

УДК 612.821

НАПРАВЛЕННЫЕ КОРТИКО-КОРТИКАЛЬНЫЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ  
ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ НА РАННИХ СТАДИЯХ СЕРИЙНОГО НАУЧЕНИЯ У  
ВЗРОСЛЫХ И ДЕТЕЙ 7-8 ЛЕТ.

*А.В.Курганский, П.П.Григал*

Институт возрастной физиологии РАО.

e-mail: [akurg@yandex.ru](mailto:akurg@yandex.ru)

Исследовался характер ранних, предполагающих использование рабочей памяти, стадий серийного научения у взрослых и детей 7-8 лет в процессе выполнения задачи на воспроизведение последовательности движений, порядок элементов в которой задавался зрительными стимулами. У взрослых и детей наблюдались качественно сходные типы кривых научения (зависимостей латентного времени от номера пробы), характер которых определялся выраженностью двух фаз научения: быстрой и медленной. Сравнение картины кортико-кортикальных связей в предстимульный период в задаче на воспроизведение последовательности с аналогичной картиной в референтной задаче на простую зрительно-моторную реакцию показало общую тенденцию к возрастанию влияния постцентральных отделов коры при одновременном снижении влияния лобных и центральных отделов. При этом, если для взрослых характерно возрастание влияния задневисочной коры, то у детей наблюдается также возрастание влияния теменной коры. Сравнение предстимульных периодов у подгрупп испытуемых с разными типами научения выявило различия в картинах направленных функциональных связей. Полученные данные обсуждаются с точки зрения задействованных в процессе серийного научения механизмов рабочей памяти и особенностей сохраняемой в ней внутренней репрезентации последовательностей.

При многократном выполнении изначально незнакомой последовательности движений происходит серийное научение (serial learning), которое проявляется в уменьшении количества допущенных ошибок и в сокращении латентного времени реакции, а также в возрастании темпа выполнения движений [1]. Возникающий в результате продолжительной тренировки устойчивый навык имеет характер автоматизма и сохраняется в долговременной памяти. Однако на ранних стадиях серийного научения внутренняя репрезентация последовательности сохраняется в рабочей памяти, а сам процесс научения предполагает участие когнитивных функций, прежде всего внимания [1, 2].

Нейровизуализационные и электрофизиологические исследования показали, что ранним стадиям серийного научения свойственна сложная мозговая организация, включающая взаимодействие субкортикальных структур (таламус, мозжечок и базальные ганглии) со множеством областей коры, среди которых особую роль играет фронтальная кора и ее связи с теменной корой как в обеспечении направленного внимания [3, 4, 5], так и в сохранении серийного порядка элементов в рабочей памяти [6, 7, 8, 9]. Хотя изучение совместной работы отделов мозга, за счет которой реализуются когнитивные функции, рассматривается как одна из основных задач когнитивной нейронауки [10, 11], экспериментальные работы, посвященные исследованию функциональных кортико-кортикальных связей (cortico-cortical functional connectivity) в процессе серийного научения, практически отсутствуют, в особенности это касается исследований функциональной мозговой организации серийного научения у младших школьников. Между тем, поведенческие данные свидетельствуют о том, что характер серийного научения изменяется по мере взросления ребенка. В частности, с помощью модифицированного варианта задачи на серийное время реакции (serial reaction time task) было показано, что дети 6, 8 и 10 лет не только отличаются от взрослых испытуемых по характеру и продолжительности научения, но и между собой, причем различные аспекты научения – правильность и временная точность – показывают различные профили научения

[12].

В настоящей работе исследовался характер ранних стадий серийного научения у взрослых и детей 7-8 лет в процессе выполнения задачи на воспроизведение последовательности, порядок элементов в которой задавался последовательностью зрительных стимулов [13]. При этом преследовались две цели: 1) используя психометрические показатели охарактеризовать особенности серийного научения в задаче на воспроизведение последовательности у детей 7-8 лет, сопоставив поведенческие показатели хода научения у детей и у взрослых и 2) анализируя многоканальную ЭЭГ выявить специфичные для процесса серийного научения функциональные связи между областями коры у взрослых испытуемых и у детей 7-8 лет. В качестве основного методического приема для выявления таких связей использовалось сравнение картины кортико-кортикальных функциональных связей в задаче на воспроизведение последовательности с аналогичной картиной в задаче на простую зрительно-моторную реакцию. Для количественного анализа ЭЭГ использовался метод построения векторной авторегрессионной модели (ВАР-модели) [14, 15]. Этот метод позволяет рассматривать каждое отведение одновременно как влияющее ("источник влияния") на другие отведения и как испытывающий влияние ("приемник влияния") со стороны других отведений и тем самым охарактеризовать частотно специфическую силу направленных функциональных кортико-кортикальных влияний в каждой паре отведений.

### МЕТОДИКА

*Испытуемые.* В исследовании приняли участие 21 взрослый испытуемый (18-30 лет) и 22 младших школьника 7-8 лет, учащиеся общеобразовательной школы г. Москвы. Все испытуемые были практически здоровы и характеризовались нормальным или скорректированным к нормальному зрением, а также предпочтением правой руки.

*Задачи и процедура эксперимента.* Испытуемым предлагали выполнить две задачи: задачу на простую зрительно-моторную реакцию (sRT) и задачу на воспроизведение последовательности, заданной последовательностью

зрительных стимулов (SQR). В задаче sRT требовалось реагировать на появление расположенного в центре экрана небольшого квадрата, нажимая на кнопку игрового пульта (рис.1). Каждый испытуемый выполнял блок из 60 проб. В задаче SQR испытуемым предлагалось как можно быстрее, но не допуская при этом ошибок, выполнить последовательность движений, порядок которых задан последовательностью появления стимула в трех разнесенных в пространстве экрана рамках (рис.1). Использовались две последовательности: *i-r-i-m* и *i-r-m-m*, каждая из которых включала движение указательным (*i*), средним (*m*) и безымянным (*r*) пальцами правой руки. Соответствие между пространственным положением стимула на экране, кнопками игрового пульта и пальцами правой руки показано на врезке к рис.1. Испытуемых просили начинать выполнение последовательности как можно быстрее после предъявления (но не раньше) последнего 4-го стимула последовательности, и выполнять движения в максимально быстром темпе. Каждый испытуемый выполнял последовательность из 60 проб, в которой последовательности *i-r-i-m* и *i-r-m-m* были перемешаны случайным образом. При этом до начала выполнения задачи испытуемые не знали, ни сколько разных последовательностей, ни какие именно последовательности предстоит воспроизводить.

*Экспериментальная установка* состояла из электроэнцефалографа (Neurotravel 24D, АТЕС МЕДИКА, Россия), ЭЛ-или ЖК-монитора, используемого в качестве зрительного стимулятора, и игрового пульта, кнопки которого использовались для регистрации двигательных ответов. Эксперимент проводился в автоматическом режиме с помощью компьютерной программы (автор: С.Д. Дьяченко), позволяющей дистанционно управлять записью ЭЭГ, в требуемые моменты времени предъявлять зрительные стимулы, а также измерять моменты предъявления зрительных стимулов и двигательных ответов испытуемого (замыкание кнопок игрового пульта) с миллисекундной точностью.

*Зрительная стимуляция.* Зрительные стимулы предъявлялись на ЕЛ- или ЖК-мониторе (частота кадровой развертки, соответственно, 75 и 60 Гц) в

положительном контрасте (белые на черном фоне). Типичное расстояние от глаз до экрана монитора могло меняться от испытуемого к испытуемому в пределах 50-70 см, что соответствовало угловым размерам наиболее протяженного объекта (трех рамок, расположенных в ряд) 2-4 угл. град. Для фиксации взора в задаче sRT использовалась расположенная в центре экрана белая квадратная рамка со стороной, приблизительно равной 1 см; в остальных задачах этой цели служила средняя в ряду из трех рамок (рис.1). Стимулом служил сплошной белый квадрат, совпадавший по размеру с рамкой и заменявший ее на время экспозиции. В задачах sRT, cRT и SRT время экспозиции стимула составляло 200 мс, а в задаче SQR — 100 мс.

