

DOKTORI (PHD) DISSZERTÁCIÓ

Takács Endre

**Kontrollált és ingervezérelt folyamatok
normál és extrém körülmények között:
elektrofiziológiai és viselkedéses
eredmények**

2019

**EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM
PEDAGÓGIAI ÉS PSZICHOLÓGIAI KAR**

TAKÁCS ENDRE

Kontrollált és ingervezérelt folyamatok normál és extrém körülmények között:
elektrofiziológiai és viselkedéses eredmények

Pszichológiai Doktori Iskola

A Doktori Iskola vezetője: dr. habil. Oláh Attila

Kognitív pszichológia program

Programvezető: Dr. Király Ildikó, PhD

Témavezető: Dr. Balázs László, PhD

A bírálóbizottság tagjai:

Dr. Király Ildikó, PhD, elnök

Dr. Forgács Bálint, PhD, titkár

Dr. Molnár Márk, PhD, DSc, bíráló

Dr. Csathó Árpád, PhD, bíráló

Dr. Ragó Anett, PhD, tag

Dr. Kóbor Andrea, PhD, tag

Dr. Veres-Székely Anna, PhD, tag

Dr. Zimmer Márta, PhD, tag

Budapest, 2019

¹ADATLAP
a doktori értekezés nyilvánosságra hozatalához

I. A doktori értekezés adatai

A szerző neve: Takács Endre

MTMT-azonosító: 10035302

A doktori értekezés címe és alcíme: Kontrollált és ingervezérelt folyamatok normál és extrém körülmények között: elektrofiziológiai és viselkedéses eredmények

DOI-azonosító²: 10.15476/ELTE.2019.193

A doktori iskola neve: Pszichológiai Doktori Iskola

A doktori iskolán belüli doktori program neve: Kognitív Pszichológia

A témavezető neve és tudományos fokozata: Dr. Balázs László, PhD

A témavezető munkahelye: MTA-Természettudományi Kutatóközpont – Kognitív Idegtudományi és Pszichológiai Intézet

II. Nyilatkozatok

1. A doktori értekezés szerzőjeként³

a) hozzájárulok, hogy a doktori fokozat megszerzését követően a doktori értekezésem és a tézisek nyilvánosságra kerüljenek az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban. Felhatalmazom az ELTE-PPK Doktori Iskola hivatalának ügyintézőjét, Kulcsár Dánielt, hogy az értekezést és a téziseket feltöltse az ELTE Digitális Intézményi Tudástárba, és ennek során kitöltse a feltöltéshez szükséges nyilatkozatokat.

b) kérem, hogy a mellékelt kérelemben részletezett szabadalmi, illetőleg oltalmi bejelentés közzétételéig a doktori értekezést ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban;⁴

c) kérem, hogy a nemzetbiztonsági okból minősített adatot tartalmazó doktori értekezést a minősítés (dátum)-ig tartó időtartama alatt ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban;⁵

d) kérem, hogy a mű kiadására vonatkozó mellékelt kiadó szerződésre tekintettel a doktori értekezést a könyv megjelenéséig ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban, és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban csak a könyv bibliográfiai adatait tegyék közzé. Ha a könyv a fokozatszerzést követően egy évig nem jelenik meg, hozzájárulok, hogy a doktori értekezésem és a tézisek nyilvánosságra kerüljenek az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban.⁶

2. A doktori értekezés szerzőjeként kijelentem, hogy

a) az ELTE Digitális Intézményi Tudástárba feltöltendő doktori értekezés és a tézisek saját eredeti, önálló szellemi munkám és legjobb tudomásom szerint nem sértem vele senki szerzői jogait;

b) a doktori értekezés és a tézisek nyomtatott változatai és az elektronikus adathordozón benyújtott tartalmak (szöveg és ábrák) mindenben megegyeznek.

3. A doktori értekezés szerzőjeként hozzájárulok a doktori értekezés és a tézisek szövegének plágiumkereső adatbázisba helyezéséhez és plágiumellenőrző vizsgálatok lefuttatásához.

Kelt: 2019. július 11.

a doktori értekezés szerzőjének aláírása

¹ Beiktatta az Egyetemi Doktori Szabályzat módosításáról szóló CXXXIX/2014. (VI. 30.) Szen. sz. határozat. Hatályos: 2014. VII.1. napjától.

² A kari hivatal ügyintézője tölti ki.

³ A megfelelő szöveg aláhúzendő.

⁴ A doktori értekezés benyújtásával egyidejűleg be kell adni a tudományági doktori tanácshoz a szabadalmi, illetőleg oltalmi bejelentést tanúsító okiratot és a nyilvánosságra hozatal elhalasztása iránti kérelmet.

⁵ A doktori értekezés benyújtásával egyidejűleg be kell nyújtani a minősített adata vonatkozó közokiratot.

⁶ A doktori értekezés benyújtásával egyidejűleg be kell nyújtani a mű kiadásáról szóló kiadói szerződést.

Absztrakt

A környezet változó vagy ellentmondásos ingereire való rugalmas reagálás a sikeres alkalmazkodás alapja. A jelen disszertáció fő célja annak vizsgálata volt, hogy a főként ingervezérelt folyamatok korrelátumaként felfogott P3a EEG-komponens, illetve a kontrollált folyamatként felfogott végrehajtó funkciók hogyan reagálnak az olyan helyzetekre, amikor a sikeres kognitív teljesítményt különböző stresszorok veszélyeztetik. A disszertáció első tanulmánya a P3a funkcionális értelmezését kívánta megvilágítani, ezért arra kerestük a választ, hogy lehetséges-e a P3a amplitúdó-változását a figyelmi bevonódás megnövekedésének tulajdonítani. A disszertáció második tanulmányában a figyelmi bevonódás megnövekedését úgy kívántuk elérni, hogy megterhelő feladatok végzésének tettük ki a kísérleti személyeket, ami jó eséllyel megnövekedő kompenzatorikus erőfeszítéshez vezet. A következő két kísérletben egy extrém környezeti stresszor, a hypoxia hatását vizsgáltuk. Ezek közül az első kísérletben (a disszertáció harmadik tanulmányában) a P3a-t és az interferencia-kontroll végrehajtó funkcióját teszteltük, míg a második kísérletben (a disszertáció negyedik tanulmányában) az interferencia-kontroll mellett egy másik gátlási végrehajtó funkciót, a válaszgátlást is vizsgáltuk.

A disszertáció első tanulmánya támogatta azt az értelmezést, hogy a P3a amplitúdója függ a figyelmi bevonódás szintjétől. A második tanulmány kevesebb információval szolgált ilyen tekintetben, mivel a megfigyelt viselkedéses és elektrofiziológiai jelek alapján nem volt kijelenthető, hogy a kísérleti manipuláció megnövekvő kompenzatorikus erőfeszítéshez vezetett volna. A disszertáció harmadik tanulmányának eredményei azt mutatták, hogy a P3a kifejezetten érzékeny hypoxiára, mivel az EEG-komponens amplitúdója jelentősen lecsökkent hypoxiában. A P3a csökkenés mellett a feladatban mért teljesítménymutatók, köztük az interferencia-kontroll, nem változtak. A disszertáció negyedik tanulmánya a két gátlási végrehajtó funkció, a válaszgátlás és az interferencia-kontroll disszociációját mutatta ki hypoxiában.

A disszertáció felépítése

A disszertáció Bevezetőjében külön alfejezetekre bontva tárgyaljuk a kutatás elméleti háttérét. A Bevezető első alfejezetében az orientációs reakciót és a P3a eseményhez kötött potenciált mutatjuk be. A következő alfejezetben a végrehajtó funkciók alapfogalmainak ismertetése után felvázoljuk a végrehajtó funkciók és a P3a kapcsolatának legfontosabb pontjait. A harmadik alfejezet a hypoxia környezeti stresszorát tárgyalja, külön kitérve arra, hogy a korábbi kutatások mit tártak fel a hypoxia P3a-ra és végrehajtó funkciókra gyakorolt hatásáról. A negyedik alfejezetben pedig az általunk kialakított teoretikus felvetés, a P3a figyelmi intenzitás elmélete kerül bemutatásra. Az ötödik alfejezet a mentális fáradtság és az erőfeszítés kutatásának témakörébe nyújt rövid bevezetést.

A Bevezető után a disszertáció négy tanulmánya olvasható. A tanulmányok a Bevezetés, Módszerek, Eredmények, Diskusszió tagolást követik, a tudományos cikkekben megszokottnál rövidebb Bevezetéssel (a tágabb elméletei bevezető ugyanis az első fejezetben olvasható). A disszertáció első két tanulmánya a P3a figyelmi intenzitás elméletét tesztelte empirikus úton. A disszertáció harmadik és negyedik tanulmánya pedig a hypoxia végrehajtó funkciókra és P3a-ra gyakorolt hatását vizsgálta.

A záró, Diskusszió fejezetben összefoglaljuk a négy tanulmány eredményeit, azok egymással való kapcsolatát és rövid kitekintést nyújtunk a lehetséges további kutatásokról.

A disszertáció első tanulmánya még nem került publikálásra. A második tanulmány az *Experimental Brain Research* című folyóiratban jelent meg (Takács, E., Barkaszi, I., Altbäcker, A., Czigler, I. és Balázs, L. (2019). Cognitive resilience after prolonged task performance: an ERP investigation. *Experimental Brain Research*, 237(2), 377-388.). A harmadik tanulmány, amelyben az első és a második szerző megosztott első szerző, a *Physiology and Behavior* című lapban jelent meg (Altbäcker, A., Takács, E., Barkaszi, I., Kormos, T., Czigler, I. és Balázs, L. (2019). Differential impact of acute hypoxia on event related potentials: Impaired task-irrelevant, but preserved task-relevant processing and response inhibition. *Physiology és Behavior*, 206, 28-36.). A negyedik tanulmány pedig az *Aerospace Medicine and Human Performance* című lapban került közlésre (Takács, E.,

Czigler, I., Pató, L. G. és Balázs, L. (2017). Dissociated components of executive control in acute hypobaric hypoxia. *Aerospace Medicine and Human Performance*, 88(12), 1081-1087.).

Tartalomjegyzék

Absztrakt.....	4
A disszertáció felépítése	5
Rövidítések jegyzéke	11
1 Általános bevezető.....	12
1.1 Az orientációs reakció és a P3a.....	12
1.1.1 Az orientációs reakció fogalma	12
1.1.2 Az orientációs reakció agyi korrelátumai.....	14
1.1.3 A P3a és annak kísérletes kiváltása.....	17
1.1.4 A P3a funkcionális háttere	19
1.1.5 A P3a agyi forrásai	22
1.1.6 A P3a mögött álló neurotranszmitter rendszerek	22
1.2 Végrehajtó funkciók és a P3a.....	24
1.2.1 A végrehajtó funkciók fogalma	24
1.2.2 A gátlási végrehajtó funkciók.....	26
1.2.3 Kapcsolatok a végrehajtó funkciók és az orientációs reakció között....	27
1.3 A hypoxia mint környezeti stresszor.....	29
1.3.1 A hypoxia okai és idői felosztása	30
1.3.2 Az akut hypoxia kutatási megközelítései	31
1.3.3 A hypoxia kognitív hatásai.....	32
1.4 A P3a figyelmi intenzitás elmélete	34
1.4.1 A figyelem és P3a.....	34
1.4.2 A P3a nehézségi hatás	36
1.5 Az erőfeszítés és mentális fáradtság	39

1.5.1	A mentális fáradtság fogalma.....	39
1.5.2	A mentális fáradtság elméleti megközelítései	40
1.5.3	A mentális fáradtság és az erőfeszítés	41
2	A disszertáció 1. tanulmánya.....	44
2.1	Bevezető	44
2.2	Módszerek	45
2.2.1	Kísérleti személyek	45
2.2.2	Feladatok	45
2.2.3	Eljárás	48
2.2.4	EEG rögzítés.....	48
2.2.5	Adatelemzés	49
2.3	Eredmények.....	51
2.3.1	Viselkedéses eredmények.....	51
2.3.2	Eseményhez kötött potenciálok.....	53
2.3.3	Kiegészítő kísérlet	61
2.4	Diszkusszió	65
3	A disszertáció 2. tanulmánya.....	69
3.1	Bevezető	69
3.2	Módszerek	71
3.2.1	Kísérleti személyek	71
3.2.2	Eljárás	71
3.2.3	Feladatok és kérdőívek.....	72
3.2.4	EEG felvétel	74
3.2.5	Adatelemzés	75
3.3	Eredmények.....	77

3.3.1	Fáradtság kérdőív	77
3.3.2	Viselkedéses változók	77
3.3.3	Kiváltott potenciálok	80
3.4	Diszkusszió	82
4	A disszertáció 3. tanulmánya.....	88
4.1	Bevezető.....	88
4.2	Módszerek	89
4.2.1	Kísérleti személyek	89
4.2.2	Eljárás.....	90
4.2.3	Kísérleti feladatok	91
4.2.4	EEG felvétel és EKP adatelemzés.....	93
4.2.5	Statisztikai elemzés	94
4.3	Eredmények.....	94
4.3.1	Viselkedéses adatok	94
4.3.2	EKP eredmények.....	97
4.4	Diszkusszió	102
5	A disszertáció 4. tanulmánya.....	105
5.1	Bevezető.....	105
5.2	Módszerek	106
5.2.1	Kísérleti személyek	106
5.2.2	Feladatok, ingerek	106
5.2.3	Eljárás.....	108
5.2.4	Statisztikai elemzés	108
5.3	Eredmények.....	109
5.3.1	Hang-Stroop feladat	109

5.3.2	Név-Stroop feladat	110
5.3.3	CRT feladat	111
5.3.4	GNG feladat	112
5.4	Diszkusszió	113
6	Diszkusszió, következtetések	118
6.1	A P3a figyelmi intenzitás elmélete	118
6.2	A végrehajtó funkciók és a P3a.....	121
6.3	Hasonlóságok és különbségek a két hypoxia-kísérletben	122
6.4	A hypoxia kognitív rendszerre gyakorolt hatása.....	123
6.5	További kutatások	124
	Köszönetnyilvánítás	126
7	Hivatkozások	127

Rövidítések jegyzéke

ANOVA	eredeti nyelven: analysis of variance, magyarul: varianciaanalízis
CNV	eredeti nyelven: contingent negative variation, magyarul: várakozási hullám
CPT	eredeti nyelven: Continuous Performance Test, magyarul: A Folyamatos Teljesítmény Tesztje
CRT	eredeti nyelven: choice response task, magyarul: választásos reakcióidő-feladat
EEG	elektroenkefalogram
EKP	eseményhez kötött potenciál
GNG	eredeti nyelven: go / nogo, magyarul: go / nogo feladat
ICA	eredeti nyelven: independent component analysis, magyarul: független komponens elemzés
ICD-11	eredeti nyelven: International Classification of Diseases 11th Revision, magyarul: Betegségek Nemzetközi Osztályozása, 11. kiadás
LC-NE	eredeti nyelven: locus coeruleus-norepinephrin system, magyarul: locus coeruleus - noradrenalin rendszer
MARA	eredeti nyelven: Multiple Artifact Rejection Algorithm, magyarul: nincs elfogadott magyar elnevezése, kb. Többszörös Műtermék Kiválasztási Algoritmus
MATB	eredeti nyelven: Multi-attribute Task Battery, magyarul: Többelelemű Feladatcsomag
OR	orientációs reakció
PVT	eredeti nyelven: Psychomotor Vigilance Task, magyarul: nincs elfogadott magyar elnevezése, vigilancia-feladat
S1	eredeti nyelven: stimulus 1, magyarul: első inger
S2	eredeti nyelven: stimulus 2, magyarul: második inger
VF	végrehajtó funkció

1 Általános bevezető

A pszichológiában régóta használatos a kontrollált és ingervezérelt folyamatok dichotómiája (Awh, Belopolsky és Theeuwes, 2012; Buschman és Miller, 2007; Schneider és Shiffrin, 1977). A kontrollált (angolul: controlled information processing, top-down control) folyamatok forrása a belső világunk. Ezen folyamatok szűrik, kezelik és irányítják a külvilágból vagy saját belső világunkból származó információkat. Egy hétköznapi szituációban, például autóvezetés közben céljaink határozzák meg, hogy mire figyelünk, merre és milyen tempóban haladunk. Az ingervezérelt (angolul: automatic information processing, bottom-up control) folyamatok kiindulópontjai a külvilág ingerei. A váratlan, többlettől elütő, nagyobb, gyorsabb, színesebb ingerek például önkéntelenül megragadják a figyelmünket, és automatikus feldolgozási folyamatok végigfutásához vezetnek. Autóvezetési példánkban ilyen folyamatok zajlanak le, ha feltűnik az úton egy száguldó sportkocsi.

A jelen disszertációban a kontrollált és ingervezérelt folyamatok egy-egy tipikus példája, a végrehajtó funkciók és az orientációs reakció került vizsgálatra.

1.1 Az orientációs reakció és a P3a

1.1.1 Az orientációs reakció fogalma

Az orientációs reakció (vagy más néven orientációs reflex vagy válasz, továbbiakban OR) egyik első leírása Pavlovnak köszönhető. Az anekdota szerint, mikor kollégák érkeztek Pavlov laboratóriumába, hogy megtekintsék híres kondicionálási kísérleteit, a kutyák nem mutatták az elvárt, kondicionált választ, hanem az új érkezőket figyelték (Bradley, 2009; Schomaker és Meeter, 2015). A kutyák ezen reakcióját Pavlov „mi ez? - reflexnek” nevezte, és úgy vélte, hogy a környezet veszélyeire való felkészülést szolgálhatja (Pavlov, 1927).

Az OR azóta bekerült a biológia és pszichológia legalapvetőbb jelenségei közé, köszönhetően annak, hogy kimutatható az állatvilág csaknem egészében és az embereknél sem szorult ki az adaptív válaszok repertoárjából. Függetlenül a használt operacionalizációtól az is nyilvánvaló, hogy nagyon gyakori jelenségről van szó: minden egyes nap többször is lejátszódik velünk az OR, hiszen új, váratlan ingerek érnek bennünket az olyan kaotikus

szituációkban, mint a városi forgalom vagy olyan strukturált körülmények között is, mint egy csendes, kis iroda.

Mi is az OR? Az OR az (állati vagy emberi) szervezet jellegzetes reakciója az aktuális szituációtól markánsan eltérő ingerek megjelenésére, és magában foglal egy sor viselkedéses, fiziológiai és kognitív változást (Bradley, 2009; Pavlov, 1927; Sokolov, 1990).

A viselkedéses változásokat már Pavlov is leírta: az észlelő mozdulatlanává válik, érzékszerveit (fülét, szemeit) az új inger irányába fordítja (Pavlov, 1927). Ez a reakció sokszor kiegészül a gyakoribb szemmozgásokkal, vélhetően főleg akkor, ha az esemény forrása nem határolható be pontosan. A viselkedéses válaszok több célt is szolgálnak. Az elsődleges cél, hogy az észlelő értelmezze, hogy mi történik, mi jelent meg és attól mire lehet számítani. Az aktuális viselkedés leállítása olyan szempontból is hasznos, hogy csendben, mozdulatlanul könnyebb az új ingert azonosítani. A második cél – bár ezt kevés elméletalkotó fogalmazta meg expliciten – annak elkerülése, hogy az új ingert kiadó lény könnyen meglássa, meghallja az észlelőt. A harmadik cél pedig a felkészülés a viselkedéses válaszra, amely adott esetben terjedhet a kivárástól a menekülésen át a harcig. Ragadozó állatoknál az OR minden bizonnyal elősegíti a zsákmányszerzést is, ezért itt a viselkedéses válaszok esetében a támadás is lehetséges opció.

Az emberi élet kapcsán talán legtöbbször idézett példa az OR-ra, mikor olvasás közben felfigyelünk egy külső zajra, például az ablak mellett elhaladó mentőautó szirénájára. Szemünkkel és úgymond fülünkkel is a hang irányába fordulunk, miközben az olvasás abbamarad. A sziréna személyes jelentőségének kiértékelése után minden bizonnyal visszatérünk az olvasáshoz. Ez a meglehetősen ártatlan szituáció kevésbé mutatja, hogy az OR milyen szerepet játszik az emberi túlélésben, de aki sétált már sűrű erdőben egyedül, az tudja, hogy egy ott hallott, hirtelen zaj mennyivel erősebb választ vált ki belőlünk.

A test intenzív fiziológiai válaszai is alátámasztják az OR jelentőségét a túlélésben. Hasonlóan más, magas arousallel járó állapotokhoz (pl. fájdalom, félelem), az OR-ban is megjelennek szimpatikus idegrendszeri válaszok, pl. a pupilla kitágul és intenzívebbé válik a verejtékezés (Barry, 2009; Bradley, 2009; Kahneman, 1973). Azonban nemcsak szimpatikus idegrendszeri válaszok jellemzik az OR-t, ugyanis a reakció része lehet még

perifériális érösszehúzóds, a szívritmus és légzés lelassulása és a fejkörnyéki erek kitágulása. Az OR-ra adott testi változások pontos mibenléte azonban továbbra is vitatott kérdés, pl. Barry (2009) vizsgálata nem tudta megerősíteni, hogy a reakció elengedhetetlen eleme lenne a perifériális érösszehúzóds, a szívritmus lassulása vagy a fejkörnyéki erek tágulása.

A fiziológiai válaszok vizsgálata nagyban segítette azon jellemzők elkülönítését, ami alapján egy változó az OR korrelátumának tekinthető. Barry és James (1981) kísérlete bemutatja az OR vizsgálatának klasszikus módszertanát. A kísérleti személyek 10, egyesével prezentált, egyszerű ingert látnak a képernyőn (fehér négyzet fekete háttér előtt), amit egy ponton egy eltérő méretű inger követ, majd öt eredeti inger érkezik. Egyes kísérleti személyek nagy-, mások kisméretű négyzeteket látnak a sorozatban (a 11., eltérő méretű inger pedig az ellenkező méret lesz). A szerzők szerint az OR korrelátumának az a perifériális vagy agyi válasz tekinthető, amely erőteljes csökkenést mutat az elsőtől a 10. ingerig, a 11. eltérő méretű ingerre megnövekedett választ ad és a 12., eredeti ingerre a 10. válaszhoz képest nagyobb válasz ad. Ez a három kritérium összefoglaló néven újdonsághatásnak nevezhető. A negyedik kritérium, hogy a folyamat a személyek között változtatott ingernagyságra (kis- vagy nagyméretű inger) is érzékeny, vagyis nagyobb választ ad a nagyobb ingerre, mint a kicsire (intenzitás-hatás). Ezek mellett még egy további kritérium az inger szignifikanciája (jelentősége), amely kísérleti körülmények között jellemzően úgy jelenik meg, hogy nagyobb válasz detektálható akkor, ha kísérleti személynek feladata van az adott ingerrel (pl. számolni kell a látott ingereket). Tehát összességében az OR korrelátumának az a folyamat tekinthető, amely újdonság- és intenzitás- és szignifikanciahatást mutat. Az OR ilyen módszertant követő vizsgálatai azt mutatták, hogy egyedül a verejtékezés (illetve az azt tükröző bőrgalvános reakció) tekinthető az OR tökéletes korrelátumának, míg a többi (pl. perifériális vazokonstrikció, légzési tempó csökkenés) csak néhány kritériumnak felelt meg (Barry, 2009).

1.1.2 Az orientációs reakció agyi korrelátumai

Az OR több elméletalkotója (Kahneman, 1973; Sokolov, 1990) azon a véleményen van, hogy a OR működéséhez szükséges feltételezni egy neuronális modellt, amely valamiféle (szinte bizonyosan nem tudatos) döntést végez azzal kapcsolatban, hogy az inger kiváltja-e az OR-t. Az OR agyi korrelátumai régóta kutatás tárgyát képezik. A humán

EEG-ben mérhető változók közül az agyi alfa aktivitás szupressziója gyakran együtt jár az OR-val, tükrözve az agyi arousal megnövekedését. Az eseményhez kötött potenciálok módszere (EKP) (a módszerről lásd: Czigler, 2005; Luck, 2014) segítségével regisztrálható komponensek közül a hallási N1, az MMN, a P3a és a P3b is kapcsolható az OR-hoz. A hallási N1 egy korai komponens, amely 50-150 ms-mal az inger után jelenik meg (Näätänen és Picton, 1987). A hallási N1 több alkomponensből áll, ezek közül több alkomponens reagál a hangingerlés hirtelen megváltozására. Az N1 kiváltható egy ingersorozat legelső elemével is. Barry, Cocker, Anderson, Gordon és Rennie (1992) vizsgálata alapján a hallási N1-re nem jellemző minden feltétel, amely szükséges ahhoz, hogy az OR korrelátumának legyen tekinthető.

A hallási MMN a kétoldali elsődleges hallókéregből, illetve a jobb frontális lebenyből ered (Giard és mtsai, 1995; Näätänen, Paavilainen, Rinne és Alho, 2007). A szekvenciális szabályosság megsértésére érzékeny, nem lehet kiváltani egy ingersorozat első elemével (Cowan, Winkler, Teder és Näätänen, 1993). Latenciája (jellemzően kb. 100 és 200 ms között) és amplitúdója nagyban függ attól, hogy a kiváltó deviáns inger mennyire tér el a gyakori, sztereotip ingertől (Näätänen és mtsai, 2007). A hallási MMN jórészt független a figyelemtől, akkor is szinte maximális amplitúdóval váltható ki, ha a személy nem figyel az adott ingerfolyamra. Az OR kontextusában a hallási N1 és az MMN úgy értelmezhető, mint az első lépés, amely képes az ingerlés változását detektálni (Escera és Corral, 2007; Horváth, Winkler és Bendixen, 2008). Ha kellően nagy az eltérés, akkor az N1-et vagy az MMN-t követheti a P3a és a figyelem tényleges áttérődése a deviáns ingerre.

Az MMN vizuális párja a vMMN (Czigler, 2007; Czigler, Balázs és Winkler, 2002; Stefanics, Kremlácz és Czigler, 2014; Takács, Sulykos, Czigler, Barkaszi és Balázs, 2013), amely az agy hátsó, látásért felelős területei felett maximális. Kapcsolata az OR-val kevesebb figyelmet kapott (bár lásd: Kecskés-Kovács és Czigler, 2014), de feltételezhető, hogy hasonló szerepet tölthet be az OR kialakulásában, mint a hallási MMN.

A P3a és a P3b rokon komponensek. Több vizsgálat eredményei szerint a P3a és P3b szinte mindig egyszerre jelenik meg, a feladat sajátosságaitól függően azonban hol egyik, hol másik dominálja az EKP hullámformát (Fabiani és Friedman, 1995; Friedman, Cycowicz és Gaeta, 2001). A P3b (amelyet szokás egyszerűen csak P3-nak vagy P300-nak

is nevezni) minden bizonnyal a legtöbbet kutatott EKP komponens, köszönhetően annak, hogy szinte kötelezően megjelenik minden olyan feladatban, amelyben ingerekről kell valamilyen döntést hozni. A legegyszerűbb kétingeres kakukktójtás paradigmában kétféle inger szerepel: egy gyakori sztenderd és egy ritka célinger (más néven deviáns vagy kakukktójtás). Egy tipikusnak tekinthető esetben a sztenderd egy kör, míg a célinger egy négyzet. A kísérleti személy feladata a gombnyomás a négyzetre. A négyzet kivált egy kb. 300 ms csúcslatenciájú, parietális maximumú hullámot. Bonyolultabb, nehezebb feladatokban a P3b latenciája jelentősen eltolódik, akár 500-600 ms-ig is. A P3b agyi forrásairól csak megközelítő ismereteink vannak, a nagyszámú lokalizációs próbálkozás zavarba ejtően sok agyi forrást vélt felfedezni a P3b hátterében (lásd: Bocquillon és mtsai, 2011). A P3b legelfogadottabb agyi forrása a temporális és parietális lebeny találkozási pontja, bizonyos limbikus struktúrák és a talamusz (Molnár, 1994; Polich, 2007). A P3b értelmezése már több mint 40 éve viták kereszttüzében áll (Barcelo és Knight, 2007; Donchin és Coles, 1988; Kelly és O'Connell, 2013; Verleger, 1988; Verleger, Jaśkowski és Wascher, 2005). A vita sokrétűsége és eldöntetlensége folytán, hasonlóan más kutatókhoz (lásd: Luck, 2005), a kutatásaink során mi is csupán egy munkadefiníciót követtünk a P3b funkcionális jelentésével kapcsolatban, amely leginkább úgy írható le, hogy a P3b a kognitív-perceptuális döntéshozatal neurális jele.

A P3b az OR kontextusában a szignifikancia szempontjából kapott figyelmet. Ahogy korábban írtuk, az OR megjelenése nagyban függ a személyes szignifikanciától. Az OR-t nemcsak olyan ingerek tudják kiváltani, amelyek veleszületett módon vonzzák a figyelmet, mint az újdonság vagy a váratlanság, hanem olyan ingerek is, amelyekhez tanulás útján hozzákapcsolódott a jelentőség (Grastyán és Vereczkei, 1974). Birjukov (1958, idézi Razran, 1961) kísérletében ennek egy nagyon plasztikus példáját láthatjuk. A kiskorúak a számukra ismeretlen egérvisítás hangját hallották, ami kiváltotta az OR viselkedési jeleit. Ismételt bemutatásra ezek a hangok egyre kevésbé váltották ki az OR-t, a válasz habituálódott. Mikor azonban a kiskorúaknak lehetősége nyílt az egerek megevéseire, az egérvisítás hangja olyan mértékben bevésozott, hogy a további vizsgálatok eredménye alapján gyakorlatilag kioltathatatlannal kiváltotta az OR-t. Hasonló jelenség állhat a sajátnév-hatás mögött is (Kahneman, 1973).

A szignifikancia kísérletes körülmények között azzal növelhető, hogy a személynek feladata van a hallott (vagy látott) ingerekkel. Az ilyen módon feladat-relevánssá vált ingerek jelentős P3b-t váltanak ki. Barry (2009) elméletébe ezért is került be a szignifikancia mint az OR egyik kritériuma. A szignifikancia ilyen módon való megnövelése azonban nehezen kezelhető helyzet elé állította a kutatókat, ugyanis kérdésessé vált, hogy az OR-t növeli, ha az inger elvárt vagy éppen hogy csökkenti (Roth, 1983).

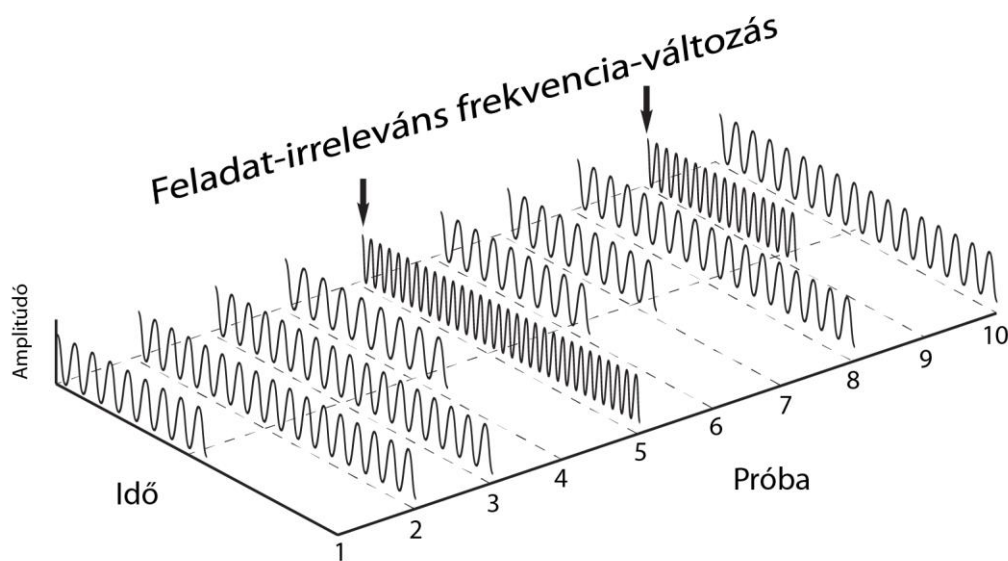
Barry (2009) ezt úgy hidalta át, hogy Maltzman (1979) elmélete alapján megkülönböztette az akaratlagos és önkéntelen OR-t. Az akaratlagos OR akkor jelenik meg, ha a személy figyeli az ingereket és várja a célinger megjelenését. Az önkéntelen OR pedig akkor, ha a személy figyeli az ingereket, de nem várja az adott inger megjelenését. Véleményünk szerint ez a distinkció azonban az OR fogalmának túlzott kiszélesítését jelenti. Ahogy a fejezet elején definiáltuk az OR-t, abban központi szerepe van annak, hogy az OR váratlan ingerek váltják ki, ezért a továbbiakban az OR fogalmát fenntartanánk az önkéntelen formára.

1.1.3 A P3a és annak kísérletes kiváltása

Az OR-hoz legszorosabban köthető agyi jel a P3a. A P3a a figyelem önkéntelen elterelődését tükröző komponens, amelyet a gyakoritól erősen elütő, komplex, újszerű ingerek váltanak ki (összefoglalókra lásd: Escera és Corral, 2007; Friedman és mtsai, 2001; Schomaker és Meeter, 2015).

A P3a-t főként három kísérleti paradigma használatával vizsgálják. Az első módszer a kakukktojás feladat különböző verzióit használja, melyek közül a leggyakoribb a háromingeres kakukktojás feladat (Courchesne, Hillyard és Galambos, 1975). Ebben a feladatban gyakori sztenderd ingerek mellett ritka célingerek és ritka újdonságingerek szerepelnek. Egy tipikus feladatban a sztenderd egy egyszerű geometriai forma (pl. egy kör), a célinger egy tőle kismértékben különböző forma (pl. egy ovális), míg az újdonságinger egy fénykép vagy rajz. Mind vizuális, mind hallási verziója létezik a feladatnak, a hallási verzióban az újdonságingerek valószerű környezeti hangok (pl. csengő hangja, papírzörgés, üvegcsörömpölés). Ez a feladat nagy népszerűsége miatt az alkalmazott kutatásokban, mert egyszerre teszi lehetővé az újdonságinger által kiváltott P3a és a célinger által kiváltott P3b vizsgálatát.

