

Для проведения статистического анализа в работе использовались тест Вилкоксона, однофакторный дисперсионный анализ, а также метод суррогатных данных [11].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для каждой из 320 реализаций синхронизации ответов с задающей последовательностью были построены зависимости величины асинхронности

от порядкового номера стимула $A(n)$. Примеры таких зависимостей приведены на рисунке 1,А отдельно для каждого из четырех значений периода T задающей последовательности. Оказалось, что для всех испытуемых при всех четырех значениях T этап инициации можно считать практически завершенным к моменту предъявления 10-го стимула, что особенно хорошо видно при наложении всех 10 реализаций в пределах одной сессии (рис. 1,Б, левая часть). Поэтому в настоящей работе последовательности $A(n)$, начиная с $n=11$ и до конца последовательности ($n=60$), считались стационарными.

Качественный анализ этапа устойчивой синхронизации дает следующую картину. Большинство испытуемых демонстрируют явную тенденцию к большей доле опережающих ответов ($A(n) < 0$), по сравнению с долей запаздывающих ($A(n) > 0$) для последовательностей с периодом от 500 до 1200 мс (рис. 1,Б и В, левая часть). Лишь испытуемый И1 продемонстрировал преимущественно запаздывающие ответы при $T = 700$ мс (рис. 1,В, левая часть) и при $T = 500$ мс (не показано).

С ростом периода от 500 до 2200 мс не только возрастает ширина распределения асинхронности (рис. 1, Б), но и качественно меняется характер распределения. Если при $T = 500$ мс распределение асинхронности имеет лишь незначительно большую ширину, чем распределение времени реакции (ср. рис. 1,Б, правая часть и рис.1,Г), то при $T = 700$ мс в распределении намечаются отдельные моды (пики), которые становятся отчетливо различимыми при $T = 1200$ мс (рис 1,В, левая часть). Наконец, в случае $T=2200$ мс распределение асинхронностей становится асимметричным, причем у всех восьми испытуемых граница правого крыла ($A(n) > 0$) распределения асинхронностей лежит левее распределения времени простой зрительно-моторной реакции (рис.1,Г). Примечательно, что у четырех испытуемых (И1, И2, И7 и И8) на правом фланге распределения асинхронностей намечается максимум, напоминающий по форме распределение времени реакции (построенного для каждого испытуемого по данным, полученных при

решении задачи на простую зрительно-моторную реакцию), но расположенный примерно на 30 - 50 мс левее последнего, что следует из рисунка 1,Г. Этот максимум, по-видимому, соответствует реакциям на сенсорный сигнал. Такие ответы-реакции наблюдаются и в случае синхронизации с медленными ($T > 2000$ мс) звуковыми последовательностями [12].

Выше отмечалось, что в распределении асинхронности наблюдаются выраженные пики. Возможно ли, что наличие пиков и провалов между ними есть результат случайных флуктуаций? Для ответа на этот вопрос был применен метод суррогатных данных [11], суть которого удобно проиллюстрировать на примере гистограммы асинхронностей (испытуемый ИЗ, $T = 1200$ мс), показанной на рисунке 1,В (правая панель). Из этой гистограммы видно, что величины асинхронности, лежащие в интервале от -30 до -10 мс, встречаются почти в два раза реже ($N_2 = 33$), чем асинхронности, лежащие в смежных интервалах от -50 до -30 мс ($N_1 = 70$) и от -10 до 10 мс ($N_3 = 69$). Вычислив глубину провала D в гистограмме по формуле $D = 0.5 \cdot (N_1 + N_3) - N_2$, получим значение 36.5, которое обозначим $D_{\text{ЭКСП}}$. Предположим, что величины асинхронностей распределены равномерно на отрезке от -50 мс до 10 мс, что составит нуль-гипотезу. Используя генератор случайных чисел, создадим $N_1 + N_2 + N_3 = 172$ суррогатных величин асинхронности, в соответствии с нуль гипотезой равномерно распределенных в диапазоне от -50 мс до 10 мс. Подсчитав, сколько величин попадет в каждый из трех интервалов, мы сможем вычислить величину "провала", которую обозначим $D_{\text{СУРР}}$ и которая может оказаться как положительной, так и отрицательной. Если проделать эту процедуру много раз ($M = 1000$), то можно построить эмпирическое распределение величины $D_{\text{СУРР}}$ (рис. 1,В, врезка на правой части). При этом доля величин $D_{\text{СУРР}}$, больших или равных величине $D_{\text{ЭКСП}}$ является оценкой вероятности получить величину $D_{\text{ЭКСП}}$ за счет флуктуаций при условии

справедливости нуль-гипотезы. Поскольку в рассмотренном примере эта доля оказалось нулевой, можно утверждать, что распределение асинхронностей статистически значимо ($P < 1/M$) отличается от равномерного и, следовательно, действительно характеризуется наличием провала.

Аналогичные тесты, выполненные для подозрительных на наличие провала в гистограммах асинхронностей у разных испытуемых при значениях периодов от 700 до 2200 мс, показали, что для каждого испытуемого существует хотя бы один статистически высоко значимый ($P < 0.01$) провал при $T = 700$ и 1200.