*Экспериментальная процедура.* Задачи выполнялись в течение одной сессии эксперимента в фиксированной последовательности: сначала sRT, а затем SQR. В промежутке между задачами sRT и SQR выполнялась вспомогательная задача на реакцию выбора (данные не анализируются), цель которой состояла в том, чтобы сформировать у испытуемых устойчивую ассоциацию между зрительным сигналом (закрашиванием одной из трех рамок) и движением соответствующим пальцем руки. Перед выполнением очередной задачи испытуемые получали устную инструкцию, сопровождаемую показом характера стимуляции. Перед задачей SQR дополнительно проводили короткую (7-10 проб) тренировочную сессию, в которой использовалась последовательность, отличная от тестовых. Непосредственно перед выполнением каждой задачи испытуемым напоминали о необходимости фиксировать взор на центре экрана (на одной рамке в задаче sRT или на центральной рамке в остальных задачах) и давать двигательные ответы максимально быстро, избегая ошибок и не исправляя их, если они уже допущены. В процессе выполнения задач испытуемый сидел за столом в комфортной позе, положив предплечья на поверхность стола и расположив подушечки трех пальцев ( $i$ ,  $m$ ,  $r$ ) непосредственно над кнопками ответа. Ни в одной из задач испытуемые не получали текущей обратной связи относительно правильности двигательного ответа и времени реакции.

*Регистрация ЭЭГ.* Многоканальная ЭЭГ, оцифрованная с частотой 250 Гц,

регистрировалась в полосе частот 0.5 - 70 Гц от 16 отведений (O1/2, P3/4, C3/4, F3/4, F7/8, T3/4, T5/6, Cz и Fz), расположенных на скальпе в соответствии со стандартной международной системой 10-20. В качестве референтного уровня потенциала использовался усредненный (численно) потенциал левого и правого мастоидов.

*Анализ психофизических данных.* В задаче SQR для каждой правильно воспроизведенной последовательности вычислялось время реакции (ВР) как разность во времени между первым двигательным ответом и началом предъявления последнего четвертого стимула (рис.1). На основе этих данных строились индивидуальные кривые научения — зависимости ВР от порядкового номера пробы для каждого испытуемого.

*Анализ ЭЭГ.* В работе анализировались: 1) фоновая ЭЭГ (состояние спокойного бодрствования, глаза закрыты), предварительно разбитая на сегменты длительностью в 2 сек.; 2) 2-секундные сегменты ЭЭГ, непосредственно предшествующие зрительному стимулу в задаче на простую зрительно-моторную реакцию и 3) 2-секундные сегменты ЭЭГ, непосредственно предшествующие последовательности зрительных стимулов в задаче на воспроизведение последовательности. Из всех трех множеств отрезков ЭЭГ до начала дальнейшей обработки исключались сегменты, содержащие артефакты. После исключения содержащих артефакты сегментов ЭЭГ из каждого оставшегося отрезка удалялась сетевая наводка (50 Гц) методом вычитания оптимально подогнутой (по частоте, фазе и амплитуде) синусоиды.

Для каждого индивидуального безартефактного 2-секундного отрезка ЭЭГ вычислялись коэффициенты ВАР-модели 20-го порядка с помощью алгоритма Виеры-Морфа [16], реализованного в виде программной процедуры (библиотека функций "time series analysis" для Octave/Matlab, <http://www.dpmi.tu-graz.ac.at/schloegl/matlab/tsa/>). При этом, в дальнейшем анализе использовались только те ВАР-коэффициенты, которые соответствовали устойчивой ВАР-модели (для проверки устойчивости использовалась процедура из библиотеки функций BSMART [17]). Выбор 20-го порядка ВАР-модели в качестве

оптимального явился результатом применения следующей процедуры. Для каждого испытуемого в каждой из двух задач sRT и SQR и в каждом экспериментальном условии ("фон" и "ожидание") с помощью информационного критерия Акаике [16] определялся оптимальный порядок VAR-модели по всей последовательности безартефактных отрезков ЭЭГ как целого, для чего использовался модифицированный алгоритм Виеры-Морфа [17, 18]. Поскольку распределения индивидуальных значений оптимального порядка не отличались значимо ни для двух задач, ни для детей и взрослых, индивидуальные оценки оптимального порядка были объединены, и в качестве оптимального порядка была взята медиана общего распределения, которая оказалась равной 20. Подчеркнем, что сравнение оценок спектральной плотности мощности по Уэлчу [16] с частотным разрешением около 2 Гц и на основе VAR-модели 20-го порядка (для тех испытуемых, у которых наблюдался выраженный альфа-ритм) показало (данные не приводятся), что 20-й порядок не только является оптимальным с точки зрения информационного критерия Акаике [16], но и позволяет описывать частотные свойства ЭЭГ с подробностью, сопоставимой с классическим описанием.

На основе найденных для каждого отрезка VAR-коэффициентов в диапазоне от 4 до 40 Гц вычислялась направленная передаточная функция (НПФ), причем использовался не зависящий от масштаба сигнала вариант этой функции, приведенный в Приложении (формула (4)). Индивидуальные оценки НПФ усреднялись отдельно для каждого испытуемого и двух задач sRT и SQR. Дальнейшему анализу подвергались средние значения этих оценок в 6 фиксированных частотных диапазонах:  $\theta_1$  (4-6 Гц),  $\theta_2$  (6-8 Гц),  $\alpha$  (8-13 Гц),  $\beta_1$  (15-20 Гц),  $\beta_2$  (20-30 Гц) и  $\gamma$  (30-40 Гц).

*Статистический анализ данных.* В работе применялись линейный регрессионный анализ, многомерный дисперсионный анализ и тесты Стьюдента и Вилкоксона для связанных и несвязанных выборок, критерий знаков, а также тест случайных перестановок (random permutation test).

## **РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

## Поведенческие данные: частота ошибок и кривые научения

У взрослых испытуемых доля последовательностей большей (5 и более движений) и меньшей (3 и менее движений), чем требовалось, длины не превышала 2.5%, а доля последовательностей с ошибочным порядком элементов была менее 0.5%. При этом ни для того, ни для другого типа ошибок не наблюдалось статистически значимого тренда от первой к последней пробе. В отличие от взрослых, у детей 7-8 лет доля последовательностей, воспроизведенных с ошибкой, была значительно выше, причем суммарная частота ошибок уменьшалась в течение 10 первых проб от 60% до стационарного значения 40%. Интересно, что у детей два типа ошибок показали разнонаправленную динамику. Частота ошибок серийного порядка в течение первых 15 проб возрастала от 8% до 27%, после чего наблюдалась лишь статистически не значимая ( $F(1,43)=3.74$ ;  $p = 0.06$ ) тенденция к возрастанию этой частоты приблизительно до 30%. Доля последовательностей неправильной длины (как правило, вместо 4 движений дети выполняли 3 движения), напротив, быстро уменьшалась в течение первых 15 проб от 50% до 13% и далее оставалась неизменной ( $F(1,43) = 1.68$ ;  $p > 0.2$ ).

Усредненные зависимости времени реакции (ВР) от порядкового номера пробы (кривые научения) для двух последовательностей *i-r-i-m* и *i-r-m-m* были практически параллельны как у взрослых ( $F(1,58) = 0.57$ ,  $p > 0.45$ ), так и у детей ( $F(1,58) = 0.06$ ,  $p > 0.7$ ), причем ВР для последовательности *i-r-i-m* было больше, чем ВР для *i-r-m-m* на 99.6 мс ( $t(59) = 8.918$ ,  $p < 0.0001$ ) у взрослых и на 125.2 мс ( $t(59) = 7.24$ ,  $p < 0.0001$ ) у детей 7-8 лет.

Усредненные отдельно по группе взрослых испытуемых и группе детей 7-8 лет кривые научения в задаче SQR показаны на рис.2, а. Из этого рисунка видно, что, во-первых, и для детей и для взрослых усредненные кривые научения носят качественно сходный характер: в течение первых 10-12 проб у детей и 5-7 проб у взрослых время реакции быстро уменьшается примерно на 400 мс, после чего наблюдается медленное почти линейное уменьшение времени реакции на протяжении оставшихся проб. Дети 7-8 лет отличаются от



взрослых в среднем несколько более продолжительной фазой быстрого научения и, главным образом, абсолютной величиной времени реакции: на протяжении всего блока проб ВР у детей превышает примерно на 270 мс ВР у взрослых; на отрезке от 20 до 60 пробы разность между ВР у детей и ВР у взрослых остается постоянной ( $F(1,39) = 1.813$ ,  $p > 0.18$ ) и равной  $261 \pm 59$  мс.