A másik népszerű paradigma az ún. elterelődési (vagy disztrakt) paradigma (Schröger és Wolff, 1998), melynek felépítése az 1. ábrán látható. Ebben a feladatban hosszú (pl. 400 ms) és rövid (pl. 200 ms) hangok váltakoznak, a kísérleti személy feladata pedig a kettő elkülönítése hosszúság alapján. Az esetek kis százalékában azonban a szokásostól eltérő hangmagasságú hangok hallhatóak, amelyek ahhoz vezetnek, hogy a figyelem a releváns sajátosságról (a hang hosszáról) az irreleváns sajátosságra (a hang magasságára) terelődik. Ez a teljesítmény aktuális próbában való leromlásához vezet, és kiváltja a P3a-t. Ebben a paradigmában a P3a-t gyakran követi egy frontális-centrális negativitás, a RON, amelyet a legtöbbször úgy értelmeznek, mint amely a figyelem visszatérését jelzi a feladat releváns aspektusára (a hossz-diszkriminációra) (Horváth és mtsai, 2008; Schröger, Giard és Wolff, 2000; Schröger és Wolff, 1998). A feladat főként hallási verzióban használatos, bár létezik vizuális megfelelője is (Berti és Schröger, 2001). Fő előnye, hogy a figyelem elterelődése nem csupán a P3a-ban manifesztálódik, hanem viselkedési költségben is, ami nagyban elősegítette a P3a funkciójának értelmezését.



1. ábra. Az elterelődési feladat sematikus ábrázolása. A kísérleti személyek feladata a hangok hosszúság alapján való elkülönítése. A hangmagasság (frekvencia) változása a feladatvégzés szempontjából irreleváns.

A harmadik kísérleti paradigma a kétmodalitású elterelődési feladat (Escera, Alho, Winkler és Naatanen, 1998). Ebben a paradigmában a kísérleti személy egy vizuális feladatot végez (pl. számok párosság alapján való elkülönítése), míg a nem-figyelt hallási modalitásban egy kakukktojás szekvencia hallható. Ez a szekvencia gyakori és ritka hangokat tartalmaz. A hang és a vizuális inger csaknem egy időben érkezik. A tipikus eredmények szerint a ritka hangok a vizuális feladatban a teljesítmény leromlásához vezetnek, és kiváltják a P3a-t. A ritka hangok ebben a paradigmában lehetnek egy sajátosságban (pl. frekvenciában) eltérő hangok vagy újdonságingerek is – az utóbbiak jellemzően nagyobb mértékű elterelődéshöz vezetnek (Escera és mtsai, 1998). A paradigma előnye, hogy jól modellezi az OR megjelenésének azt a módját, amikor a nem-figyelt modalitásban jelenik meg az elterelő inger és vezet a figyelt modalitásban a teljesítmény leromlásához.

A fenti kísérleti paradigmákon kívül laboratóriumunk olyan feladatokban is többször alkalmazott újdonságingereket, melyek alapján véve más célt szolgálnak (Czigler és Balázs, 2005). Ez azon a felismerésen alapul, hogy a P3a bármilyen helyzetben kiváltható, nem szükséges, hogy a feladat egy tipikus „P3a-feladat” legyen. A Nemzetközi Űrállomáson folyt kísérletünkben egy téri-vizuális munkamemória-feladat ingerei között jelenítettünk meg újdonságingereket (Balázs, Barkaszi, Czigler és Takács, 2015; Takács, Barkaszi, Czigler és Balázs, 2015), míg a disszertációban később bemutatandó, hypoxiában zajló kísérletünkben egy fenntartott figyelmet és válaszgátlást vizsgáló feladatban váltottuk ki a P3a-t az újdonságingerekkel.

1.1.4 A P3a funkcionális háttere

Az újdonságingerek jelentősen nagyobb amplitúdójú P3a-t váltanak ki, mint az egyszerű (pl. csak frekvenciában különböző) deviáns ingerek, emiatt a korai kutatások (Courchesne és mtsai, 1975; Squires, Squires és Hillyard, 1975) megkülönböztettek egy újdonság P3 és egy P3a komponenst. Simons, Graham, Miles és Chen (2001) azonban faktoranalízis alapján nem találta megalapozottnak ezt a distinkciót, ezért azóta a két komponenst kevés kivétellel (Rushby, Barry és Doherty, 2005) egynek tekinti a kutatói

közösség⁷. A P3a csúcsa jellemzően 250 és 400 ms között detektálható. Megfigyeléseink szerint a hallási modalitásban a P3a csúcslatenciája gyakran némileg korábbi, mint a vizuális modalitásban. A tipikus esetben a P3a eloszlása fronto-centrális vagy centrális maximumot mutat, bár a vizuális modalitásban újdonságingerek gyakran olyan EKP-t váltanak ki a P3a idői ablakában, amelynek a csúcsa parietálisan maximális (pl. Barkaszi, Czigler és Balázs, 2013; illetve a disszertáció 3. tanulmánya). Ezt véleményünk szerint legtöbbször az okozza, hogy a vizuális modalitásban nagy amplitúdóval jelentkező N2 komponens a P3a frontális részét lecsökkenti.

Escera és mtsai (1998; illetve Escera és Corral, 2007) az újdonságingerek által kiváltott P3a két alkomponensét írták le a hallási modalitásban. A korai alkomponens 220 és 320 ms között detektálható, a maximuma a centrális csatornákon található. A későbbi alkomponens csúcsa 300 és 400 ms között van és jobb frontális csúcsú. Barkaszi és munkatársai (2013) is hasonló kétfázisú P3a-t rögzítettek, ahol a korai, kisebb amplitúdójú komponens kb. 220, míg a későbbi, nagyobb amplitúdójú komponens kb. 320 ms-nál érte el maximumát. A disszertáció harmadik tanulmányában látható, hallási újdonságingerekkel kiváltott P3a is két, kissé elkülönülő csúcsot mutat, ebben az esetben azonban a korai csúcs nagyobb amplitúdójú volt, mint a késői. Escera és Corral (2007) szerint a két alkomponens eltérően reagál a figyelem kísérleti kontrolljára: míg a korai alkomponens mérete független attól, hogy a kísérleti személy figyel-e a kiváltó hangokat vagy sem (Escera és mtsai, 1998; Muller-Gass, Macdonald, Schröger, Sculthorpe és Campbell, 2007), addig a késői alkomponens érzékenyen reagál rá (Escera és mtsai, 1998; SanMiguel, Corral és Escera, 2008). A két alkomponens OR-ben játszott szerepének megértését nehezíti, hogy eddig a vizuális modalitásban nem írtak le hasonló kétfázisú P3a-t.

A P3a megjelenése, illetve nagysága elsődlegesen három sajátosság, az újdonság, a komplexitás és a ritkaság függvénye. Az újdonság több jelenséget is takarhat. Schomaker és Meeter (2015) tanulmánya elkülöníti az inger szintű újdonságot, a kontextuális újdonságot és a téri / környezeti újdonságot (ez utóbbi az OR szempontjából kevésbé releváns). Az inger szintű újdonság azt jelenti, hogy a személy még soha nem látta vagy hallotta az adott ingert. Felnőtt emberek esetében nehéz ilyen ingereket bemutatni (illetve

⁷ A disszertációban főként a P3a elnevezést használjuk. Ez alól az egyetlen kivételt a disszertáció 3. tanulmánya jelenti, ahol a megjelent szöveget követve az Újdonság P3 kifejezést használjuk.

garantálni, hogy az ingereket még egyik kísérleti személy sem látta), ezért ezen szituáció modellezésére a legtöbb kísérletben számítógép segítségével generált fraktálokat mutatnak be (pl. Courchesne és mtsai, 1975; Polich és Comerchero, 2003; Schomaker és Meeter, 2012). A strukturált körülmények között nevelt, laboratóriumi állatok esetében kevésbé nehéz olyan ingereket bemutatni, amivel az állat még soha nem találkozott. Ilyen esetekben az állatok nagyon erős OR-t mutatnak, ami keveredik a védekezési reakcióval (Bradley, 2009). A kontextuális újdonság arra utal, hogy bár az ingerek nem teljesen újak, azok jelentősen eltérnek a kísérleti ingerek kontextusától (pl. felismerhető környezeti hangok egyszerű, szinuszos hangok között: Escera, Yago, Corral, Corbera és Nuñez, 2003). Nyitott kérdés azonban, hogy a fenti két kategória közül hova oszthatjuk be azokat az ingereket, amelyek egy jól ismert kategória (pl. emberi arcok, pillangók) tagjai, de a kísérleti személyek jó eséllyel egyik ingert sem látták még. A kísérleti adatok alapján mind az inger szintű, mind a kontextuális újdonság jelentős amplitúdójú P3a-t vált ki.

A legtöbb újdonságinger azonban nemcsak, hogy újszerű, hanem jellemzően komplex is, vagyis olyan elemekből épül fel, amelyeket nem lehet egyszerűen tömöríteni. Több kísérleti munka arra utal, hogy a komplexitás és azon belül is a relatív, többi ingerhez viszonyított komplexitás fontos faktor a P3a kiváltásában (Barkaszi és mtsai, 2013; Berlyne, 1958; Schomaker, Roos és Meeter, 2014).

A ritka ingerek OR-hoz vezetnek, mert eltérnek a gyakori ingerek által meghatározott kontextustól (vö. az OR definíciója a fejezet elején). Ha a korábban ritka inger valamilyen oknál fogva gyakorivá válik, akkor nem vált ki OR-t, mert akkor már az az inger határozza meg a kontextust. A ritkaság és a komplexitás azonban interakcióba is kerülhet egymással, Barkaszi és munkatársai (2013) bemutatták, hogy komplex ingerek között egy alacsony komplexitású inger akkor sem vált ki P3a-t, ha az ritka.

Megtévesztő lenne azonban, ha csak úgy mutatnánk be a P3a-t, mint ami pusztán az ingerek fizikai sajátosságaitól függ. Sokszor megismételt eredmény, hogy a P3a megjelenése elkerülhető vagy csökkenthető, ha a személy tudja, hogy mikor fog érkezni a többitől eltérő, ritka inger (Horváth és Bendixen, 2012; Horváth, Sussman, Winkler és Schröger, 2011; Sussman, Winkler és Schröger, 2003; Volosin és Horváth, 2014).

1.1.5 A P3a agyi forrásai

A nagy számú, különböző módszertant (agysérültek vizsgálata, intrakraniális elektrofiziológia, EKP lokalizáció, fMRI) felvonultató kutatások a P3a forrásait számos agyterületbe lokalizálták, melyek közül a legkonzekvensebb eredmény a frontális lebeny, az anterior cingulum és a temporo-parietális találkozási terület (összefoglalásért lásd: Knight és Scabini, 1998; Molnár, 1994, illetve Bocquillon és mtsai, 2011, Table 1.). Mivel azonban mind a négy lokalizációs módszernek több módszertani korlátja van, illetve a legtöbb kutatás eltérő kísérleti paradigmát alkalmazott, nehéz a P3a forrását nagy bizonyossággal megállapítani. A legmarkánsabb eredményeket talán Daffner és munkatársai (2000) kapták, akik frontális lebeny sérült betegeknél az újdonságingerrek által kiváltott P3a teljes hiányát írták le.

1.1.6 A P3a mögött álló neurotranszmitter rendszerek

Ahogy a P3a agyi forrásai sem teljesen ismertek, legalább ekkora bizonytalanság övezi a P3a mögött álló neurotranszmitter rendszerek mibenlétét. A legismertebb hipotézis szerint a P3a háttérében a dopaminerg rendszer áll (Polich és Criado, 2006). Meglepő módon nagyon kevés bizonyíték áll e mögött, Polich és Criado (2006) cikkében 4 rövid mondatban kerültek összefoglalásra a hipotézist támogató eredmények. Az ott hivatkozott kutatások (Hansenne és mtsai, 1995; Hill és mtsai, 1998; Stanzione és mtsai, 1991; Takeshita és Ogura, 1994; Wang és mtsai, 2000) azonban kivétel nélkül olyan aktív, kétingeres kakukktójtás feladatokat alkalmaztak, amelyekben jellemzően P3b jelent meg és nem P3a. Az azóta eltelt időben végzett, tényleges P3a-vizsgálatok is csak kis mértékben támogatták a dopaminerg hipotézist (Rangel-Gomez és Meeter, 2016). Polich (2012) bemutatta Poceta, Houser és Polich (2006) csak absztrakt szintjén publikált kutatását, amely a kontroll személyekhez képest jelentősen kisebb P3a amplitúdót talált olyan személyeknél, akik a dopaminerg-rendszer zavarával jellemezhető nyugtalan-láb szindrómában, illetve Parkinson kórban szenvedtek. Egy elterelődtési feladatot alkalmazó kutatás (Kähkönen és mtsai, 2002) a dopaminszint farmakológiai megváltoztatását követően a P3a kismértékű csökkenését mérte parietálisan, viszont ettől anterior irányban a P3a amplitúdója nem változott. Meglepő eredményeket hozott Albrecht, Martin-Iverson, Price, Lee és Iyyalol (2011) kutatása. A katekolamin transzmissziót megnövelő dexamfetamin hatására a hallási háromingeres kakukktójtás feladatban lecsökkent az

újdonságinger kiváltotta P3a és a célinger kiváltotta P3b amplitúdója, viszont a hasonló felépítésű vizuális kakukktójas feladatban minden EKP megtartott maradt. Birkás és munkatársai (2006) kutatásában az újdonságinger által kiváltott P3a amplitúdója nem függött a dopaminerg rendszert befolyásoló genetikai változatoktól. Ezzel szemben Heitland, Kenemans, Oosting, Baas és Böcker (2013) eredményei szerint a dopamin és szerotonin rendszer mögött álló genetikai variánsok szerepet játszanak az újdonságinger kiváltotta P3a frontális részében. Sajnos a szerzők csak az Fz csatornán mérték a P3a amplitúdóját, miközben a komponens a Cz csatornán volt maximális. Tekintve, hogy a P3a a frontális Fz csatornán jellemzően meglehetősen kis amplitúdóval jelentkezik, nem lehet kizárni, hogy ebben az esetben nem a P3a modulációjáról, hanem egy másik EKP komponens megjelenéséről van szó. Mindenesetre említésre méltó, hogy a kutatás eredményei szerint a szerotonin rendszer is szerepet játszhat az újdonságingerre adott elektrofiziológiai válaszban.

A P3a dopaminerg hipotézisét legerősebben az a robosztus eredmény támogatja, mely szerint a skizofréniában szenvedők kisebb P3a-t mutatnak (Light és mtsai, 2015). A legelfogadottabb elképzelés szerint a skizofrénia patogenezisében központi szerepet játszik a dopamin rendellenesen magas szintje (Howes és Kapur, 2009). Parkinson-kórban, amelyet a nigrostriális dopaminrendszer károsodása okoz, is kimutatható az újdonságészlelés megváltozása (Schomaker és mtsai, 2014), bár a P3a tekintetében egyértelmű eredmények nincsenek (Rangel-Gomez és Meeter, 2016). Mindez arra utal, hogy mind a túl magas, mind a túl alacsony dopaminszint negatívan befolyásolja a P3a-t, illetve az újdonságészlelést.

Rangel-Gomez és Meeter (2016) összefoglaló cikke szerint a dopamin mellett más (kolinerg, szerotoninerg, GABAerg és glutaminerg) neurotranszmitter rendszerek is szerepet játszhatnak az újdonságészlelésben (és ezen keresztül a P3a megjelenésében), noha ezeket összesen nem vizsgálta annyi tanulmány, mint a dopamin szerepét. Mindenesetre ez arra utal, hogy ha igaz is a dopaminerg hipotézis, valószínűleg nem ez az egyetlen neurotranszmitter rendszer a P3a hátterében.

1.2 Végrehajtó funkciók és a P3a

1.2.1 A végrehajtó funkciók fogalma

A végrehajtó funkciók⁸ (végrehajtó funkció: VF) olyan, gyakran a frontális lebenyhez kötött, magas szintű kognitív folyamatok, melyek alacsonyabb szintű folyamatokat kontrollálnak a célvezérelt viselkedés elősegítése érdekében (Friedman és Miyake, 2017). A legelterjedtebb nézet szerint az alábbi kognitív folyamatok tartozhatnak bele: gátlás, váltás, frissítés (Friedman és Miyake, 2017; Miyake és mtsai, 2000), interferencia-kontroll, munkamemória, kognitív flexibilitás (Diamond, 2013), verbális fluencia (Jurado és Rosselli, 2007). Ez az erősen szakmai definíció mellett Diamond (2013, 135.o.) egy plasztikusabb leírást is nyújt: „A végrehajtó funkciók teszik lehetővé az ötletekkel való fejben való játékot, a nyugodt, hidegfejű reakciókat, az új, váratlan kihívások kezelését, a kísértéseknek való ellenállást és a cél állandó szem előtt tartását.” Ebből a felsorolásból az is kiviláglik, hogy VF-kkal részben átfedő terület az önszabályozás kérdésköre is. Több elméletalkotó azt is kiemeli, hogy az alap VF-kból épülnek fel a komplexebb VF-k is, pl. a tervezés, a problémamegoldás vagy az érvelés (Diamond, 2013; Miyake és mtsai, 2000), és többen úgy vélik, hogy a fluid intelligencia ezekből a komplex VF-kból épül fel (Diamond, 2013; Engle, Laughlin, Tuholski és Conway, 1999).

A VF-k talán legismertebb felosztása Miyake és munkatársai (2000) nevéhez fűződik. A szerzők empirikus irányból indultak ki, és a több, relatíve egyszerű (pl. Stroop, stop-szignál teszt, lokális-globális váltás), illetve komplex (pl. Wisconsin Kártyaszortírozás, Hanoi Tornyai, kettős feladat), VF-khoz köthető tesztet vettek fel egy nagyobb, 137 fős egyetemista mintán. Hasonlóan a szakirodalom nagy részéhez, csupán gyenge, 0,34 vagy az alatti korrelációkat találtak a legtöbb teszt között, amelyek jó része el sem érte a szignifikancia-szintet. A szerzők megerősítő faktoranalízist végezve összehasonlítottak több alternatív modellt, melyek közül a legjobb illeszkedést a „három elkülönülő, de hasonló” VF modell mutatta, nem sokkal mögöttem lemaradva azok a modellek, melyek csak két VF-t tartalmaztak. A „három elkülönülő, de hasonló” modellben három fő VF faktor alakult ki: a gátlás, a váltás és a frissítés.

⁸ Az angol szakirodalomban „executive function”-nek nevezett folyamatok elnevezésére magyarul a végrehajtó funkciók kifejezés honosodott meg, bár a kognitív kontrollképességek vagy a kognitív kontroll pontosabb elnevezés lenne, hiszen ebben az esetben az „executive” inkább jelent főnököt, mint végrehajtót.

A gátlási faktorba lehetett besorolni a Stroop, a stop-szignál és az antiszakkád-tesztet. Ezek a tesztek jellemzően azt mérik, hogy egy erőteljes, már-már automatikus választ milyen mértékben képes a személy legátolni. Az antiszakkád-tesztben például a kísérleti személynek az előrejelző inger megjelenésével ellenkező irányba kell néznie, mivel ott várható a célinger megjelenése. Az elvárásoknak megfelelően a váltási faktorba a három váltási feladat került. Ezekben a feladatokban a személyeknek instrukció vagy valamilyen jelzést követve változtatniuk kellett, hogy miként dolgozzák fel az ingereket. Például az ún. plusz-mínusz feladatban a kísérleti személyeknek először hozzá kellett adniuk 3-at egy számhoz, majd kivonniuk 3-at a következőből. Az ilyen, kevert blokkokban elért teljesítményt hasonlították a nem-kevert blokkokbeli teljesítményhez, ahol csak összeadni vagy kivonni kellett. A frissítési faktorban lévő három feladat pedig azt vizsgálta, hogy a munkamemóriába sorba bekerülő ingereket mennyire képes a személy kontroll alatt tartani. Például a betű-émlekezet feladatban a kísérleti személy egymás után látott különböző betűket, és minden egyes betű megjelenése után el kellett sorolnia az utolsó négy betűt.

Miyake és munkatársai (2000) vizsgálatát több szempontból is érheti kritika. Egyrészt könnyen lehet, hogy kutatás kimenetele erősen múlt az alkalmazott feladatok listáján, a szerzők ugyanis eleve a szerint választották be a feladatokat, hogy azok jól reprezentálják azt a három VF-t, melyet ők előzetesen esélyesnek tartottak arra, hogy alapvető VF-k legyenek. Másrészt a különböző faktoranalízisek során vizsgált modellek illeszkedése között nem voltak hatalmas különbségek statisztikai értelemben. Harmadrészt pedig több alternatív modellt nem vizsgáltak. Mégis Miyake és munkatársai vizsgálata olyan szempontból időtálló volt, hogy rámutatott három, azóta szélesebb körben elfogadott tézisére: a) egyetlen, általános VF faktor rosszul magyarázza az adatokat; b) több, különböző VF faktor különíthető el; c) a különböző VF faktorok korrelálnak egymással.

Miyake és állandó szerzőtársa, Friedman a későbbiekben módosította is modelljét, köszönhetően annak, hogy több adatsoron is bebizonyosodott, hogy a gátlás faktort nem lehet egy általános VF faktortól elkülöníteni (Friedman, Miyake, Robinson és Hewitt, 2011; Miyake és Friedman, 2012). Így a jelenlegi modellben egy általános VF faktor magyarázza a változatosság jó részét. E mellett egy specifikus váltás és egy frissítés faktor

egészíti ki a modellt, amely a varianciának azt részét magyarázza a váltási és frissítési feladatokban, amelyet az általános VF faktor nem fed le.

1.2.2 A gátlási végrehajtó funkciók

Ezek a kutatások a VF-k legáltalánosabb kérdéseit vizsgálták, és kevesebb figyelem jutott a specifikus VF faktorok összetételének vizsgálatára. Gyakori nézőpont például (Diamond, 2013), hogy a különböző gátlási feladatok között jelentős különbségek vannak. Nigg (2000) taxonómiája többek között elkülöníti az interferencia-kontrollt és a viselkedéses gátlást. Nigg szerint az interferencia-kontroll egy olyan folyamat, melynek célja „az erőforrások vagy az ingerek közötti versengés okozta interferencia megelőzése” (Nigg, 2000, Table 1., 228.o.), ennek tipikus mérőeszköze a Stroop feladat vagy az Eriksen flanker feladat. A Stroop feladatban a konfliktus abból fakad, hogy versengés van a többféle, egymással konfliktusban lévő sajátosságokat mutató inger különböző aspektusai között. Például a klasszikus szín-szó Stroop feladatban a verbális információ domináns a szín információval szemben, köszönhetően az olvasási készségek magas fokú automatizáltságának, túltanultságának. A viselkedéses gátlás (vagy válaszgátlás) célja pedig „az uralkodó válasz elnyomása” (Nigg, 2000, Table 1., 228.o.). A válaszgátlást jellemzően a go/nogo (GNG), a stop-szignál vagy a CPT (Continuous Performance Test, A Folyamatos Teljesítmény Tesztje) feladatokkal lehet mérni. A GNG feladatokban például a kísérleti személyek feladata a motoros válasz elkerülése a nogo ingerek esetében, amelyet az tesz nehézzé, hogy a go ingerek nagyobb gyakorisága miatt a motoros válasz a domináns.

A Stroop és a GNG feladatot többek között az különbözteti meg egymástól, hogy míg a Stroopban az inger különböző sajátosságainak szintjén van a konfliktus, addig a go és a nogo ingerek általában egyszerűek (nincs többféle információ beléjük sűrítve) és könnyen megkülönböztethetőek egymástól. Emiatt több kutató is azt a nézetet osztja, hogy a gátlás a Stroop és a GNG feladatokban eltérő feldolgozási szakaszokban lép fel (Friedman és Miyake, 2004; Wager és mtsai, 2005), noha azt hozzá kell tenni, hogy az élesen elkülönülő feldolgozási szakaszok léte régóta vita tárgya (Coles, Gratton, Bashore, Eriksen és Donchin, 1985; Sanders, 1990). A gátlás a Stroopban a korai (ingerfeldolgozás), és a késői (a válasz kialakítása) feldolgozási szakaszban van jelen (Van Veen és Carter, 2005), míg a GNG-ban csak a késői szakaszban (Wager és mtsai, 2005).

Ahogy Friedman és Miyake (2004) írja, annak vizsgálatára, hogy egy VF faktoron (pl. a gátlási faktoron) belül milyen kapcsolatok vagy disszociációk fedezhetők fel, tipikusan két módja van. Az első módszer, hogy a feladatok közötti korrelációkat vizsgáljuk. A másik módszer, hogy egy kísérleti manipuláció vagy sajátosság (pl. életkor, betegség) hatását vizsgáljuk a feladatokra. Friedman és Miyake (2004) vizsgálata az első módszerre jó példa. Ahogy a végrehajtó funkcióknál gyakori, a stop-szignál feladattal mért válaszgátlás és a Stroop feladatban mérhető teljesítmény között igen mérsékelt korreláció volt mérhető ($r=0,15$, $p<0,05$). Ennek ellenére a megerősítő faktoranalízis egy gátlási alfaktorba rendezte a válaszgátlást és a Stroop-feladatot, melynek a szerzők a Válasz-Disztraktor Gátlás nevet adták.

A második módszer – amely bizonyos kísérleti manipulációk vagy csoportosító sajátosság hatását vizsgálja a gátlás különböző aspektusaira – nagy számú kutatás tárgyát képezte már. A válaszgátlás és az interferencia-kontroll eltérő változása rendkívül gyakori eredmény. Dimoska-Di Marco, McDonald, Kelly, Tate és Johnstone (2011) meta-analízise például a traumatikus agyi sérülés (traumatic brain injury, TBI) esetében mérte fel a gátlási működés ezen két formáját, és azt találta, hogy míg a traumatikus agyi sérülés a válaszgátlásra jól kimutathatóan hatással van, addig a Stroop feladattal mért interferencia-kontrollra nem. A két gátlási funkció közötti disszociációt többek között kimutatták már ADHD-ban (Johnstone, Barry, Markovska, Dimoska és Clarke, 2009), normál fejlődés során (Morooka és mtsai, 2012), vagy akut szociális stressz esetén is (Shields, Sazma és Yonelinas, 2016).

1.2.3 Kapcsolatok a végrehajtó funkciók és az orientációs reakció között

A VF-k a felülről-lefelé (top-down) irányuló, kontrollált moduláció tiszta megnyilvánulásának tekinthetők. Minden egyes VF kontrollálja és összehangolja más rendszerek működését. Ehhez képest az OR (illetve az önkéntelen OR, lásd: 1.1. fejezet) az alulról-felfelé (bottom-up) irányuló, ingervezérelt moduláció egyik jellemző megnyilvánulása: egy külső inger váltja ki és gyors információfeldolgozási és viselkedéses hatással jár. Mégis, az OR (és annak neurális jele, a P3a) és a VF-k között több kapcsolódási pont is van. Az első, hogy konceptuálisan több VF-val is összekapcsolható az OR.

Barcelo, Escera, Corral és Periañez (2006) kísérletében egy Wisconsin Kártyaszortírozáshoz hasonló feladatot végeztek a személyek, melyben hangingerek jelezték, hogy mikor kell más szabály alapján szortírozni a kártyákat. Ezek a hangingerek kétféleképpen lehettek: a) ismerős, folytatást jelző ingerek, b) ismerős, váltást jelző ingerek. Az egyik feladatblokkban az előrejelző ingerek és a feladat megkezdése között váratlan újdonságingerek jelenhettek meg. A váltás előrejelző ingerek a felülről-lefelé irányuló kontrollt modellezték, míg az újdonság-ingerek az alulról-felfelé irányuló kontrollt. Ez a két inger meglepően hasonló EKP komponenseket váltott ki – bár hozzá kell tenni, a skalpon látható hasonló EKP eloszlás nem jelenti azt, hogy a neurális források is megegyeznek. Emellett mindkét inger a teljesítmény leromlásához vezetett az adott kísérleti próbában. A szerzők mindezt úgy értelmezik, hogy lényegi hasonlóság van kétféle jelenség között: mind a váltási jelzés, mind az újdonságinger arra készíteti a személyt, hogy ártértékeltse a helyzetet és a befutó ingereknek megfelelően módosítsa viselkedését. Míg a váltási ingereknél egy előzetesen lefektetett szabály, az instrukció alapján válik az inger fontossá, addig az újdonságingerek egy erős (valószínűleg velünk született) predispozíció alapján, amely azt írja elő, hogy a komplex és újszerű ingerekre fel kell figyelni. Ettől a distinkciótól függetlenül, mindkét inger hasonló hatással jár: a szervezet újraértékeli a szituációt.

Berti (2008) kísérletében a Salthouse és munkatársai (Salthouse, Babcock és Shaw, 1991) által kidolgozott paradigmát használta. Ebben a kísérleti személy először 6 négyzetet lát, benne egyjegyű számokkal. Egy néhány másodperces tanulási szakasz után a számok eltűnnek, és az egyik négyzetben megjelenő jel (+1 vagy -1) azt jelzi, hogy az abban a négyzetben látott számhoz kell hozzáadni vagy elvenni 1-et. A következő próbára pedig már a frissített számokat kell fejben átvinni. A kísérlet legfontosabb eleme, hogy 50-50% valószínűséggel szerepeltek váltási és nem-váltási próbák. A váltási próba azt jelentette, hogy az előzőhöz képest egy másik helyen lévő számhoz kellett hozzáadni vagy elvenni, míg a nem-váltási próbában ugyanazt a számot kellett megváltoztatni, mint az előző próbában. Az eredmények alapján a váltási és nem-váltási EKP-k különbségéből képzett hullámforma egy tradicionális P3a - RON szekvenciát mutatott. Berti szerint ebben az esetben a P3a azt a folyamatot tükrözheti, amely során a figyelem elszakad az előző, munkamemóriában aktív ingertől, míg a RON magát a figyelmi váltást, a másik elemre

való áttérést jelzi. A P3a és a RON ilyen irányú értelmezése talán túlmegy azon, mint amit a kísérleti eredmények szigorúan alátámasztanak, de ettől függetlenül Berti eredménye alátámasztja Barceló és munkatársai (2006) eredményeit, és azt mutatja, hogy a P3a akkor is megjelenhet, ha a figyelmi váltást nem egy feladat-irreleváns, perceptuálisan kiugró inger, hanem egy feladat-releváns, egyszerű inger váltja ki.

Az OR egyik központi eleme az aktuális viselkedés leállítása – emiatt az OR a szorosan kapcsolódik a gátláshoz is. A háromingeres kakukktójtás feladatban az újdonságingerre nem szabad válaszolni, ami miatt az újdonságinger egy nogo ingernek tekinthető. A nogo P3 sok esetben nagyon hasonló hullámformát mutat a P3a-val: mindkét inger frontocentrális vagy centrális maximumot mutat, a csúcslatencia pedig 300 és 400 ms közé tehető (bár a nogo P3 esetében ezt nagyban befolyásolja feladat nehézsége és komplexitása). Polich (2007) az ún. P3a nehézségi hatás (melyet részleteiben is bemutatunk a 1.4.2 fejezetben) alapján azt a nézetet alakította ki, hogy a P3a és nogo P3 ugyanannak a komponensnek a kissé eltérő megnyilvánulása. Barry és Rushby (2006) is a két komponens ekvivalenciáját támogatta azon esetekben, amikor a nogo ingerek aránya nem olyan alacsony, hogy a válaszgátlási folyamatok belépése elkerülhetetlen lenne. Kevés kutatás vizsgálta mindkét komponens egy feladatban, a disszertáció 3. tanulmányában bemutatott kutatásunk ezek közé tartozik.

A VF-k és az OR kapcsolatát közvetett módon alátámasztja, hogy átfedő agyi területek felelősek a P3a megjelenéséért, mint amelyek a VF feladatokban aktívak. A VF-k fMRI vizsgálataira utalnak, hogy a (főként laterális) frontális lebenyből, az anterior cingulumból és a parietális lebenyből álló hálózat a VF-k elsődleges forrása (Derrfuss, Brass, Neumann és von Cramon, 2005; Niendam és mtsai, 2012; Roberts és Hall, 2008; Simmonds, Pekar és Mostofsky, 2008; Wager és mtsai, 2005). A P3a hátterében pedig frontális lebeny, az anterior cingulum és a temporo-parietális találkozási terület emelhető ki (Knight és Scabini, 1998; Molnár, 1994; Bocquillon és mtsai, 2011).

1.3 A hypoxia mint környezeti stresszor

A normál emberi működést igen nagyszámú folyamat vagy stresszor képes károsan befolyásolni, köszönhetően annak, hogy az életfenntartáshoz szükséges alapvető feltételek csak meglehetősen szűk keretek között ingadozhatnak. Megfelelő hőmérséklet, víz, élelem

vagy oxigén hiányában a szervezet gyorsan hiánytüneteket mutat. A kognitív idegtudomány szempontjából ezek a hatások eddig viszonylag kis figyelmet kaptak, noha ezen alapfeltételek kiesése gyakori velejárója mind az extrém körülmények közé kerülő emberek életének, mind több betegségnek.

1.3.1 A hypoxia okai és idői felosztása

Oxigénhiány több okból alakulhat ki az emberi szervezetben, attól függően, hogy az oxigéntranszport melyik elemével alakul ki probléma. A hypoxiát okozhatja az elérhető oxigén alacsony nyomása – ez jellemzően a nagy tengerszint feletti magasságon való tartózkodás miatt alakul ki. Ehhez hasonló, bár sokkal ritkább jelenség, amikor az oxigén mennyisége nem megfelelő. Ez kialakulhat olyan esetekben, mikor egy inert (nem mérgező) és szagtalan gáz (pl. nitrogén) mennyisége feldúsul a levegőben. Ilyen eset történt például 1981-ben, az első Space Shuttle misszió előtt, mikor technikusok kiegészítő oxigén nélkül léptek a Columbia űrhajó egyik részébe, amelyek korábban nitrogénnel árasztottak el a tűzveszély csökkentése érdekében. Hypoxia kialakulhat a tüdő vagy légutak nem megfelelő működése folytán, ez jellemző például az asztma, az obstruktív alvási apnoé vagy a krónikus obstruktív tüdőbetegség okozta állapotokra. A hypoxia másik forrása a vér oxigénszállító-képességének lecsökkenése, ez kialakulhat pl. szénmonoxid mérgezés, illetve súlyos vérszegénység következtében. Emellett hypoxiát okozhat még a nem kielégítő szívműködés is.

A hypoxiát érdemes megkülönböztetni a szerint is, hogy milyen időtávon éri a szervezetet. Ez alapján elkülöníthetünk akut hypoxiát, amely néhány perces, órás kitettséget jelent, szubakut hypoxiát, amely pár napig tartó hypoxiát jelent, illetve krónikus hypoxiát, amely több hétig tartó hypoxiát takar. Akut, szubakut hypoxia éri jellemzően a hegymászókat a magashegységi expedíciók során. A repülés során előforduló balesetek akut hypoxiához vezetnek. Krónikus hypoxia pedig a magashegységekben (pl. Tibetben vagy az Andokban) élőket, illetve a krónikus betegségekben szenvedőket éri. Krónikus oxigénhiány éri a Déli-sarki platón dolgozó sarkkutatókat is (Barkaszi, Takács, Czigler és Balázs, 2016).