Для каждого периода задающей последовательности статистические свойства последовательности асинхронностей $A(n)$ на этапе устойчивой синхронизации можно охарактеризовать с помощью АКФ, усредненной по 10 реализациям. Оказалось, что с ростом периода от 500 до 2200 мс наблюдается закономерное изменение формы АКФ (рис. 2,А): у всех восьми испытуемых ее ширина убывает с ростом периода. При этом в отличие от последовательностей с периодами 500 и 700 мс, где АКФ имеет форму убывающей экспоненты, для последовательностей с периодами 1200 и 2200 мс АКФ характеризуется заметными отрицательными корреляциями для задержек 2-4. Кроме того, из рисунка 2,А видно также, что степень статистической взаимосвязи смежных значений асинхронности существенно варьирует от испытуемого к испытуемому: так, испытуемые И7 и И8 характеризуются большим временем корреляции, а для испытуемых И3 и И6 характерно примерно в два раза меньшее время корреляции.

Вычисление оптимального порядка АР-модели (2) показало, что удельный вес оптимальной АР-модели первого порядка для последовательностей с периодом 500, 700, 1200 и 2200 мс составляет, соответственно, 92,5%, 83,7%, 77,5% и 55%. Таким образом, в авторегрессионном описании единичных реализаций $A(n)$ быстрых последовательностей ($T = 500$ и 700 мс) доминируют модели первого порядка, а для медленных ($T = 1200$ и 2200 мс) типичны модели как первого,

так и второго порядка.

Попытки определения АР-коэффициентов модели 2-го порядка для индивидуальных реализаций $A(n)$, а также специально проведенные численные эксперименты – определение параметров искусственно созданных последовательностей $A(n)$ с известными параметрами – показали, крайнюю ненадежность полученных оценок (данные не приводятся). Поэтому приведенные ниже результаты получены на основе только тех реализаций, для которых оптимальной оказалась модель первого порядка.

На рисунке 2,Б показана усредненная по всем испытуемым зависимость от периода T стандартного отклонения σ_e остатков авторегрессии $e(n)$ (см. формулу (2)) модели 1-го порядка. Видно, что величина σ_e возрастает приблизительно линейно с ростом периода – эффект, который связывают с возрастанием вариативности интервала центрального таймера по мере роста периода задающей последовательности [2, 4, 5]. При этом с ростом периода T величина авторегрессионного коэффициента a_1 систематически снижается (рис. 2,В) как для АР-модели (закрашенные кружочки), так и особенно для АРСС-модели (незакрашенные кружочки). Такое уменьшение коэффициента a_1 , учитывая, что коэффициент фазовой коррекции α связан с коэффициентом авторегрессии a_1 соотношением $\alpha = 1 - a_1$, означает увеличение коэффициента фазовой коррекции с ростом периода T (приблизительно от 0.32 до 0.73 для АР-модели и от 0.28 до 0.87 для АРСС-модели).

Однофакторный дисперсионный анализ значений a_1 , определенных по 10 реализациям $A(n)$ каждой из четырех последовательностей и каждого испытуемого, в котором фактором являлся период T с четырьмя уровнями (500, 700, 1200 и 2200 мс), показал высокую статистическую значимость влияния фактора T как для АР- ($F(3,28) = 8.35$; $P < 5 \cdot 10^{-4}$) так и для АРСС-модели ($F(3,26) = 13.34$; $P < 2 \cdot 10^{-5}$).

Перейдем к анализу этапа инициации, на котором происходит

переход от реагирования на сенсорные сигналы к устойчивой синхронизации с ними. Длина переходной области (области релаксации) существенно варьирует от испытуемого к испытуемому и даже от блока к блоку, занимая от одного до 10-12 элементов последовательности. Можно выделить несколько характерных типов релаксации. Примеры зависимостей $A(n)$ для этих типов сведены в графическую таблицу (рис. 3), в которой различным типам соответствуют столбцы (А-Д), а четырем периодам задающей последовательности – строки. При синхронизации с быстрыми последовательностями (500 и 700 мс) встречаются примеры экспоненциального убывания асинхронности (рис. 3, столбец А).

Практически для всех испытуемых и трех значений периода – 500, 700 и 1200 мс – на этапе инициации наблюдается уменьшение величины асинхронности по приблизительно линейному закону (рис. 3, столбец Б). Для медленных последовательностей (1200 и 2200 мс) характерен переход к синхронизации, который можно назвать мгновенным, поскольку асинхронность снижается до нуля уже при ответе на второй стимул последовательности (рис. 3, столбец В). В случае медленных последовательностей переход к синхронизации может также иметь вид ступеньки: две первых величины асинхронности приблизительно равны времени простой зрительно-моторной реакции, но уже третья по счету величина $A(3)$ близка к нулю или даже принимает отрицательные значения (рис. 3, столбец Г). Наконец, при синхронизации с последовательностями с периодом 1200 и 2200 мс, изредка встречаются случаи более сложных зависимостей $A(n)$, в частности, медленного, приблизительно линейного убывания величины A на протяжении 3-6 первых стимулов с последующим более резким ее уменьшением (рис. 3, столбец Д).