Анализ индивидуальных данных показал, что как взрослые, так и дети, демонстрировали четыре основных типа кривых научения: (1) плоскую кривую (далее N-кривая), (2) кривую, в которой ВР медленно и приблизительно линейно снижается от первой пробы к последней (далее S-кривая), (3) кривую, характеризуемую быстрым спадом ВР с последующей плоской частью (далее F-кривая) и, наконец, (4) кривой, в которой фаза быстрого научения непосредственно продолжается фазой медленного научения (далее FS-кривая). Эти результаты находятся в хорошем согласии с данными исследования на взрослых [13]. Примеры индивидуальных кривых научения для взрослых и детей приведены на рис.2 (б, в).

### **Сравнение картин направленных функциональных связей в задаче на воспроизведение последовательности и в задаче на простую зрительно-моторную реакцию**

Для выявления связанных с научением систематических изменений в каждой возрастной группе испытуемых для каждой пары электродов в каждом частотном диапазоне методом регрессионного анализа определялся наклон (тангенс угла наклона) зависимости НПФ от номера пробы  $n$ . Проведенный с использованием критерия знаков анализ индивидуальных значений наклонов не обнаружил никаких общегрупповых систематических дрейфов НПФ ни в одном из частотных диапазонов. Дополнительный анализ, проведенный для самой большой подгруппы испытуемых с F-кривыми научения, также дал отрицательный результат. Таким образом, медленных систематических изменений (с заметной линейной составляющей) обнаружено не было, и в целом по всей группе испытуемых мы можем рассматривать все меры взаимодействия для всех пар каналов и всех частот как стационарные. При этом

в самом начале выполнения задачи SQR для некоторых пар отведений наблюдаются быстрые систематические изменения НПФ, которые длились не более 10 проб. Однако нельзя утверждать, что этот эффект связан с серийным научением, поскольку сходные быстрые изменения наблюдались также при выполнении задачи sRT и даже в фоновой ситуации, в которых серийное научение заведомо отсутствует. Поэтому первые 10 проб были исключены из дальнейшего анализа, а оценки НПФ в оставшихся 50 пробах рассматривались как принадлежащие одному распределению.

Статистическому анализу были подвергнуты значения НПФ, характеризующие влияние отведения самого на себя ("мера автономности") в тех отведениях, в которых по данным литературы [7] можно ожидать эффектов, связанных с рабочей памятью: это префронтальные, теменные, задневисочные и затылочные отведения. Многомерный дисперсионный анализ (MANOVA) величины разности НПФ в задаче SQR и задаче sRT, в котором факторами служили "группа" (взрослые, дети), "диапазон" ( $\theta_1, \theta_2, \alpha, \beta_1, \beta_2, \gamma$ ), "полушарие" (левое, правое) и "отведение" (O1/2, P3/4, F3/4, F7/8, T5/6) показал наличие трех статистически значимых взаимодействий: "группа x отведение" ( $F(4,19) = 3.476$ ;  $p = 0.027$ ), "диапазон x полушарие x отведение" ( $F(20,3) = 93.282$ ;  $p = 0.002$ ) и "диапазон x полушарие x отведение x группа" ( $F(920,3) = 10.885$ ;  $p = 0.036$ ). В силу особенностей нормировки величины НПФ (см. Приложение), эти результаты свидетельствуют о том, что происходит перераспределение силы направленного функционального влияния при переходе от sRT к SQR в период ожидания первого зрительного стимула. Детальный характер такого перераспределения показывают результаты попарного сравнения (тест Стьюдента для связанных выборок) НПФ в предстимульный период в задаче SQR с референтной ситуацией ожидания императивного стимула в задаче sRT (рис.3). Хотя большое число попарных сравнений не позволяет судить о статистической значимости изменения силы отдельных связей, поскольку велика вероятность ошибки первого рода (см. обзор в работе [19]), вероятность неслучайного возникновения "фокусов" однонаправленного изменения НПФ

(на рис. 3 им соответствуют значимые изменения одного знака в нескольких строках одного столбца) можно оценить с помощью теста случайных перестановок [19]. Этот тест показал, что вероятность появления за счет случая "фокусов" увеличения (уменьшения) величины НПФ, включающих 3 и более связей, не превышает 0.035. Как показывает рис. 3, у взрослых испытуемых в тета-диапазоне частот ( $\theta_1$  и  $\theta_2$ ) (от 4 до 8 Гц) в задаче sRT можно заметить большее, чем в задаче SQR, влияние левого центрального отведения на большинство других отведений. У детей 7-8 лет в  $\theta_1$ -диапазоне от 4 до 6 Гц также наблюдается большее влияние левого центрального отведения C3 на отведения T3, Cz и C4, однако при этом наблюдается также и большее влияние правого центрального отведения C4 на фронтальные (F3 и Fz) и центральные (C3 и Cz) отведения.

В задаче SQR по сравнению с задачей sRT можно отметить общую тенденцию к большему влиянию каудальных отделов коры, главным образом задневисочных и затылочных, на значительное число других отведений. При этом большинство источников влияния представляют собой мощные фокусы из которых исходят от 5 до 9 значимо возросших направленных влияний. Из рис. 3 следует, что эта тенденция неодинаково проявляется в двух полушариях, разных частотных диапазонах и двух возрастных группах. Так, у взрослых испытуемых в тета-диапазоне частот ( $\theta_1$  и  $\theta_2$ ) мы наблюдаем возрастание влияния каудальных отделов с фокусами в затылочном O1 и задневисочном T5 отведениях левого полушария, в то время как в альфа-диапазоне частот и в низкочастотном бета-диапазоне  $\beta_1$  фокусами возросшего направленного влияния становятся аналогичные отведения правого полушария. Соответственно, при таком сравнении в группе детей 7-8 лет в тета-диапазоне мы имеем возрастание влияния правого задневисочного отведения T6 главным образом на центральные и фронтальные отведения, но уже в альфа- и низкочастотном бета-диапазонах  $\beta_1$  к этому добавляется возрастание влияния левого P3 и правого P4 теменных отведений на центральные и фронтальные отделы.

Тенденция к возрастанию доли сигналов каудальных отведений в сигналах большинства других каналов сопровождается столь же общей, хотя и менее выраженной (от 2 до 7 связей), тенденцией к снижению доли сигналов фронтальных отведений в сигналах других отведений: у взрослых она выражается в снижении влияния фронтального отведения F3 во всем диапазоне частот от тета до гамма и в снижении влияния вентро-латеральной префронтальной коры (отведение F7) в основном на структуры правого полушария, наблюдаемое в  $\beta_1$  и  $\gamma$  диапазонах; у детей – это мощное билатеральное снижение влияние отведений F7 и F8 на структуры правого полушария в  $\alpha$  и  $\beta_2$  диапазонах частот.

Помимо отмеченных двух тенденций – увеличению влияния каудальных отделов и снижению влияния префронтальных при переходе от задачи sRT к задаче SQR – у детей в  $\gamma$  диапазоне частот наблюдается также снижение влияния правого височного отведения T4 на фронто-центральные отведения обоих полушарий.

### **Сравнение картин направленных функциональных связей у подгрупп испытуемых с разными типами кривых научения**

Как и в предыдущем разделе дисперсионному анализу были подвергнуты диагональные элементы матрицы НПФ, характеризующие влияние отведения самого на себя. Однако, в отличие от предыдущего раздела, априорная информация о возможной роли кортикальных областей в обеспечении различных типов научения отсутствовала, поэтому в анализ были включены все 16 отведений, и величины НПФ анализировались как в фоновой ситуации, так и в предстимульном периоде в задаче SQR. Многомерный дисперсионный анализ (MANOVA) величины НПФ, в котором факторами служили "группа" (взрослые, дети), "тип кривой научения" (N, S, F, FS), "ситуация" ("фон", SQR), "диапазон" ( $\theta_1, \theta_2, \alpha, \beta_1, \beta_2, \gamma$ ) и "отведение" (все 16 отведений) не выявил значимого влияния фактора "тип кривой научения" ( $p > 0.25$ ), но показал наличие статистически значимого взаимодействия "ситуация" x "тип кривой научения" ( $F(3,35) = 3.76$ ;  $p = 0.019$ ).