1.3.2 Az akut hypoxia kutatási megközelítései

Az akut hypoxia kutatásának két fő terepe van: a valószerű és a szimulált hypoxia. Valószerű körülmények vannak a magashegységi expedíciók során. Ezek a vizsgálatok manapság is nagy népszerűségnek örvendenek (lásd: pl. Lefferts és mtsai, 2019; Nussbaumer-Ochsner, Ursprung, Siebenmann, Maggiorini és Bloch, 2012; Pun és mtsai, 2018), mivel nemcsak a hypoxia, hanem a többi hegymászással járó hatás (pl. hideg, nagy fizikai megterhelés) is vizsgálható, és ezek az eredmények közvetlenül felhasználhatóak a hegymászók közössége számára. A szimulált hypoxia ezzel szemben tisztábban mutatja a hypoxia önmagában vett hatását, hiszen precízen lehet kontrollálni a hőmérsékletet vagy a fizikai aktivitás szintjét, viszont az eredmények nehezebben ültethetők át a gyakorlatba.

A szimulált hypoxia kialakításának két módszere van, az egyik a normobárikus hypoxia, amely során oxigénben szegény gázkeverék belélegeztetésével érik el a hypoxiát, illetve a hypobárikus (alacsony nyomású) hypoxia, amely során egy zárt térben mesterségesen lecsökkentik a levegő nyomását. Noha vannak arra utaló jelek, hogy ez a két módszer némileg eltérő élettani válaszokhoz vezet (Coppel, Hennis, Gilbert-Kawai és Grocott, 2015), az uralkodó nézet szerint az agy és viselkedés szempontjából a két módszer ekvivalensnek tekinthető (McMorris, Hale, Barwood, Costello és Corbett, 2017, 2019).

Az akut hypoxia mind a mai napig jelentős veszélyforrás a repülésben és a hegymászásban. A repülés során a hypoxiás kitettség főként balesetek esetén fordulhat elő, amikor a kabin nyomástartása megszűnik. Ha mindez feltűnően (nagy robajjal) történik, akkor a hypoxia kis eséllyel okoz problémát, mivel a személyzet és az utasok a tartalék, maszkon keresztül érkező oxigént használni fogják. Nagyobb probléma alakul ki, ha a nyomás fokozatosan csökken le, és a műszerek sem jelzik, ugyanis a hypoxia hatását nem biztos, hogy észleli a személyzet. Ezért is fontos a hypoxia és a nyomásesés hatásainak első kézből való ismerete a pilóták számára. Emellett a legtöbb kereskedelmi utasszállító gépen a kabinnyomás nem éri el a tengerszintnek megfelelő nyomást, mivel az csak kb. 1800-2500 méternek megfelelő nyomáson van tartva. Noha ez kognitív teljesítmény szempontjából nem egy kritikus szint, felerősítheti más, meglévő betegségek hatását (Thibeault, Evans és Dowdall, 2015). Helikopteres utazások során a kabin nincs nyomás alatt tartva, ezért helikopterrel csak maximum 3800 méteres magasságig szabad oxigénmaszk nélkül utazni. A helikopter személyzete számára a hypoxia akkor tud releváns

veszélyforrássá válni, ha valamilyen hiba folytán feljebb mennek ennél a magasságnál és / vagy a személyzet valamely tagja különösen érzékeny a hypoxiára.

Akklimatizáció nélkül már viszonylag kis tengerszint feletti magasságban is létrejöhet az akut hegyibetegség. A Lake Louise szakmai csoport által kialakított és folyamatosan felülvizsgált sztenderdek szerint 2500 méter felett alakulhat ki hegyibetegség (Roach és mtsai, 2018). A tünetek közé tartozik a fejfájás, étvágytalanság, hányinger, hányás, illetve szédülés, kimerültség. Az első tünetek általában néhány óra eltelte után észlelhetők. Vizsgálatok szerint 1850 és 2750 méter között a turisták 22%-ánál jelennek meg tünetek (Honigman és mtsai, 1993), míg 3000 méter magasságában már 42%-nál (Dean, Yip és Hoffmann, 1990). Súlyos esetekben tüdő- vagy agyi ödéma alakulhat ki (Yarnell, Heit és Hackett, 2000).

1.3.3 A hypoxia kognitív hatásai

Az elmúlt több, mint 50 év kutatási erőfeszítései ellenére a hypoxia kognitív hatásai továbbra sem jól ismertek. Különösen kevés biztos ismerettel rendelkezünk arról, hogy vajon a frontális lebenyhez köthető VF-k (Jurado és Rosselli, 2007) mennyire érzékenyek a hypoxiára. A frontális lebeny kitüntetett érzékenységet valószínűsíti Hochachka és munkatársai (1999) tanulmánya. A szerzők 6, európai vérvonallal rendelkező katona nyugalmi glükóz-metabolizmusát vizsgálták PET-tel 63 napos magashegységi akklimatizáció előtt és után. Az eredmények szerint a glükóz-felhasználás specifikusan változott a különböző kortikális és szubkortikális területek között: három frontális területen, a bal okcipitális lebenyben és a jobb talamuszban csökkent, a kisagyban nőtt, míg a többi területen változatlan maradt. A szerzők felvetik, hogy a frontális lebeny nagyobb érzékenysége mögött az állhat, hogy ez egy filogenetikailag fiatalabb terület. Subudhi, Miramon, Granger és Roach (2009) eredményei szerint a prefrontális lebeny oxigenizációja alacsonyabb lehet a hypoxiával kombinált nagy intenzitású fizikai aktivitás során, mint a premotoros és motoros területeké.

Noha a VF-kat többször is vizsgálták már hypoxiában, továbbra is ellentmondásos vélemények látnak napvilágot abban a kérdésben, hogy vajon ezen funkciók a legérzékenyebbek-e a hypoxiára (Martin és mtsai, 2019; McMorris és mtsai, 2017; Petrassi, Hodkinson, Walters és Gaydos, 2012; Virués-Ortega, Buéla-Casal, Garrido és Alcázar, 2004). Például, míg Phillips, Høning és Funke (2015) nem talált változást a Stroop

feladattal mérhető interferencia-kontrollban, addig Ochi és munkatársai (2018) igen. Azokban az esetekben, amikor a VF-k romlást mutattak, hasonló változások voltak detektálhatóak szinte minden kognitív területen, amely együtt járt a reakcióidők általános meglassulásával (Turner, Barker-Collo, Connell és Gant, 2015; Turner, Byblow és Gant, 2015).

McMorris és munkatársai nevéhez fűződik az eddigi egyetlen metaanalízis, amely az akut és szubakut hypoxia kognitív rendszerre gyakorolt hatását összegezte (McMorris és mtsai, 2017). A szerzők 22 kutatás eredményeit elemezték aggregált formában. A használt feladatokat három nagy csoportba osztották: A) észlelési / figyelmi feladatok (pl. egyszerű, illetve választásos reakcióidő feladatok, Trail Making A, stb.), B) VF feladatok (pl. London Tornyai, go/nogo, Stroop, stb.) és C) rövid távú emlékezeti feladatok (pl. Benton vizuális emlékezeti feladat, számterjedelem teszt, stb.). Az eredmények alapján a kognitív teljesítmény egyetlen szignifikáns előrejelzője a hypoxia mértéke volt, se a feladattípus, se a normobárikus / hypobárikus módszer különbözősége nem befolyásolta az eredményeket.

Sajnos McMorris és munkatársai tanulmánya több megkérdőjelezhető vagy egyenesen hibás eljárást tartalmazott. Több hypobárikus tanulmány a normobárikus csoportba került és ott elemezték őket (ez javításra került, lásd: Corrigendum; McMorris és mtsai, 2019). Megkérdőjelezhető a feladatok fenti hármas felosztása is, különösen az észlelési / figyelmi feladatok csoport tűnik diverznek. Az egyes feladatok ezen hármas kategóriába való beosztása is meglehetősen ad hoc jellegű, pl. Wesensten és munkatársai (1993) kétingeres, hallási kakukktojás feladatát a VF csoportba osztották be.

Tehát összességében azt mondhatjuk, hogy bár több, főként fiziológiai adat (Hochachka és mtsai, 1999; Subudhi és mtsai, 2009) mutat abba az irányba, hogy a frontális, prefrontális lebeny különösen érzékeny a hypoxiára, a kognitív teljesítményt vizsgáló kutatások eredményei ellentmondásosak.

A P3a-t a disszertáció 3. tanulmányán kívül csak egyetlen publikáció vizsgálta. Balázs és munkatársai (2000) kísérlete az alacsony nyomású (hypobárikus) hypoxia hatását vizsgálta 5500 méter tengerszint feletti szimulált magasságon. A kísérleti személyek egy háromingeres kakukktojás feladatot végeztek, amelyben egyszerű geometriai formák alkották a sztenderd- és a célingereket, míg az újdonságingerek hétköznapi tárgyak (pl. könyv, kalapács, palack) vonalrajzai voltak. Miközben a teljesítmény ebben a könnyű

feladatban nem változott hypoxiában, a 11 kísérleti személy adataiból képzett EKP-k a hypoxia specifikus hatását mutatták ki. A célingerek egy parietális maximumú P3b-t váltottak ki, amelynek azonban volt egy jelentős frontális összetevője is. A hypoxia hatására a parietális rész nem változott, de a frontális összetevő szignifikánsan lecsökkent. Az újdonságingerek egy centro-parietális maximumú P3a-t váltottak ki. Hypoxia hatására ez markáns, általános amplitúdó-csökkenést mutatott a négy vizsgált középvonali elektródán (Fz, Cz, Pz, Oz). A kiváltott hullámformák a P3 komponensek azon értelmezését támasztják alá, mely szerint mind a célinger, mind az újdonságinger kiváltja a frontálisabb P3a-t és a parietális P3b-t is (Friedman és mtsai, 2001). A hypoxia szempontjából pedig az eredmények azt mutatják, hogy a közép súlyos akut hypoxia specifikusan lerontja a P3a komponens mögött álló folyamatokat.

1.4 A P3a figyelmi intenzitás elmélete

1.4.1 A figyelem és P3a

A figyelem és erőfeszítés kéz a kézben járnak. Az erőfeszítés úgy definiálható, mint az egyén tudatos próbálkozása a figyelem magas szintjének fenntartására annak érdekében, hogy a teljesítményt veszélyeztető stresszfaktorok hatása ne érvényesüljön (Sarter, Gehring és Kozak, 2006). Ilyen stresszfaktor lehet a növekvő feladatnehézség, az álmoság, az érzelmi stressz, az oxigénhiány, stb. Noha az erőfeszítést tradicionálisan szubjektív mérőeszközökkel vagy az autonóm idegrendszer különböző mutatóival mérik (Venables és Fairclough, 2009), a központi idegrendszer mutatói is összefüggésbe hozhatóak vele. Az EEG technikával mérhető változók közül a P3b kiváltott potenciál emelhető ki. Több kutatás mutatott ki összefüggést a P3b amplitúdója és a figyelem „mennyisége” között. Például a P3b csaknem teljesen eltűnik, ha a kísérleti személy ignorálja az ingereket azáltal, hogy egy másik feladatra koncentrálnak (Squires, Hillyard és Lindsay, 1973).

Az egy feladatra szentelt figyelem „mennyisége” vagy intenzitása tudatosan növelhető (Esterman, Reagan, Liu, Turner és DeGutis, 2014). Lévéen a P3b nagysága is jó összefüggést mutat ezzel, feltételezhető, hogy minél több figyelmet szentelünk egy feladatnak, a P3b amplitúdója annál nagyobb lesz. Ezt a feltételezést alátámasztják Hopstaken és munkatársai kutatásai. A szerzők monoton, lassú, de kognitív szempontból megterhelő feladatot használva a P3b amplitúdójának fokozatos lecsökkenését találták,

amely a figyelmi folyamatok és a feladatalköteleződés gyengüléseként értelmezhető. Ezt az is alátámasztja, hogy amikor egy kísérleti manipuláció hatására a feladatalköteleződés megnövekedett, akkor a P3b amplitúdója is újra növekvő tendenciát mutatott (Hopstaken, van der Linden, Bakker és Kompier, 2015a, 2015b).

Mindezek alapján a P3b jó mutatója lenne a figyelem intenzitásának, csak hogy egy faktor korlátozza a használhatóságát: a P3b nemcsak a figyelem intenzitására érzékeny, hanem a válaszbizonyosságára is. Ha a kísérleti személy bizonytalan az aktuális ingerre adott (legtöbbször gombnyomós) válaszána helyességében, akár az alacsony éberségnek (Kelly és O'Connell, 2013), akár az inger gyenge észlelhetőségének (Squires és mtsai, 1973) köszönhetően, a P3b amplitúdója a szokásosnál kisebb lesz. Emiatt a P3b amplitúdója kiszámíthatatlan módon függ a feladat nehézségétől, ugyanis a növekvő feladatnehézség általában növekvő erőfeszítéshez és csökkenő válaszbizonyossághoz vezet (Kok, 2001). A P3b kevésbé alkalmas a kompenzatorikus erőfeszítés monitorozására olyan helyzetekben, amikor a kompenzáció már nem tudja megakadályozni a teljesítmény leromlását. Ezzel szemben a P3b „testvérkomponense”, a P3a több szempontból is alkalmasabb az erőfeszítés és a kompenzatorikus folyamatok vizsgálatára.

Hasonlóan a P3b-hez, a P3a amplitúdóját is nagyban meghatározza a figyelem intenzitása. Friedman, Kazmerski és Cycowicz (1998) kimutatta, hogy a P3a amplitúdója jelentősen lecsökken, ha a személy nem figyel az adott ingerfolyamra, például ha a hangsorozatra való aktív koncentráció helyett könyvet olvas. Kettős-feladatok esetén az elsődleges feladat nehezebbé válása gyakran vezet a másodlagos vagy ignorálandó feladat ingerei által kiváltott P3a lecsökkenéséhez (Legrain, Bruyer, Guérit és Plaghki, 2005; SanMiguel és mtsai, 2008; Ullsperger, Freude és Erdmann, 2001; Zhang, Chen, Yuan, Zhang és He, 2006). Zhang és munkatársai kutatásában (2006) például a kísérleti személyek feladata egy vizuális követési feladat volt, amely során 1, 3 vagy 5 célinger mozgását kellett követni rövidebb (21 másodperces) feladatblokkok alatt, miközben több zavaró inger is hasonló mozgást végzett a képernyőn. Ez idő alatt a háttérben egy kétingeres kakukktójtás szekvencia szólt, melyben gyakori és ritka hangok szólaltak meg. A ritka hangok egy viszonylag korai (200-300 ms között) és kis amplitúdójú P3a-t váltottak ki. Ez a P3a jól detektálható volt a feladat legkönnyebb kondíciójában, mikor csupán 1

célingert kellett követni, de a feladat nehezedésével (3 vagy 5 célinger) amplitúdója olyannyira lecsökkent, hogy a nullától statisztikailag nem lehetett megkülönböztetni.

Ullsperger és munkatársai (2001) vizsgálata is hasonló logika szerint épült fel, bár több eltérés is volt az előző vizsgálathoz képest. Ebben a vizsgálatban a vizuális követés helyett matematikai problémákat kellett megoldani, illetve egy mozgó mutatót figyelni és beállítani. A háttérben szóló kakukktójas szekvencia itt feladat-releváns volt, és a szekvencia kettő helyett három ingerből (sztenderd, ritka célinger, ritka újdonságinger) állt össze. Az eredmények szerint az újdonságingerek egy 250-300 ms közötti, nagy amplitúdójú P3a-t váltottak ki abban az esetben, ha csak a kakukktójas szekvencia volt az egyetlen végzendő feladat. A matematikai és motoros feladat, illetve ezek szimultán végzése már a P3a erőteljes lecsökkenéséhez vezetett. Emellett Ullsperger és munkatársai megfigyelték, hogy a P3a a munkaterhelés kisebb változásaira is érzékenyen reagált. A matematikai feladatban két matematikai probléma megjelenése között egy 5-15 másodperces szünet volt. Az ez idő alatt érkező újdonságingerek amplitúdója szignifikánsan nagyobb volt, mint az aktuális feladatvégzés során érkezőké.

Mindezek alapján a P3a a figyelem irányának és intenzitásának szenzitív indikátorának tekinthető. A P3b-hez képest pedig előnye, hogy a válaszbizonyosság nem befolyásolja, mivel a legtöbb kísérleti helyzetben a P3a-t egy könnyen megkülönböztethető, egyértelmű inger váltja ki.

1.4.2 A P3a nehézségi hatás

Véleményünk szerint a P3a figyelmi intenzitás alapú értelmezését alátámasztja az ún. P3a nehézségi hatás is. Katayama és Polich (1998) volt az első, akik kimutatták, hogy a perceptuális feladatnehézség milyen jelentős hatással van az irreleváns ingerek által kiváltott agyi válaszra. A szerzők a háromingeres kakukktójas paradigmát használták, ahol mind a gyakori sztenderd, mind a ritka célinger, mind a ritka irreleváns inger egyszerű szinuszos hangok voltak, amelyek csak frekvenciában különböztek egymástól. Kísérletükben, azokban a blokkokban, amikor a sztenderd és célinger közötti perceptuális különbség nagy (a feladat pedig emiatt könnyű) volt, az irreleváns hangok egy kis amplitúdójú, parietális maximumú pozitívítást váltottak ki, mely a téri eloszlása alapján a P3b komponenshez hasonlított. Azonban mikor a sztenderd és a célinger közötti perceptuális különbség kicsiny (a feladat pedig emiatt nehéz) volt, az irreleváns inger egy

jóval nagyobb és elülsőbb eloszlású pozitivitást váltott ki, amely a P3a-hoz volt hasonló. A P3a nehézségi hatást nagyszámú, hallási és vizuális ingerekkel operáló kísérletben replikálták (Comerchero és Polich, 1999; Hagen, Gatherwright, Lopez és Polich, 2006; Kimura, Katayama és Murohashi, 2008; Polich és Comerchero, 2003; Sawaki és Katayama, 2006, 2007; Sugimoto és Katayama, 2017). Az irreleváns inger fizikális sajátosságai, úgy tűnik, kevésbé lényegesek a hatás kiváltása szempontjából, ugyanis Polich és Comerchero (2003) mind egyszerű, mind komplex irreleváns ingerekkel sikeresen váltott ki P3a nehézségi hatást.

Viszonylag kevés tanulmány foglalkozott azzal a kérdéssel, hogy mi a P3a nehézségi hatás forrása. Azt a hipotézist, hogy az eltérő feladatnehézség eltérő válaszgátláshoz vezet Sawaki és Katayama (2007) vizsgálta és zárta is ki egyben. A korai eredmények azt sugallták, hogy a perceptuális kiugróság egy fontos faktor lehet (Katayama és Polich, 1998). Sawaki és Katayama (2006) nagyobb nehézségi hatást figyelt meg abban az esetben, ha az irreleváns inger perceptuálisan erősen eltért a sztenderdtől és a célingertől, mint amikor hasonló volt. Az irreleváns inger eltérő perceptuális kiugrósága akár felelhet is az eredeti Katayama és Polich (1998) kísérletben megjelenő nehézségi hatásért. A jelenséget Sawaki és Katayama (2007) kísérletével illusztráljuk. A háromingeres kakukktojás feladatban mind a könnyű, mind a nehéz blokkban a sztenderd ingerek kis, kék körök voltak (lásd: „Three-category” kondíció, Figure 1. a Sawaki és Katayama, 2007 cikkben). A ritka célingerek hasonló kék körök voltak, amelyek a könnyű kondícióban sokkal nagyobbak voltak, mint a sztenderd, míg a nehéz kondícióban méretük csak kissé különbözött a sztenderdtől. A ritka, irreleváns inger nagy, piros négyzet volt. Noha az irreleváns inger teljesen azonos volt a különböző kísérleti kondíciókban, a relatív perceptuális kiugróság kondícióról-kondícióra változott, ugyanis míg az irreleváns inger a könnyű blokkokban csak színben és formában különbözött a célingertől, addig a nehéz kondícióban színben, formában és *méretben* is.

A mi értelmezésünk szerint a P3a nehézségi hatás a perceptuális kiugróságon kívül másból is fakadhat. Úgy véljük, a háromingeres kakukktojás feladatban, a nehéz feladatblokkokban a kísérleti személyek nagyobb figyelmi bevonódással végzik a feladatot, mint a könnyű blokkokban. Ez összhangban van azzal az elképzeléssel, hogy a figyelmi bevonódás mértéke nagyban függ a feladat nehézségétől (Kahnemann, 1973). A P3a

nehézségi hatás pedig a nagyobb figyelmi bevonódás mellékterméke lehet. A nehezebb célinger-sztenderd megkülönböztetés miatt megnövekvő figyelmi intenzitás ugyanis átvétel a P3a-t kiváltó irreleváns ingerre, nagyobb amplitúdóhoz vezetve a nehéz, mint a könnyű blokkokban. Érdekes módon, ez az elképzelés bizonyos szinten már megjelent a P3a nehézségi hatásról elsőként beszámoló Katayama és Polich (1998) tanulmányban (31. o.: “A relatively easy target/standard discrimination...”), de tudomásunk szerint ezt a hipotézist sem ők, sem mások nem vizsgálták a továbbiakban.

Elképzelésünk szerint a háromingeres kakukktójtás feladatban a figyelmi bevonódás egy teljes blokk szintjén magasabb. Ezt a jelenséget lehet a figyelem tónusos, hosszabb távú változásának tekinteni, amely legalább néhány perc erejéig meghatározza a figyelmi bevonódás intenzitását.

Kérdés természetesen, hogy mi lehet a forrása ennek a jelenségnek. Az egyik lehetséges válasz, hogy a feladatnehézség az általános arousal-szintet befolyásolja. Kahnemann (1973) a feladatnehézséget tekintette az arousalt meghatározó fő faktornak, az olyan egyéb faktorok mellett, mint az általános stressz-szint vagy a központi idegrendszerre ható különböző szerek. A feladatnehézség arousalra gyakorolt hatását megerősíti többek között Mehler, Reimer, Coughlin és Dusek (2009) vizsgálata, amely a munkaterhelés növekedésével a szívritmus, az izzadás (bőrgalvános reakció) és a légzési frekvencia csaknem lineáris növekedését találta. Széles körben osztott elképzelés, hogy a feladatnehézség, az arousal-szinten keresztül, erős hatással van az EKP amplitúdókra is (Vogel és Luck, 2000). Noha Benikos, Johnstone és Roodenrys (2013) tanulmánya nem tudta megerősíteni, hogy a feladatnehézség hat az agyi arousalra, a feladatnehézség EKP-kra gyakorolt erős hatását ők is megerősítették.

Az arousalhoz köthető magyarázathoz sok szálon kötődik az az elképzelés, hogy a feladatnehézség azt befolyásolja, hogy a kísérleti személy figyelme milyen gyakran vándorol el a feladatvégzés alatt (Unsworth és Robison, 2018). Több kutatás eredményei alapján a könnyű feladatok alatt a figyelem sokszor eltávolodik a feladattól és attól független témákra terelődik (Forster és Lavie, 2009; Smallwood és Schooler, 2006), ami a feladat ingereinek kevésbé intenzív feldolgozásához vezet (Smallwood, Beach, Schooler és Handy, 2008).

1.5 Az erőfeszítés és mentális fáradtság

1.5.1 A mentális fáradtság fogalma

Ahogy az előző fejezetben említettük, a figyelmi folyamatok intenzitása nagyban függ az erőfeszítés szintjétől. Az erőfeszítés mint kutatási téma nagy szerepet kapott a mentális fáradtság kutatása során, ugyanis korán felismerésre került, hogy a hosszan tartó szellemi munkavégzés egyik, ha nem legfontosabb meghatározója a személy a motivációja és az az erőfeszítés, amit a személy a teljesítmény fenntartása érdekében tesz.

A mentális (vagy szellemi) fáradtság tárgyalása során hagyományosan megkülönböztetik az akut és a krónikus mentális fáradtságot. Az akut mentális fáradtság rövid távon alakul ki, bizonyos feladatokkal már néhány perc alatt kiváltható (Simon, Takács, Orosz, Berki és Winkler, közlésre benyújtva), de jellemzően órás vagy még hosszabb feladatvégzés hatására alakul ki. A hétköznapi életben az akut mentális fáradtság leginkább a munkanap során kialakuló fáradtsággal kapcsolható össze. A krónikus mentális fáradtság jelentősen hosszabb (hetes, hónapos) időtávon jelentkezik. A krónikus fáradtság vezető vagy másodlagos tünete lehet több, heterogén etiológiájú tünetcsoportnak, ekként megjelenhet több pszichiátriai (pl. major depresszió), neurológiai (pl. sklerózis multiplex) vagy más betegség (pl. daganatos megbetegedés) tüneteként. Krónikus fáradtság központi eleme a kiegésnek, melyet a Betegségek Nemzetközi Osztályozása (ICD-11) munkahelyi szerepvállalással kapcsolatos tünetegyüttesként definiál (WHO, 2018).

A rövid távon kialakuló, akut mentális fáradtság többkomponensű jelenségnek tekinthető, amelynek szubjektív, kognitív és viselkedéses aspektusai vannak (van der Linden, 2011). Szubjektív szempontból a mentális fáradtság főként averzív állapotokkal jellemezhető (pl. a kínlódás, motivátlanság, energiahány érzése, unalom) és legtöbbször magában foglalja az aktuális tevékenység befejezésére irányuló vágyat. A fáradtság érzése nemcsak hogy gyakori jelenség (Ricci, Chee, Lorandean és Berger, 2007), hanem veszélyes is, Tucker és munkatársai (2003) vizsgálata szerint a munkavégzés során, rövid távon kialakuló mentális fáradtság jó előrejelzője a munkahelyi baleseteknek. Viselkedéses szinten a mentális fáradtság úgy írható le, mint a teljesítmény fenntartásának nehézsége, amely lassabb vagy pontatlanabb kognitív teljesítményhez vezet.

1.5.2 A mentális fáradtság elméleti megközelítései

Noha a mentális fáradtság szisztematikus kutatása legalább a 20. század elejére datálható (Thorndike, 1900), mind a mai napig rengeteg nyitott kérdés maradt a területen. Ezek közül a talán a legalapvetőbb, hogy mi is fárad, amikor fáradunk?

Közkeletű elképzelés, hogy a mentális fáradtságot valamilyen erőforrás kimerülése okozza, hasonlóan ahhoz, ahogy a vázizmok kifáradásában is bizonyítottan van szerepe az elérhető tápanyagok lecsökkenésének (Ørtenblad, Westerblad és Nielsen, 2013). A mentális fáradtság erőforrás alapú elméletei szerint létezik egy limitált mennyiségű (vagy limitált sebességgel újratöltődő) erőforrás, amelyet a fokozott mentális igénybevétel kimerít. Ezen anyag mibenléte azonban mindig is vita tárgyát képezte. A glükóz ideális jelöltnek tűnt (Gailliot és mtsai, 2007), de az elképzelést mind elméleti, mind empirikus irányból jelentős támadások érték (Carter és McCullough, 2014; Kurzban, 2010; Schimmack, 2012). Holroyd (2015) felvetette, hogy az agyi neurális működés egyik mellékterméke, az amyloid beta felhalmozódása áll a mentális fáradtság szubjektív és objektív megnyilvánulásai mögött. A hipotézist azonban kevés empirikus anyag támasztja alá.

Az erőforrás alapú elméletek nehezen tudják kezelni azt a kérdést is, hogy miért lehetséges, hogy agyunk bizonyos területei, például a látásért felelős hátsó agyi területek, egy adott ébrenléti szakasz (vagyis egy nap) során gyakorlatilag fáradhatatlanul működnek. Ezzel ellentétben bizonyos funkciók hajlamosak a fáradásra, ilyen például a figyelem, illetve az érte felelős frontális-parietális rendszer.

A mentális fáradtság rivális elméletei szerint a mentális fáradtságot a lecsökkenő motiváció okozza (Boksem és Tops, 2008; Inzlicht, Schmeichel és Macrae, 2014; Kurzban, Duckworth, Kable és Myers, 2013). Boksem és Tops (2008) szerint agyunk tudatosan vagy tudattalanul folyamatosan monitorozza, hogy az aktuális tevékenységünkkel elnyerhető jutalmak egyensúlyban állnak-e az azzal járó költségekkel és veszélyekkel. Egy tipikusnak mondható kognitív pszichológiai teszhelyzetben például a jutalmak közé sorolható a feladat újszerűsége, érdekessége, a feladatvégzésért kapott anyagi vagy egyéb juttatások, illetve annak érzése, hogy jól teljesítünk a feladatban (feltéve, hogy jól teljesítünk). Veszélyek egy ilyen szituációban nem jelentkeznek. A potenciális költségek közé tartozik a fizikális diszkomfort érzése (szemszárazság, kényelmetlen testhelyzet), és az ún. lehetőségköltség (Kurzban és mtsai, 2013), amely azt takarja, hogy milyen más

tevékenységekről mondunk le az aktuális tevékenység érdekében. A szubjektív fáradtság érzése ezen elmélet szerint nem más, mint egyfajta adaptív jelzés, amely akkor jelenik meg, amikor a költségek és jutalmak egyensúlya megbomlik (Meijman, 2000; van der Linden, 2011).

A fáradtság motivációs elméletét többek között támogatják azok a kutatások, amelyek arról számoltak be, hogy a kísérleti személyek feladatmotivációja folyamatosan csökkent a kísérlet előrehaladtával, ám új incentive megjelenésével az újra megnövekedett (Boksem, Meijman és Lorist, 2006). Az ún. „korai befejezés ígéretét” alkalmazó kutatásokban a kísérleti személyeknek a hosszú kísérlet vége felé közeledve egy újabb, hosszú blokkot kell elvégezniük, melynek hossza a nekik adott információk alapján azon múlik, hogy mennyire jól teljesítenek (Esterman és mtsai, 2014). A legtöbb esetben ez a manipuláció nem csupán jobb teljesítményhez és emelkedett szubjektív feladatmotivációhoz vezet, hanem a mentális fáradtság érzését is csökkenti (Hopstaken és mtsai, 2015a; Hopstaken, van der Linden, Bakker, Kompier és Leung, 2016). Ez alátámasztja azt a nézetet, hogy a mentális fáradtság és a motiváció szorosan összefügg.

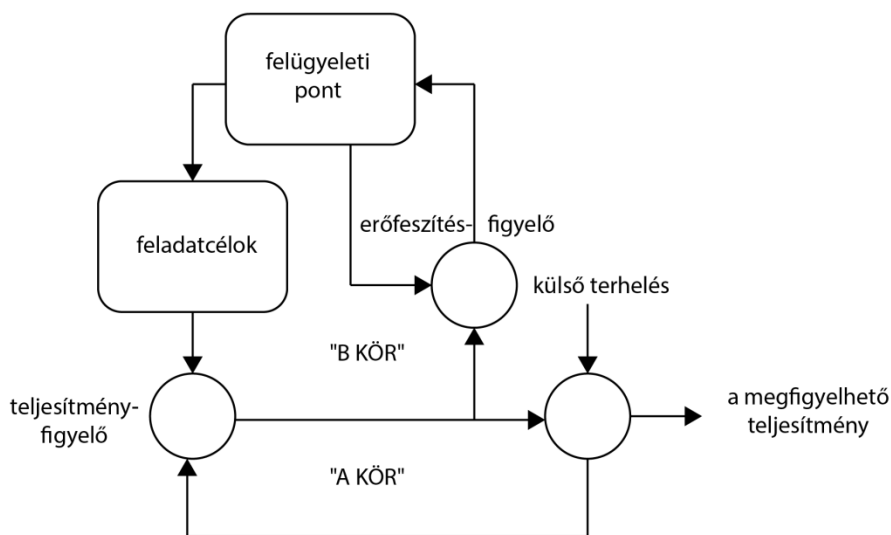
Ezzel szemben viszont vannak olyan eredmények is, amelyek nem magyarázhatóak meg kielégítően a motivációs elmélettel. Például Hopstaken és munkatársai fenn idézett két kísérletében a korai befejezés ígérete csökkentette a mentális fáradtság érzését, de nem kísérleti előtti szintre. Gergelyfi és munkatársai (2015) és Esterman és munkatársai (2014) kutatásában az incentive nem tudták teljesen megakadályozni a teljesítményromlást, ami arra utal, hogy a fáradtság mögött még egyéb faktorok is állnak.

1.5.3 A mentális fáradtság és az erőfeszítés

Hockey (1997) Kompenzációs Kontroll Modellje kínálta az egyik első mechanisztikus leírását annak, hogy milyen belső mechanizmusok szabályozzák a kognitív feladatvégzést egy hosszan tartó, megterhelő helyzetben. Hockey szerint egy ilyen helyzetben a stabil teljesítmény fenntartása egy tudatos folyamat, melyben központi szerepet játszik az erőfeszítés.

A 2. ábra mutatja Hockey elképzelésének vázát. Két fő szabályozási kör szerepel benne. A lenti, „A Kör”, akkor aktiválódik, ha a feladat megoldható extra erőfeszítés nélkül, pusztán a begyakorlott, rutinszerű viselkedés keretei között. A fenti, „B Kör” akkor

aktiválódik, ha ennél többre van szükség. A modell azt feltételezi, hogy a hosszú és rövid távú céloknak megfelelően létezik egy megcélzott teljesítményszint, amit a személy fenn kíván tartani. A megcélzott teljesítményszint magában foglalja, hogy milyen gyorsan kell dolgozni, mennyi hiba engedhető meg, stb. Ezt a megcélzott teljesítményszintet a (tudatos vagy tudattalan) költség-haszon elemzés határozza meg. A modellben teljesítmény-figyelőnek nevezett csomópont elemzi, hogy a megcélzott teljesítményszint és a tényleges teljesítmény milyen viszonyban áll egymással, így szükség esetén növelhető a teljesítmény. A modellben az ún. erőfeszítés-figyelő érzékeli, ha a feladat nehezedik. Szükség esetén az ún. felügyeleti pont veszi át az irányítást, szabályozva az erőfeszítés mértékét. A modell fontos eleme, hogy abban az esetben, ha a feladat követelményei sokkal több erőfeszítést kívánnak meg, mint amennyit a személy az adott feladatra szálni kíván (ez az ún. erőfeszítési hajlandóság, vagy „effort budget”), akkor a feladatcélok is csökkenthetők.



2. ábra. Hockey (1997) Kompenzációs Kontroll Modellje.