Подчеркнем, что предлагаемая классификация типов процесса инициации основана не на подборе кривых релаксации, случайно оказавшихся сходными у разных испытуемых, а на устойчивом повторении сходных форм у одного и того же испытуемого: так, на пересечении столбца Г и строки 1200 мс (рис. 3) наложены девять кривых релаксации,

принадлежащих испытуемому ИЗ, для которого, следовательно, характерна стереотипная (9 блоков из 10) релаксации в виде ступеньки; аналогично, на пересечении столбца В и строки 700 мс показаны пять кривых релаксации для испытуемого ИБ.

Различие между релаксацией в форме ступеньки и экспоненциальной релаксацией очевидно. Сложнее решить, действительно ли линейная и экспоненциальная релаксации – это два качественно разных ее типа, и не может ли наблюдаемая линейность возникать за счет случайной компенсации характерной "вогнутости" экспоненты. В общем случае, не зная, какая именно экспонента была искажена шумом, дать ответ на этот вопрос затруднительно, но можно попытаться ответить на него в частном случае: а именно, для тех испытуемых, у которых среди 10 реализаций $A(n)$ обнаружены как линейная релаксация, так и экспоненциальная, причем продолжительность релаксации приблизительно одинаковы как в том, так и в другом случае. Среди восьми испытуемых этим условиям удовлетворяют все, кроме испытуемого ИЗ.

Можно поступить следующим образом. Для каждой реализации, которая характеризуется линейной релаксацией, определим длину прямолинейного участка $n = 1, 2, \dots, N_{\text{лин}}$. Реализации $A(n)$, характеризуемые экспоненциальной релаксацией, используем для определения коэффициента a_1 в соответствии с формулой (3) и стандартного отклонения σ_e шума. Затем вычислим M искусственных (суррогатных) экспонент $A_{\text{сурр}}(n)$ с параметрами a_1 и σ_e и для каждой кривой $A_{\text{сурр}}(n)$ вычислим меру ее отклонения от прямой линии (которую мы обозначим буквой $L_{\text{сурр}}$) на участке $1, 2, \dots, N_{\text{лин}}$. В качестве такой меры возьмем дисперсию асинхронностей относительно наилучшей аппроксимации этого участка отрезком прямой, т.е. величину, пропорциональную дисперсии величин $A(n)$ относительно линии регрессии. В результате применения описанной процедуры получится распределение величин $L_{\text{сурр}}$. Вычислим также

аналогичную меру отклонения от линейности для исследуемого участка линейной релаксации, обозначив ее $L_{эксн}$. Теперь, подобно тому, как это делалось выше при оценке статистической значимости провала в гистограмме асинхронностей, сформулируем нуль-гипотезу, которая состоит в том, что $L_{эксн}$ принадлежит распределению величин $L_{сурр}$, и определим вероятность неотвержения нуль-гипотезы как долю величин $L_{сурр}$, не превышающих $L_{эксн}$.

В качестве примера применения этого метода рассмотрим показанные на рисунке 3 ($T = 500$ мс) и принадлежащие испытываемому И7 четыре кривые $A(n)$, характеризующиеся линейным законом релаксации. Эти кривые соответствуют блокам 2, 5, 7 и 9. Длительности их линейных участков составляют, соответственно, 4, 4, 5 и 6 ответов. Еще три реализации (блоки 3, 8, 10) среди шести оставшихся реализаций характеризуются экспоненциальной релаксацией приблизительно такой же продолжительности (5 ответов) и вычисленный для них усредненный коэффициент релаксации a_1 оказался равным 0.474, а стандартное отклонение шума σ_e равным 24.67 мс. Вычисление величины $L_{сурр}$ для 1000 суррогатных экспонент с этими параметрами показало, что вероятности возникновения наблюдаемой степени линейности для каждой из четырех кривых (2, 5, 7 и 9) за счет случайного искажения экспоненты шумом не превышают 0.01 ($P = 0.001$, $P < 0.001$, $P < 0.001$ и $P = 0.009$, соответственно). У большинства других испытываемых также обнаружены кривые релаксации ($T = 500$, 700 и 1200 мс), для которых характерны значимо меньшие величины отклонения от линейности, чем это может быть объяснено случайным "выпрямлением" экспоненты. Всего было обнаружено 15 таких кривых релаксации у семи испытываемых, и этот результат дает основание говорить о существовании отдельного вида этапа инициации, характеризующегося линейной релаксацией величины асинхронности к ее стационарному значению.

Обращает на себя внимание тот факт, что для всех испытуемых этап инициации в первом блоке отличается от такового в последующих девяти блоках. В первом блоке асинхронность второго ответа $A_1(2)$, как правило, больше или близка к характерному для каждого испытуемого времени простой зрительно-моторной реакции (около 200 мс). Между тем, в остальных блоках ($m = 2, 3, \dots, 10$) асинхронность второго ответа $A_m(2)$ часто оказывается существенно ниже времени реакции. Примеры такой ситуации показаны на рисунке 3 (столбцы А и Б), где асинхронность $A_m(2)$ оказывается менее 100 мс.