Серия из 6 дополнительных многомерных дисперсионных анализов величины НПФ аналогичной структуры, в каждом из которых фактор "тип кривой научения" (N, S, F, FS) учитывал только два типа кривых научения (N, S или N, F или N, FS или S, F или S, FS или F, FS), показала, что наибольшие различия достигаются при сравнении подгрупп испытуемых с S- и F-кривыми научения. В этом случае, помимо взаимодействия "ситуация" x "тип кривой научения" ( $F(1,27) = 8.677$ ;  $p = 0.007$ ), оказываются значимыми также и два тройных взаимодействия: "ситуация" x "диапазон" x "тип кривой научения" ( $F(5,23) = 4.119$ ;  $p = 0.008$ ) и "ситуация" x "отведение" x "тип кривой научения" ( $F(15,13) = 3.933$ ;  $p = 0.009$ ).

На рис. 4 приведены результаты попарного сравнения НПФ у испытуемых с F- и S-кривой научения в каждом из 6 частотных диапазонов отдельно для двух возрастных групп. У взрослых, для которых характерна F-кривая научения, заметно больше влияние правого задневисочного отведения T6 на отведения левого полушария и сагиттальные отведения Cz и Fz, которое прослеживается в широком диапазоне частот от тета до бета и особенно выражено в альфа-диапазоне (8 значимых связей, исходящих из T6). В то же время у взрослых с S-кривой научения отмечается значимо больше влияние сагиттальных отведений Cz и Fz во всем диапазоне частот.

У детей 7-8 лет не наблюдается мощных фокусов влияния, которые позволили бы с известной степенью уверенности судить о различии картин направленных функциональных влияний в подгруппах с F- и S-кривыми научения. Исключением является лишь существенно большее влияние отведения Cz на ближайшие фронто-центральные отведения в гамма-диапазоне у детей с S-кривой научения по сравнению с детьми, для которых характерна F-кривая научения.

## **ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ**

Полученные результаты показывают, что в обеих возрастных группах в процессе многократного воспроизведении последовательностей движений имеет место серийное научение, которое выражается в сокращении времени

реакции, а у детей 7-8 лет, кроме того, еще и в уменьшении суммарной по двум типам частоты ошибок, а также в перераспределении относительного их веса: вместо пропуска одного элемента начинают преобладать нарушение порядка элементов. Как показывает сравнение усредненных по группе кривых научения, серийное научение у детей 7-8 лет происходит практически столь же эффективно, как и у взрослых, причем наблюдаются качественно сходные типы кривых научения.

Сопровождается ли процесс научения перестройкой взаимодействия отделов мозга? В отношении изучаемого в настоящей работе предстимульного периода было обнаружено, что если такая перестройка и имеет место, то она происходит, по-видимому, лишь в течении первых 5-10 проб. Однако мы не можем утверждать, что отмеченная для ряда пар отведений динамика НПФ связана именно с процессом серийного научения, поскольку сходная динамика (хотя и в других парах отведений) обнаружена и в задаче sRT и даже в фоновой ЭЭГ. Что же касается стационарного участка выполнения задачи SQR (с 11 по 60 пробу), то исследование функциональных взаимных влияний различных отделов коры показало, во-первых, что картина функциональных направленных влияний в предстимульный период отличается от таковой в референтной задаче на простую зрительно-моторную реакцию и, во-вторых, что существует статистическая связь между особенностями процесса научения, проявляющимися в форме кривой научения, и картиной направленных кортикальных влияний.

Для интерпретации полученных результатов важно учесть, что, хотя и в той и в другой задаче испытуемые находятся в состоянии ожидания зрительного стимула, момент появления которого непредсказуем, функциональный характер этого ожидания различен в двух задачах. В задаче sRT зрительный стимул является императивным для немедленного запуска двигательной реакции, и не предполагает иного анализа, кроме простого обнаружения стимула. В задаче SQR требуется не только обнаружить зрительный сигнал, но и идентифицировать существенный признак этого сигнала – его

пространственное положение. Кроме того, с предъявлением первого стимула последовательности связана активация механизмов предсказания (вероятностного прогнозирования), поскольку последующие стимулы предъявляются с постоянным интервалом в 300 мс и, следовательно, в предсказуемые моменты времени. Наконец, период ожидания в задаче SQR (по крайней мере, начиная с 11-й пробы) является также и периодом удержания уже сформированных в предыдущих пробах внутренних репрезентаций последовательностей *i-r-i-m* и *i-r-m-m* в рабочей памяти. Именно с этими различиями в функциональной структуре предстимульных периодов в двух задачах естественно связать обнаруженные нами общие для двух возрастных групп тенденции к снижению в задаче SQR по сравнению с задачей sRT направленного влияния центральных и фронтальных отведений при одновременном росте влияния каудальных отделов. Так, наблюдаемое у взрослых снижение влияние отведения C3 на фронтальные и каудальные отведения, а у детей — более локализованное, но билатеральное снижение влияния центральных отведений C3/4 на фронтальные отведения, можно связать с отсутствием необходимости в задаче SQR в немедленном двигательном ответе по предъявлению зрительного сигнала. Едва ли такое снижение связано с уменьшением влияния сигнала, генерируемого непосредственно под электродами в сенсомоторной коре (поля 4 и 3 по Бродману), поскольку в период ожидания нет основания предполагать наличие активности первичной моторной и соматосенсорной коры. Помимо того, следует учесть, что первичная соматосенсорная кора (поле 3 по Бродману) находится на боковых стенках центральной борозды [20], и поэтому токовые диполи пирамидных клеток ориентированы параллельно поверхности черепа, а такие диполи дают меньший вклад в ЭЭГ, чем радиально ориентированные диполи [21]. Поэтому не исключено, что обсуждаемый эффект обусловлен источниками сигнала вне сенсомоторной коры: премоторной корой спереди от центральной борозды (6 поле по Бродману) и теменной корой сзади от нее (7 поле по Бродману), которые регистрируются в отведениях C3 и C4 за счет

объемного проведения.

Наблюдаемое в ходе выполнения задачи SQR увеличение влияния каудальных отделов на большинство остальных отведений может быть связано с рядом обстоятельств. Как уже отмечалось выше, задача SQR, в отличие от sRT, предполагает более глубокую обработку перцептивной информации, и результаты этой обработки не используются немедленно, а сохраняются в рабочей памяти. Этому должна соответствовать такая организация взаимодействия кортикальных областей мозга в предстимульный период, которая позволит создать селективную настройку на решение предстоящей когнитивной задачи [3]. Обычно селективную настройку всей системы на восприятие определенной сенсорной информации связывают с влиянием фронтальных отделов коры на каудальные (top-down influence) [5, 22]. Между тем, влияние сенсорных зон на фронтальные области коры имеет не меньший функциональный смысл: за счет такого влияния связанные с обработкой сенсорного сигнала отделы «сообщают» фронтальной коре, какие именно отделы последней будут принимать и обрабатывать информацию, связанную с приходом сенсорного сигнала. Действительно, анализ ЭЭГ высокой плотности методом структурного моделирования межрегионарных связей (structural equation modeling) показал [23], что в ситуации рабочей памяти имеет место преимущественное непосредственное направленное влияние зрительных ассоциативных областей коры (правого и левого 18 и 19 полей Бродману) на теменную кору и опосредованное влияние — на дорсолатеральные (9/46 поля по Бродману) отделы фронтальной коры. Передача информации из каудальных, ориентированных на прием и переработку сенсорной информации, отделов коры тем более представляется вероятной, что, как показано на высших обезьянах [6, 8] и на людях [9], именно в дорсолатеральной префронтальной коре сохраняется информация о порядке элементов серии.