Hockey (1997) emellett a megküzdés különböző módozatait is leírja. Az aktív megküzdés (vagy Frankenhaeuser (1986) terminológiájával: „erőfeszítés distressz nélkül”) akkor jelentkezik, ha szükség van plusz erőfeszítésre, de az erőfeszítési hajlandóság maximuma még távol van. Ezzel szemben, ha feladat olyan nehézé válik, hogy ennél jóval

többre van szükség, akkor két lehetőség van. Az ún. fájdalmas megküzdés (illetve „erőfeszítés distresszel”) esetén a személy túllép az előzetesen kitűzött erőfeszítési hajlandóság szintjén, és rövid ideig nagy erőfeszítést téve küzd meg a helyzettel. Hockey szerint ez a megküzdési mód igen nagy költségekkel jár, nő a szubjektív fáradtság és a szorongás, illetve nő a szimpatikus aktiváció és a kortizolszint. Ha a személy nem kíván ilyen költséges megküzdésbe kezdeni, akkor választhatja az ún. passzív megküzdési módszert, amikor a feladatcélok csökkentésével állítja helyre az egyensúlyt. Ha a teljesítmény romlása elkerülhetetlen, de az személyesen nem elfogadható, akkor alakul ki a „az erőfeszítés nélküli distressz”, amely a tehetetlenség depresszív állapotának felel meg. A passzív megküzdés esetén még potenciális lehetőség a feladathelyzetből való kilépés. Ahogy Hockey pikírtan megjegyzi, ez ritka a legtöbb valószínű helyzetben, amely alól kivételt csak az olyan önszabályozta, idői kényszerrel nem jellemezhető feladatok képeznek, mint a tudományos cikkírás.

Hockey (1997) emellett leír több olyan potenciális, negatív következményt, amely a megterhelő helyzetekkel való megküzdés folyamánya lehet. A feladatvégzés során csökkenhet a másodlagos feladatokra szentelt figyelem, egyszerűbb stratégiákat kezd el használni a személy (pl. a munkamemóriát erősen terhelő módszerek elhagyásával) és negatív szubjektív állapotok jelennek meg (fáradtság, szorongás).

Fontos distinkció az előző alfejezettel összevetve, hogy Hockey modellje nem foglalkozik közvetlenül azzal a kérdéssel, hogy az erőforrások merülése vagy motiváció csökkenése okozza-e a mentális fáradtságot, mivel a modell inkább leíró jellegű. A modellben központi szerepet kap a motiváció és az erőfeszítés, de Hockey nem feltételezi, hogy a motiváció feltétlenül csökkenő jelleget mutatna a munkavégzés során. Az erőforrások sem jelennek meg közvetlenül a modellben, ugyanakkor az a feltételezés, hogy a kompenzatorikus erőfeszítésnek ára van, feltételez egy véges kapacitású erőforrást, amelyet az erőfeszítés merít ki.

2 A disszertáció 1. tanulmánya

2.1 Bevezető

Ez a tanulmány a 1.4 fejezetben bemutatott P3a figyelmi intenzitás elmélet empirikus vizsgálata, melyben arra kerestük a választ, hogy a P3a nehézségi hatást okozhatja-e a figyelmi bevonódás változása. Úgy gondolkodtunk, hogy ha a feladatblokkok szintjén lehetséges, hogy eltérő figyelmi bevonódás okozza a P3a nehézségi hatást, akkor az is lehetséges, hogy a feladatnehézség rövid távú (másodperces) változtatása is kiváltja ezt a hatást. Ha bizonyítékot találunk arra, hogy a feladatnehézség rövid távú manipulációja hat a P3a amplitúdóra, az erős érv lenne arra, hogy a P3a nehézség hatást a eredeti paradigmában is a figyelmi bevonódás eltérő szintje okozza.

A jelen tanulmányban ezért létrehoztuk a P3a nehézségi hatást vizsgáló kísérletek ún. „blokkos” és „próbás” verzióját, ahol perces, illetve másodperces időtávon változtattuk a feladatnehézséget, és ennek hatását vizsgáltuk a P3a-ra. A kísérletben a személyeknek arról kellett döntést hozniuk, hogy a célinger kisebb vagy nagyobb, mint a nem sokkal korábban bemutatott sztenderd inger (3. ábra). A feladat a következő, „Módszerek” fejezetben részleteiben is ismertetésre kerül. A sztenderd ingerrel egy időben egy előrejelző inger is megjelent, amely 100%-os bizonyossággal előre jelezte az összehasonlítás nehézségét. Az előrejelző inger a kísérlet próbás verziójában minden egyes kísérleti próbában változhatott, a feladatnehézséget próbáról-próbára változtatva. A kísérlet blokkos verziójában az előrejelző inger csak a kísérleti blokkok között változott. Az esetek kis százalékában, a célinger helyett egy irreleváns inger⁹ volt látható. Ez az inger váltotta ki a P3a-t a kísérletben. Vizuálisan komplex, változatos irreleváns ingereket (pillangókról készült fotókat) használtunk, hogy a sztenderd, a célinger és az irreleváns inger között mindig nagy kiugróságbeli különbség legyen, így módon megelőzve a perceptuális kiugrósághoz kapcsolódó értelmezési problémákat.

A blokkos verzióban az eredeti P3a nehézségi hatás (nagyobb P3a amplitúdó a nehéz blokkokban) replikációját vártuk. Összhangban elképzelésünkkel, hogy a P3a

⁹ Az irreleváns ingert másutt újdonságingernek nevezzük. A P3a nehézségi hatás irodalmában azért használjuk az irreleváns inger kifejezést, mivel a legtöbb kísérletben (lásd: Katayama és Polich, 1998; Sawaki és Katayama, 2006) a sztenderd és célinger melletti harmadik inger nem egy újszerű, változatos vagy komplex inger, hanem egy egyszerű szinuszos hang vagy egy egyszerű geometriai forma.

nehézségi hatásban nagy szerepet játszik a figyelmi bevonódás szintje, a kísérlet próbás verziójában is a P3a hasonló változását vártuk.

2.2 Módszerek

2.2.1 Kísérleti személyek

Összesen 22 fizetett önkéntes vett részt a kísérletben. Egy személy adatait kizártuk a vizsgálatból, mivel a kísérlet utáni interjú alapján a személy sikeresen kitalálta a kísérlet céljait. A fennmaradó és elemzésbe kerülő 21 személy (10 nő, 11 férfi, életkor 18-24 év között, átlag: 21,0, szórás: 1,6 év) jó vagy jóra korrigált látással rendelkezett és önbevallás alapján nem használt központi idegrendszerre ható gyógyszereket, illetve nem volt neurológiai megbetegedése. A kísérleti személyek a kísérleti feladatok megismerése után aláírásukkal egyeztek bele a részvételbe. A kísérlet követte a Helsink Deklarációban foglaltakat és az Egyesített Pszichológiai Kutatási Etikai Bizottság jóváhagyását is elnyerte.

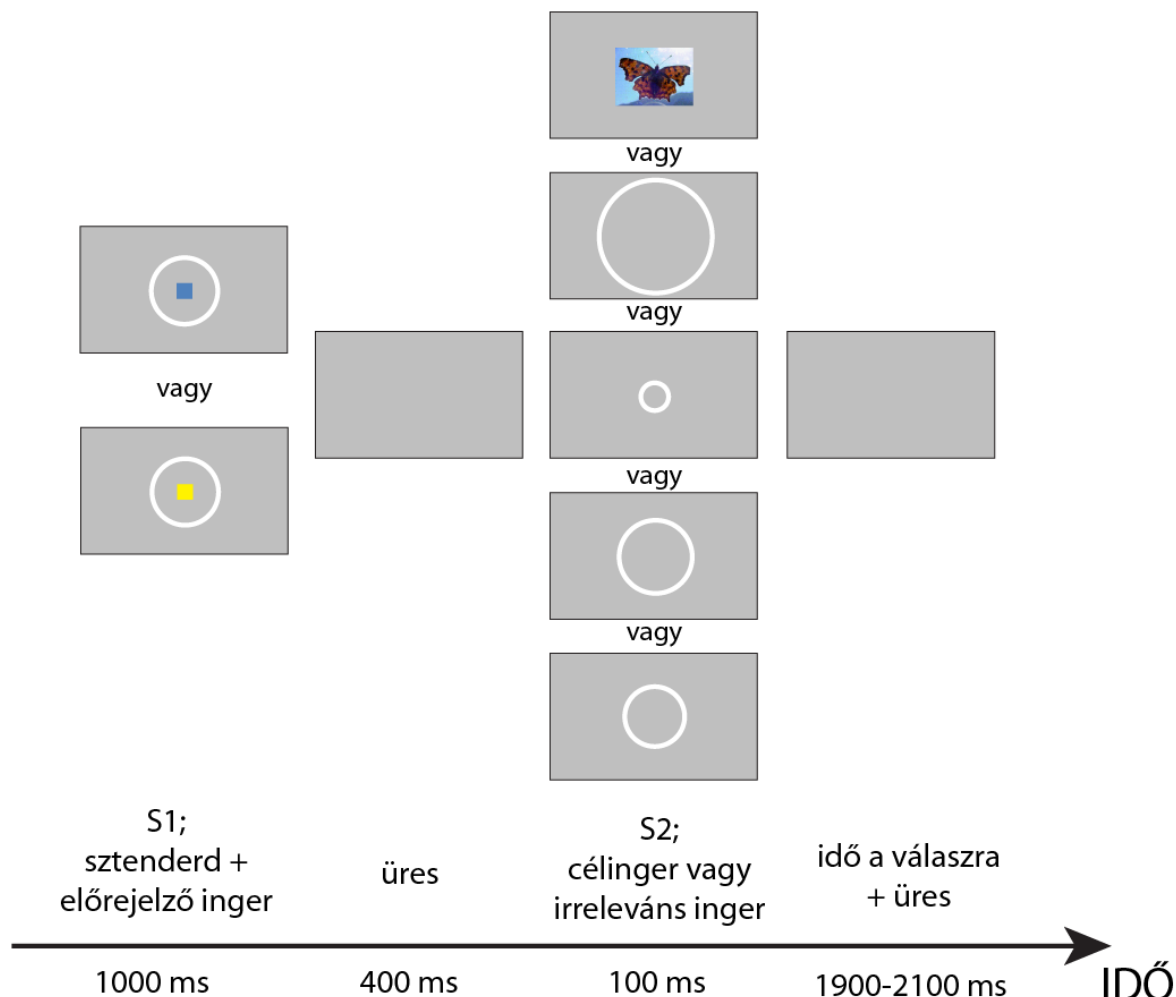
2.2.2 Feladatok

A kísérleti személyek egy kétválasztásos diszkriminációs feladat két verzióját végezték a kísérlet során (lásd: 3. ábra). A feladatuk annak eldöntése volt, hogy egy kör kisebb vagy nagyobb volt, mint az előzőleg látott kör. Egy kísérleti próba a sztenderd, fehér kör (S1, átmérő 6,58 cm, vonalvastagság 0,13 cm) 1000 ms-os bemutatásával kezdődött. A sztenderddel egy időben a kör középpontjában egy színes, négyzet formájú előrejelző inger (vízszintes és függőleges méret: 1,31 cm) is bemutatásra került. A sztenderd inger minden kísérleti próbában és blokkban azonos volt. A képernyő háttérszíne szürke volt. Az előrejelző inger kék vagy sárga színű volt, és előre jelezte az adott kísérleti próbában várható perceptuális összehasonlítás nehézségét. A blokkos kísérleti blokkokban ugyanaz a (könnyű vagy nehéz) előrejelző inger volt megjelenítve a blokk teljes hossza alatt, míg a próbás kísérleti blokkokban az előrejelző inger próbáról-próbára változhatott. Egy fix, 400 ms-os üres képernyő után, az S2 inger került bemutatásra, 100 ms erejéig. Az S2 inger vagy egy célinger (88%-os valószínűséggel) vagy egy irreleváns inger (12%-os valószínűséggel) volt.

A célingerek a sztenderd inger középpontjával megegyező középpontú, ugyanolyan vonalvastagságú, fehér körök voltak. A célinger kisebb vagy nagyobb méretű volt, mint a sztenderd. A kettő közötti különbség lehetett kicsiny (a célinger a sztenderd méretének 110 vagy 90%-a volt; „nehéz célingerek”) vagy nagy (a célinger a sztenderd méretének 170 vagy 30%-a volt; „könnyű célingerek”). Egy adott blokkos blokkban csak kétféle célinger került bemutatásra (két „könnyű” vagy két „nehéz célinger”), míg egy próbás blokkban négyféle (két „könnyű” és két „nehéz célinger”). A két (blokkos verzió) vagy négy (próbás verzió) célinger egyenlő valószínűséggel jelenhetett meg.

Az irreleváns ingerek egyedi, nem ismétlődő, téglalap formájú, pillangókat ábrázoló fotók voltak (vízszintes méret: 7,51 cm, függőleges méret: 5,27 cm), melyeket a képernyő közepén mutattunk be. Az S2 inger bemutatását követően 1900-2100 ms erejéig üres képernyő volt látható.

A kísérleti személyek a jobb és bal kezükben tartott egy-egy nyomógomb megnyomásával jelezték, hogy a célinger kisebb vagy nagyobb volt, mint a sztenderd inger. A kísérleti személyek az irreleváns ingerekkel kapcsolatban azt az instrukciót kapták, hogy ne foglalkozzanak velük.



3. ábra. A kísérleti ingerek a feladat próbás verziójában. A blokkos verzióban egyféle előrejelző inger volt megjelenítve a teljes feladatblokk során, illetve csak kétféle célinger került megjelenítésre.

A próbás verzióban a könnyű és nehéz próbák sorrendje random volt. Az S2 ingerek sorrendje kvázi random volt, a megkötés szerint egy irreleváns ingert mindig legalább két célinger követett. Egy blokkban 100 próba került megjelenítésre, amelynek a hossza így kb. 6 perc volt. Tizenhat random sorrendű blokkot mutattunk be: négy könnyű blokkos blokkot, négy nehéz blokkos blokkot és nyolc próbás blokkot. A kísérleti személyek az egyes blokkok végén visszajelzést kaptak teljesítményükről.

A feladat instrukciója során világosan elmagyaráztuk a kísérleti személyeknek a feladatok felépítését. Egyrészt elhangzott, hogy az egyik előrejelző inger után olyan ingerek

fognak érkezni, amelyek kis mértékben különböznek a sztenderdtől, míg a másik előrejelző inger után olyanok, amelyek nagy mértékben különböznek a sztenderdtől. Másrészt jeleztük, hogy bizonyos blokkokban az előrejelző inger állandó lesz, más blokkokban viszont próbáról próbára változhat. A kísérlet instrukciójában továbbá hangsúlyoztuk mind a gyorsaság, mind a pontosság fontosságát.

2.2.3 Eljárás

A kísérleti személyek egy mérsékeltén megvilágított, hangszigetelt és elektromos zajtól védett EEG kamrában foglaltak helyet. Egy kényelmes, lábtartós székben ülve 120 cm-re helyezkedtek el a számítógép LCD képernyőjétől. Miután az EEG-sapka felhelyezésre került, a kísérleti személyek 3 db, egyenként 3 perces gyakoroló blokkot végeztek el, melyek sorrendje az alábbi volt: egy könnyű blokkos blokk, egy nehéz blokkos blokk, egy próbás blokk. A gyakorló blokkok során a személyek minden egyes próba után kaptak visszajelzést a válaszuk helyességéről. A gyakorló blokkokban is szerepeltek irreleváns ingerek, melyek az éles kísérlet ingereitől különbözőek voltak. Az éles kísérlet befejezése után a kísérleti személyeket az ún. tölcser technika (Bouchard, 1976) segítségével kikérdeztük, hogy nem ismerték-e fel a kísérlet fő célját (t.i. hogy a nehézség változása hogyan befolyásolja az irreleváns ingerekre adott agyi válaszokat).

2.2.4 EEG rögzítés

Az EEG-t Synamp 2 erősítővel (Compumedics, Victoria, Ausztrália) rögzítettük, 1000 Hz mintavételi frekvencián, DC és 100 Hz között. A 64 elektróda a Nemzetközi 10-20-as Rendszer alapján került felhelyezésre. Az ezüst/ezüst-klorid elektródák egy rugalmas EEG sapkában (EASYCAP, Herrsching, Németország) voltak rögzítve. A referencia elektróda a jobb mastoidon, a föld elektróda a homlok alsó részén volt. A horizontális szemmozgásokat a szemek külső oldalán elhelyezett elektródák segítségével monitoroztuk. Mivel ICA-t (independent component analysis, független komponens elemzés) kívántunk használni, amely képes a pislogás és vertikális szemmozgások okozta műtermékek kiszűrésére csupán a frontális EEG csatornák felhasználásával, ezért a szem alá nem helyeztünk elektródát.

2.2.5 Adatelemzés

Viselkedési adatok

A feladatvégzés pontosságát a helyes válaszok százalékaként határoztuk meg. A célingerek esetében helyes válasznak azokat a reakciókat tekintettük, ahol a helyes gombnyomás az inger megjelenése utáni 150-1100 ms-ban történt. Az irreleváns ingerek esetében a helyes válasz a gombnyomás hiánya volt. Egy adott kondíció és ingerfajta esetében rögzített reakcióidők közül a medián reakcióidőt tekintettük reprezentatívnak, figyelembe véve, hogy a medián, mint középérték-fajta, nem érzékeny a reakcióidők tipikusan ferde eloszlására. Mind a pontosság, mind a reakcióidő elemzése során az adatokat összeajtottuk aszerint, hogy a célinger kisebb vagy nagyobb volt, mint a sztenderd, viszont megtartottuk a Nehézség faktor két szintjét (könnyű, illetve nehéz).

A pontosság és reakcióidő elemzésére ismételt méréses varianciaanalízist (ANOVA) használtunk, a Feladatverzió (blokkos, próbás) és a Nehézség (könnyű, nehéz) személyen belüli faktorok alkalmazásával. A hatásnagyság közlésére a részleges négyzetes eta (partial eta squared) mutatót (η_p^2) használjuk. Az utólagos (post-hoc) elemzések során a Tukey HSD tesztet alkalmaztuk.

Eseményhez kötött potenciálok

Az EKP-kat Matlabban (Mathworks, Natick, USA) elemeztük EEGLAB (Delorme és Makeig, 2004) funkciók felhasználásával. Az eredetileg 1000 Hz-cel mintavételezett adatokon 250 Hz-es mintavételi frekvenciával adatredukciót végeztünk, majd a nagy amplitúdójú és nem gyakori műtermékeket eltávolítottuk. Annak érdekében, hogy minél több kísérleti próba kerüljön be az elemzésbe, de ne kelljen erős felüláteresztő szűréssel (amely az ICA algoritmus használata előtt javallott) torzítani az adatokat, a kiterjesztett ICA elemzést felüláteresztő szűrővel is erősebben szűrt (0,5-30 Hz) adatokon végeztük, majd a kapott ICA súlyokat az enyhébb mértékben szűrt (0,01-30 Hz) adatsorokra vittük át (a módszerről lásd: Winkler, Debener, Muller és Tangermann, 2015). Ez utóbbi szűrés során Kaiser ablakos FIR szűrőt használtunk (Widmann, Schröger és Maess, 2015) (az átviteli sáv eltérése: 0,001 Hz, átmeneti sáv szélessége: 0,1 Hz, illetve 7,5 Hz). A pislogást vagy szemmozgást tükröző ICA komponenseket vizuális analízis alapján azonosítottuk, majd kizártuk.

Az S2 ingerek által kiváltott EKP esetében az EEG epochokat az S2 inger megjelenéséhez viszonyított -100 és +800 ms közötti időtartamban alakítottuk ki. Az S1 ingerek esetében az epoch az S1 inger megjelenéséhez viszonyított -100 és +1400 ms közötti időtartamot tartalmazta. Az epochokat az ingerek megjelenése előtti szakaszhoz korrigáltuk (az inger előtti szakasz amplitúdó-értékeinek átlagát levontuk az inger utáni szakasz amplitúdó-értékeiből). A hibás választ vagy extrém amplitúdó-értéket ($\pm 70 \mu V$ a frontális vagy $\pm 100 \mu V$ a hátulsó elektródákon) tartalmazó epochokat kizártuk a további elemzésből. Végül az adatokat a kétoldali mastoid elektródák átlagához viszonyítottuk. A különböző fajta irreleváns ingerek esetében egy EKP átlagosan 42,5 (szórás: 7,1) epoch átlagából alakult ki. Az S1 ingerek esetében ez a szám 330,5 (szórás: 87,6) volt. Mindkét esetben a kondíciók között elhanyagolható különbség volt a tekintetben, hogy hány epoch átlagából alakult ki egy EKP.

Az amplitúdó-mérő ablakokat Luck és Gaspelin (2017) módszere (ún. collapsed functional localizer approach) alapján alakítottuk ki: az adatokat kísérleti személy és kondíció szerint összeátlagoltuk, és az ezen a görbén megfigyelhető P3a csúcsa lett az latencia, amely az amplitúdó-mérő ablakunk középpontja lett. Ezt az ablakot használtuk a későbbiekben minden személy és kondíció esetében az amplitúdók lemerésére.

Az irreleváns ingerek által kiváltott P3a jellemzően 300 és 400 ms között éri el a csúcsát a centrális vagy fronto-centrális középvonali elektródákon (Cz, illetve FCz). A P3a esetünkben ténylegesen ezeken az elektródákon volt megfigyelhető, ezért az amplitúdókat az Fz, FCz és Cz csatornákon mértük le. A Cz csatornától poszterior irányban az EKP-t egy nagy, parietális komponens uralta, amit P3b-ként azonosítunk. A P3a amplitúdókat 100 ms széles ablakban mértük le. Ez az ablak lefedte a P3a egészét, anélkül, hogy a szomszédos N2 és P3b komponensek belekerültek volna a mérésbe. Az amplitúdókat ismételt mérések ANOVA segítségével hasonlítottuk össze, Feladatverzió (blokkos, próbás), Nehézség (könnyű, nehéz) és Elektróda (Fz, FCz, Cz) faktorokkal.

Az S1 inger által kiváltott EKP-k mérése során teljes mértékben Schevernels, Krebs, Santens, Woldorff és Boehler (2014) módszerét követtük. A korai (700-1100 ms) és késői CNV (1100-1400 ms) hullámot három centrális (C1, Cz, C2) csatornán mértük le, és egy Feladatverzió (blokkos, próbás), Nehézség (könnyű, nehéz) és Elektróda (C1, Cz, C2) faktorokat tartalmazó ANOVÁ-val elemeztük.

A szfericitás sérülése esetén a Greenhouse-Geisser korrekciót alkalmaztuk. Mivel a célinger által kiváltott EKP a tanulmány szempontjából kisebb jelentőséggel bírt, azt nem közöljük a jelen disszertációban.

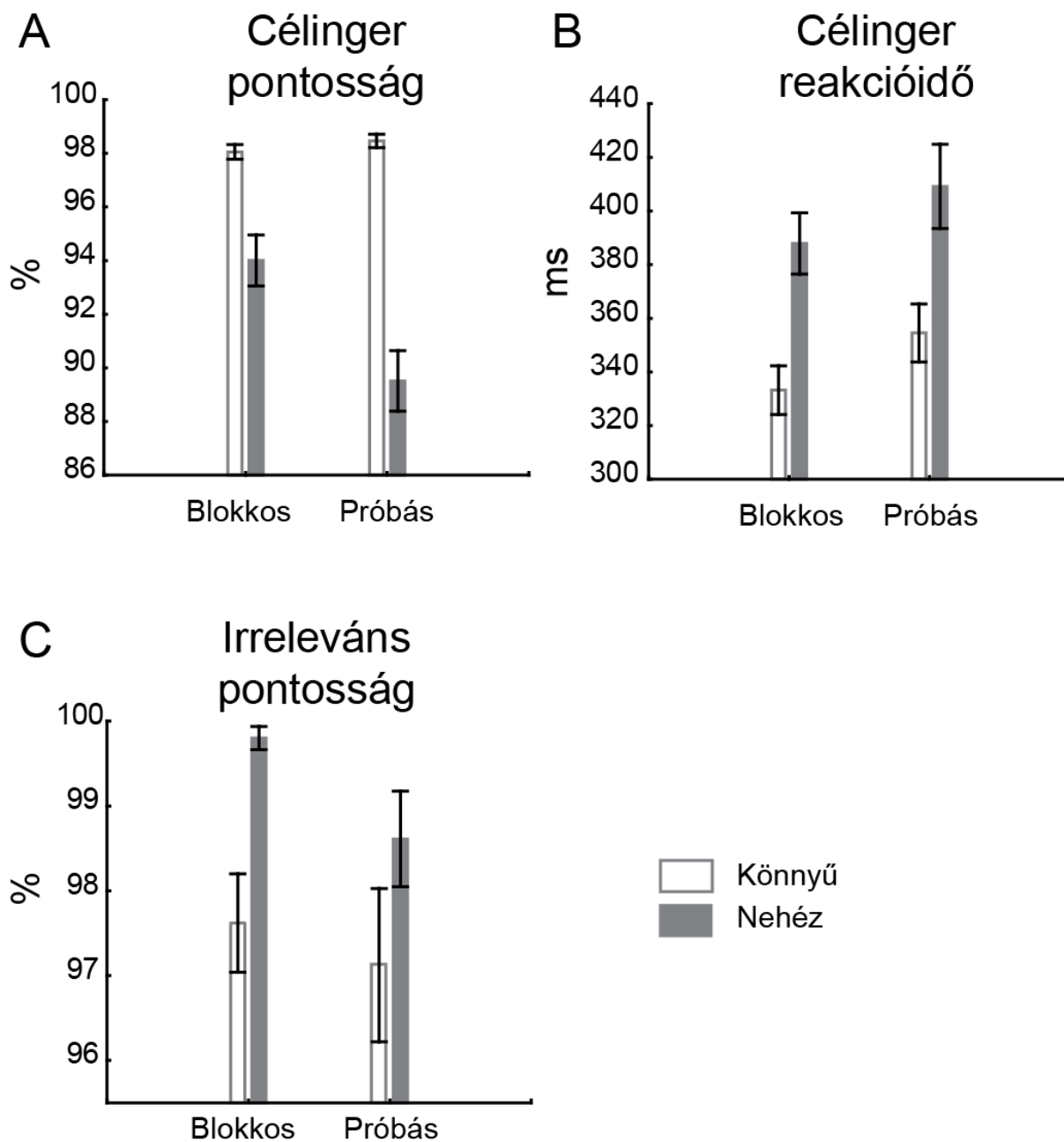
2.3 Eredmények

2.3.1 Viselkedéses eredmények

A 4. ábra A részén tekinthető meg a célingerekre elért pontosság. A kísérleti személyek jelentősen pontosabbak voltak a könnyű, mint a nehéz kondíciókban ($F(1, 20)=56,4$, $p<0,0001$, $\eta_p^2=0,74$), alátámasztva a feladatnehézség sikeres manipulációját. A pontosság magasabb volt a blokkos, mint a próbás feladatverzióban ($F(1, 20)=19,9$, $p<0,001$, $\eta_p^2=0,50$), ami valószínűleg annak köszönhető, hogy a blokkos verzióban kevesebb lehetséges S2 inger volt, mint a próbás verzióban, így azokra könnyebb volt felkészülni. A két faktor közötti interakció is szignifikáns volt ($F(1, 20)=38,15$, $p<0,0001$, $\eta_p^2=0,66$), ami úgy magyarázható, hogy a Feladatverzió főhatást a nehéz kondíció váltotta ki, ugyanis a pontosság a két könnyű kondíció között nem különbözött egymástól ($p=0,89$), míg a két nehéz kondíció között igen ($p<0,001$).

A célingerekre elért reakcióidő a 4. ábra B részén látható. Mind a Nehézség, mind a Feladatverzió főhatás szignifikáns volt ($F(1, 20)=120,4$, $p<0,0001$, $\eta_p^2=0,86$ és $F(1, 20)=15,5$, $p<0,001$, $\eta_p^2=0,44$); a reakcióidők gyorsabbak voltak a könnyű, mint a nehéz, illetve a blokkos, mint a próbás kondíciókban. Az interakció nem volt szignifikáns ($F(1, 20)<0,1$, $p=0,99$, $\eta_p^2<0,01$).

Az irreleváns ingerekre elért pontosság a 4. ábra C részén látható. A szignifikáns Nehézség főhatás ($F(1,20)=9.9$, $p<0,01$, $\eta_p^2=0,33$) azt jelzi, hogy a kísérleti személyek alacsonyabb pontosságot értek el (több téves riasztást követtek el) a könnyű, mint a nehéz kondíciókban. A többi hatás nem volt szignifikáns (Feladatverzió főhatás: $F(1, 20)=3,0$, $p=0,098$, $\eta_p^2=0,13$, Nehézség $\times$ Feladatverzió interakció: $F(1, 20)=0,9$, $p=0,37$, $\eta_p^2=0,04$).



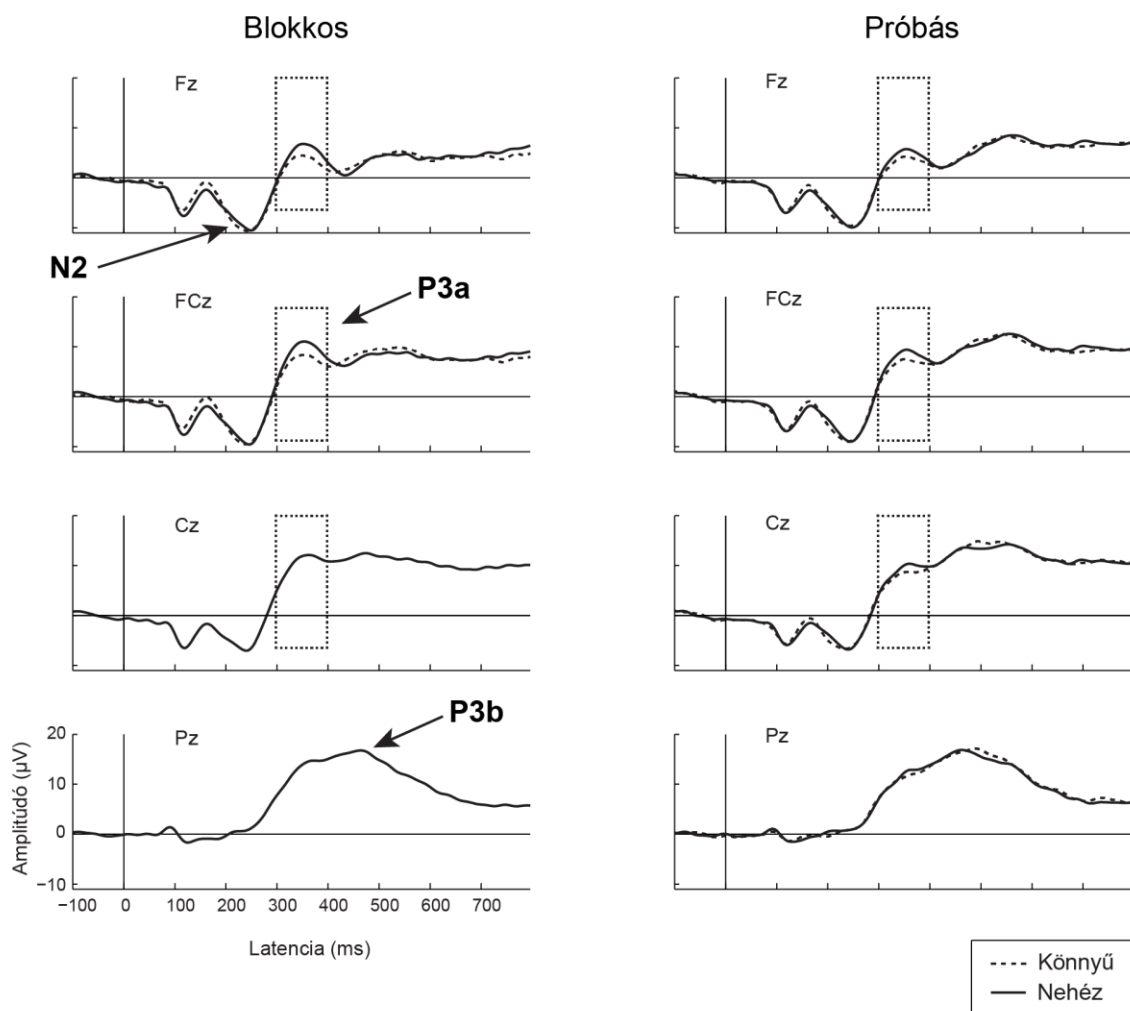
4. ábra. Viselkedési eredmények. A) Pontosság (helyes válaszok százaléka) a célingerekre. B) Reakcióidő a célingerekre. C) Pontosság (a helyes elutasítások százaléka) az irreleváns ingerekre. A hibasávok a sztenderd hibát jelzik.

2.3.2 Eseményhez kötött potenciálok

Irreleváns ingerek

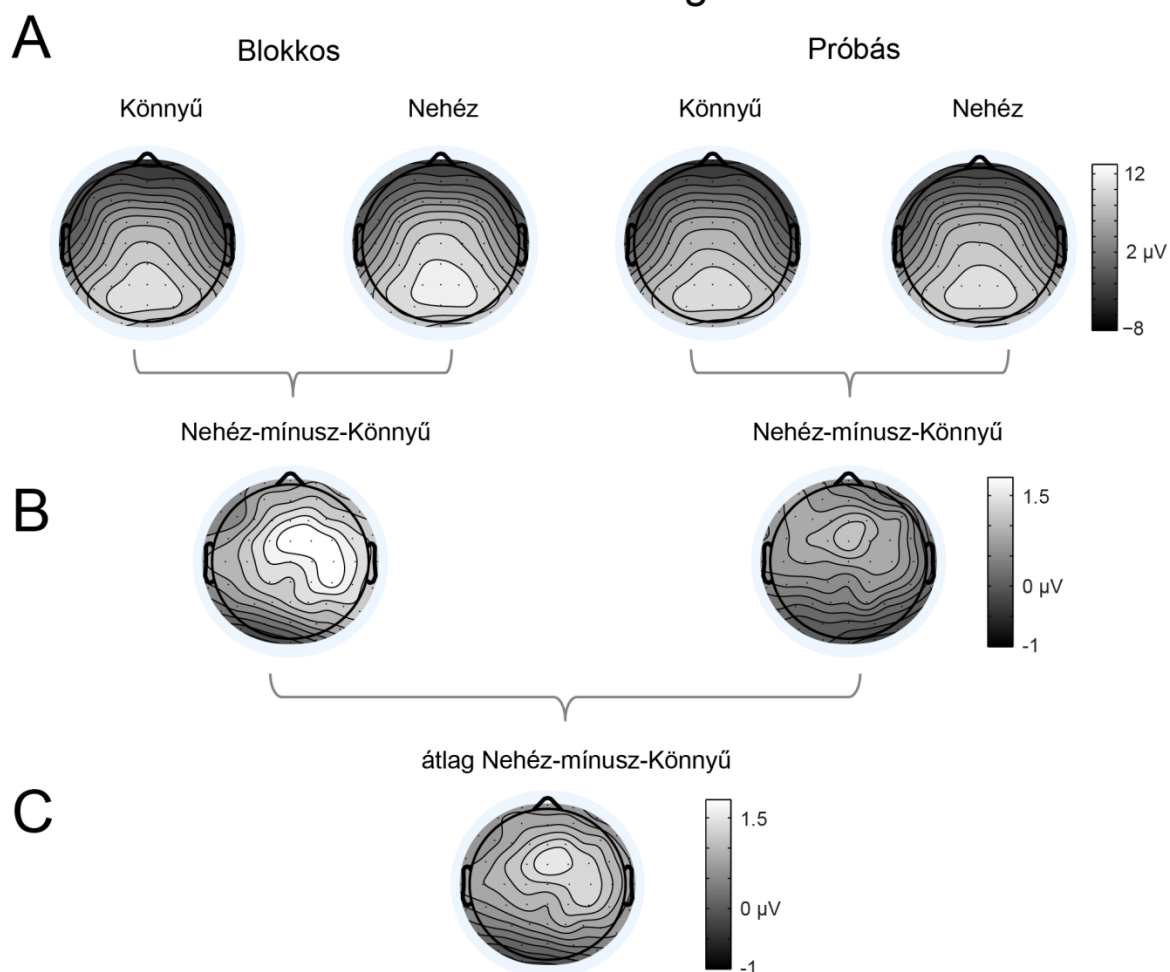
Az irreleváns ingerek által kiváltott EKP-k az 5. ábrán láthatóak. 200 és 300 ms között egy frontálisan maximális negatív hullám, egy vizuális N2 azonosítható. Ezt követően egy fronto-centrális P3a azonosítható 300 és 400 ms között, mely 352 ms-nál érte el csúcsát az FCz csatornán. Ahogy a téri eloszlás (6. ábra A része) mutatja, az EKP amplitúdók ebben a korai sávban is parietálisan maximálisak, a P3b korai részének köszönhetően. 400 ms-tól kezdődően a P3b dominálja a hullámformát mind a centrális, mind a parietális csatornákon. A 6. ábra B és C részén követhető nyomon a Nehéz-mínusz-Könnyű különbségpotenciál téri eloszlása, amely a P3a elvárt, fronto-centrális eloszlását mutatja. A Nehéz-mínusz-Könnyű különbségpotenciál csúcsa 348 ms volt a blokkos, 360 ms a próbás feladatverzióban.