Для того чтобы оценить статистическую значимость отличия первого блока от 9-ти последующих, для каждого значения периода задающей последовательности был выполнен непараметрический тест Вилкоксона для связанных выборок, в котором для всех восьми испытуемых сравнивались величины $A_1(2)$ с медианами асинхронностей второго ответа, подсчитанным по остальным девяти реализациям. Отличие первого блока от остальных оказалось статистически значимым для каждого из четырех значений периода задающей последовательности (все $P < 0,016$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные в настоящей работе результаты, относящиеся к стационарному этапу синхронизации, находится в хорошем согласии с данными литературы по синхронизации двигательных ответов с задающей последовательностью звуковых стимулов. К этим результатам относится смещение центра распределения асинхронностей преимущественно в сторону отрицательных значений [7], возрастание ширины распределения асинхронности [4, 5] и увеличение коэффициента фазовой коррекции α с ростом периода задающей последовательности [4], а также наличие ответо-реакций при синхронизации с медленными последовательностями [12].

Кроме того, наши данные подтверждают наличие многомодовой структуры в распределении асинхронностей, о которой сообщалось в работе [13]. Такая структура часто наблюдается в распределении времени реакции, и ее связывают с тем, что двигательные ответы инициируются предпочтительно в определенной фазе гамма-ритма ЭЭГ [6, 14, 15].

При синхронизации с медленной ($T = 2200$ мс) последовательностью часть ответов представляют собой реакции на сенсорные сигналы. Причину появления таких ответов-реакций можно представить себе следующим образом. В условиях значительной вариативности центрального таймера часть планируемых ответов будет характеризоваться асинхронностью, большей, чем время реакции. В этом случае для достижения наибольшей синхронности выгоднее не ждать команду центрального таймера, а запустить двигательный ответ сенсорным сигналом. При дальнейшем увеличении периода последовательности вариативность предсказания ответов становится столь большой, что реагирование в целом дает меньшую среднеквадратичную асинхронность и потому оказывается более выгодной стратегией синхронизации, чем использование механизмов предсказания. Не совсем понятно, почему асинхронность ответов-реакций оказалась на 30 - 50 мс меньше времени простой зрительно-моторной реакции (рис. 1, Г). Возможно, это связано с тем, что в процессе решения задачи на простую зрительно-моторную реакцию активно подавляются антиципирующие ответы, и это требует участия дополнительного механизма или более высокого порога инициации моторной команды [7, 16] и, соответственно, большего времени.

Наиболее неожиданным результатом настоящего исследования представляется многообразие видов перехода от реагирования к синхронизации и значительная вариативность их продолжительности (от 1-го до 10-и ответов). По данным работ [3, 17, 18] типичная релаксационная кривая имеет вид либо убывающей экспоненты, либо экспоненциально затухающих колебаний, и продолжительность релаксации составляла 3-5

ответов. Такое расхождение полученных в настоящей работе данных с данными литературы может быть связано, во-первых, с тем, что в указанных работах релаксация исследовалась в случае быстрых последовательностей ($T < 1000$ мс), где и по нашим данным доминируют экспоненциальная и линейная релаксации, во-вторых, с тем, что исследовался не переход от реакции на сенсорные стимулы к синхронизации с ними, а реакция на возмущение (внезапное изменение периода или фазы задающей последовательности), и, наконец, с тем, что для построения релаксационной кривой использовались асинхронности, усредненные по группе испытуемых.

Количественно процесс фазовой коррекции на этапе устойчивой синхронизации описывается моделью (1). Несложно убедиться в том, что эта модель пригодна также и для описания процесса релаксации асинхронности к стационарному значению. Действительно, экспоненциальная зависимость соответствует модели 1-го порядка, когда $0 < \alpha < 1$, а $\beta = 0$.

Линейная релаксация возникает тогда, когда коррекция отсутствует. Действительно, при $\alpha = 0$ и $\beta = 0$ выражение (1) превращается в соотношение $A(n) = A(n-1) + T_c - T + e_c(n) + e_M(n) - e_M(n-1)$, которое описывает зашумленную прямую линию с наклоном $T_c - T$. Механизм, лежащий в основе линейной релаксации, может заключаться в том, что ЦНС с самого начала устанавливает период центрального таймера T_c заведомо короче, чем период задающей последовательности T ; теперь остается просто дождаться момента, когда последовательность импульсов таймера сравняется по фазе с задающей последовательностью. Простейший способ установить $T_c < T$ – это задержать первый ответ $R(1)$ на время, заведомо превышающее время простой зрительно-моторной реакции, второй ответ $R(2)$ задержать на меньшее время, а затем присвоить интервалу центрального таймера значение $T_c = R(2) - R(1) < T$. По достижению синхронности, для обеспечения устойчивой синхронизации, естественно, должны включиться механизмы коррекции, т.е., во-первых, интервал центрального таймера T_c должен быть приравнен интервалу задающей последовательности T , а коэффициент фазовой

коррекции α установлен в ненулевое значение.

Релаксационная зависимость, имеющая форму ступеньки, также хорошо укладываются в модель (1), если положить $\alpha = 1$ и $\beta = 0$. В этом случае выражение (1) упрощается до выражения

$A(n) = T_c - T + e_c(n) + e_M(n) - e_M(n-1)$, из которого следует, что как только интервал центрального таймера T_c становится равным интервалу задающей последовательности T , математическое ожидание асинхронности оказывается равным нулю: $E\{A(n)\} = E\{e_c(n) + e_M(n) - e_M(n-1)\} = 0$. Два первых ответа, образующих ступеньку, представляют собой ответы-реакции с асинхронностями, равными времени реакции. В течение двух первых ответов измеряется величина T , после этого интервал центрального таймера становится равным периоду последовательности ($T_c = T$), и математическое ожидание асинхронности третьего ответа будет равно нулю.