Интересно, что основное различие между взрослыми и детьми 7-8 лет в характере вовлечения каудальных отделов заключается в том, что у взрослых доминирует возрастание силы направленных связей, исходящих из левого и



правого задневисочных отведений (T5/6), тогда как у детей наблюдается возрастание влияния более дорсальных отделов коры (P3/4). Не исключено, что различие между возрастными группами может быть связано с тем, как именно анализируются зрительные стимулы. В рамках одной из возможных стратегий восприятия идентичные в остальных отношениях стимулы (всегда белый квадратик) отличаются только пространственным положением, определяемым положением рамки в пространстве (рис. 1), а сами рамки при этом игнорируются, являясь зрительным фоном наряду с черным экраном и его обрамлением. Однако возможна иная стратегия, в которой квадратик, находящийся в той или иной рамке воспринимается как единый стимул, состоящий из двух пустых рамок и одной заполненной. Соответственно, в первом случае следует ожидать активности (и соответствующей предварительной настройки в период ожидания) дорзального ("где"), а во втором – вентрального ("что") путей [24]. Можно предположить, что дети в большей степени используют первую стратегию, а взрослые - вторую. В пользу такой точки зрения свидетельствуют данные о том, что дети 7-8 лет в меньшей степени опираются на анализ иерархических стимулов на глобальном уровне, чем взрослые, причем основные изменения происходят в возрастном диапазоне от 7 до 10 лет [25].

Несколько неожиданным может показаться обнаруженный в настоящей работе эффект снижения влияния фронтальных отделов на каудальные в задаче SQR по сравнению с задачей sRT. Действительно, в литературе обычно подчеркивается ведущая роль фронтальной коры в организации деятельности [3, 5, 7, 22]. К сожалению, непосредственное сравнение результатов настоящей работы с данными литературы затруднительно, поскольку функциональные направленные связи кортикальных областей в экспериментальных условиях, отчасти сопоставимых с условиями настоящей работы, исследовались с помощью НПФ лишь в двух экспериментальных работах [22, 26]. В работе [22], данные которой (как в период ожидания стимула, так и в ситуации максимальной нагрузки на кратковременный буфер рабочей памяти),

полученные на детях 11-12 лет, показывают большую силу влияния фронтальных отделов на теменные, чем в обратную сторону, ВАР-модель строилась всего для 4 каналов: двух фронтальных (F3/4) и двух теменных (P3/4). Кроме того, в этом эксперименте период ожидания не предполагал вовлечения рабочей памяти и использовался как референтный, а в ситуации рабочей памяти анализируемый сегмент ЭЭГ включал предъявление последнего стимула и содержал вызванную предъявлением зрительных стимулов биоэлектрическую активность.

В работе [26] с помощью НПФ, построенной на основе 10-канальной ВАР-модели, исследовались направленные влияния кортикальных областей друг на друга в процессе выполнения теста на поддержание внимания (continuous attention test). Рассматривались три временных периода: первый период начинался с момента предъявления стимула и заканчивался за короткое время (200 мс) до двигательной реакции испытуемого; второй период примыкал к первому и заканчивался через 200 мс после двигательного ответа; затем следовал третий и последний период заканчивающийся перед предъявлением следующего стимула. Авторы работы [26] отмечают, что для второго периода характерно тенденция к снижению направленного влияния фронтальных областей, контрлатеральных осуществляющей движение руке (F3 и F7) по сравнению с нецелевой ситуацией (не требовалось двигательного ответа). В течение третьего периода сила влияния восстанавливалась, особенно связь F3->C3. Непосредственное сопоставление этих данных с результатами настоящей работы затруднительно, поскольку существенной особенностью теста на поддержание внимания является наличие нерелевантных стимулов, в то время как в задаче SQR все стимулы релевантны. Тем не менее, обнаруженный в работе [26] эффект уменьшения направленного влияния префронтальной коры на сенсомоторную в период активности последней, позволяет предположить, что активная область получает большую степень "автономности", и, следовательно, наблюдаемое в нашем эксперименте снижение влияния фронтальных отделов коры на каудальные также может означать большую

степень независимости последних в период, предваряющий появление стимула, т.е. на этапе, когда в первую очередь требуется максимально быстрое обнаружение зрительного стимула и его перекодирование для последующей обработки во фронтальных отделах.

В целом, возрастание влияния каудальных отделов на фронтальные и, наоборот, снижение влияния фронтальных отделов на каудальные на начальных стадиях серийного научения в задаче SQR по сравнению с задачей sRT можно рассматривать как изменение баланса между эндогенными и экзогенными процессами в пользу последних, как специфическую настройку структур префронтальной коры на работу с сенсорной информацией и уменьшению роли информации, извлекаемой из кратковременной или долговременной памяти. Такая точка зрения находит свое косвенное подтверждение в данных литературы. Так, анализ ССП, отражающих последовательность событий при приходе сенсорного сигнала [27], показал, что сначала вовлекается сенсорная кора, затем теменная кора, за ней фронтальная кора и, наконец, снова теменная кора. Кроме того, показано, что инициатором произвольного сдвига локуса внимания в зрительном поле является не фронтальная, а теменная кора [28].

Различие в картинах направленных функциональных связей у подгрупп испытуемых с различными кривыми научения, в частности, подгрупп с S-кривыми с медленной и F-кривыми с быстрой фазами научения (рис.4), может быть связано с тем, какую форму принимает внутренняя репрезентация последовательностей в процессе выполнения задачи SQR: перцептивную, моторную или абстрактную, предполагающую преобразование перцептивных кодов в независимую от модальности форму с последующим построением на ее основе моторной программы [29-32].

## **ВЫВОДЫ**

1. Серийное научение в ходе выполнения задачи на воспроизведение последовательности имеет сходную временную динамику детей 7-8 лет и у взрослых, которая определяется сочетанием фаз быстрого и медленного научения, хотя абсолютная величина латентного времени воспроизведения

последовательности и количество допущенных ошибок у детей заметно больше.

2. В обеих возрастных группах при решении задачи на воспроизведение последовательности в предстимульный период влияние каудальных отделов больше, а фронтально-центральных, наоборот, меньше, чем в референтной задаче на простую зрительно-моторную реакцию. При этом у взрослых возрастает влияние задневисочных корковых зон, а у детей 7-8 лет — теменных.

3. Фазы быстрого и медленного научения характеризуются различными картинами функциональных кортико-кортикальных связей в предстимульном периоде. Взрослые испытуемые, для которых присуще только медленное научение, характеризуются большим направленным влиянием сагиттальной коры; испытуемые, для которых типично быстрое научение, характеризуются большим влиянием правой заднетеменной коры. У детей, демонстрирующих медленное научение, в гамма-диапазоне частот наблюдается существенно большее влияние центральной сагиттальной коры (отведение Cz) на ближайшие фронтально-центральные области, чем у детей, для которых характерна кривая научения с одной только фазой быстрого научения.

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

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

1. Rhodes B.J., Bullock D., Verwey W.B., Averbek B.B., Page M.P.A. Learning and production of movement sequences: Behavioral, neurophysiological, and modeling perspectives // *Hum. Mov. Sci.* 2004. V. 23. P. 699–746.
2. Eversheim U., Bock O. Evidence for processing stages in skill acquisition: A dual-task study // *Learn. Mem.* 2001. V. 8. P. 183-189.
3. Liang H., Wang H. Top-Down Anticipatory Control in Prefrontal Cortex // *Theory in Biosciences.* 2003. V. 122. № 1. P. 70 - 86.
4. Praamstra P., Boutsen L., Humphreys G.W. Frontoparietal Control of Spatial Attention and Motor Intention in Human EEG // *J. Neurophysiol.* 2005. V. 94. P. 764–774.
5. Posner M.I., Sheese B.E., Odludas Y., Tang Y. Analyzing and shaping human attentional networks // *Neural Networks.* 2006. V. 19. P. 1422–1429.
6. Averbek B.B., Chafee M.V., Crowe D.A., Georgopoulos A.P. Parallel processing of serial movements in prefrontal cortex // *PNAS.* 2002. V. 99. № 20. P. 13172-13177.
7. Curtis C.E., D’Esposito M. Persistent activity in the prefrontal cortex during working memory // *Trends in Cognitive Sciences.* 2003. V. 7. № 9. P. 415-423.
8. Averbek B.B., Lee D. Prefrontal Neural Correlates of Memory for Sequences // *J. of Neuroscience.* 2007. V. 28. № 9. P. 2204 –2211.
9. 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 // *PNAS.* 2007. V.104. № 34. P. 13786-13791.
10. Ward L.M. Synchronous neural oscillations and cognitive processes // *Trends in Cog. Sci.* 2003. V. 7. № 12. P. 553–559.
11. Sauseng P, Klimesch W. What does phase information of oscillatory brain activity tell us about cognitive processes? // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2008. V. 32. № 5. P. 1001-1013.
12. Savion-Lemieux T, Bailey J.A., Penhune V.B. Developmental contributions to motor sequence learning // *Exp. Brain Res.* 2009. V. 195. № 2. P. 293-306.