Irreleváns inger



5. ábra. Az irreleváns inger által kiváltott EKP-k. A szaggatott vonallal rajzolt téglalap a P3a mérési ablakát jelzi.

Irreleváns inger



6. ábra. A P3a téri eloszlása 304 és 404 ms között. A) Az irreleváns inger által kiváltott EKP-k. A hullámformát a parietális P3b uralja, emiatt a fronto-centrális P3a kevésbé kivehető. B) Nehéz-mínusz-Könnyű különbségpotenciál a blokkos és a próbás feladatverzióban, az elvárható fronto-centrális maximummal. C) A blokkos és próbás verzió átlagából képzett Nehéz-mínusz-Könnyű különbségpotenciál.

A 304 és 404 ms¹⁰ közötti átlagos P3a amplitúdó statisztikai elemzése a következő eredményeket szolgáltatott. Az Elektroda főhatás szignifikáns volt ($F(2, 40)=38,41$, $p<0,00001$, $\eta_p^2=0,66$), jelezve, hogy a P3a amplitúdója nagyobb volt az anterior (Fz), mint a posterior (Cz) csatornán, és közbülső középén (FCz) (minden p érték $<0,05$ legalább). A Feladatverzió főhatás nem érte el a szignifikanciát ($F(1, 20)=1,18$, $p=0,29$, $\eta_p^2=0,06$). A

¹⁰ Az amplitúdó-mérési ablak a P3a csúcsától vett ± 50 ms-ként lett előzetesen meghatározva. Ez 302-402 ms közötti ablakot eredményezne, de a mintavételi frekvencia lecsökkentése miatt adatpontunk csak 300, 304, 400 and 404 ms-nál volt. A 300-400 ms közötti mérési ablak a jelenlegi elemzéssel megegyező eredményt adott.

legfontosabb eredmény azonban, hogy várakozásainknak megfelelően a Nehézség főhatás szignifikáns értékeket mutatott ($F(1, 20)=4,65$, $p=0,043$, $\eta_p^2=0,19$): a P3a amplitúdója magasabb volt a nehéz ($M=7,59 \mu V$, $SE=4,11$), mint a könnyű kondíciókban ($M=6,08 \mu V$, $SE=3,62$). A Feladatverzió $\times$ Nehézség interakció nem volt szignifikáns ($F(1, 20)=0,49$, $p=0,49$, $\eta_p^2=0,02$). A Nehézség szignifikáns mértékben befolyásolta a P3a amplitúdókat a hipotézisünknek megfelelő nehéz > könnyű irányban, anélkül, hogy e tekintetben különbségek jelentkeztek volna a feladat blokkos és próbás verziói között.

A Feladatverzió $\times$ Elektroda interakció szignifikáns volt ($F(2, 40)=11,65$, $p<0,001$, $\eta_p^2=0,37$). A Tukey HSD teszt eredményei szerint a P3a amplitúdója magasabb volt a blokkos, mint a próbás feladatverzióban az FCz és Cz csatornáknál (p értékek $<0,01$), de nem az Fz csatornánál ($p=0,22$). Mivel ebben az interakcióban nem szerepelt a Nehézség faktor, ez az eredmény a kísérlet fő kérdése (vagyis hogy a feladat nehézsége befolyásolja-e a P3a amplitúdóját) szempontjából másodlagos eredménynek tekinthető. A többi interakció nem érte el a szignifikanciát (Nehézség $\times$ Elektroda: $F(2, 40)=2,31$, $p=0,13$, $\eta_p^2=0,10$, hármas interakció: $F(2, 40)<0,01$, $p=0,97$, $\eta_p^2<0,01$). Az 1. táblázat tartalmazza a P3a átlag amplitúdó-értékeit.

1. táblázat. Az irreleváns inger által kiváltott P3a amplitúdója az inger megjelenése utáni 304-404 ms között.

	Fz		FCz		Cz	
	Könnyű	Nehéz	Könnyű	Nehéz	Könnyű	Nehéz
	<i>M (SD)</i>	<i>M (SD)</i>	<i>M (SD)</i>	<i>M (SD)</i>	<i>M (SD)</i>	<i>M (SD)</i>
Blokkos	3,09 (6,25)	4,92 (7,29)	6,99 (6,91)	9,06 (8,15)	8,89 (7,44)	10,55 (8,87)
Próbás	3,11 (6,6)	4,27 (7,1)	6,40 (7,42)	7,78 (8,42)	7,99 (8,35)	8,95 (9,38)

A válaszkészültség hatásának kizárása

Az eddigi eredmények alátámasztották a P3a nehézség hatás jelenlétét mind a blokkos, mind a próbás feladatverzióban. A viselkedéses eredmények azonban felhívták a

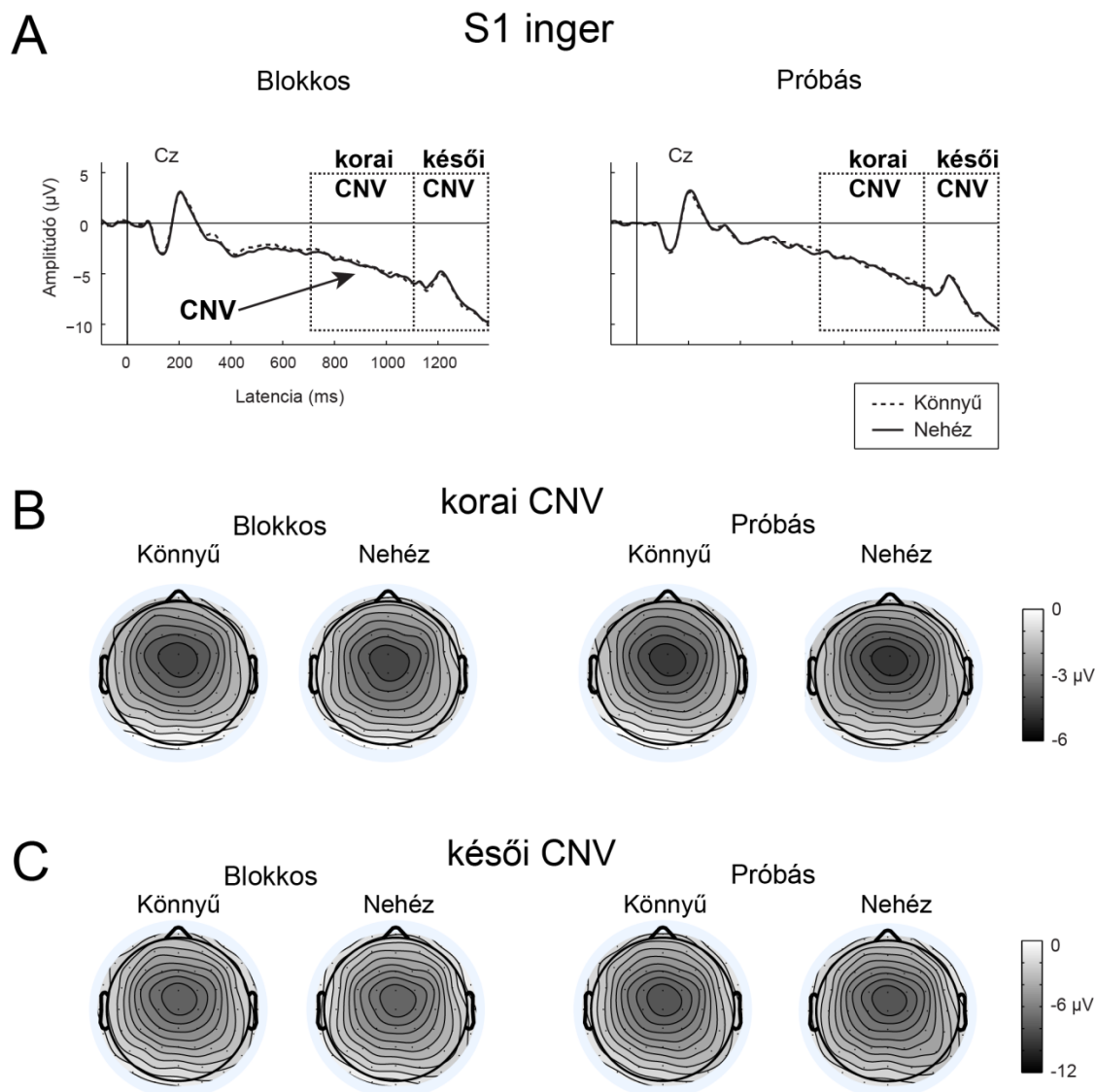
figyelmet egy lehetséges alternatív magyarázatra: az irreleváns inger esetében megjelenő téves riasztások aránya magasabb volt a könnyű, mint a nehéz kondícióban. Ez a hatás lehetséges, hogy a különböző kondíciók közötti eltérő válaszadási stílus következménye. A kísérleti személyek elképzelhető, hogy egy gyorsabb, kevésbé megfontolt válaszadási stílust követtek a könnyű blokkokban, illetve próbákban, mivel a sztenderd és a célinger elkülönítése nagyon könnyű feladat volt. Ezzel szemben a nehéz blokkokban, illetve próbákban a kísérleti személyek sokkal megfontoltabb válaszokat adtak, mivel a sztenderd és a célinger elkülönítése meglehetősen nehéz feladat volt.

A téves riasztásban meglévő különbségek e magyarázat alapján az eltérő motoros válaszkészültséget jelezhetik. Amikor a kísérleti személyek könnyű kondíciókban gyors, kevésbé megfontolt válaszok adására „álltak be”, akkor egy sokkal nagyobb válaszkészültséget kellett legyőzniük, mikor a célinger helyett egy irreleváns inger futott be. A válaszkészültség legyőzése a szaknyelvben a válaszgátlásnak felel meg. A válaszgátlás több EKP komponensben is központi szereppel bír, kezdve a kb. 250 ms csúcslatenciájú nogo N2-ben vagy a 600 ms körüli nogo P3-ban. Falkenstein, Hoormann és Hohnsbein (1999) arra is rámutatott, hogy téves riasztások aránya milyen fontos szerepet játszik a nogo N2 amplitúdójának alakulásában.

Ezek miatt lehetséges, hogy ami a jelen kísérletben egy P3a hatásnak tűnik, az valójában egy nogo N2-höz köthető hatás. A helyzet tisztázására végeztünk egy további elemzést, melyben a könnyű és nehéz kondíciók közötti téves riasztás különbséget korreláltattuk a P3a hatás nagyságával. A P3a hatást úgy definiáltuk, mint a könnyű és nehéz kondíciókban mért P3a amplitúdójának különbsége. Ha a válaszgátlás okozza az amplitúdók változását, akkor jelentős negatív irányú korrelációt kell találnunk a két változó között (akinél sokkal több a téves riasztás a könnyű, mint a nehéz kondícióban, tehát vélhetően nagy a legátlandó válaszkészítetés, ott jóval nagyobb kell, hogy legyen a különbség a könnyű és nehéz kondíciókban mért P3a között). Noha a korrelációk az elvárt negatív irányba mutattak (blokkos feladatverzió: Spearman korreláció = -0,27; próbás feladatverzió: Spearman korreláció = -0,07), a korrelációk meglehetősen kicsik voltak, és nem érték el a szignifikanciát (blokkos: $p=0,24$, próbás: $p=0,76$). Ez az elemzés alapján kevésbé valószínű magyarázatnak tűnik, hogy a válaszkészítetés jelentős szerepet játszott a megfigyelt P3a hatásban.

S1 ingerek

A sztenderd és az előrejelző inger együtteséből álló S1 inger egy vizuális kiváltott választ váltott ki 100-300 ms között, amit egy CNV követett (7. ábra A része). 1150 és 1300 ms között egy kis amplitúdójú EKP látható a CNV tetején, amely az S1 inger 1000 ms-nál történő eltűnését tükrözi. A CNV korai (700 és 1100 ms között) és késői (1100 és 1400 ms között) része is a fronto-centrális csatornákon volt maximális (7. ábra B és C része).



7. ábra. A) Az S1 inger által kiváltott EKP-k. A szaggatott vonallal rajzolt téglalap a korai és késő CNV mérési ablakát jelzi. B) A korai CNV téri eloszlása. Az ábra az inger megjelenése utáni 700-1100 ms közötti időszak átlagos amplitúdó-értékeit mutatja. C) B) A késői CNV téri eloszlása (az inger megjelenése utáni 1100-1400 ms alatt).

A CNV korai részének statisztikai elemzése során nem találtunk se Feladatverzió ($F(1, 20)=1,11$, $p=0,30$, $\eta_p^2=0,05$), se Nehézség ($F(1, 20)=0,05$, $p=0,82$, $\eta_p^2<0,01$) főhatást. Az Elektroda főhatás ellenben szignifikáns volt ($F(2, 40)=10,00$, $p<0,001$, $\eta_p^2=0,33$), köszönhetően annak, hogy a Cz csatornán nagyobb (negatívabb) CNV volt mérhető, mint a két laterális (C1 és C2) elektródán (Tukey HSD legalább $p<0,05$). Az amplitúdók a C1 és

C2 elektróda között nem különböztek egymástól ($p=0,35$). Az interakciók nem érték el a szignifikanciát.

A CNV késői részének elemzése során tendenciaszintű Feladatverzió főhatást találtunk ($F(1, 20)=4,02$, $p=0,059$, $\eta_p^2=0,17$): az amplitúdók nagyobbak (negatívabbak) voltak a próbás, mint a blokkos feladatverzióban. Ez úgy értelmezhető, hogy a kísérleti személyek nagyobb figyelmet fordítottak az előrejelző ingerekre a feladat próbás verziójában, ugyanis itt az előrejelző ingerek több információt nyújtottak a következő kísérleti próbáról, mint a blokkos verzióban. A Nehézség főhatás nem volt szignifikáns ($F(1, 20)=0,09$, $p=0,77$, $\eta_p^2<0,01$). Hasonlóan a korai CNV-hez, az Elektróda főhatás ebben az esetben is szignifikáns volt ($F(2, 40)=12,68$, $p<0,0001$, $\eta_p^2=0,39$), köszönhetően a Cz-n mérhető magasabb amplitúdóknak (a két laterális csatorna itt sem tért el egymástól, $p=0,27$). Az interakciók ez esetben sem érték el a szignifikancia-szintet.

Részdiszkusszió

Hipotézisünknek megfelelően egyértelmű bizonyítékokat találtunk arra, hogy a P3a amplitúdója függ a figyelmi bevonódástól, ugyanis mind a blokkos, mind a próbás feladatverzióban a P3a amplitúdója magasabb volt a nehéz, mint a könnyű helyzetben. A korrelációs elemzésünk azt az alternatív magyarázatot is kizárta, hogy az eltérő válaszkészítetés okozta volna ezeket az eredményeket.

Az S1 inger által kiváltott EKP-kat azért elemeztük, mert a hasonló kísérleti paradigmákban alkalmazott előrejelző ingerek jellemzően kiváltják a CNV komponenst (lásd: Schevernels és mtsai, 2014). A CNV az anticipatorikus figyelem neurális jele (Brunia, van Boxtel és Böcker, 2012), és jelenléte igazolhatja azt, hogy a kísérleti személyek az előrejelző ingert felhasználva előkészültek a célingerre. Mivel az eredmények alapján a CNV az összes kondícióban detektálható volt, méghozzá meglehetősen nagy amplitúdókkal, igazoltnak tekinthetjük, hogy a kísérleti személyek figyeltek az előrejelző ingerre.

Kérdés azonban, hogy a kísérleti személyek hogyan használták ezeket az előrejelző ingereket. Két lehetséges magyarázat kínálkozik. Az első, hogy, összhangban a kísérlet céljaival, a kísérleti személyek specifikus (a célingerhez köthető) információkat szereztek ebből, vagyis felkészültek arra, hogy könnyű vagy nehéz lesz az aktuális próba. Ezt a

magyarázatot alátámasztotta volna, ha nagyobb CNV amplitúdót találunk a próbás feladatverzió nehéz kondíciójában, mint a könnyűben. Mivel azonban ez nem így történt (a CNV amplitúdót nem befolyásolta a nehézség), nem zárhatjuk ki a második eshetőséget, hogy a kísérleti személyek csupán idői információkat nyertek ki az előrejelző ingerből. Más szóval, az előrejelző inger segített nekik abban, hogy mikor fog érkezni az S2 inger, és így felgyorsíthatták a válaszukat.

Annak igazolására, hogy a kísérleti személyek a feladatokban aktívan használják az előrejelző ingereket, és ez nem merül ki abban, hogy idői információkat szereznek ezekből, lefolytattunk egy viselkedéses kísérletet. Ebben a kísérletben a kísérlet próbás verzióját némileg átalakítottuk, úgy, hogy informatív és nem-informatív előrejelző ingerek is helyet kapjanak benne.

2.3.3 Kiegészítő kísérlet

Informatív és nem-informatív előrejelző ingerek is szerepeltek ebben a kísérletben. Az informatív előrejelző ingerek (sárga vagy kék négyzet) – hasonlóan az első kísérlethez – előre jelezték, hogy az adott próba könnyű vagy nehéz lesz. A nem-informatív előrejelző inger (fehér négyzet) nem adott ilyen információt, utána következhetett könnyű és nehéz próba is. A kétféle ingerre adott viselkedéses teljesítmény (reakcióidő és pontosság) összehasonlításából azt reméltük, hogy világossá válik, hogy az előrejelző ingerekből szereznek-e a kísérleti személyek célinger-specifikus információkat vagy csak időieket.

Módszerek

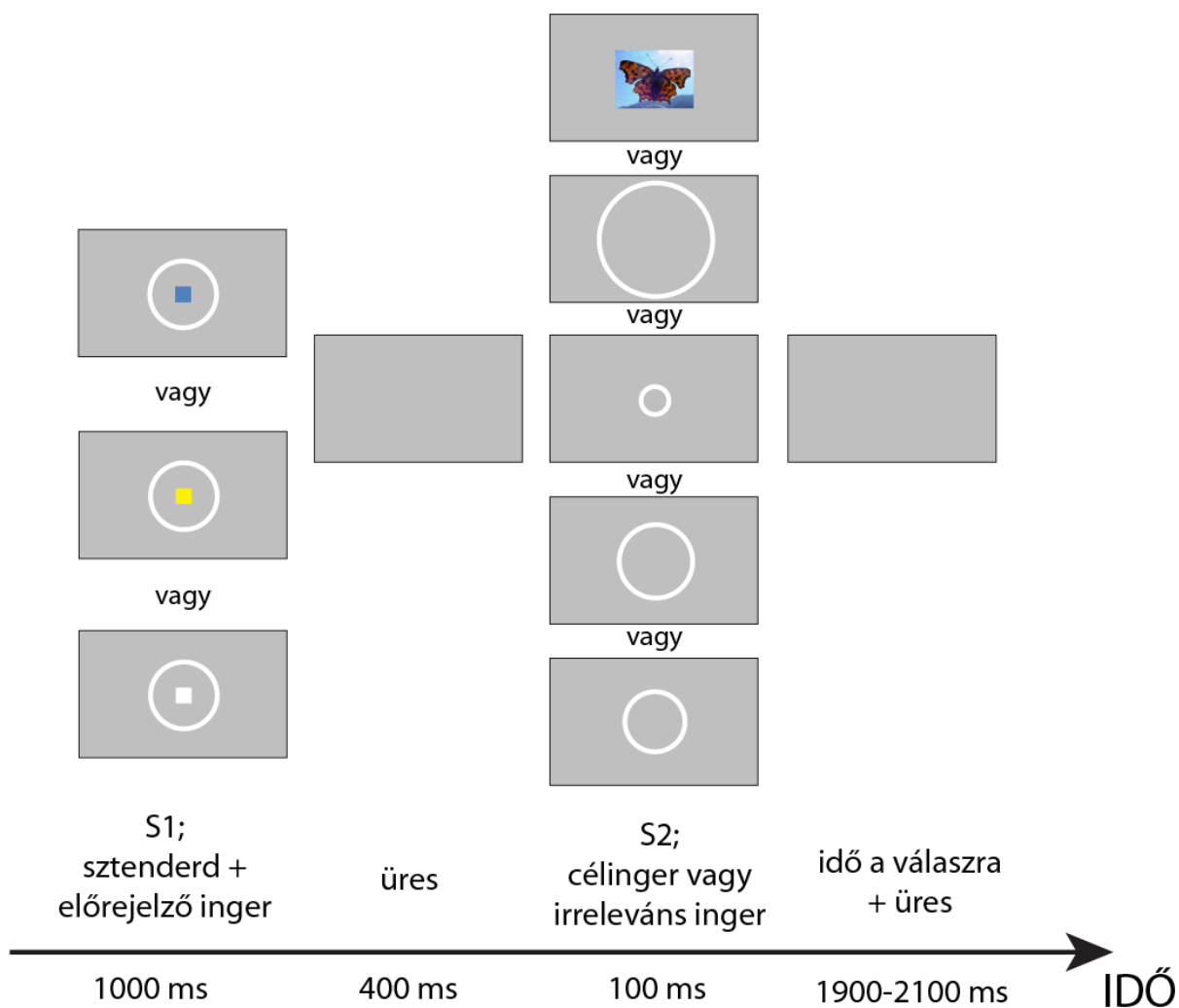
Ahol külön nem térünk ki rá, a kísérlet módszertana megegyezett az első kísérletével.

Kísérleti személyek

Az első kísérletnek megfelelő nagyságú mintát toboroztunk, így 20 fő vett részt a kísérletben (14 nő, 6 férfi, életkor 20-29 év között, átlag: 22,3, szórás: 2,6 év).

Feladatok

A feladat sematikus ábrázolása a 8. ábrán látható. A fehér négyzet nem-informatív előrejelző ingerként működött: az inger nem jelezte előre, hogy az adott próba könnyű vagy nehéz lesz, csupán idői információt nyújtott. A két, színes (kék vagy sárga) előrejelző inger informatív volt, hasonlóan az első kísérlethez. Ebben a kísérletben nem alkalmaztunk blokkos feladatverziót. Hasonlóan a fő kísérlethez, itt is nyílt, világos instrukciót alkalmaztunk, és elmondtuk a kísérleti személyeknek, hogy mely előrejelző inger után milyen célingerek következhetnek.



8. ábra. A feladat a Kiegészítő kísérletben. Az első kísérlethez képest a változás a nem-informatív előrejelző inger (fehér négyzet) használata volt. Ez az előrejelző inger nem nyújtott információt az adott kísérleti próba nehézségéről.

Adatelemzés

A legfontosabb elemzési kérdés az volt, hogy az informatív előrejelző inger nyújt-e plusz segítséget a nem-informatív jelzőingerhez képest a célingerekre való válaszadás tekintetében. Ennek megfelelően a reakcióidő és pontosság adatokat egy-egy ismételt méréses ANOVÁ-ban vizsgáltuk, a személyen belüli Informativitás (informatív, nem-informatív) és Nehézség (könnyű, nehéz) faktorokkal.

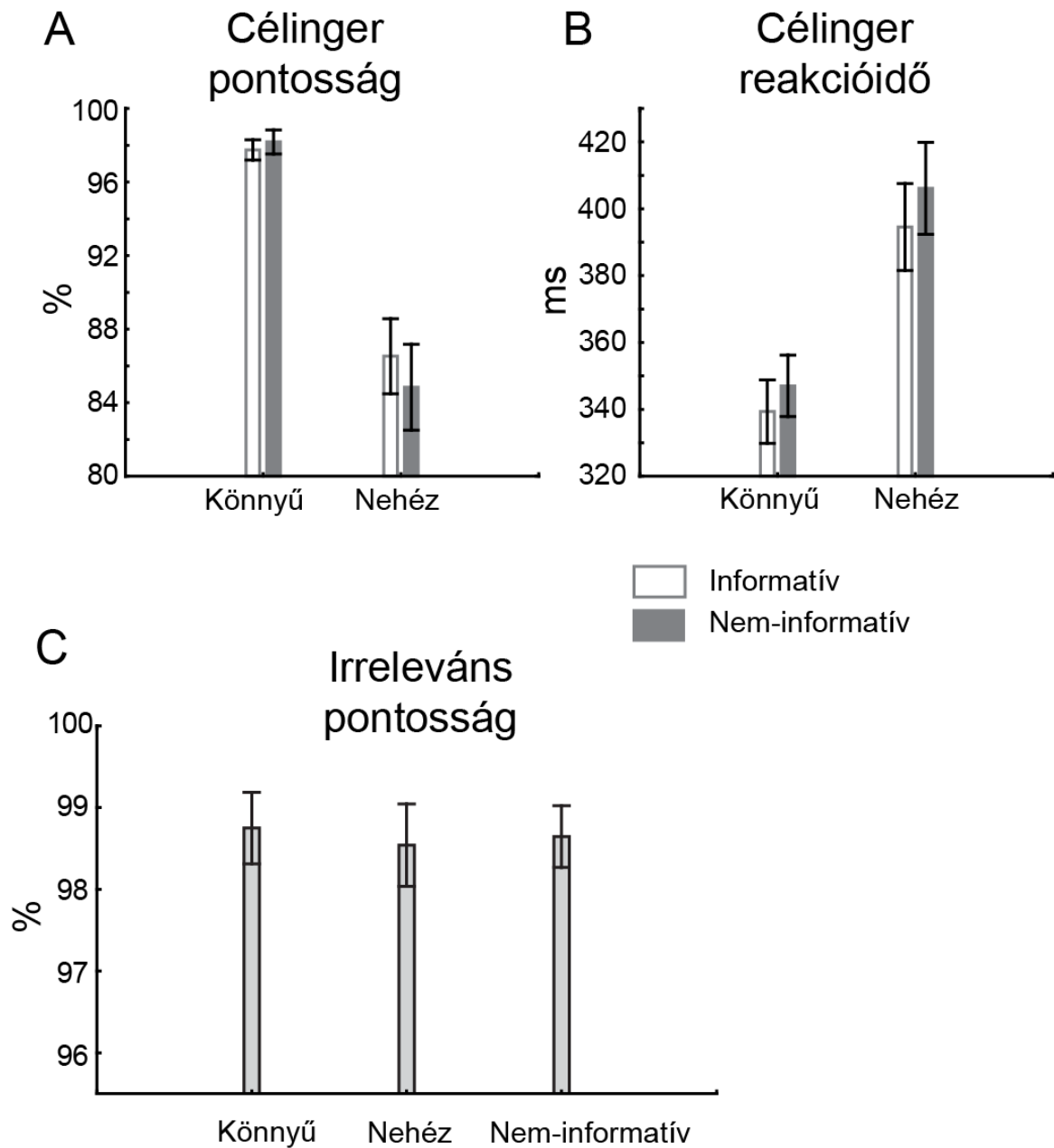
Az irreleváns ingerekre elért pontosság elemzése során az ANOVA az Inger típus (könnyű, nehéz, nem-informatív) faktort tartalmazta, amely azt tükrözte, hogy milyen előrejelző inger előzte meg az adott irreleváns ingert.

Eredmények

A célingerek esetében mérhető pontosság elemzése (lásd: 9. ábra A része) során szignifikáns Nehézség főhatást találtunk ($F(1, 19)=30,79$, $p<0,0001$, $\eta_p^2=0,62$): a kísérleti személyek pontosabbak voltak a könnyű, mint a nehéz próbákban. Az Informativitás főhatás nem volt szignifikáns ($F(1, 19)=1,92$, $p=0,18$, $\eta_p^2=0,09$). Az két faktor közötti interakció elérte a szignifikanciát ($F(1, 19)=6,23$, $p=0,022$, $\eta_p^2=0,25$). A Tukey-HSD teszt eredménye alapján a nehéz informatív és nem-informatív ingerek között a különbség csaknem elérte a szignifikanciát ($p=0,05007$), míg a könnyű informatív és nem-informatív ingerek közötti pontosság nagyon hasonló volt ($p=0,89$).

A reakcióidők esetében (9. ábra B része) a szignifikáns Nehézség főhatás ($F(1, 19)=79,38$, $p<0,00001$, $\eta_p^2=0,81$) mellett az Informativitás főhatás is elérte a szignifikanciát ($F(1, 19)=18,29$, $p<0,001$, $\eta_p^2=0,49$). Ez utóbbi azt tükrözi, hogy a kísérleti személyek gyorsabbak voltak az informatív, mint a nem-informatív próbákban (a két helyzet közötti különbség kb. 10 ms volt). A két faktor közötti interakció nem volt szignifikáns ($F(1, 19)=1,46$, $p=0,24$, $\eta_p^2=0,07$).

Az irreleváns ingerek esetében a pontosság nem különbözött Inger típus szerint ($F(2, 38)=0,08$, $p=0,92$, $\eta_p^2<0,01$) (lásd: 9. ábra C része).



9. ábra. Eredmények a Kiegészítő kísérletben. A hibasávok a sztenderd hibát jelzik.

Részdiszkusszió

A Kiegészítő kísérlet alátámasztotta, hogy a kísérleti személyek specifikus, célingerhez köthető információkat nyernek az előrejelző ingerből, ugyanis a kísérleti személyek gyorsabban válaszoltak az informatív, mint a nem-informatív előrejelző inger által bevezetett próbákban.

2.4 Diszkusszió

Ebben a kutatásban azt vizsgáltuk, hogy a feladatnehézség változtatása képes-e modulálni azon önkéntelen figyelmi folyamatokat, melyet a P3a EKP komponens tükröz. A hipotézisünknek megfelelően megnövekedett P3a amplitúdót találtunk azokban a helyzetekben, amikor a feladat perceptuális nehézsége magas volt. A nehézség feladatblokkok, illetve próbák közötti változása egyaránt a P3a amplitúdójának változásával járt. Mindezt úgy értelmezzük, hogy a nehezebb feladat a figyelmi bevonódás megnövekedéséhez vezetett, és ez okozta a P3a amplitúdójának megnövekedését is.

Ez a magyarázat összhangban van azzal a sokszor megerősített eredménnyel, mely szerint a P3a amplitúdója erősen függ az adott ingerfolyamra fordított figyelem „mennyiségétől”. Kettős-feladat helyzetekben az elsődleges feladat nehezebbé válása a másodlagos vagy ignorálandó csatornán kiváltott P3a amplitúdójának csökkenésével jár (Legrain és mtsai, 2005; SanMiguel és mtsai, 2008; Ullsperger és mtsai, 2001; Zhang és mtsai, 2006). Az elsődleges csatornán belüli, akár egészen szubtilis változások is vezethetnek a P3a lecsökkenéséhez. Takeda és munkatársai (2014) kísérletében a résztvevők egy virtuális plázában tettek körutat, miközben a nem figyelt hallási csatornán egy kétingeres kakukktojás szekvencia volt hallható. A kísérletben változott, hogy mennyire komplex vizuális környezet vette körül a kísérleti személyeket. Az eredmények azt mutatták, hogy a hallási P2 / korai P3a-ként azonosítható hullám amplitúdója lecsökkent, amikor vizuálisan komplex környezetben jártak a személyek, amely értelmezhető annak jeleként, hogy a figyelem nagyobb „mennyisége” tevődött át a vizuális csatornára, mint, amikor a vizuális környezet kevésbé volt komplex.

Ahogy a kísérletet megelőző fejezetben is tárgyaltuk, P3b-hez hasonlóan (Kelly és O’Connell, 2013), a P3a amplitúdója összefüggésben lehet az (agyi) arousal szinttel. Az arousal úgy definiálható, mint a szervezet általános izgalmi és éberségi állapota. Az alacsony arousal alváshoz közeli állapotot takar, a közepes arousal nyugodt ébrenlétet, míg a magas arousal erős érzelmi stressz esetén jelentkezik. Trivialitás, hogy a nehezebb feladatok végzése esetén a kísérleti személyek éberebbek, magasabb arousal szinttel jellemezhetőek, mint a kis kihívást jelentő feladatok végzése során (Kahneman, 1973; Mehler és mtsai, 2009). Könnyen lehet, hogy a jelen kísérletben is hasonló volt a helyzet: a nehéz feladatblokkokban a személyek a nagyobb kihívás miatt éberebbek, élénkebbek

voltak, mint a könnyű blokkokban. Kérdés azonban, hogy az arousal változhat-e olyan sebességgel, ahogy a próbás feladatverzióban változnak az ingerek, tehát akár másodpercről másodpercre. Ha az arousal definíciójának azt a részét tekintjük, amely az éberséghez kötődik, akkor nehéz elképzelni, hogy a kísérleti személyek az előrejelző inger megpillantása és az S2 inger megjelenése közötti 1,4 másodpercben az alvástól az aktív ébrenlétig terjedő állapotok tekintetében jelentős változást mutattak volna, és ez minden egyes kísérleti próbában lejátszódott volna.