Отметим, что использованию коэффициента фазовой коррекции, большего единицы ($\alpha > 1$), соответствует отрицательное значение авторегрессионного коэффициента a_1 . При этом, как следует из выражения (1), релаксация будет представлять собой последовательность одного или более затухающих колебаний – эффект, который действительно наблюдается в эксперименте (см. [3], а также рис.3, столбцы В и Г для $T = 2200$).

Наконец, имеется мгновенный переход, при котором лишь самый первый ответ представляет собой реакцию на стимул, а второй ответ уже основан на предсказании. Очевидно, что коррекция в принципе не может начаться до того, как в ЦНС измерен период последовательности стимулов, для чего требуется предъявление, самое меньшее, двух стимулов.

Следовательно, если процесс коррекции начинается еще до предъявления второго стимула, то он опирается на оценку периода последовательности, которая сохраняется в памяти. В пользу такого объяснения свидетельствует и тот факт, что мгновенный переход, а также снижение асинхронности ниже характерного времени реакции не наблюдаются в самом первом блоке. Это вывод подтверждается и обнаруженными нами значимыми отличиями

второго ответа в первом блоке с медианой асинхронностей по девяти блокам при всех четырех значениях периода T (500, 700, 1200, 2200). Следовательно, мгновенный переход можно рассматривать как частный случай релаксации в виде ступеньки, редуцированной за счет того, что механизм коррекции включаются на один шаг раньше благодаря сохраненной в памяти величине периода задающей последовательности.

В полученных в настоящей работе данных ни экспоненциальная, ни линейная типы релаксации не наблюдается в случае медленных последовательностей с периодом 1200 или 2200 мс. И, наоборот, релаксация в виде ступеньки и мгновенная релаксация не наблюдаются в случае самой быстрой последовательности с периодом 500 мс. Таким образом, на этапе инициации с ростом периода задающей последовательности наблюдается закономерное изменение коэффициента фазовой коррекции α от малых значений, характерных для линейного ($\alpha = 0$) и экспоненциального ($\alpha < 1$) типов релаксации, к большим его значениям ($\alpha \geq 1$). Эта тенденция качественно согласуется с увеличением коэффициента α на этапе устойчивой синхронизации по мере увеличения периода последовательности.

Применимость модели (1) для описания этапов инициации и устойчивой синхронизации в широком диапазоне длительностей периодов задающей последовательности не означает, что во всех случаях действуют одни и те же механизмы коррекции. Авторы работы [12], в которой изучалось влияние конкурентной задачи (запоминание 4-5 слов) на характер устойчивой синхронизации двигательных ответов с изохронными последовательностями звуковых стимулов, пришли к выводу, что приблизительно при $T = 1800$ мс автоматический (независимый от ресурсов внимания) механизм обеспечения синхронности сменяется механизмом, требующим участия внимания и рабочей памяти. Однако автоматический характер механизма коррекции на этапе стационарной синхронизации для быстрых последовательностей не означает, что и этап инициации в этом случае будет носить "автоматический" характер. Напротив, необходимость

выбора коэффициента фазовой коррекции α и первоначального измерения периода последовательности T или использования сохраненных в памяти его оценок, а также значительная меж-индивидуальная (разные типы переходов у разных испытуемых при сходстве коэффициента фазовой коррекции при устойчивой синхронизации) и внутри-индивидуальная (разные типы переходов у одного и того же испытуемого) вариативность характера релаксации, – все это указывает на существенную роль когнитивных ресурсов (прежде всего рабочей) при инициации сенсомоторной синхронизации. С такой точкой зрения согласуются также электрофизиологические данные [18] и данные fMRI [19], которые указывают на более сложную мозговую организацию этапа инициации (и процесса компенсации значительных асинхронностей), чем та, что характерна для этапа устойчивой синхронизации.

ВЫВОДЫ

1. Фаза устойчивой синхронизации двигательных ответов с изохронной последовательностью зрительных стимулов хорошо описывается моделью текущей коррекции фазы центрального таймера [4], причем, как и в случае слухо-моторной синхронизации, с ростом периода последовательности стимулов возрастают вариативность интервалов центрального таймера и коэффициент фазовой коррекции.
2. При синхронизации с медленной ($T = 2200$ мс) последовательностью часть ответов являются реакциями на зрительный сигнал, латентное время которых на 30-50 мс меньше, чем время простой зрительно-моторной реакции.
3. В фазе устойчивой зрительно-моторной синхронизации распределение асинхронностей характеризуется наличием нескольких максимумов.
4. Для фазы инициации характерны четыре основных вида зависимостей величины асинхронности от номера стимула: экспоненциальная, линейная, имеющая вид ступеньки и мгновенная, причем характер зависимости

объясняется выбором величины коэффициента фазовой коррекции и тем, измеряется ли период последовательности при предъявлении двух первых стимулов или же используется оценка периода, сохраненная в памяти.