13. Курганский А.В., Григал П.П. Выполнение серии движений, задаваемой последовательностью сенсорных сигналов. Индивидуальные различия в характере начальной стадии серийного научения // *ЖВНД*. 2009. Т. 59. № 6. С. 673-685.
14. Kaminski M., Ding M., Truccolo W.A., Bressler S.L. Evaluating causal relations in neural systems: Granger causality, direct transfer function and statistical assessment of significance // *Biol. Cybern.* 2001. V. 85. P. 145-157.
15. Kaminski M. Determination of transmission patterns in multichannel data // *Phil. Trans. R. Soc. B.* 2005. V. 360. P. 947–952.
16. *Марпл-мл. С.Л.* Цифровой спектральный анализ и его приложения. М.: Мир. 1990.
17. Cui J., Xu L., Bressler S.L., Ding M., Liang H. BSMART: A Matlab/C toolbox for analysis of multichannel neural time series // *Neural Networks*. 2008. V. 21. P. 1094–1104.
18. Ding M., Bressler S.L., Yang W., Liang H. Short-window spectral analysis of cortical event-related potentials by adaptive multivariate autoregressive modeling: data preprocessing, model validation, and variability assessment // *Biol. Cybern.* 2000. V. 83. P. 35-45.
19. Nichols T.E., Holmes A.P. Nonparametric Permutation Tests For Functional Neuroimaging: A Primer with Examples // *Human Brain Mapping*. 2001. V.15. P. 1–25
20. White L.E., Andrews T.J., Hulette C., Richards A., Groelle M., Paydarfar J., Purves D. Structure of the Human Sensorimotor System. I: Morphology and Cytoarchitecture of the Central Sulcus // *Cerebral Cortex*. 1997. V. 7. P. 1047–3211.
21. Srinivasan R., Winter W.R., Nunez P.L. Source analysis of EEG oscillations using high-resolution EEG and MEG // *Prog. Brain Res.* 2006. V. 159. P. 29–42.
22. Edin F., Klingberg T., Stodberg T., Tegner J. Fronto-parietal connection asymmetry regulates working memory distractibility // *J. of Integrative Neuroscience*. 2007. V. 6. № 4. P. 567–596.
23. Babiloni, F. Cincotti, F. Basilisco, A. Maso, E. Bufano, M. Babiloni, C. Carducci,

- F. Rossini, P. Cerutti, S. Rubin, D.B.D. Frontoparietal cortical networks revealed by Structural Equation modeling and high resolution EEG during a short term memory task // First International IEEE EMBS Conference on Neural Engineering: Conference Proceedings: 2003. P. 79- 82.
24. Ungerleider L.G., Pessoa L. What and where pathways // Scholarpedia. 2008. V. 3. № 11. P. 5342.
25. Harrison T.B., Stiles J. Hierarchical forms processing in adults and children // J. of Exp. Child Psychol. 2009. V. 103 № 2. P. 222-240.
26. Kus R., Blinowska K.J., Kaminski M., Basinska-Starzycka A. Propagation of EEG activity during continuous attention test // Bull. Pol. Ac.: Tech. 2005. V. 53. № 3. P. 217-222.
27. Grent-'t-Jong T., Woldorff M.G. Timing and sequence of brain activity in top-down control of visual-spatial attention // PLoS Biol. 2007. V. 5. № 1. P. e12.
28. Green J.J., McDonald J.J. Electrical neuroimaging reveals timing of attentional control activity in human brain // PLoS Biol. 2008. V. 6. № 4. P. e81.
29. Grafton S.T., Hazeltine E., Ivry R.B. Abstract and effector-specific representations of motor sequences identified with PET // J. Neurosci. 1998. V. 18. № 22. P. 9420–9428.
30. Korman M., Raz N., Flash T., Karni A. Multiple shifts in the representation of a motor sequence during the acquisition of skilled performance // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2003. V. 100. № 21. P. 12492–12497.
31. Bapi R.S., Miyapuram K.P., Graydon F.X., Doya K. fMRI investigation of cortical and subcortical networks in the learning of abstract and effector-specific representations of motor sequences // Neuroimage. 2006. V. 32. № 2. P. 714-727.
32. Dennis N. A., Howard Jr J.H., Howard D.V. Implicit sequence learning without motor sequencing in young and old adults // Exp. Brain Res. 2006. V. 175. № 1. P. 153-164.

## ПОДПИСИ К РИСУНКАМ

**Рис. 1.** Временное расписание событий в пределах одной пробы в задаче sRT на простую зрительно-моторную реакцию (вверху) и в задаче SQR на воспроизведение последовательности (внизу). Временные границы зрительной стимуляции обозначены низкими черными прямоугольниками, примыкающими сверху к оси времени  $t$ ; непосредственно над ними схематично показано, как выглядит зрительный стимул (белый квадратик на черном фоне экрана).

Короткими толстыми стрелками с буквами на них показаны ответы испытуемого  $i$  в задаче sRT (вверху) и  $i-r-i-m$  в задаче SQR (внизу).

Горизонтальными фигурными скобками отмечены предстимульный интервал ( $T_{II}$ ), анализируемый участок ЭЭГ ( $T_{ЭЭГ}$ ), длительность зрительного стимула ( $T_C$ ) и межстимульного интервала ( $T_{MC}$ ), время реакции (BP) и интервал ожидания двигательного ответа испытуемого ( $T_O$ ). На врезке справа вверху показано соответствие между пространственным положением стимулов (три белые рамки на черном экране монитора), тремя кнопками игрового пульта (четыре темных круга на сером фоне) и указательным ( $i$ ), средним ( $m$ ) и безымянным ( $r$ ) пальцами правой руки.

**Рис. 2.** Зависимость времени реакции (в мс) от порядкового номера пробы  $n$  (кривые научения) для взрослых и детей 7-8 лет. Зависимость усредненного по группе испытуемых времени реакции (в мс) от порядкового номера пробы  $n$  для взрослых (квадраты) и детей 7-8 лет (треугольники) ( $a$ ). Примеры четырех типов кривых научения для взрослых ( $b$ ) и детей ( $в$ ).

**Рис. 3.** Результаты попарных сравнений направленной передаточной функции (НПФ), вычисленных для 2-секундного отрезка 16-канальной ЭЭГ, непосредственно предшествующего предъявлению зрительных стимулов, в задаче на воспроизведение последовательности (SQR) и задаче на простую зрительно-моторную реакцию (sRT) в группе взрослых ( $a$ ) и группе детей 7-8



лет (б). Результаты сравнения в каждом из 6 фиксированных частотных диапазонах  $\theta_1, \theta_2, \alpha, \beta_1, \beta_2, \gamma$  (частотные границы указаны в тексте) представлены в графической квадратной таблице 16 x 16, в которой столбцы соответствуют отведениям, оказывающим направленное влияние, а строки – отведениям, испытывающим влияние. Ячейка таблицы закрашена белым цветом, если НПФ в задаче SQR больше, чем в задаче sRT, и черным цветом, если наоборот.

**Рис. 4.** Попарные сравнения направленной передаточной функции (НПФ) в двух подгруппах испытуемых, характеризуемых быстрым и медленным серийным научением, в шести фиксированных частотных диапазонах  $\theta_1, \theta_2, \alpha, \beta_1, \beta_2, \gamma$  для взрослых испытуемых (а) и детей 7-8 лет (б).