A Yerkes-Dodson törvénynek megfelelően a kognitív teljesítmény és az arousal fordított U-alakú kapcsolatot mutat (Yerkes és Dodson, 1908). Az arousalt jelentős mértékben meghatározó agyi rendszer a locus coeruleus - noradrenalin (LC-NE) rendszer (Szabadi, 2013). Az LC-nek kétféle működésmódját írták le: a hosszabb távú (tónusos) és a rövid távú (fázisos) működésmódot (Aston-Jones és Cohen, 2005). A tónusos működés határozza meg az általános agyi arousal szintjét, míg a fázisos aktivitást a kiugró, száliens ingerek váltják ki, és egy gyors, pillanatnyi aktivitás-növekedésként jellemezhető. Aston-Jones és Cohen (2005) modellje szerint, a kognitív teljesítményhez hasonlóan a fázisos LC-NE aktivitás is fordított U-alakú kapcsolatot mutat a tónusos aktivitással. Ha a tónusos LC aktivitás alacsony, akkor a személy jellemzően figyelmetlen vagy álmos, teljesítménye rossz és a fázisos LC aktivitás is alacsony. A közepes LC-NE szintnél a személy éber, nyugodt, a fázisos LC aktivitás magas és a teljesítmény is jó. Ha azonban a tónusos LC aktivitás még tovább nő, akkor a személy nyugtalanná és elterelhetővé válik, teljesítménye romlik és a fázisos LC aktivitás is kisebb lesz.

A kísérletben alkalmazott blokkos és próbás manipuláció jól összekapcsolható az LC-NE rendszer tónusos és fázisos működésmódjával. A feladat nehézségének blokkok közötti változása okozhatja az arousal és a tónusos LC aktivitás változását, míg a nehézség kísérleti próbák közötti változása azt modellezi, hogy milyen fázisos változásra képes az LC aktivitás.

Ahogy több kutatás is bizonyítja, a feladat nehézségének rövid távú, gyors változása az agyi aktivitás gyors modulációjához vezet. Alnæs, Sneve, Espeseth és Laeng (2015) kutatásában a kísérleti személyek egy vizuális követési feladatot végeztek, melyben a követendő ingerek száma kísérleti próbáról-próbára változott. Mind a pupilla nagysága, mind az fMRI-vel meghatározott LC aktivitás jól tükrözte a követendő ingerek számát.

Schevernels és munkatársai (2014) a jelen kutatáshoz nagy mértékben hasonló kísérleti paradigmát használva azt találták, hogy a nehézséget előrejelző ingerek befolyásolták a CNV által jelzett előkészületi folyamatokat: a késői CNV aktivitás nagyobb volt abban az esetben, ha az előrejelző ingerek nehéz feladatot jeleztek és ezért a kísérleti személyek extra készpénzjutalmakat kaphattak. Ezek az eredmények tehát arról tanúskodnak, hogy a kortikális aktivitás, és adott esetben az arousal is (lásd: Vassena és mtsai, 2014), rugalmasan válaszol a feladat nehézségének gyors megváltozására, amely egy ésszerű magyarázatot nyújt a kísérletünk próbás verziójában talált P3a modulációra.

Ellentétben Schevernels és munkatársai (2014) kutatásával mi nem találtunk CNV amplitúdó-változást az S1 és S2 inger közötti szakaszban. Ez könnyen lehet, hogy betudható annak, hogy a jelen kutatásban nem változtattuk az elérhető pénzjutalom mennyiségét, míg Schevernels és munkatársai igen. A CNV moduláció hiánya azonban nem jelenti azt, hogy a kísérlet próbás verziójában nem voltak jelen olyan előkészületi folyamatok, amelyek végső soron a P3a amplitúdójának megnövekedéséhez vezettek. Egyrészt több fMRI kutatás is arra a megállapításra jutott, hogy feladatnehézséghez köthető elvárások egy széles körű kortikális-szubkortikális aktivitáshoz vezetnek (Boehler és mtsai, 2011; Krebs, Boehler, Roberts, Song és Woldorff, 2012), ezek közel sem biztos, hogy mindenképpen megnyilvánulnak egy skalpon mérhető EEG változásban. Másrészt, ahogy a Kiegészítő kísérletben láttuk, a próbás feladatverzióban a kísérleti személyek nemcsak az idői információk kinyerésére használták az előrejelző ingereket, hanem a feladatnehézség előrejelzésére is.

Az eredmények bemutatása során is említettük az eredmények egyik alternatív magyarázatát, mely szerint a feladatnehézség eltérő válaszadási stílushoz és válaszkészültséghez vezethet, amely befolyásolhatja a válaszgátláshoz köthető nogo N2 (Benikos és mtsai, 2013; Eimer, 1993) és nogo P3 (Bokura, Yamaguchi és Kobayashi, 2001; Salisbury, Griggs, Shenton és McCarley, 2004) komponenseket. Azonban emellett, hogy a korrelációs elemzésünk nem mutatott ki erős kapcsolatot a válaszadási stílus és a P3a nehézségi hatás között, két másik okból sem valószínű ez a magyarázat. Egyrészt az EKP-k vizuális vizsgálata arra utal, hogy a P3a nehézségi hatás nem egy másik komponens, hanem maga a P3a komponens modulációjának tekinthető. Ezt megerősíti az is, hogy a Nehéz-mínusz-Könnyű különbségpotenciálok csúcslatenciája időben nagyon közel esik a

nyers, EKP-görbén látható P3a csúcslatenciájához. Másrészt, noha szignifikáns eltérést találtunk a könnyű és nehéz kondíciók között az irreleváns ingerre adott téves riasztások tekintetében, a téves riasztás arány mégis meglehetősen alacsonynak tekinthető (átlagosan 1,7%), ami arra utal, hogy a válaszkészültség nem volt igazán magas.

A jelen kutatás kiindulópontja a P3a nehézségi hatás volt, amelyet háromingeres kakukktojás paradigmában fedeztek fel (Katayama és Polich, 1998). A kísérlet blokkos-próbás verziójának kialakítása során a paradigma jelentősen eltávolodott az eredetitől. Emiatt a jelen eredményeket nem lehet annak közvetlen bizonyítékának tekinteni, hogy a kakukktojás feladatokban is ugyanezek a folyamatok játszódnak le, ehhez szükséges lenne az eredeti paradigmák vizsgálata is. A figyelmi bevonódás tesztelésére például kézenfekvő megoldás lenne a pupilla nagyságának mérése (Beatty és Lucero-Wagoner, 2000; Kostandyan és mtsai, 2019) könnyű és nehéz háromingeres kakukktojás feladatokban.

3 A disszertáció 2. tanulmánya

3.1 Bevezető

A figyelmi folyamatok intenzitását két tényező igen erőteljesen befolyásolja: a feladat nehézsége és a személy erőfeszítése. A disszertáció előző tanulmányában a feladatnehézség hatását vizsgáltuk az orientációs reakció (OR) neurális jelére, a P3a-ra. Ebben a tanulmányban áttérünk az erőfeszítés hatására.

Az erőfeszítést korábban úgy definiáltuk, mint az egyén tudatos próbálkozása a figyelem magas szintjének fenntartására, amely azért szükséges, hogy a teljesítményt veszélyeztető stresszfaktorok hatása ne érvényesüljön. Ezen stresszfaktorok közül az egyik leghétköznapibb, legtöbb embert érintő faktor az intenzív szellemi munkavégzéssel járó mentális fáradtság.

Noha a legtöbb ember már rövid mentális erőfeszítést követően a mentális fáradtság érzéséről számol be, viselkedéses szinten a fáradtság gyakran nehezen detektálható laboratóriumi körülmények között (Ackerman és Kanfer, 2009). Ennek egyik lehetséges oka, hogy a fáradtság először csak a szubjektív szinten jelenik meg, mintegy vészjelzészt adva, hogy a teljesítmény romlani fog, ha nem változik meg az erőfeszítés szintje. Ennek hatására a kísérleti szituációk döntő többségében a személy kompenzatorikus erőfeszítésbe kezd, melynek folytán (bizonyos limitált ideig) képes fenntartani az elvárt teljesítményt (Hockey, 2011; Hockey, 1997).

A jelen kísérletben a P3a segítségével kívántuk vizsgálni a mentális fáradtság által kiváltott kompenzatorikus erőfeszítést. Azt feltételeztük, hogy a kísérleti személyek hosszú, megterhelő feladatvégzés hatására növekvő erőfeszítést fognak tenni, amely megnövekvő P3a amplitúdóhoz vezet. A kísérlet a „fárasztó feladat-tesztelő feladat” paradigma szerint zajlott a kontroll- és kísérleti csoporttal. A kísérleti személyek a tesztfeladatokat a 2 órás kísérleti manipuláció előtt és után is elvégezték. A kísérleti csoport a manipuláció során a Többelelemű Feladatcsomagot végezte el (MATB – Multi-attribute Task Battery, Comstock és Arnegard, 1992), mellyel célunk mentális fáradtság kiváltása volt. Ez a multimodális feladat vigilanciát, hallási figyelmet, folytonos vizuomotoros kontrollt és komplex feldolgozást, főként tervezést igényel. Harris, Hancock, Erik, Arthur és Caird (1995) korábban sikeresen váltott ki mentális fáradtságot a MATB segítségével. A kutatók és a

kísérleti személyek általában érdekesnek tartják ezt a feladatot (Wilson, Caldwell és Russell, 2007), amely azzal az előnnyel jár, hogy a MATB úgy tud mentális fáradtságot kiváltani, hogy a kísérleti személyek nem élnek át nagyfokú unalmat a feladat végzése közben. A kontrollcsoport a manipulációs szakasz során érzelmileg semleges, nyugodt ritmusú dokumentumfilmeket tekintett meg.

A P3a kiváltására két feladatot alkalmaztunk, hogy megbízhatóbban igazolhassuk, hogy a P3a valóban érzékeny a kompenzatorikus folyamatokra, és ne csupán a feladatspecifikus változások hatását lássuk. Az egyik feladat egy háromingeres kakukktojás feladat volt, melyben egyszerű, gyakori hangok mellett a ritkán megjelenő magasabb, egyszerű hangokra kellett gombnyomással reagálni. Ezek mellett úgyszintén ritkán komplex, környezeti zajok jelentek meg, amelyek kiváltják a P3a komponenst. A másik alkalmazott feladat a hallási elterelődési feladat volt, amelyben a ritkán megjelenő feladat-irreleváns ingersajátosságok (magasabb hangfrekvenciájú hangok) váltják ki a P3a-t (Schröger és Wolff, 1998). Noha a jelen kutatásnak csak másodlagos célja volt, de ebben a feladatban azt is meg tudtuk vizsgálni, hogy a mentális fáradtság, illetve a kompenzatorikus erőfeszítés hogyan hat az elterelhetőségre. Ebben a feladatban ugyanis a feladat-irreleváns sajátosságokkal rendelkező, deviáns ingerekre adott reakciók jellemzően lassabbak és gyakran kevésbé pontosak, mint a sztenderd ingerekre adottak, ami a figyelem elterelődéseinek viselkedéses jegyeként értelmezhető. Mivel a P3a és az elterelődési hatás a feladat nehezedeése esetén általában hasonlóan változik (Berti és Schröger, 2003), ezért mi is azt feltételeztük, hogy ha a P3a növekszik a növekvő kompenzatorikus erőfeszítés hatására, akkor az elterelődési hatás is nőni fog.

A két fenti feladat mellett pedig alkalmaztunk egy rövidebb vigilancia-feladatot (PVT - Psychomotor Vigilance Task, Dinges és Powell, 1985), mivel ki akartuk zárni annak az eshetőségét, hogy a mentális fáradtság indukálását megcélzó manipulációnk pusztán az éberség csökkenéséhez vezet (hasonló módszerre lásd: Borragán, Slama, Bartolomei és Peigneux, 2017). Ahogy az alvásmegvonás kognitív hatásainak szakirodalmában látjuk, az éberség csökkenése szinte minden kognitív funkcióra negatív hatással van, de a legnagyobb változások az olyan egyszerű vigilancia feladatokban jelentkeznek, mint a PVT (Lim és Dinges, 2010).

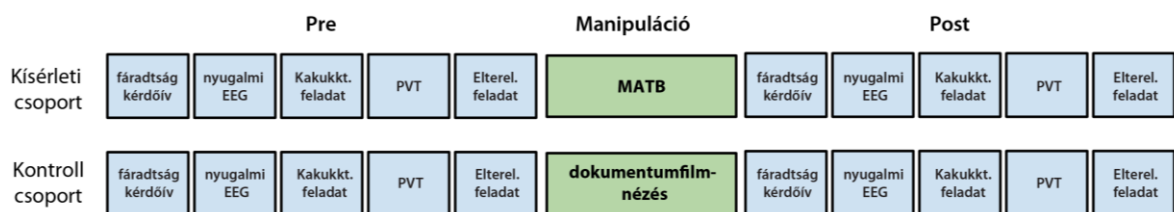
3.2 Módszerek

3.2.1 Kísérleti személyek

Harminchat, fizetett, önkéntes személy vett részt a kísérletben, 18 a kísérleti (11 nő, 7 férfi, átlagos életkor 22,17 év, 20–24 év között), 18 a kontrollcsoportban (8 nő, 10 férfi, átlagos életkor 22,53 év, 19–28 év között). A kísérleti személyek önbevallás alapján nem szenvedtek neurológiai megbetegedésben, és nem használtak központi idegrendszerre ható szereket. Látásuk jó vagy jóra korrigált volt, hallási érzékenységük a normál tartományba tartozott. A kísérleti személyek a kísérlet jellegének megismerése után aláírásukkal jelezték részvételüket. A kísérletet, amely minden tekintetben megfelelt a Helsinki Nyilatkozatban foglaltaknak, jóváhagyta a magyar Egyesített Pszichológiai Kutatási Etikai Bizottság.

3.2.2 Eljárás

A kísérlet három fő szakaszból állt: Pre, Manipulációs és Post szakaszból (lásd: 10. ábra). A Pre és Post szakaszban mindkét csoport ugyanazokat a feladatokat végezte el. A feladatok sorrendje állandó volt, azzal a megkötéssel, hogy a Kakukktojás és az Elterelődési feladat sorrendje a kísérleti személyek között randomizálva volt. A Pre és a Post szakasz körülbelül 45-45 perc hosszúságú volt. A Manipulációs szakasz során, a kísérleti csoport a MATB feladatot végezte, míg a kontrollcsoport dokumentumfilmeket nézett. Ez a szakasz 2 órás volt, szünet nem volt benne. A Pre szakasz után egy 10 perces kötelező szünet volt beiktatva mindkét csoport számára. A Manipulációs szakasz után, a Post szakasz azonnal kezdődött. A kísérleti személyek a kötelező szünet kivételével az EEG kamrában tartózkodtak a kísérlet teljes hossza alatt. Az EEG kamra kis mértékben volt megvilágítva. A kísérleti személyek egy kényelmes, dönthető székben ültek 1,2 méterre a kísérleti monitortól.



10. ábra. A kísérleti eljárás. A Kakukktojás és az Elterelődési feladat sorrendje kísérleti személyenként változó volt. Kakukkt. feladat: Kakukktojás feladat, Elterel. feladat: Elterelődési feladat, MATB: Többelemlő Feladatcsomag, PVT: Vigilancia feladat

A kísérleti személyek a kísérlet előtt 1-2 héttel részt vettek egy gyakorló szakaszban, mely során megismerkedtek a feladatokkal és gyakorolták azokat. A kísérleti személyeket megkértük, hogy az éles kísérletre egy pihentető éjszaka után érkezzenek. A koffein fogyasztása nem volt engedélyezett a kísérlet alatt, de a kísérlet előtt erre nem vonatkozott tiltás, annak érdekében, hogy elkerüljük a koffein-megvonást. Minden kísérleti mérés reggel 9 órakor kezdődött.

3.2.3 Feladatok és kérdőívek

Pre és Post szakasz

A Pre és Post szakasz elején, a fáradtságot a 18 tételes, magyarra lefordított VAS-F skálával (Lee, Hicks és Nino-Murcia, 1991) mértük fel. A kérdőív a számítógép képernyőjén került megjelenítésre. A kísérleti személyek válaszukat egy függőleges vonalka horizontális vonal mentén való elmozdításával teheték meg. A horizontális vonal két végén két ellentétes kifejezés állt (pl. „egyáltalán nem fáradt”, „rendkívül fáradt”).

A fáradtság felmérését követően nyugalmi (nyitott és csukott szemű) EEG-t vettünk fel, mely kondíciók hossza 90-90 másodperc volt. Az ezzel kapcsolatos eredményeket itt nem közöljük.

Ezután a Kakukktojás vagy az Elterelődési feladat következett (a két feladat sorrendje randomizálva volt). A Kakukktojás feladat egy háromingeres, hallási kakukktojás feladat volt. Gyakori sztenderdek (80% valószínűség), ritka célingerek (10% valószínűség) és ritka újdonságingerek (10% valószínűség) kerültek bemutatásra egy pseudo-random szekvenciában (a célingert mindig legalább egy sztenderd inger követette). A sztenderd

hangok alacsonyabb (887 Hz alapfrekvencia, illetve annak második és harmadik harmonikusa), a célingerek magasabb (938 Hz alapfrekvencia, illetve annak második és harmadik harmonikusa) frekvenciájú hangok voltak, míg az újdonságingerek valószínű, környezeti zajok voltak (pl. üvegcsörömpölés, motor indulás hangja, stb.). A kísérleti személyek feladata a célingerekre való gombnyomás volt. A hangok hossza 110 ms volt (5 ms fel- és lefutással).

Az Elterelődési feladat egy kétválasztásos, hallási feladat volt (Schröger és Wolff, 1998). A kísérleti személyek egyenlő valószínűségű hosszú (400 ms) és rövid (200 ms) hangokat hallottak. Feladatuk az ingerek hossz szerinti kategorizációja volt. Az esetek nagy részében (86%) a hangok magassága 440 Hz volt (sztenderd hangok), míg az esetek kisebb részében (14%) 480 Hz (deviáns hangok). Ez a kb. 9%-os frekvenciakülönbség robosztus elterelődési hatáshoz vezet (Barkaszi és mtsai, 2016; Stefan Berti, Roeber és Schröger, 2004). A kísérleti személyek között randomizálva volt, hogy ki, melyik kézzel válaszolt a rövid, illetve a hosszú hangokra. A hangok pseudo-random sorrendben hangzottak el, mivel egy deviáns hangot legalább három sztenderd követett. Mind a Kakukktójás, mind az Elterelődési feladatban két hanginger megjelenése között 1300 ms telt el (1200 és 1400 ms között random változtatva). A hangok fejhallgatón keresztül szólaltak meg, 60 dB-lel a hallási küszöb felett, melyet minden kísérleti személy esetében egyénileg határoztunk meg.

A fenti feladatok mellett alkalmaztunk egy 5 perces vigilancia-feladatot (PVT). A kísérleti személyek feladata az volt, hogy a domináns kezükben lévő gomb megnyomásával jelezzék, ha a képernyő közepén megjelent egy számláló. Ez a számláló milliszekundumokban mutatta a megjelenése óta eltelt időt. Megfelelő gombnyomásos válasz esetén a milliszekundumokban mért reakcióidő megjelent a képernyőn. Két inger között 2-10 másodperc közötti idő telt el. Ezen változó időtartamok eloszlása a 2 és 10 másodperces végpont között egyenletes volt.

Manipulációs szakasz

A kísérleti csoport a MATB feladatot (Comstock és Arnegard, 1992) végezte el ebben a szakaszban. A MATB egy több feladat szimultán elvégzését megkívánó programcsomag, amelynek célja a kereskedelmi és harcászati pilóták feladatainak sematikus megjelenítése. A MATB-ben négy alfeladat szerepel. A rendszermonitorozási feladatban statikus és dinamikus kijelzők szokásostól eltérő állapotait kell észrevenni és

lereagálni. A követési feladatban a kísérleti személyek egy szüntelenül mozgó kört próbálnak kontrollálni egy gamepad kontroller segítségével. A kommunikációs feladatban előre rögzített, a repülési szaknyelvre hasonlító üzenetek hangzanak el, és a kísérleti személyeknek ezek alapján kell virtuális rádiójuk frekvenciáját beállítani. Az erőforrás feladatban két, egymással összekötött üzemanyagtartály szintjét kell kontrollálni. A tartályok más, kisebb tartályokból kapják az üzemanyagot, azonban az őket összekötő csapok néha elzáródnak. Ilyen esetekben más útvonalak kialakításával kell fenntartani a szükséges üzemanyagszintet. A jelen kísérletben a feladaton belüli események egy új sorrendjét állítottuk össze, jelentősebb munkaterhelés kialakítása érdekében. Eltérően a szokásos MATB konfigurációtól, a követési feladatot folyamatosan végezni kellett, a rádióüzenetek megjelenése, a kijelzők megváltozása és a csapok elzáródása pedig igen gyakori volt.

A kontrollcsoport mindeközben az alábbi dokumentumfilmek kissé rövidített verzióját tekintette meg (fix sorrendben): 1) Bolygónk, a Föld 7. rész (2007) 2) Amikor elhagytuk a Földet: NASA missziók: A Shuttle űrrepülőgép (2008) 3) Oceáni oázis (2000). A filmek kiválasztásának kritériuma az volt, hogy a film kognitív szempontból ne legyen megterhelő, nyugodt ritmusú és érzelmileg semleges hangulatú legyen. A filmek szinkronizálva voltak. A filmek megtekintése előtt megkértük a kísérleti személyeket, hogy alaposan figyeljenek oda az elhangzottakra, mert lehetséges, hogy kérdéseket fogunk feltenni azokkal kapcsolatban. Ezzel a célunk az volt, hogy a kísérleti személyek odafigyeljenek a filmre és kevésbé álmosodjanak el. A ténylegesen elhangzó kérdések arra vonatkoztak, hogy a film mennyire volt informatív és érdekes a kísérleti személy számára.

3.2.4 EEG felvétel

Az EEG-t BrainAmp erősítővel (Brain Products, Gilching, Németország) rögzítettük, DC-100 Hz között, 1000 Hz mintavételi frekvenciával, 61 aktív elektródával, melyeket a Kiterjesztett 10-20 Rendszer alapján helyeztünk fel a fejre. A referencia-elektroda az FCz, a föld-elektroda az AFz csatornán volt. A szemmozgások monitorozására a szemek külső oldalához és a jobb szem alá is helyeztünk elektródákat.

3.2.5 Adatelemzés

Fáradtság kérdőív

A szubjektív fáradtság pontszáma a VAS-F kérdőív összpontszámából alakult ki. Ezt ismételt méréses ANOVA keretén belül vizsgáltuk, a személyek közötti Csoport (kísérleti, kontroll) és személyen belüli Szakasz (Pre, Post) faktorokkal.

Viselkedéses változók

A reakcióidőt mindhárom feladatban úgy definiáltuk, mint az inger és a válasz megjelenése közötti idő, amelynek legalább 150 ms-nak kellett lennie. A helyes válaszok reakcióidejei által alkotott eloszlás medián értékét tekintettük minden egyes feladatban a reprezentatív reakcióidőnek. A Kakukktójtás és az Elterelődesi feladatban a pontosság a helyes válaszok százalékában lett meghatározva. Azokat a sztenderd ingereket, amelyeket célingerek, újdonságingerek (Kakukktójtás feladat) vagy deviáns ingerek (Elterelődesi feladat) előztek meg, kizártuk az elemzésből, hogy teljes legyen az egyezés a viselkedéses eredmények és a kiváltott potenciálok elemzése között. Mivel a Post szakaszban a kísérleti személyek nem vétettek hibát az újdonságingerek esetében, ezért az ezeket illető pontosságot nem elemeztük statisztikailag. A PVT feladatban csak a reakcióidő eredményeket közöljük, mert a kihagyások és a lassú válaszok (500 ms-nál lassabb válaszok) száma elhanyagolható volt.

Az adatokat mindhárom feladatban ismételt méréses ANOVA-val elemeztük, melyben a személyek között Csoport faktor (kísérleti, kontroll) mellett az alábbi személyen belüli faktorokat alakítottuk ki. A Kakukktójtás feladatban a célingerekre kapott reakcióidő elemzésében a Szakasz faktor (Pre, Post) szerepelt. A pontosságot ebben a feladatban a Szakasz és az Inger (sztenderd, célinger) faktorok felhasználásával elemeztük. A pontosság és a reakcióidő elemzése az Elterelődesi feladatban a Szakasz, Deviancia (sztenderd, deviáns) és a Hossz (hosszú, rövid) faktorokat tartalmazta. A PVT feladat elemzésében pedig a Szakasz faktort használtuk. Minden elemzés a Csoport $\times$ Szakasz interakcióra fókuszált. Emellett, t-tesztek segítségével ellenőriztük a szignifikáns elterelődesi hatás meglétét az Elterelődesi feladatban. Az ANOVA elemzések során a Greenhouse-Geisser korrekciót használtuk, ha annak feltételei fennálltak. A hatásnagyság jeleként a részleges négyzetes eta (η_p^2) együtthatót közöljük.

Kiváltott potenciálok

A kiváltott potenciálokat a Kakukktojás és az Elterelődési feladatban elemeztük. Az EEG analízist Matlab (Mathworks, Natick, USA) környezetben, EEGLAB (Delorme és Makeig, 2004) funkciók felhasználásával végeztük. A 0,5-40 Hz közötti szűrést (felüláteresztő szűrő: Kasier ablak, átmeneti sáv szélessége: 0,5 Hz, átviteli sáv eltérése: 0,001 Hz; aluláteresztő szűrő: Kaiser ablak, átmeneti sáv szélessége: 10 Hz, átviteli sáv eltérése: 0,001 Hz) követően, a zajos csatornák és a nem jellegzetes műtermékeket mutató szakaszok törlésre kerültek, majd kiterjesztett ICA elemzést végeztünk. Az ICA-komponenseket a MARA plugin (Winkler, Haufe és Tangermann, 2011) segítségével kategorizáltuk. A MARA két csoportba, az agyi eredetű vagy a zajt tükröző komponensek csoportjába osztja a komponenseket. A jelen elemzésben akkor kerülhetett egy komponens az agyi eredetű csoportba, ha az abba a csoportba való tartozás valószínűsége meghaladta a 90%-ot.

A MARA klasszifikáció után hasonló számú komponens maradt az egyes adatsorokban csoport és kísérleti szakasz szerint. A mintavételi frekvencia 512 Hz-re való lecsökkentése után a hiányzó csatornákat interpoláltuk (spherical interpolation), majd az adatokat a kortikális elektródák átlagához viszonyítottuk. Abban az esetben, ha az ingerre adott válasz helyes volt, és az amplitúdóértékek nem haladták meg a $\pm 70 \mu\text{V}$ -ot egyik csatornán sem, 1100 ms hosszúságú (az inger megjelenéséhez képest -100 és 1000 ms közötti) epochokat alakítottunk ki. Az elemzésbe csak azok a sztenderdek által kiváltott potenciálok kerültek bele, amelyek nem közvetlenül egy újdonságinger, célinger vagy deviáns után következtek. A -100 és 0 közötti intervallum átlagos feszültségértékei levonásra kerültek az egyes epochokból.

Mivel a tipikus eredmények szerint az Elterelődési feladatban a hosszú, illetve rövid hangokból képzett deviáns-mínusz-sztenderd különbségpotenciálok igen hasonlóak (Schröger és mtsai, 2000), a terület bevett módszereit alkalmazva a hosszú és rövid ingerek által kiváltott EKP-kat összejeztettük. Az összejejtés (angolul: collapsing) ebben az esetben azt jelenti, hogy a hosszú és a rövid ingerek sokaságát egyesítjük egy nagy sokasággá. Ezzel szemben a tradicionális összeátlagolás azt jelentené, hogy külön-külön számolunk egy átlagot, majd ennek a kettőnek vesszük az átlagát. Az Elterelődési feladatban azért ajánlott az összejejtés az összeátlagolással szemben, mivel így kevésbé erősödik fel azon

kiugró, egyedi EKP-k hatása, amelyek a kisebb elemszámú sokaságból származnak. Ezt követően deviáns-mínusz-sztenderd különbségpotenciálokat alakítottunk ki.

Az amplitúdó-mérés alapjául szolgáló ablakot Luck és Gaspelin (2017) ajánlása alapján határoztuk meg (ún. collapsed localizer módszer). Az amplitúdóértékeket a nagyjátlag EKP-n mért csúcslatencia körüli 100 ms széles idői ablakon belül mértük le. P3a-t a Cz, a P3b-t a Pz csatornán mértük, mivel a komponensek ezeken a csatornákon érték el maximumukat. A Kakukktójtás feladatban a P3b latenciáját az egyéni, szűrt (6 Hz-es aluláteresztő szűrő) potenciálokon mértük, a Pz csatornán. A latenciát a 300 és 700 ms közötti sáv maximális amplitúdó-értéke határozta meg. Az EKP amplitúdók és latenciák elemzése során ismételt méréses ANOVA-t használtunk, Csoport és Szakasz faktorokkal.

3.3 Eredmények

3.3.1 Fáradtság kérdőív

A kontrollcsoport esetében 17 személy eredményét közöljük, mivel egy adatsor elveszett. Az eredmények szerint a szubjektív fáradtság nagyobb mértékben növekedett a kísérleti csoportban (34,44 pontról (SE: 3,09) 51,08 pontra (SE: 2,96)), mint a kontrollcsoportban (31,43, pontról (SE: 3,18) 37,97 pontra (SE: 3,05)), amit a szignifikáns Csoport $\times$ Szakasz interakció is megerősített ($F(1, 33) = 7,04$, $p = 0,012$, $\eta_p^2 = 0,18$). A post-hoc Tukey teszt azt mutatta, hogy a fáradtság szignifikáns mértékben csak a kísérleti csoportban növekedett meg (kísérleti csoport: $p < 0,001$, kontrollcsoport: $p = 0,098$). Ezek az eredmények megerősítik, hogy a fáradtság kiváltására irányuló kísérleti manipuláció sikeres volt.

3.3.2 Viselkedéses változók

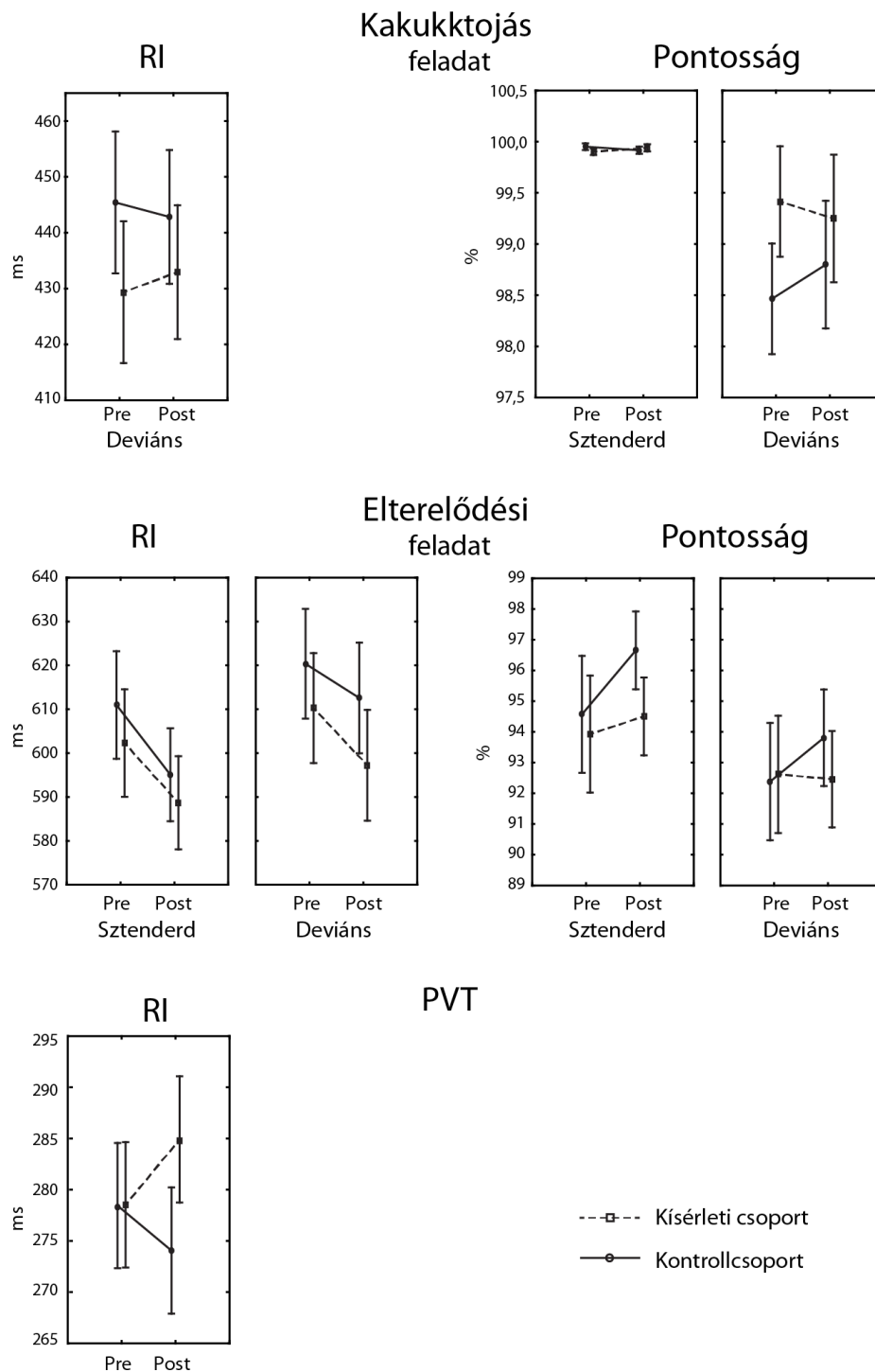
A 2. táblázat és 11. ábra tartalmazza a viselkedéses mutatókkal (reakcióidő és pontosság) kapcsolatos statisztikai elemzések eredményeit. Röviden összefoglalva, nem találtunk olyan szignifikáns hatást, amelyben szerepelt volna a Csoport $\times$ Szakasz interakció, ami azt jelenti, hogy a kísérleti manipulációnak (a fáradtság indukálásának) nem volt hatása a viselkedéses változókra egyik Pre-Post feladatban sem.