5. Полученные данные, и, прежде всего, использование на этапе инициации сохраняемых в памяти оценок периода последовательности зрительных стимулов, указывают на неавтоматический характер этого этапа во всем исследованном диапазоне периодов (500, 700, 1200 и 2200 мс) и подчеркивают, что существенную роль в его организации играет рабочая память.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 07-04-00205-а)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Wolpert D.M., Ghahramani Z.* Computational principles of movement neuroscience // *Nature neuroscience supplement*. 2000. V. 3. P. 1212.
2. *Wing A.M.* Voluntary timing and brain function: an information processing approach // *Brain and Cognition*. 2002. V. 48. № 1. P. 7.
3. *Thaut M.H., Miller R.A., Schauer L.M.* Multiple synchronization strategies in rhythmic sensorimotor tasks: phase vs period correction // *Biol. Cybern.* 1998. V. 79, P. 241.
4. *Semjen A., Schulze H.-H., Vorberg D.* Timing precision in synchronisation and continuation tapping // *Psychol. Res.* 2000. V. 63. P. 137.
5. *Wing A.M., Kristofferson A.B.* Response delays and the timing of discrete motor responses // *Perception and Psychophysics*. 1973. V. 14. P. 5.
6. *Repp B.H.* Rate limits of sensorimotor synchronization // *Advances in Cognitive Psychology*. 2006. V. 2. № 2-3. P. 163.
7. *Aschersleben G.* Temporal Control of Movements in Sensorimotor Synchronization // *Brain and Cognition*. 2002. V. 48. P. 66.
8. *Neumaier A., Schneider T.* Estimation of parameters and eigenmodes of

- multivariate autoregressive models // ACM Transactions on Mathematical Software. 2001. V.27. № 1. P.27.
9. *Schneider T., Neumaier A.* Algorithm 808: ARfit – a Matlab package for the estimation of parameters and eigenmodes of multivariate autoregressive models // ACM Transactions on Mathematical Software. 2001. V. 27. № 1. P.58.
10. *Марпл-мл. С.Л.* Цифровой спектральный анализ и его приложения. М.: Мир. 1990.
11. *Schreiber T., Schmitz A.* Surrogate time series // Physica D. 2000. V. 142. P. 346.
12. *Miyake Y., Onishi Y., Pöppel E.* Two types of anticipation in synchronization tapping // Acta Neurobiol. Exp. 2004. V. 64. P. 415.
13. *Radil T., Mates J., Ilmberger J., Pöppel E.* Stimulus anticipation in following rhythmic acoustical patterns by tapping // Experientia. 1990. V. 46. P. 762.
14. *Burle B., Macar F., Bonnet M.* Behavioral and electrophysiological oscillations in information processing: a tentative synthesis // Time and Mind 02 / Helfrich H. (Ed.). Göttingen.: 2002. Hogrefe & Huber (Pub.). P. 209.
15. *Zanto T., Large E.W., Fuchs A., Kelso J.A.S.* Gamma-band responses to perturbed auditory sequences: evidence for synchronization of perceptual processes // Music Perception. 2005. V. 22. № 3. P. 535.
16. *Ivry R.B., Richardson T. C.* Temporal control and coordination: the multiple timer model // Brain and Cognition. 2002. V. 48. P. 117.
17. *Repp B.H.* Phase correction, phase resetting, and phase shifts after subliminal timing perturbations in sensorimotor synchronization // J. of Exp. Psychol.: Human Perception and Performance. 2001. V. 27. № 3. P. 600.
18. *Praamstra P., Turgeon M., Hesse C.W., Wing A.M., Perryer L.* Neurophysiological correlates of error correction in sensorimotor-synchronization // NeuroImage. 2003. V. 20. P. 1283.
19. *Lewis P.A., Wing A.M., Pope P.A., Praamstra P., Miall R.C.* Brain activity correlates differentially with increasing temporal complexity of rhythms during initialisation, synchronisation, and continuation phases of paced finger tapping //

Proof

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ

Рис. 1. Качественные особенности этапа устойчивой синхронизации двигательных ответов с последовательностью зрительных стимулов.

А – Примеры характерных индивидуальных зависимостей величины асинхронности A от порядкового номера стимула n при четырех значениях периода (500, 700, 1200 и 2200 мс) задающей изохронной последовательности;

Б – Примеры распределений величины асинхронности при четырех значениях периода при объединении асинхронностей всех десяти реализации. Слева распределения показаны в виде графиков рассеяния, где вдоль оси абсцисс отложен порядковый номер стимула, а по оси ординат – величина асинхронности. Справа распределения для стационарного этапа синхронизации ($n > 10$) даны в виде гистограмм, где ось абсцисс соответствует величине асинхронности, а ось ординат – числу ответов с данной асинхронностью. Интервал разбиения гистограммы – 20 мс;

В – Многомодовый характер распределения асинхронности для последовательностей с периодом 700 и 1200 мс. Слева показаны распределения асинхронности для всех восьми испытуемых И1-И8: по оси абсцисс отложена величина асинхронности, по оси ординат – количество ответов, имеющих эту асинхронность; интервал разбиения гистограммы – 20 мс. Левая часть рисунка иллюстрирует метод определения статистической значимости провала между пиками на примере гистограммы для испытуемого И3 при синхронизации с последовательностью 1200 мс (см. правую часть). Черным цветом выделены три столбика гистограммы: предшествующий провалу (N_1), соответствующий провалу (N_2) и после провала (N_3). На врезке показано распределение величины $D_{\text{супр}}$ (пояснения даны в тексте). По оси абсцисс отложена величина D , а по оси ординат – частота встречаемости этой величины. Вертикальной линией обозначено

положение, соответствующее величине $D_{\text{эксп}}$. Пояснения даны в тексте;

Г – Распределение асинхронности (черная линия) для последовательности с периодом 2200 мс в сравнении с распределением времени простой зрительно-моторной реакции (серая линия) для каждого из восьми испытуемых И1-И8. По оси абсцисс отложена величина асинхронности. Интервал разбиения гистограммы составляет 20 мс. Все распределения нормированы на максимум.