Значимо большим ( $p < 0.05$ ) величинам НПФ в подгруппе с быстрым научением по сравнению с подгруппой с медленным научением соответствуют сплошные линии со стрелками, показывающими направление возросшего влияния (верхний ряд), а значимо меньшим величинам НПФ (нижний ряд) – пунктирные линии со стрелками.

## ПРИЛОЖЕНИЕ

Векторная авторегрессионная модель (ВАР-модель) порядка  $P$  является простейшим параметрическим описанием первых  $P$  значений векторной автокорреляционной последовательности многоканальной ЭЭГ. ВАР-модель порядка  $P$  связывает текущее значение сигнала  $x(n)$  (вектор значений ЭЭГ в каждом из  $M$  каналов в произвольный дискретный момент времени  $n$ ) со значениями сигнала в предыдущие моменты времени вплоть до того значения, которое наблюдалось  $P$  отсчетов тому назад:

$$x(n) = \sum_{p=1}^{p=P} a(p)x(n-p) + e(n) \quad (1)$$

Здесь  $a(p)$  обозначает квадратную матрицу размерности  $M$ , элементы которой  $a_{km}(p)$  показывают, какой вклад в текущее значение сигнала  $x_k(n)$  в канале  $k$  вносит сигнал  $x_m(n-p)$  в канале  $m$ , а  $e(n)$  представляет собой вектор, составленный из значений распределенного по нормальному закону белого шума с диагональной ковариационной матрицей, элементами которой являются дисперсии белого шума  $\sigma_k^2$  ( $k = 1, 2, \dots, M$ ) в каналах.

В частотном представлении соотношение (1) эквивалентно [14, 15] матричному соотношению

$$X(f) = H(f)E(f), \quad (2)$$

в котором  $X(f)$  соответствует вектор-столбцу Фурье-образов сигналов в  $M$  каналах,  $E(f)$  соответствует вектор-столбцу Фурье-образов остаточных белых гауссовых шумов, а  $H(f)$  является системной матрицей, элементы которой показывают совокупное (непосредственное и опосредованное) влияние одного канала на другой, в том числе диагональные элементы  $H_{kk}(f)$  характеризуют влияние  $k$ -го канала самого на себя. На основе элементов матрицы  $H(f)$  вычисляется мера относительного направленного влияния одного канала на другой – направленная передаточная функция (directed transfer function, сокращенно DTF), показывающая силу направленного влияния канала  $m$  на канал  $k$  отнесенную к совокупному влиянию всех каналов на канал  $k$  [14]:

$$DTF_{km}(f) = \frac{|H_{km}(f)|}{\sqrt{\sum_{j=1}^{j=M} |H_{kj}(f)|^2}}. \quad (3)$$

К сожалению, эта функция не является масштабно-инвариантной и поэтому может отражать не только степень направленного влияния, но и изменяться при изменении уровня сигнала. Поэтому в настоящей работе используется масштабно-независимый вариант направленной передаточной функции (НПФ), который получается, если в (3) вместо  $H_{km}(f)$  подставить

$H_{km}^{(\sigma)}(f) = (\sigma_{mm} / \sigma_{kk}) H_{km}(f)$ , где  $\sigma_{kk}$  – стандартное отклонение белого шума в  $k$ -м канале:

$$DTF_{km}^{(\sigma)}(f) = \frac{|H_{km}^{(\sigma)}(f)|}{\sqrt{\sum_{j=1}^{j=M} |H_{kj}^{(\sigma)}(f)|^2}} \quad (4)$$

Proof

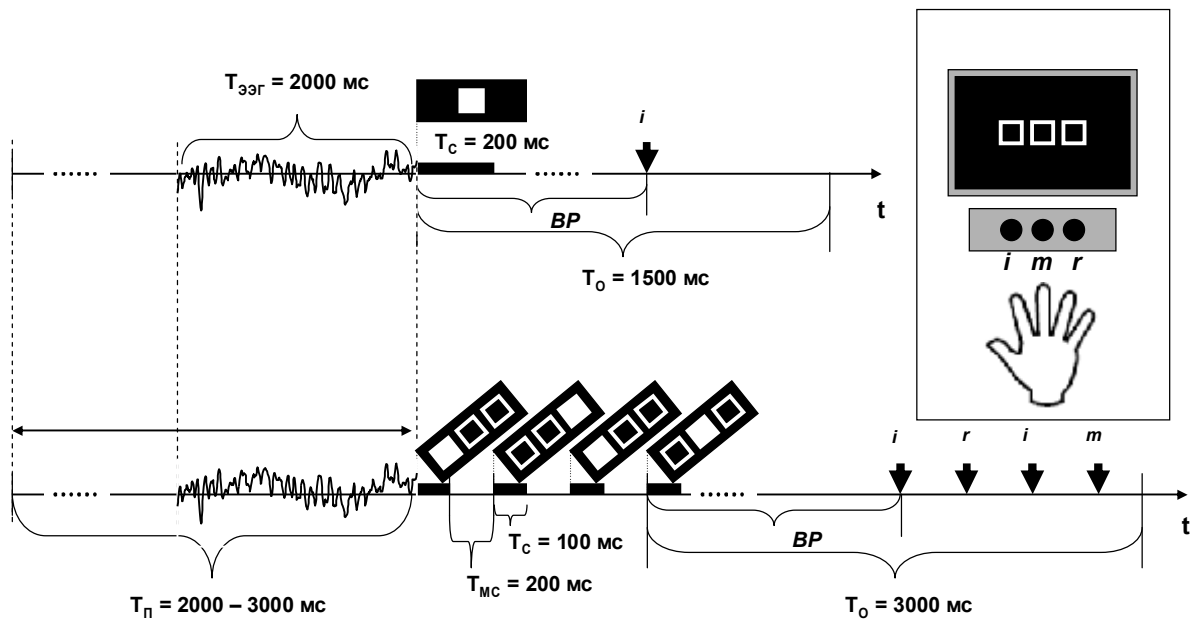


Рис.1.