2. táblázat. A viselkedéses és EKP mutatók statisztikai elemzésének eredménye a három Pre-Post feladatban. Cs: Csoport faktor, Sz: Szakasz faktor, I: Inger faktor, D: Deviancia faktor, H: Hossz faktor, szf: szabadságfok

Feladat	Mutató	Hatás	szf	F	p	η_p^2
Kakukktojás	reakcióidő	Cs $\times$ Sz	1, 34	0,57	0,46	0,02
	pontosság	Cs $\times$ Sz	1, 34	0,4	0,52	0,01
		Cs $\times$ Sz $\times$ I	1, 34	0,7	0,39	0,02
	P3a amplitúdó (újdomságinger EKP)	Cs $\times$ Sz	1, 34	0,69	0,41	0,02
	P3b amplitúdó (célingér EKP)	Cs $\times$ Sz	1, 34	1,28	0,27	0,04
	P3b latencia (célingér EKP)	Cs $\times$ Sz	1, 34	0,18	0,67	< 0,01
Elterelődesi	reakcióidő	Cs $\times$ Sz	1, 34	0,06	0,84	< 0,01
		Cs $\times$ Sz $\times$ D	1, 34	1,73	0,20	0,05
		Cs $\times$ Sz $\times$ H	1, 34	0,22	0,64	0,01
		Cs $\times$ Sz $\times$ D $\times$ H	1, 34	0,02	0,88	< 0,01
	pontosság	Cs $\times$ Sz	1, 34	2,47	0,13	0,07
		Cs $\times$ Sz $\times$ D	1, 34	0,01	0,94	< 0,01
		Cs $\times$ Sz $\times$ H	1, 34	2,68	0,11	0,07
		Cs $\times$ Sz $\times$ D $\times$ H	1, 34	2,64	0,11	0,07
	P3a amplitúdó (deviáns-mínusz- sztenderd)	Cs $\times$ Sz	1, 34	0,67	0,42	0,02
PVT	reakcióidő	Cs $\times$ Sz	1, 34	2,87	0,099	0,08

Az elterelődesi hatás szignifikáns volt a Pre szakaszban: a kísérleti személyek 8,68 ms-mal gyorsabban ($t(35)=3,61$, $p<0,001$, $\eta_p^2=0,27$), és 1,75%-kal pontosabban ($t(35)=3,13$, $p<0,01$, $\eta_p^2=0,22$) válaszoltak a sztenderd, mint a deviáns ingerekre (az adatok a Csoport és Hossz faktor szerint összeajtve). Ahogy azonban a nem-szignifikáns Csoport $\times$ Szakasz $\times$ Deviancia interakciók jelzik, a kísérleti manipuláció nem hatott ezekre a hatásokra.

Viselkedéss mutatók



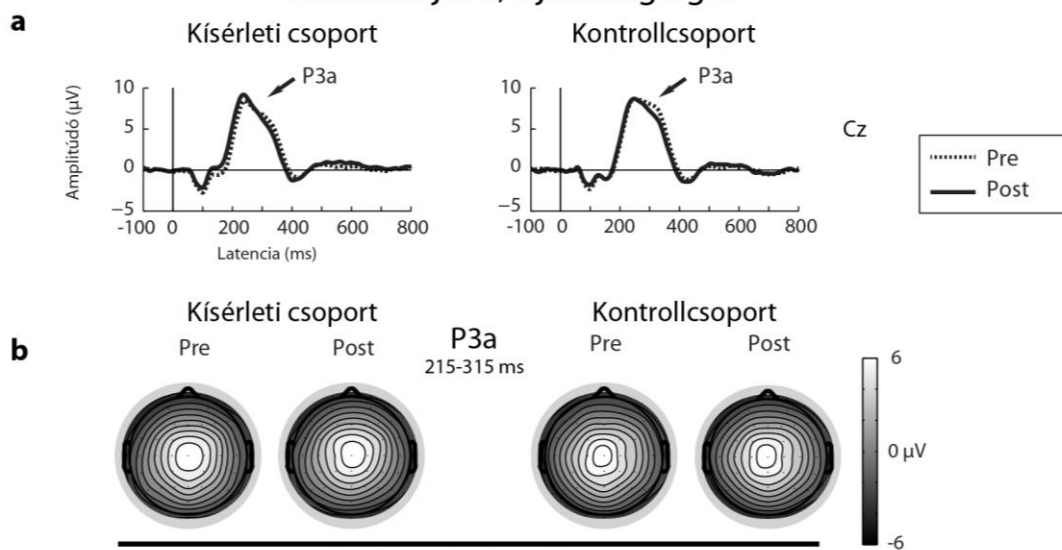
11. ábra. Reakcióidő és pontosság a három Pre-Post feladatban. A hibásávok a sztenderd hibát mutatják. RI: Reakcióidő

3.3.3 Kiváltott potenciálok

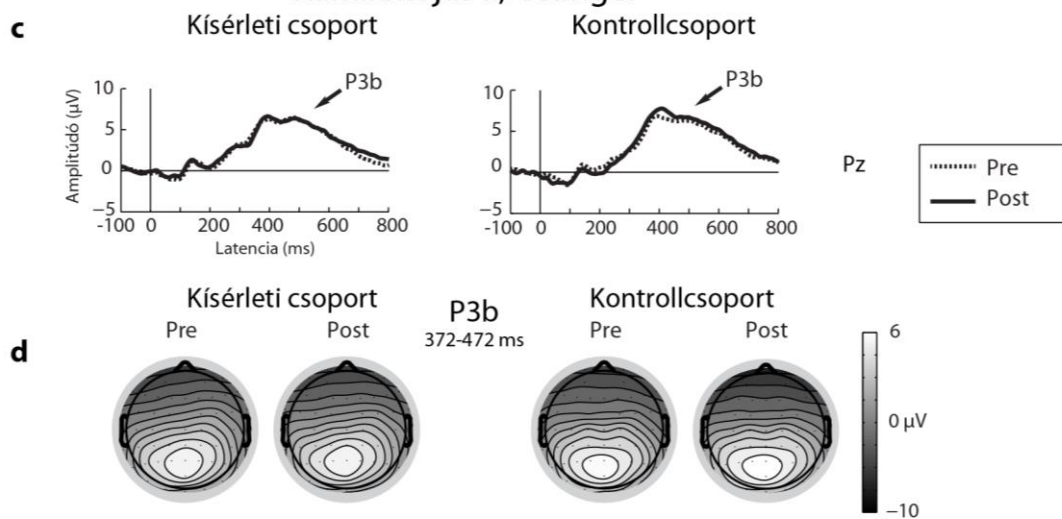
Kakukktojás feladat

A 12. ábrán láthatóak a Kakukktojás-feladatban rögzített EKP-k és azok skalp-eloszlása. A újdonságinger egy korai, éles, centrálisan maximális P3a-t váltott ki, 244 ms csúcslatenciával a Cz csatornán. A célinger egy parietális centrumú P3b-t váltott ki, 422 ms csúcslatenciával a Pz csatornán. Ez a hullám megfigyelhető volt 250 és 800 ms között a Pz csatornán. Mind a P3a, mind a P3b erősen jobbra csúcsos volt (balról meredek felfutást mutattak). Annak érdekében, hogy korábbi komponensek ne zavarják meg az amplitúdómérést, a mérési ablak a 6-Hz-es aluláteresztő szűrővel szűrt adatokon mért csúcslatencián került meghatározásra, így a P3a-t 215-315 ms, a P3b-t 372-472 ms között mértük le. A sztenderd ingerek nem váltottak ki P3a vagy P3b komponenseket, ezért formális analízist nem végeztünk ezeken az adatokon.

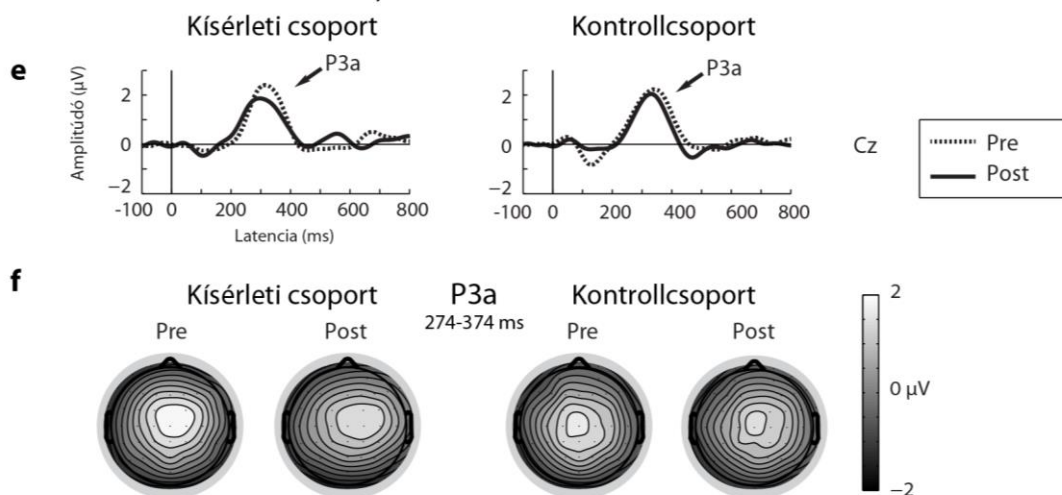
Kakukktojás f., Újdonságinger



Kakukktojás f., Célinger



Elterelődési f., Deviáns-mínusz-sztenderd



12. ábra. EKP eredmények. (a) és (c) A Kakukktójás feladat újdonságingerei és célingerei által kiváltott EKP-k. (e) A deviáns-mínusz-sztenderd különbségpotenciál az Elterelődési feladatban. A hullámokat a jobb megjeleníthetőség érdekében 10 Hz-es aluláteresztő szűrővel simítottuk. (b) (d) és (f) az EKP-k téri eloszlása a skalpon.

Az 2. táblázat foglalja össze a kiváltott potenciálokkal kapcsolatos eredményeket (P3a és P3b amplitúdó és P3b latencia). Nem találtunk szignifikáns Csoport $\times$ Szakasz interakciót egyik mutató tekintetében sem, ami azt jelzi, hogy kísérleti manipuláció nem hatott a kiváltott potenciálokra a Kakukktójás-feladatban.

Elterelődési feladat

Ebben a feladatban a 12. ábrán látható deviáns-mínusz-sztenderd különbségpotenciálra koncentráltunk. Ahogy a 12. ábra e) és f) része illusztrálja, ebben a feladatban a P3a a frontális és centrális csatornákon jelent meg, 324 ms csúcslatenciával a Cz csatornán.

A statisztikai analízis eredményeit a 2. táblázat tartalmazza. A Csoport $\times$ Szakasz interakció ebben az esetben sem érte a szignifikanciát.

3.4 Diszkusszió

A jelen kísérlet elsődleges célja annak vizsgálata volt, hogy a megterhelő feladatvégzés kiváltja-e a kompenzatorikus erőfeszítést, melyet a P3a komponens segítségével kívántunk nyomon követni. Ennek vizsgálatára egy olyan kísérleti manipulációt alkalmaztunk, ahol az egyik csoport egy kognitív szempontból megterhelő feladatot, a másik egy könnyű, kognitív megterheléssel nem járó feladatot végzett. A manipuláció sikerességét az igazolja, hogy ennek hatására a kísérleti csoportban szignifikánsan megnövekedett a szubjektív fáradtság szintje. Ez a változás azonban nem járt együtt a viselkedéses teljesítmény változásával. A kiváltott potenciálok úgyszintén változatlanok maradtak, noha hipotézisünk szerint növekvő P3a amplitúdót vártunk a manipuláció hatására. Hasonlóan a P3a-hoz, a P3b is változatlan maradt. Az eredmények szerint a kísérleti csoport annak ellenére is képes volt kognitív teljesítményét fenntartani, hogy előtte két órán keresztül egy megterhelő feladatot végzett.

Ez az eredmény ellentmondásban áll a szakirodalom zömét kitevő kutatásokkal, amelyek a kognitív teljesítmény leromlását vagy valamely EKP specifikus változását írták

le, akár a fárasztó feladat-tesztelő feladat eljárást követve (Benoit és mtsai, 2019; Persson, Welsh, Jonides és Reuter-Lorenz, 2007; van der Linden, Frese és Meijman, 2003; van der Linden, Frese és Sonnentag, 2003; van der Linden, Massar, Schellekens, Ellenbroek és Verkes, 2006; Benoit és munkatársai esetében a 2. kísérlet), akár a teljesítmény egy feladatban való változását vizsgálva (Boksem, Meijman és Lorist, 2005, 2006; Borragán és mtsai, 2017; Csathó, Van Der Linden, Hernádi, Buzás és Kalmár, 2012; Csathó, van der Linden és Gács, 2015; Gergelyfi, Jacob, Olivier és Zénon, 2015; Hopstaken és mtsai, 2015b, 2015a; Kato, Endo és Kizuka, 2009; Lorist és mtsai, 2000). Emellett, ha kisebb számban ugyan, de olyan kutatások is fellelhetőek, amelyek a mi eredményeinket támogatják a fárasztó feladat-tesztelő feladat módszert követve (Benoit és mtsai, 2019; Brewer, Spillers, McMillan és Unsworth, 2011, Benoit és munkatársai esetében az 1. kísérlet) vagy a teljesítmény egy feladatban való változását vizsgálva (Ackerman és Kanfer, 2009; Ackerman, Kanfer, Shapiro, Newton és Beier, 2010), ezek a tanulmányok ugyanis intakt teljesítményről számoltak be.

A kísérletünk korlátja, hogy a jelen eredmények alapján nem lehet dönteni két lehetséges magyarázat között: A) a kísérleti személyek tettek plusz erőfeszítést a Post szakaszban, ami lehetővé tette a teljesítmény fenntartását, de sem a P3a, sem a P3b nem volt érzékeny erre; B) a Post szakaszban a teljesítmény anélkül is megtartott maradt, hogy a kísérleti csoport tagjai kompenzatorikus erőfeszítést tettek volna. Emiatt, meglátásunk szerint a jelen kísérlet informatívabb abból a szempontból, hogy a fárasztó feladat-tesztelő feladat kísérleti elrendezésben milyen faktorok befolyásolhatják, hogy megjelenik-e viselkedési szinten a fáradtság. Kísérletünk – hasonlóan minden ilyen kísérleti elrendezést használó kutatáshoz – egy sor apriori premisszán alapult. Elképzelhető, hogy amiatt nem detektáltunk szignifikáns változásokat a Post szakaszban, mivel ezen premisszákat egyike hamis volt - ezért a következőkben ezeket a premisszákat fogunk külön-külön megvizsgálni.

1. premissza: A kísérleti manipuláció következményeként szuboptimális állapot alakult ki

A szubjektív fáradtság megnövekedését annak jelének tekintjük, hogy egy olyan állapot jött létre, amely a feladatvégzés szempontjából nem optimális. Ez az elképzelés

ahhoz a nézethez köthető, mely szerint a szubjektív mentális fáradtság – más szubjektív állapothoz, pl. az érzelmekhez hasonlóan (Oatley és Jenkins, 1992) – egy olyan funkció, amely hasznos információkkal szolgál a szervezet számára. A mentális fáradtsággal kapcsolatban széles körben elterjedt feltételezés, hogy ez egy „stop-jelzés”, amelynek az a célja, hogy tájékoztassa a szervezetet, hogy a feladatvégzéshez kapcsolódó költségek és hasznok egyensúlya megbomlott (Meijman, 2000; van der Linden, 2011). Emellett az is lehetséges, hogy a szubjektív fáradtság a kognitív terhelést is növeli, ugyanis időről-időre döntést kell hozni azzal kapcsolatban, hogy ignoráljuk a jelzést vagy megváltoztatjuk a viselkedésünket (pl. a szituációból való kilépéssel). Ezek alapján azt mondhatjuk, hogy az első premisszánkat, vagyis, hogy sikeresen indukáltuk a szuboptimális feladatvégzés állapotát, igaznak tekinthetjük.

Ettől némileg független kérdés, hogy a fárasztási manipulációnk hatása elég nagy volt-e más kísérletekhez képest. Azon korábbi kutatások, melyekben a kontrollcsoport dokumentumfilmeket nézett (Benoit és mtsai, 2019; Rozand, Lebon, Papaxanthis és Lepers, 2015), a szubjektív fáradtság szignifikáns megnövekedéséről számoltak be, mivel azonban egyik kutatás sem közölt hatásnagyságot, ezért a manipulációnk nagyságát nem tudjuk összevetni az övékével.

2. premissza: A szuboptimális feladatvégzéssel jellemezhető állapot időben tartós

Második premisszánk az volt, hogy az indukált mentális fáradtság fennáll legalább a tesztelő feladatok hossza (45 perc) alatt. Sajnos nagyon kevés fogódzóval rendelkezünk arról, hogyan épül fel az agy a mentális fáradtságból, és kevés kutatás mérte fel a szubjektív fáradtságot a kísérleti manipulációt követően hosszabb idővel is. Massar, Wester, Volkerts és Kenemans (2010) azt írja, hogy 40 perccel a fárasztási manipuláció után a szubjektív fáradtság már hasonló szintre esett vissza, mint előtte volt. Ebben a 40 percben kísérleti személyek egy passzív kakukktojás szekvenciát hallgattak, illetve szimulált vezetést végeztek, miközben a háttérben a kakukktojás szekvencia szólt. Mindkét feladat meglehetősen könnyű, ezért a fáradtság csökkenése érthető. A jelen kísérletben nem mértük a szubjektív fáradtságot a Post szakasz alatt és után. A mi esetünkben azonban talán kevésbé valószínű, hogy a kísérleti csoport kipihente volna magát a Post szakaszban, mivel

az Elterelődési feladat nagyon megterhelő, és a másik két feladat is jelentősen igénybe veszi a fókuszált figyelmet.

3. premissza: A használt tesztelő feladatok érzékenyek a létrehozott szuboptimális állapotra

Az általunk választott fárasztó feladat - tesztelő feladat elrendezés nehézsége, hogy nem elég a fárasztó feladatot jól megválasztani, hanem a tesztelő feladatnak is érzékenynek kell lennie. Sokféle elméleti megfontolás alapján lehet a fárasztó feladat-tesztelő feladat párosítást kiválasztani. Egyes elképzelések szerint a fáradtság területáltalános, ezért a fáradtsági hatásnak az alkalmazott tesztelő feladat jellegétől függetlenül meg kell jelennie (Baumeister, 2002). Mások azt az elképzelést fogalmazták meg, hogy minél hasonlóbb kognitív funkciót érint a két feladat, annál valószínűbb a fáradtság megjelenése (Anguera és mtsai, 2012; Persson és mtsai, 2007).

Mi a jelen kísérletben egy középutas elképzelést követtünk, és nem igazítottuk szorosan a fárasztó feladathoz a tesztelő feladatot. Azonban mivel a MATB egy több különböző alfeladatot felvonultató, komplex feladatcsomag, ezért ennek ellenére is jelentős átfedés volt a fárasztó és a tesztelő feladatok között az általuk igénybe vett kognitív funkciók szempontjából. A MATB-ben több modalitásban jelennek meg az ingerek (vizuális és hallási) és több kognitív funkciót is terhelnek: a rendszermonitorozási feladat vigilanciát, a követési feladat folytonos perceptuo-motoros kontrollt, a kommunikációs feladat hallási, verbális feldolgozást, az erőforrás feladat pedig komplex információfeldolgozást igényel. Ezen különböző MATB feladatok összehangolásához szükség van a VF-kra, akárcsak az erőforrás feladatban a tervezéshez és a hibakereséshez. A tesztelő feladataink közül az Elterelődési és Kakukktójás feladatok fókuszált hallási figyelmet igényelnek. Ebben a feladatban a deviáns ingerek elterelődést válthatnak ki, ennek leküzdése, illetve a visszatérés az optimális figyelmi beállítódáshoz feltehetően igénybe veszi a VF-kat (Andrés, Parmentier és Escera, 2006). A monoton Kakukktójás és a PVT feladatban a sikeres feladatvégzéshez vigilanciára, vagyis a figyelem hosszú ideig való fenntartására van szükség.

Korábbi kutatások találtak teljesítményromlást a tesztelő feladatokban olyan fárasztó feladatok hatására, amelyek között véleményünk szerint hasonló mértékű átfedés

volt. Klaassen és munkatársai (2014) a fáradtság indukálására egy több feladatból álló csomagot használtak (nehezített Stroop, 2-vissza, 3-vissza, mentális aritmetika és ún. brain teaser feladatok). Ezek a feladatok főként VF fókuszúak, bár közel sem szorosan, a mentális aritmetika például erősen megnövekedett parietális aktivitáshoz vezet (Dehaene, Spelke, Pinel, Stanescu és Tsivkin, 1999). A tesztelő feladat a Sternberg-féle munkamemória feladat volt, ami főként a munkamemória fenntartó funkcióját teszteli. Van der Linden és munkatársai (2006) egy olyan feladatot (CPT) használtak a mentális fáradtság kiváltására, ami fenntartott figyelmet és válaszgátlást igényel. A tesztelő feladatban a szenzorimotoros gátlást (pre-pulse gátlás) vizsgálták. A szenzorimotoros gátlás egy alapvető és automatikus funkció, amely bizonyos mértékben köthető a VF-khoz (Bitsios, Giakoumaki és Frangou, 2005). Mind Klaassen és munkatársai, mind Van der Linden és munkatársai találtak teljesítményromlást a tesztelő feladatokban, ami azt támasztja alá, hogy szoros funkcionális átfedés nem szükséges a fáradtság viselkedéses szinten való megjelenéséhez. Ezek alapján úgy véljük, hogy az általunk használt tesztelő feladat érzékenysége is megfelelő volt.

Kognitív reziliencia

Eredményeink értelmezésénél két fő lehetőség van: vagy valamilyen módszertani hiányosság miatt nem kaptunk változást, vagy a teljesítmény stabilitása a kognitív megterheléssel szemben egy valós jelenség. Mivel egyik apriori premisszánk sem bizonyult hibásnak, a módszertani hiányosság kevésbé tűnik plauzibilis magyarázatnak. A jelen eredmények tehát azt sugallják, hogy a szubjektív mentális fáradtság nem szükségszerűen jár együtt teljesítményromlással.

Ez az értelmezés összhangban van azzal az egyre nagyobb támogatást kapó nézettel, hogy az emberi kognitív rendszer sok szempontból reziliens. Korábbi kutatásunkban (Barkaszi és mtsai, 2016) kimutattuk, hogy a Déli-sarkon dolgozók jelentős mértékű krónikus oxigénhiány, izoláció és összezártág ellenére megtartott figyelmi funkciókat mutatnak (lásd még: Abeln és mtsai, 2015). Tucker, Whitney, Belenky, Hinson és Van Dongen (2010) laboratóriumi kísérlete szerint a VF-k nem romlottak két teljes éjszakányi alvásmegvonás hatására sem. A fáradtság témakörében a kognitív rezilienciát alátámasztják azok a kutatások, amelyek rámutattak, hogy a szubjektív fáradtság nem a munkával töltött órák egyenes függvénye. A moderált mennyiségű túlórázás nem jár fáradtsággal, ha az

önkéntes alapú és/vagy szabadsággal és fizetséggel megfelelően kompenzálva van (Beckers és mtsai, 2008; Van Der Hulst és Geurts, 2001). Ackerman és Kanfer (2009) klasszikus tanulmányában kimutatta, hogy a magas szintű kognitív teljesítmény, amit egy egyetemi felvételi teszt (az amerikai SAT-teszt) megkíván, akár 5 és fél órán keresztül is fenntartható teljesítményromlás nélkül. Blain és munkatársai pedig az eltérő hosszúságú fárasztási manipulációkkal kapcsolatos tapasztalataikat osztották meg cikkükben (Blain, Hollard és Pessiglione, 2016). Eredményeik szerint csak a 6 óra hosszúságú fárasztási manipuláció vezetett tényleges teljesítménycsökkenéshez a tesztelő feladatokban, míg az 1 órás fárasztási manipuláció nem, alátámasztva azt, hogy rövidebb idői skálán a kognitív teljesítmény reziliens maradhat a megterhelő feladatvégzés negatív hatásaival szemben.

4 A disszertáció 3. tanulmánya

4.1 Bevezető

Ahogy az 1.3. fejezetben tárgyaltuk, a hypoxia végrehajtó funkciókra (VF) gyakorolt hatása kevésbé ismert köszönhetően az egymásnak ellentmondó kísérleti eredményeknek. Miközben azonban a VF-kat több kutatás is vizsgálta, addig ismereteink szerint az OR-t, illetve annak neurális korrelátumát, a P3a-t csupán egyetlen kutatás (Balázs és mtsai, 2000). Ez a kutatás azonban nem tesztelte a VF-kat és mivel magyar nyelven jelent meg, nagyon kicsi nemzetközi hatása volt. Ezért az itt bemutatandó kísérlet célja a P3a-csökkenés replikálása volt, kiegészítve a VF-k vizsgálatával.

A VF-k tesztelése során a gátlási VF-kra koncentráltunk, mivel a P3a kapcsolatba hozható a gátlással (lásd: 1.2. fejezet). Ennek alapja egyrészt az, hogy a válaszgátláshoz köthető nogo P3 és az OR korrelátumának tekinthető P3a nagyon hasonló hullámformát és skalpeloszlást mutat. Másrészt a háromingeres kakukktojás feladatban a ritka újdonságinger nogo ingerként funkcionál, mivel a válaszádt esetükben el kell kerülni. Ez és más eredmények alapján Polich (2007) úgy vélte, hogy a P3a és a nogo P3 ugyanannak a komponensnek a megnyilvánulása.

A gátlási VF kapcsán két alfunkciót, a válaszgátlást és az interferencia-kontrollt vizsgáltuk, mivel ezek elméleti (Nigg, 2000) és empirikus (Dimoska-Di Marco és mtsai, 2011) megfontolások alapján jól elkülöníthetőek.

A válaszgátlást az ún. CPT O-X feladattal (Rosvold, Mirsky, Sarason, Bransome és Beck, 1956) teszteltük. A CPT O-X feladat a fenntartott figyelem és a válaszgátlás mérőeszköze (Riccio, Reynolds és Lowe, 2001; Weintraub, 2000). Ebben a feladatban a kísérleti személyek feladata az, hogy gombnyomással jelezzék, amikor az egymást követő betűk sorában egy O betű után egy X betűt látnak (célinger). A feladat a válaszgátlást oly módon méri, hogy az esetek bizonyos százalékában az O betűt nem egy X követi, hanem egy másik betű. Az ezekre (a nogo) ingerekre adott téves riasztások száma jelzi a válaszgátlás sikerességét.

A CPT O-X feladatban a nogo ingerek kiváltják a nogo P3 EKP komponenst, míg a célingerek a P3b komponenst. Emellett a feladatot úgy módosítottuk, hogy alkalmas legyen a P3a és az OR vizsgálatára is, ezért az ingerek egy része újdonságinger volt.

Az interferencia-kontrollt egy vizuális, szám-méret Stroop feladattal (Henik és Tzelgov, 1982) vizsgáltuk. A szám-méret Stroop feladat esetében a számjegyek fizikális mérete és értéke között feszül ellentmondás. Kongruens, inkongruens és semleges számpárokat mutattunk be. A kongruens és semleges számpárok közötti pontosság és reakcióidő különbség jelzi az ún. facilitációs-hatást, míg a semleges és inkongruens számpárok közötti az interferencia-hatást. Érdeklődésünk homlokterében az interferencia-hatás állt, amely az interferencia-kontroll gátlási végrehajtó funkcióját tükrözi. A facilitációs-hatást csupán a teljesség kedvéért közöljük.

A kísérletben hipotézisünk az volt, hogy a korábbi eredményeknek (Balázs és mtsai, 2000) megfelelően a hypoxia negatívan fogja befolyásolni a P3a-t és csökkenő amplitúdót fogunk detektálni. Mivel kapcsolatot feltételeztünk a P3a és a gátlási VF-k között, a válaszgátlás és az interferencia-kontroll mérőszámai esetében is azt vártuk, hogy a hypoxia negatív hatással fog járni. Ennek megfelelően a CPT O-X feladatban a téves riasztások számának megnövekedését, illetve a nogo P3 amplitúdójának csökkenését vártuk, míg a szám-méret Stroop feladatban az interferencia-hatás megnövekedésére számítottunk.

4.2 Módszerek

4.2.1 Kísérleti személyek

A kísérleti személyeket hegymászók internetes fórumain toboroztuk. A hirdetésben egészséges, 20 és 40 év közötti személyeket kerestünk, akik kórtörténetében nem szerepel krónikus vagy neurológiai betegség, illetve akik az elmúlt 6 hónapban nem vettek részt 2000 méter feletti expedícióban. A kísérlet előtt minden jelentkező alapos orvosi vizsgálaton esett át, mely során tüdőrontgen, vérkép-vizsgálat és EKG vizsgálat is történt. Tizennégy személy felelt meg a kritériumoknak és vett részt a kísérletben. Két személy esetében egy feladatblokk adatai elvesztek, egy másik személy esetében pedig az EEG-jel minősége nem volt megfelelő. Így a viselkedéses adatok elemzése során 12 (10 férfi, 2 nő, átlag életkor 32,72 év, 28-39 év között), míg az EKG elemzés során 11 személy (9 férfi, 2 nő) adataira támaszkodhattunk. A kísérlet során nem történt olyan klinikailag jelentős változás, amely a kísérlet megszakítását tette volna szükségessé.

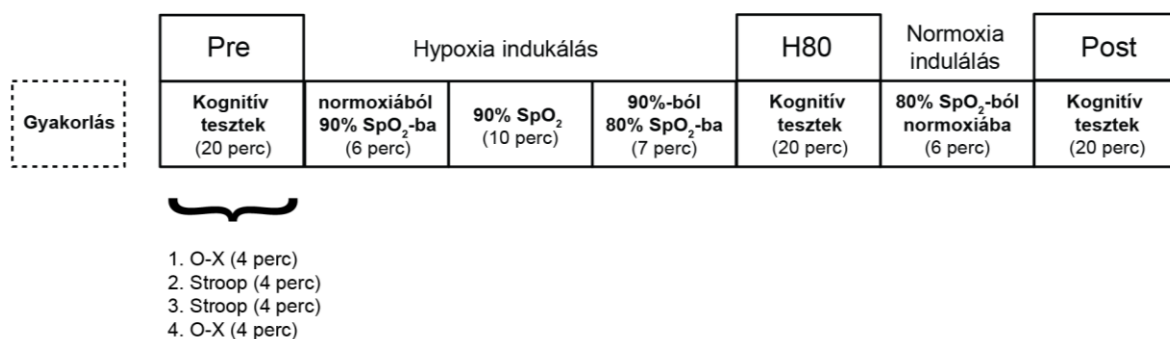
Az alkalmazott eljárások követték a Helsinki Deklarációban foglaltakat. A kísérleti protokollt a Korányi Pulmonológiai Intézet Etikai Bizottsága hagyta jóvá. A kísérleti személyek informált beleegyezésüket adták.

4.2.2 Eljárás

A kísérlet folyamatos orvosi felügyelet mellett zajlott a Korányi Pulmonológiai Intézetben. A kísérleti személyeknek elmondtuk, hogy legkisebb rosszullét esetén is nyugodtan vegyék le a légzőmaszkot, de ilyen eset nem történt a kísérlet során.

A kísérlet egy félig elsötétített szobában zajlott, miközben a személyek egy kórházi ágyon ültek. Az EEG sapka felhelyezése és előkészítése után a személyek felvették a légzőmaszkot. Miután megszokták a légzőmaszkon keresztüli légzést, bemutattuk nekik a kísérleti feladatokat. A kísérlet során a belélegzett levegőkeverék oxigéntartalmát változtattuk annak érdekében, hogy a pulzoximéterrel mért perifériális oxigénszaturáció (SPO₂) az előzetesen kitűzött 80%-os szint közelében legyen (hasonló módszerre lásd: Fowler és Prlic, 1995). A kísérlet alatt folyamatosan monitoroztuk a vitális funkciókat (EKG, légzési frekvencia és SPO₂ szint).

A kísérleti eljárás a 13. ábrán követhető. A kísérleti személyek három kísérleti szakaszban vettek részt: (1) normoxia (Pre); (2) normobárikus hypoxia kb. 80%-os szaturáció mellett (H80) és (3) normoxia (Post).



13. ábra. A kísérlet menete. H80: normobárikus hypoxia kb. 80%-os szaturációval.

A hypoxiát három lépésben hoztuk létre. Elsőként, a szaturációt 6 perc alatt lecsökkentettük 90%-ra (átlag: 5,58 perc, szórás: 1,44). Ezen a szaturációs szinten egy kb. 10 perces (átlag: 9,64 perc, szórás: 0,92) megállást tartottunk, hogy teszteljük, a kísérleti

személyek mennyire tolerálják az oxigénhiányt. A kísérleti személyek a maszk levételével vagy akár anélkül is jelezhatték, ha rosszul érzik magukat. A következő 7 percben (átlag: 7.18 perc, szórás: 1,25) tovább csökkentettük a szaturációt, egészen 80%-ig. Amikor a szaturáció elérte ezt a szintet, a kísérleti személyek megkezdtek a feladatokat. A H80 szakasz végén a szaturációt kb. 6 perc (átlag: 5,88 perc, szórás: 1,36) alatt emeltük fel a normoxiának megfelelő szintre.

A folyamatosan mért szaturáció értékeit személyenként és szakaszonként átlagoltuk. Az így képzett szaturáció személyek közötti átlaga a H80 kondícióban 81,45% volt (szórás: 1,28), amely kb. 5500 méter tengerszint feletti magasságnak felel meg. A szaturáció a Pre és a Post szakaszokban a normoxiának megfelelő szinten volt (Pre átlag: 97,58%, szórás: 0,79; Post átlag: 97,60%, szórás: 0,84).

A kísérleti feladatok hossza mindhárom kondícióban kb. 20 perc volt.

4.2.3 Kísérleti feladatok

Módosított CPT O-X feladat

A jelen kísérletben egy módosított feladatverziót alkalmaztunk, melyben a P3a vizsgálatára újdonságingereket (pillangókról készült fényképeket) helyeztünk el. A feladat első elvégzése előtt nem tájékoztattuk a személyeket ezekről az ingerekről.

Az újdonságingerek mellett a kísérleti ingeranyagot 8 vizuálisan bemutatott betű alkotta (A, B, C, D, E, F, O vagy X betű). A kísérleti személyek feladata gombnyomásos válasz adása volt abban az esetben, ha olyan X betűt (Go inger) láttak, amit O betű (Előrejelző inger) előzött meg. Válaszukat a domináns kezükben elhelyezett nyomógombon tehették meg, mutatóujjuk segítségével. A feladat a kísérlet mindhárom kondíciója során (Pre, H80 és Post) két-két blokkra volt osztva (lásd: 13. ábra). Minden blokkban 200 betű és 20 újdonságinger került bemutatásra, kvázi-random sorrendben. A 200 betűből 40 O betű (Előrejelző inger) volt, amelyet vagy egy X betű követett (Go inger) vagy egy olyan másik betű, amely nem lehetett O vagy X (NoGo inger). Minden blokkban 20 Go és 20 NoGo inger szerepelt. Emellett 20 olyan X is bemutatásra került, amit nem előzött meg O betű (ún. Catch ingerek). A fennmaradó ingerek Sztenderd ingerek voltak (A, B, C, D, E és F); ezeket nem előzhette meg O betű.