Рис. 2. Статистические свойства асинхронности.

А – Усредненные по 10 реализациям автокорреляционные функции (АКФ) для каждого из восьми испытуемых И1-И8, определенные по стационарному участку синхронизации с последовательностью стимулов с периодом 500 (сплошная линия), 700 (пунктирная линия), 1200 (штрихпунктирная линия) и 2200 мс (линия, состоящая из точек). По оси абсцисс отложена задержка t , выраженная в количестве стимулов;

Б – Зависимость стандартного отклонения шума σ_e в модели (1) от величины периода T задающей последовательности стимулов;

В – Зависимость коэффициента авторегрессии a_1 от величины периода задающей последовательности стимулов: для АР-модели первого порядка (закрашенные кружки) и АРСС-модели (незакрашенные кружки). Пояснения даны в тексте.

Рис. 3. Различные виды переходов от реагирования на зрительный сигнал к устойчивой синхронизации с ним. Рисунок имеет форму таблицы графиков. Столбцы таблицы соответствуют различным типам релаксации: экспоненциальной (А), линейной (Б), мгновенной (В), в виде ступеньки (Г) и комплексной (Д). Строки соответствуют периодам задающей последовательности (снизу-вверх) 500, 700, 1200 и 2200 мс. На пересечении строки и столбца показаны зависимости асинхронности (в миллисекундах) от номера стимула (с 1-го по 20-й).

Proof

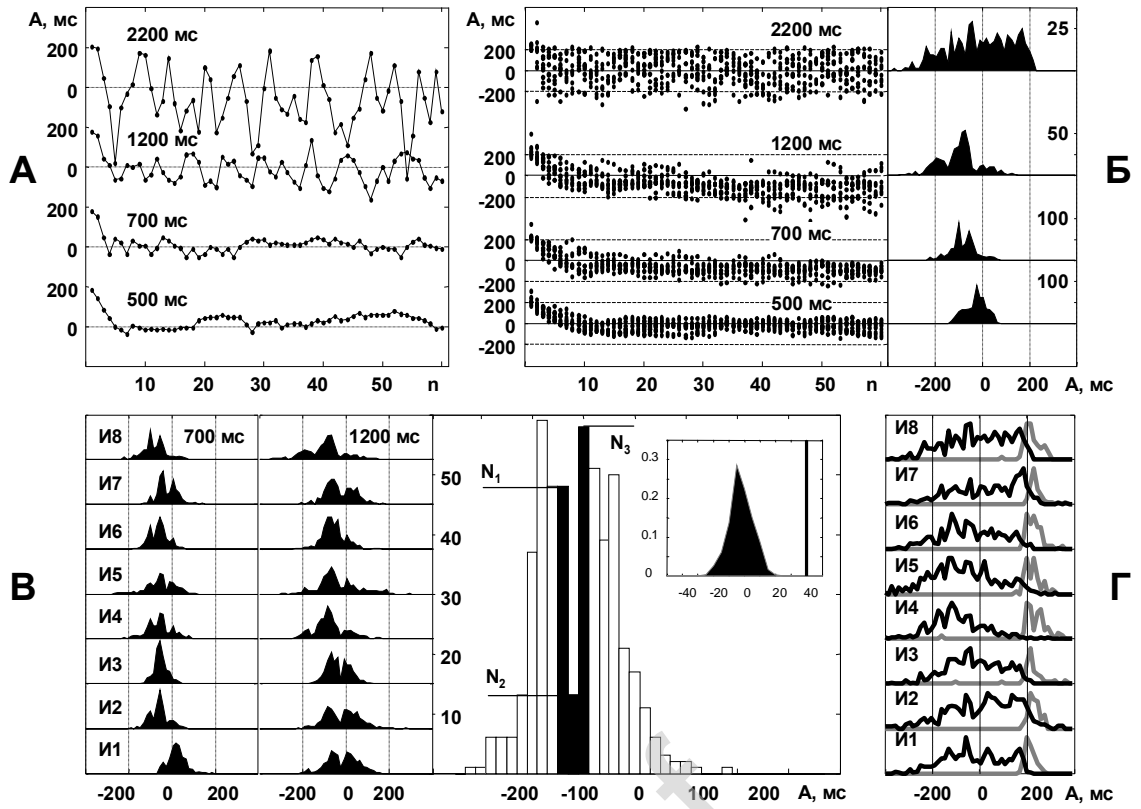


Рис.1.