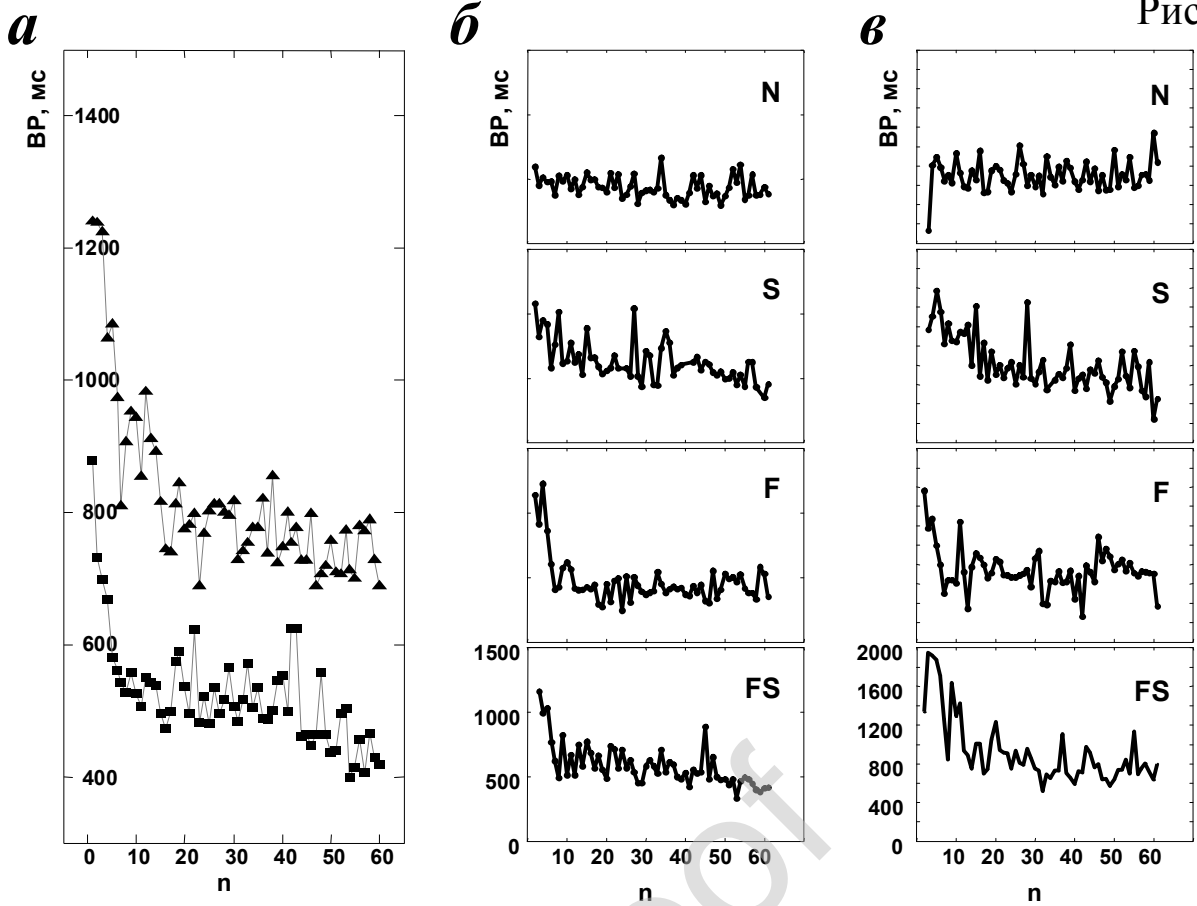


Рис. 2

Рис.2.

Рис. 3

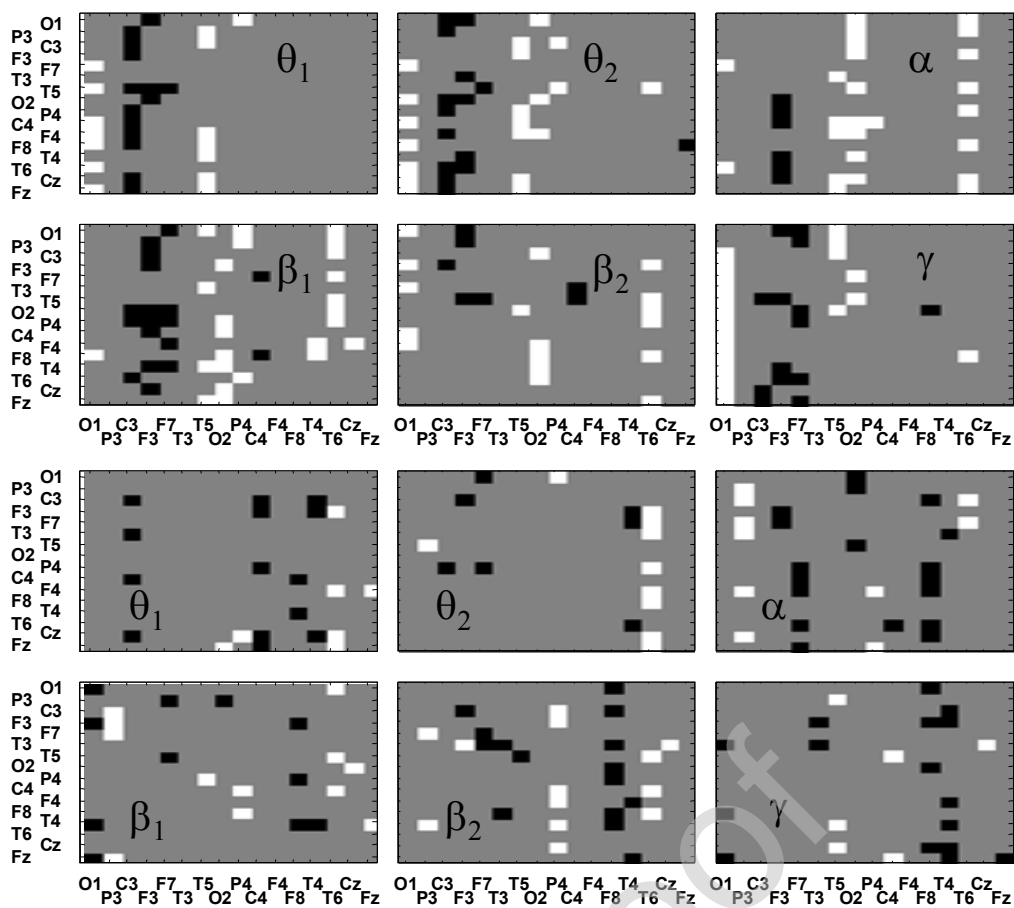
*a**b*

Рис.3.

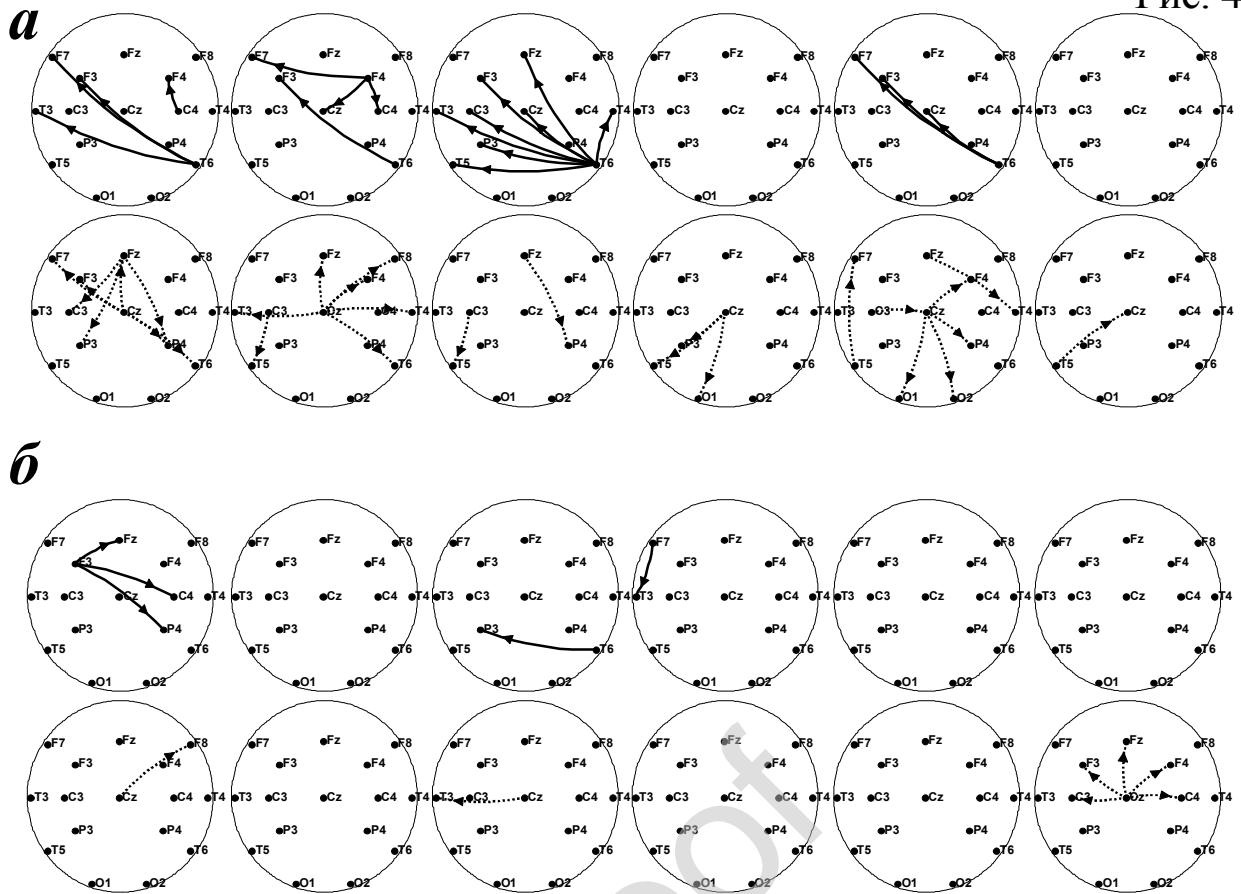


Рис.4.