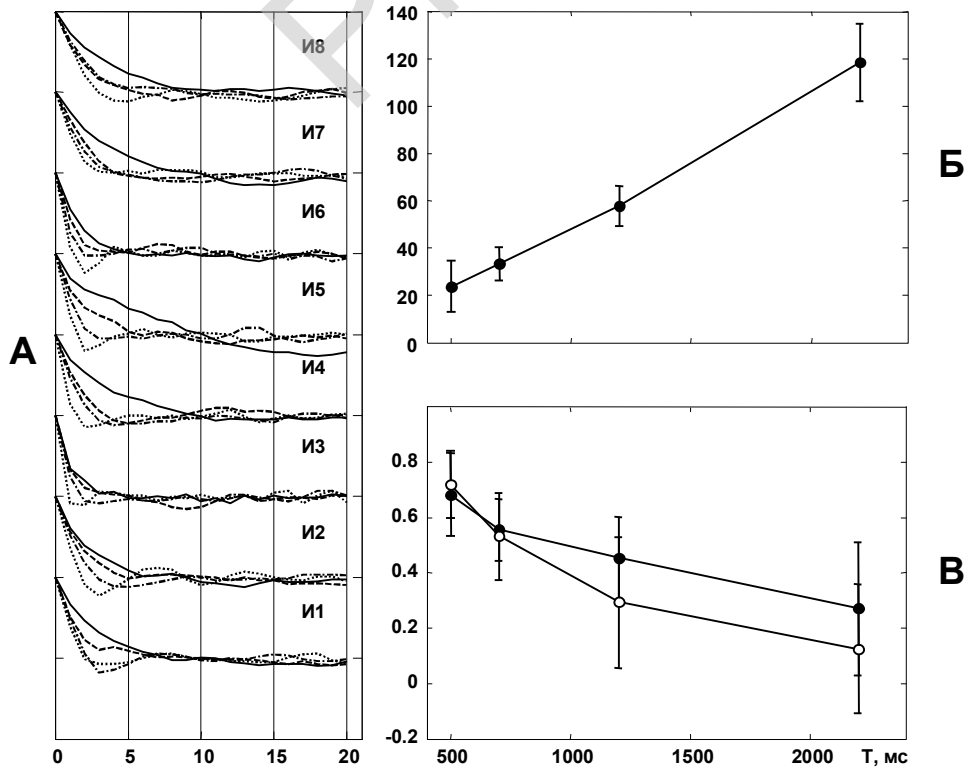


Рис.2.

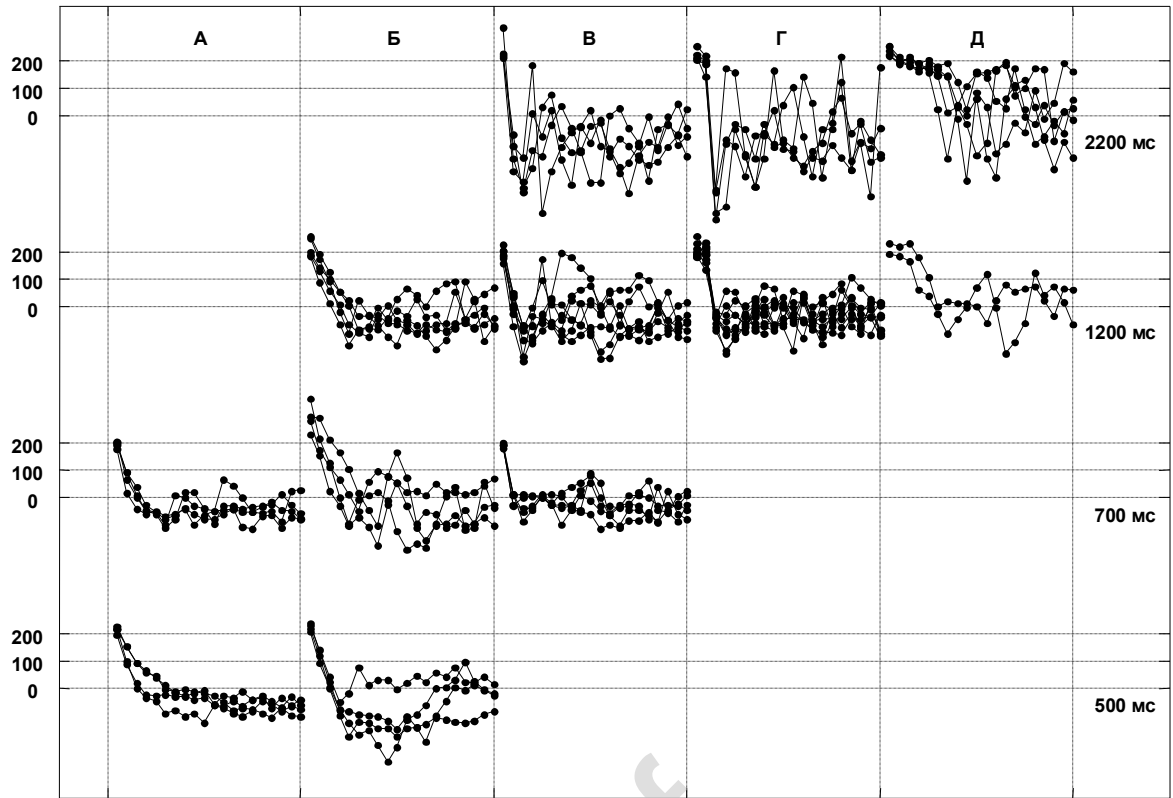


Рис.3.