Az ingereket 300 ms-ig mutattuk be, a kísérleti személyeknek az inger megjelenése után 1000 ms-uk volt a válaszadásra. Két inger megjelenése között átlagosan 1060 ms telt el (± 50 ms véletlenszerű változással). A túl gyors reakciók kiszűrése érdekében csak a 200 ms-nál lassabb válaszokat vettük figyelembe, ezzel egyidőben pedig egy felső határértéket is meghúztunk (1000 ms), így határozva meg a valid reakcióidő-intervallumot az elemzésekhez. Az egy személy esetében, egy kondícióban mért összes helyes reakcióidő medián értékét vettük reprezentatív középpértéknek. A pontosságot a helyes válaszok százalékaként számoltuk a Go ingereknél. Mivel a többi ingerre (NoGo, Catch és Előrejelző ingerek) érkező hibák száma extrém alacsony volt (mindhárom kondícióban minden inger esetében 1% volt a hibák száma), ezeket a továbbiakban nem elemeztük.

Szám-méret Stroop feladat

Ebben a feladatban egyjegyű, arab számokból (2, 3, 4, 6, 7 és 8) álló számpárokat mutattunk be a képernyőn. A számok különböző méreteken (32, 42 és 62 pont) kerültek bemutatásra a képernyő középpontjától jobbra, illetve balra. A számok két dimenzió, a számosságuk, illetve a fizikai méretük szerint különbözhetek egymástól. A kísérleti személyek feladata a számok fizikális méret szerinti megkülönböztetése volt: azzal a kézzel kellett gombot nyomniuk, amelyik oldalon a nagyobb méretű szám állt. A kongruens párok esetében az egyik szám mind méretében, mind számosságában nagyobb volt, mint másik (pl. 48). Az inkongruens párok esetében a nagyobb méretű szám számosságában kisebb volt, mint a másik (p. 48), míg a semleges párok esetében a két szám csak a méret tekintetében különbözött (pl. 44).

A kísérleti személyek minden kondícióban két blokkot végeztek el ebből a feladatból. Egy blokkban 105 kísérleti próba szerepelt. A próba során az ingerek 500 ms-ig voltak láthatóak. A kísérleti személyeknek az inger megjelenése után 1000 ms-uk volt a válaszadásra. Két inger megjelenése között 1800 ms telt el (± 100 ms véletlenszerű változással).

A reakcióidőt és a pontosságot a CPT O-X feladattal megegyezően számítottuk a feladat három ingertípusára (Kongruens, Inkongruens és Semleges). Hasonlóan a CPT O-X feladathoz, csak a 200 és 1000 ms közötti reakcióidőket fogadtuk el helyesnek.

4.2.4 EEG felvétel és EKP adatelemzés

A jelen kutatás a Go inger által kiváltott P3b-re (Go P3), a NoGo inger által kiváltott NoGo P3-ra és az újdonságinger által kiváltott Újdonság P3-ra fókuszál. Noha az egyszerűség kedvéért a Stroop feladat alatt sem szakítottunk meg az EEG felvételt, az ott rögzített EEG-t (illetve az EKP-at) nem vizsgáltuk.

Az EEG-t NuAmp erősítővel (Compumedics, USA) rögzítettük, 500 Hz mintavételi frekvenciával, 0,1 és 40 Hz között (24 dB/oktáv szűrési meredekséggel). Az ezüst / ezüst-klorid elektródák egy rugalmas EEG-sapkában foglaltak helyet. Elektronikusan összekapcsolt masztoid referenciát használtunk a felvételhez. Az alábbi, Nemzetközi 10-20-as Rendszer szerinti skalp-elektrodákat használtuk: Fp1, Fp2, AF3, AF4, F7, F3, Fz, F4, F8, FT7, FC3, FCz, FC4, FT8, T3, C3, Cz, C4, T4, TP7, CP3, CP4, TP8, T5, P3, Pz, P4, T6, O1, Oz, O2, PO4 és PO3. A föld-elektroda az Fpz csatornán volt. A függőleges és vízszintes elektro-okulogram (EOG) jeleket a jobb szem alatti és feletti, illetve a két szem külső oldalán lévő pozícióból vezettük el. A felvétel után az EEG jeleket a skalp-elektrodák átlagához viszonyítottuk (átlag referencia).

Az EKP elemzést Scan 4.3 (Compumedics, USA), EEGLAB 12.0.1.0b (Delorme és Makeig, 2004) és Matlab 2013a (Mathworks, Natick, USA) felhasználásával végeztük. Az EEG epochokat az inger megjelenéséhez viszonyított -100 és +800 ms között alakítottuk ki, ahol a -100 és 0 ms közötti szakasz alapvonalként funkcionált. Az elemzésből kizártuk azon epochokat, amelyekben az amplitúdók meghaladták a ± 70 a frontális EEG vagy EOG csatornákon vagy a ± 100 μV -ot a többi EEG csatornán.

A pislogás okozta műtermékeket a tiszta EEG és a műtermék téri eloszlását modellezve távolítottuk el. A téri eloszlás kiszámításához téri SVD (singular-value decomposition) transzformációt használtunk. A további részleteket lásd: Scan 4.3 Manual Vol II.: VEOG Correction - Method 2 (Compumedics Neuroscan, 2003).

A következő lépésben EKP nagyatlagokat képeztünk az EKP-k kondíció és kísérleti személy szerinti összeátlagolásával. A Go P3 komponens csúcsát a Pz elektródán, 220 és 480 ms között kerestük, míg a NoGo P3 és Újdonság P3 komponens csúcsát a Cz elektródán ugyanebben az idői sávban. A mindhárom komponens amplitúdóját a nagyatlag csúcslatencia körüli 50 ms-os sávban mértük egyénileg a középvonali Fz, FCz, Cz, Pz és

Oz csatornákon. Az egyéni latenciák mérése a 220-480 ms-os sávban történt, a Go P3 esetében a Pz, míg a NoGo és Újdonság P3 esetében a Cz csatornán.

4.2.5 Statisztikai elemzés

A statisztikai elemzést Statistica 13.1 (Dell Inc., 2016) programmal végeztük. Az a-priori hipotézist tervezett összehasonlításokkal (planned contrast vagy planned comparison) vizsgáltuk. Ezek az összehasonlítások az ismételt méréses ANOVA módszertanát követték, de a minden egyes faktornak csupán két szintje volt, köszönhetően annak, hogy nulla összegű súlyok alkalmazásával minden faktor esetében két összehasonlítandó oldal került kialakításra (a tervezett összehasonlítások módszeréről lásd: Field, 2009; Tabachnick és Fidell, 2007).

A Helyzet (Pre, H80 és Post) faktorban szereplő normoxiás kondíciók (Pre és Post) a H80 kondícióval kerültek összehasonlításra (Pre és Post vs. H80). Ezáltal a kiszűrtük a viselkedéses adatok esetében gyakran előforduló gyakorlási hatást, illetve az EKP adatok esetében a habituáció hatását. Az ábrákon a teljesség kedvéért mind a Pre, mind a H80, mind a Post kondíció eredményeit feltüntettük.

A CPT O-X feladatban a reakcióidőt és pontosságot a Helyzet (Pre és Post átlaga vs. H80) faktort tartalmazó tervezett összehasonlítással elemeztük. A Stroop feladatban a reakcióidőt és pontosságot pedig a Helyzet (Pre és Post átlaga vs. H80) és Kongruencia (Kongruens, Inkongruens és Semleges) faktorokat tartalmazó tervezett összehasonlítással elemeztük, ahol a Kongruencia faktornak mindig csak két szintje került összehasonlításra (lásd: 4. táblázat, Hatás oszlop).

Az EKP adatok esetében is hasonlóan jártunk el, itt a Helyzet (Pre és Post átlaga vs. H80) faktor mellett az Elektróda (Fz, Cz, Pz) faktort használtuk, melynek mindig csak két szintje került összehasonlításra (lásd: 6. táblázat, Hatás oszlop).

4.3 Eredmények

4.3.1 Viselkedéses adatok

A CPT O-X és a Stroop feladatban mért reakcióidő és pontosság a 3. táblázatban, illetve a 14**Hiba! A hivatkozási forrás nem található.** ábrán követhető, míg a statisztikai lemezés eredményeit a 4. táblázat tartalmazza.

3. táblázat. Reakcióidő és pontosság a CPT O-X és a szám-méret Stroop feladatban.
Kong: kongruens, Inkong: inkongruens, Seml: semleges.

			Pre		H80		Post	
Változó			Átlag	Szórás	Átlag	Szórás	Átlag	Szórás
CPT O-X	RI (ms)		357,58	79,17	354,83	79,77	347,92	78,95
	Pontosság (%)		97,50	3,20	92,29	13,46	96,63	4,32
Szám-méret Stroop	RI (ms)	Kong	510,00	81,15	473,25	73,12	467,25	69,43
		Inkong	575,25	100,96	539,42	99,00	525,75	80,07
		Seml	531,58	100,20	491,92	81,26	482,75	81,26
	Pontosság (%)	Kong	97,25	2,39	97,85	2,48	96,81	2,79
		Inkong	93,95	4,87	89,18	8,22	88,69	7,95
		Seml	96,84	3,40	95,36	2,80	96,60	3,63

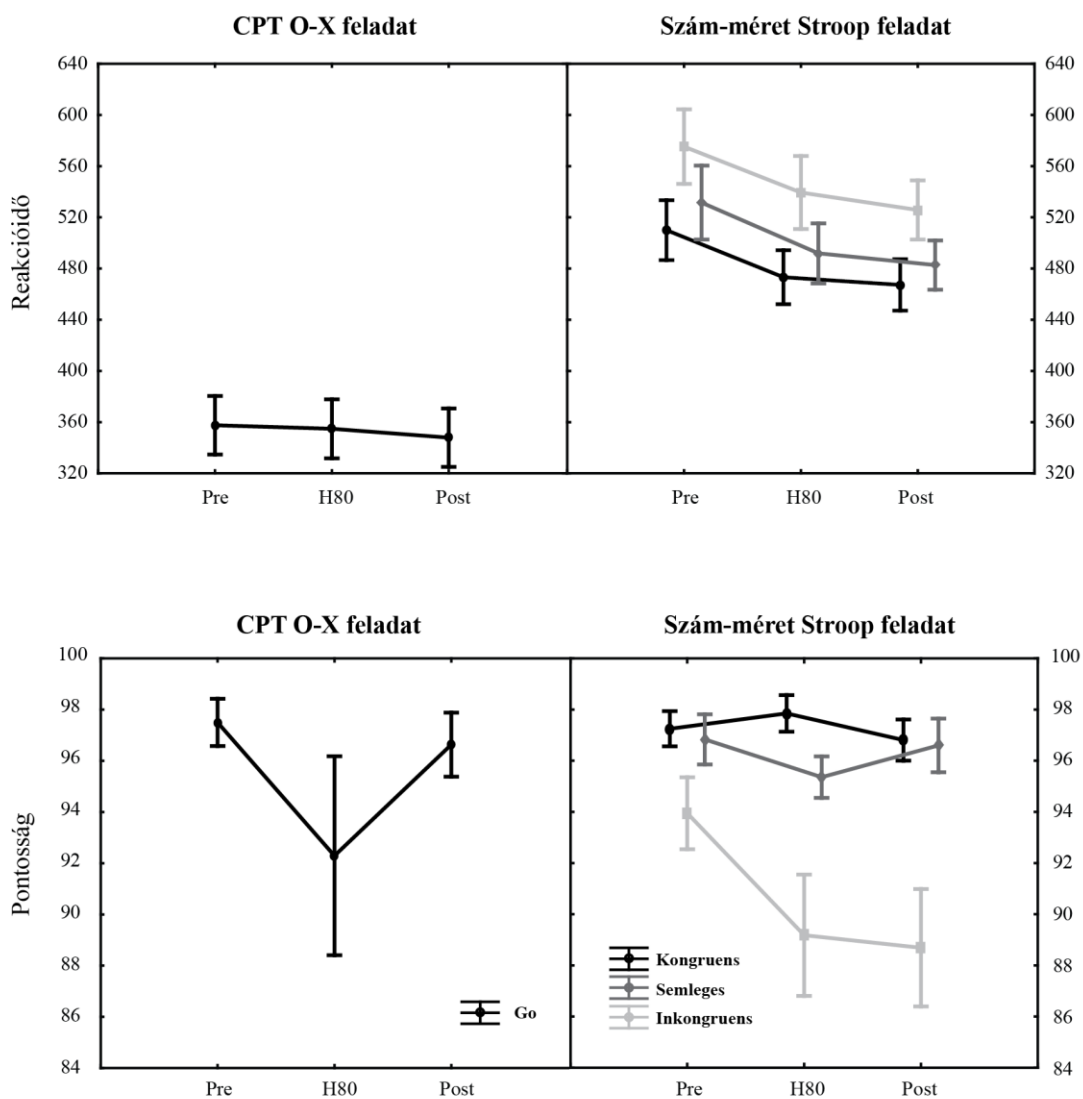
4. táblázat. A reakcióidő és pontosság statisztikai elemzésének eredményei. Nő: négyzetösszeg, Szf: szabadságfok, Kong: kongruens, Inkong: inkongruens, Seml: semleges. ^a kritikus p érték: 0,05, ^b kritikus p érték: 0,017

Változó		Hatás	Nő	Szf	F	p	η^2
CPT O-X RI	Helyzet		34,72	1 (11)	0,13	0,721 ^a	0,01
CPT O-X pontosság	Helyzet		182,37	1 (11)	1,45	0,254 ^a	0,12
Stroop RI	Helyzet		4638,90	1 (11)	9,11	0,012 ^a	0,45
	Kong vs Inkong		72136,68	1 (11)	54,90	<0,0001 ^b	0,83
	Kong vs Seml		6216,13	1 (11)	13,16	<0,01 ^b	0,54
	Inkong vs Seml		36001,39	1 (11)	108,11	<0,0001 ^b	0,91
	Helyzet × Kong vs Inkong		73,67	1 (11)	0,33	0,578 ^b	0,03
	Helyzet × Kong vs Seml		0,06	1 (11)	<0,01	0,978 ^b	<0,01
	Helyzet × Inkong vs Seml		69,44	1 (11)	0,44	0,519 ^b	0,04
Stroop pontosság	Helyzet		19,09	1 (11)	4,46	0,058 ^a	0,29
	Kong vs Inkong		807,22	1 (11)	35,76	<0,0001 ^b	0,76
	Kong vs Seml		19,36	1 (11)	7,01	0,023 ^b	0,39
	Inkong vs Seml		576,53	1 (11)	27,48	<0,001 ^b	0,71
	Helyzet × Kong vs Inkong		34,99	1 (11)	2,32	0,156 ^b	0,17
	Helyzet × Kong vs Seml		19,02	1 (11)	43,64	<0,0001 ^b	0,80
	Helyzet × Inkong vs Seml		2,42	1 (11)	0,13	0,728 ^b	0,01

A CPT O-X feladatban a célingerre (Go) adott válaszok reakcióideje nem változott hypoxia alatt ($F(1, 11)=0,13$, $p=0,721$, $\eta^2=0,01$). A pontosság úgyszintén megtartott maradt hypoxiában ($F(1, 11)=1,45$, $p=0,254$, $\eta^2=0,12$).

A Stroop feladatban szignifikáns interferencia-hatást találtunk a reakcióidők esetében, mivel a kísérlet egészét tekintve a válaszok lassabbak voltak az inkongruens, mint a semleges ingerekre ($F(1, 11)=108,11$, $p<0,0001$, $\eta^2=0,91$, a kritikus p érték: $0,017$). A facilitációs-hatás is szignifikáns volt: a reakciók gyorsabbak voltak a kongruens, mint a semleges ingerekre ($F(1, 11)=13,16$, $p<0,01$, $\eta^2=0,54$, a kritikus p érték: $0,05$). Összességében a kísérleti személyek gyorsabb válaszokat adtak hypoxiában, mint normoxiában ($F(1, 11)=9,11$, $p=0,012$, $\eta^2=0,45$). Ezzel szemben sem az interferencia- ($F(1, 11)=0,44$, $p=0,519$, $\eta^2=0,04$, a kritikus p érték: $0,017$), sem a facilitációs-hatás ($F(1, 11) < 0,01$, $p = 0,978$, $\eta^2<0,01$, a kritikus p érték: $0,017$) nem változott hypoxiában.

A pontosság esetében is találtunk interferencia-hatást, ugyanis a kísérleti személyek kevésbé pontosak voltak az inkongruens, mint a semleges próbákban ($F(1, 11)=27,48$, $p<0,001$, $\eta^2=0,71$, a kritikus p érték: $0,017$). Noha a pontosság nagyobb volt a kongruens, mint a semleges próbákban, a facilitációs-hatás nem érte el a szignifikanciát ($F(1, 11)=7,01$, $p=0,023$, $\eta^2=0,39$, a kritikus p érték: $0,017$). Összességében a kísérleti személyek tendenciaszinten kevésbé pontosak voltak hypoxiában, mint normoxiában ($F(1, 11)=4,46$, $p=0,058$, $\eta^2=0,29$, a kritikus p érték: $0,05$). A reakcióidő szignifikáns és a pontosság tendenciaszintű csökkenése arra utal, hogy a kísérleti személyek hypoxiában a pontosság kárára növelték válaszadási sebességüket (ún. gyorsaság/pontosság felcserélhetőségi hatás). Az interferencia-hatásra nem hatott a hypoxia ($F(1, 11)=0,13$, $p=0,73$, $\eta^2=0,01$). Ezzel szemben a facilitációs-hatás szignifikáns mértékben megnövekedett hypoxiában ($F(1, 11)=43,64$, $p<0,0001$, $\eta^2=0,80$).

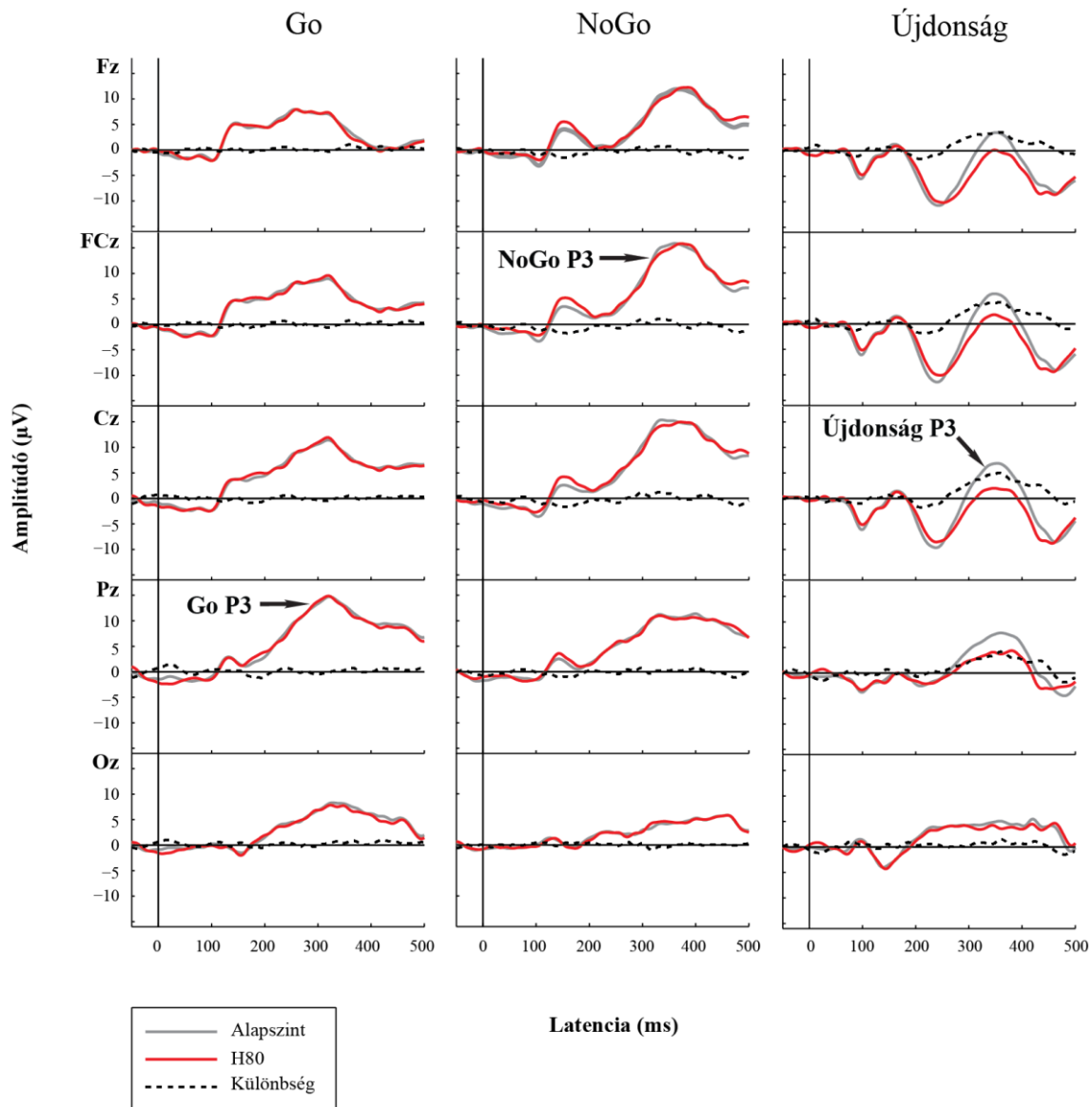


14. ábra. Reakcióidő és pontosság a két feladatban. A hibasávok a sztenderd hibát mutatják.

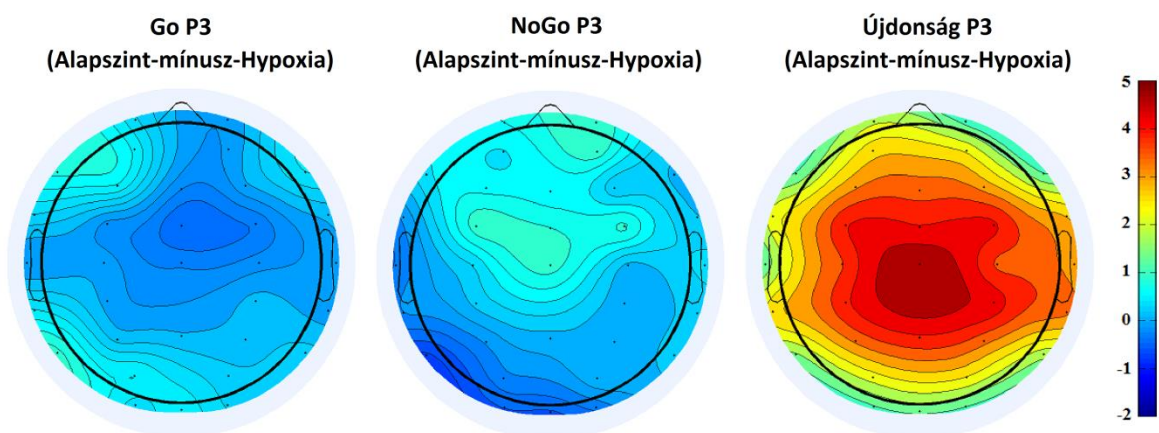
4.3.2 EKP eredmények

Go, NoGo és Újdonság P3 amplitúdók

Az EKP nagyatlagok és különbségpotenciálok a 15. ábrán láthatóak, míg a hypoxia P3 komponensekre gyakorolt hatását illusztráló topográfiai ábrák a 16. ábrán láthatóak.



15. ábra. EKP komponensek a CPT O-X feladatban. A szaggatott vonal az Alapszint (Pre és Post kondíciók átlaga) és a H80 kondícióban kiváltott EKP-k különbsége.



16. ábra. A hypoxia P3 komponensekre gyakorolt hatását mutató topográfiai ábrák. Az ábrán az Alapszint (Pre és Post kondíciók átlaga) és a H80 kondícióban kiváltott EKP-k amplitúdókülönbsége látható, az egyes komponensek csúcslatenciájánál (324 ms a Go, 338 ms a NoGo és 356 ms az Újdonság P3 esetében).

A 5. táblázat összegzi az elemzett komponensek amplitúdóját a három kondícióban, míg a statisztikai próbák eredménye a 6. táblázatban található. A feladat-releváns ingerek esetében nem találtunk amplitúdóváltozást a hypoxia hatására (Go P3: $F(1, 10)=0,02$, $p=0,888$, $\eta^2<0,01$; NoGo P3: $F(1, 10)=0,10$, $p=0,757$, $\eta^2=0,01$). Az amplitúdók hypoxia alatti topografikus változását vizsgáló kontrasztok sem érték el a szignifikanciát.

Ezzel szemben szignifikáns eltérés jelentkezett az Újdonság P3 amplitúdójában hypoxiában ($F(1, 10)=13,90$, $p=0,004$, $\eta^2=0,58$). Topografikus változásokat is találtunk: a hypoxia Újdonság P3 amplitúdóra gyakorolt hatása eltérő volt az Fz és a Cz csatornák között ($F(1, 10)=27,70$, $p<0,001$, $\eta^2=0,73$, a kritikus p érték: 0,017). Ezek az eredmények az Újdonság P3 amplitúdójának szignifikáns csökkenését tükrözik hypoxiában. Az Alapszinthez képest a csökkenés 18,95%-os volt az Fz, 85,1%-os a Cz és 54,4%-os a Pz csatornán.

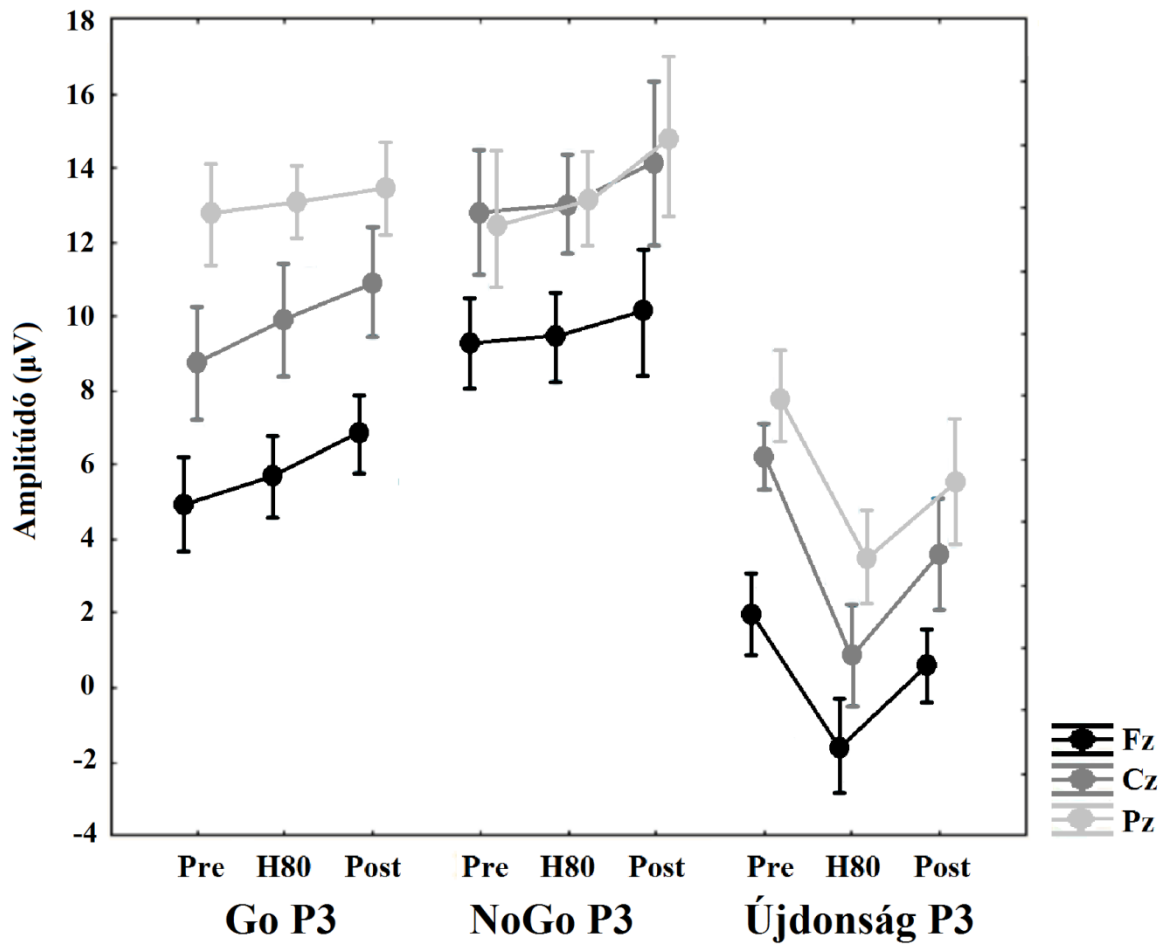
5. táblázat. Go, NoGo és Újdonság P3 amplitúdók (μV).

Komponens	Változó	Pre		H80		Post	
		Átlag	Szórás	Átlag	Szórás	Átlag	Szórás
Go P3	Amplitúdó	8,80	5,51	9,51	4,98	10,38	4,92
NoGo P3	Amplitúdó	10,31	5,18	10,82	4,38	12,08	6,31
Újdonság P3	Amplitúdó	5,35	4,23	0,97	4,58	3,28	5,07

6. táblázat. Az amplitúdók statisztikai elemzésének eredményei. Nö: négyzetösszeg, Szf: szabadságfok. ^a kritikus p érték: 0,05, ^b kritikus p érték: 0,017

Komponens	Hatás	Nö	Szf	F	p	η^2
Go P3	Helyzet	0,12	1 (10)	0,02	0,888 ^a	<0,01
	Fz vs Pz	864,66	1 (10)	24,28	<0,001 ^b	0,71
	Fz vs Cz	269,05	1 (10)	15,03	0,003 ^b	0,60
	Cz vs Pz	169,06	1 (10)	8,34	0,016 ^b	0,45
	Helyzet $\times$ Fz vs Pz	0,05	1 (10)	0,05	0,823 ^b	0,01
	Helyzet $\times$ Fz vs Cz	0,25	1 (10)	0,29	0,602 ^b	0,03
	Helyzet $\times$ Cz vs Pz	0,08	1 (10)	0,22	0,652 ^b	0,02
NoGo P3	Helyzet	3,01	1 (10)	0,10	0,757 ^a	0,01
	Fz vs Pz	4,81	1 (10)	0,23	0,642 ^b	0,02
	Fz vs Cz	257,14	1 (10)	14,10	0,004 ^b	0,59
	Cz vs Pz	191,62	1 (10)	24,83	<0,001 ^b	0,71
	Helyzet $\times$ Fz vs Pz	0,00	1 (10)	0,00	0,978 ^b	<0,01
	Helyzet $\times$ Fz vs Cz	0,50	1 (10)	0,48	0,504 ^b	0,05
	Helyzet $\times$ Cz vs Pz	0,54	1 (10)	0,57	0,470 ^b	0,05
Újdonság P3	Helyzet	246,39	1 (10)	13,90	0,004 ^a	0,58
	Fz vs Pz	471,17	1 (10)	20,05	0,001 ^b	0,67
	Fz vs Cz	175,53	1 (10)	18,03	0,002 ^b	0,64
	Cz vs Pz	71,53	1 (10)	9,14	0,013 ^b	0,48
	Helyzet $\times$ Fz vs Pz	0,23	1 (10)	0,30	0,596 ^b	0,03
	Helyzet $\times$ Fz vs Cz	6,94	1 (10)	27,70	<0,001 ^b	0,73
	Helyzet $\times$ Cz vs Pz	2,57	1 (10)	6,17	0,032 ^b	0,38

A 17. ábrán követhető a komponensek amplitúdójának változása a három elemzett csatornán.



17. ábra. Go, NoGo és Újdonság P3 amplitúdók (µV) az Fz, Cz és Pz csatornán. A hibasávok a sztenderd hibát mutatják.

Go P3, NoGo P3 és Újdonság P3 latenciák

A 7. táblázat összegzi az elemzett komponensek latenciáját, míg a statisztikai próbák eredménye a 8. táblázatban található. A hypoxia nem befolyásolta szignifikáns mértékben egyik komponens latenciáját sem.

7. táblázat. Go, NoGo és Újdonság P3 latenciák (ms). A latenciák mérése a 220-480 ms-os sávban történt, a Go P3 esetében a Pz, míg a NoGo és az Újdonság P3 esetében a Cz csatornán.

Komponens	Változó	Pre		H80		Post	
		Átlag	Szórás	Átlag	Szórás	Átlag	Szórás
Go P3	Latencia	329,64	44,63	334,36	45,06	337,46	37,95
NoGo P3	Latencia	364,00	29,57	368,55	19,56	363,27	26,14
Újdonság P3	Latencia	351,09	26,01	336,91	29,84	342,18	26,37

8. táblázat. A latenciák statisztikai elemzésének eredményei. Nő: négyzetösszeg, Szf: szabadságfok.

Komponens	Változó	Nő	Szf	F	p	η^2
Go P3	Latencia	4,91	1 (10)	0,02	0,894	<0,01
NoGo P3	Latencia	176,73	1 (10)	0,69	0,427	0,06
Újdonság P3	Latencia	693,88	1 (10)	3,98	0,074	0,28

4.4 Diskusszió

Ebben a tanulmányban azt vizsgáltuk, hogy az akut, normobárikus hypoxia hogyan hat a fenntartott figyelemre, a válaszgátlásra és az OR jelének tekintett P3a-ra. Ezeket két könnyű és monoton feladat, a CPT O-X és a szám-méret Stroop feladat segítségével mértünk fel. A tanulmány legfontosabb eredménye, hogy az újdonságinger által kiváltott Újdonság P3 jelentősen lecsökkent az akut, normobárikus hypoxia hatására. A teljesítmény viselkedéses (reakcióidő és pontosság) és elektrofiziológiai mutatói (Go P3 és a NoGo P3) javarészt változatlanok maradtak hypoxiában.

Az egyetlen hypoxiához köthető viselkedéses változást a szám-méret Stroop feladatban találtuk, ahol a kísérleti személyek gyorsaságukat a pontosság kárára növelték hypoxiában. Mivel azonban a CPT O-X feladatban ilyen hatást nem találtunk, ennek jelentőségét korlátozottan tekintjük.

A tradicionális felfogás szerint a Go P3 a feladat-releváns ingerek feldolgozását tükrözi, ezért a jelen tanulmányban megfigyelhető változatlan Go P3 és viselkedéses

teljesítmény annak jeleként értelmezhető, hogy nem változott a feladat-releváns információk feldolgozása hypoxiában.

A hasonló (szimulált) tengerszint feletti magasságban végzett EKP kutatások egyöntetűen a Go P3 latencia megnövekedését detektálták (Fowler és Kelso, 1992; Fowler és Prlic, 1995; Hayashi, Matsuzawa, Kubo és Kobayashi, 2005; Wesensten és mtsai, 1993). Ezzel szemben, a Go P3 amplitúdója közel sem ilyen egyöntetűen változott. Hayashi és munkatársai (2005) kutatásában nem változott a Go P3 amplitúdója, Fowler és Kelso (1992) kutatásában marginálisan csökkent, Wesensten és munkatársai (1993) kutatásában csökkent, míg Fowler és Prlic (1995) fordított U-alakú összefüggést mutatott ki a hypoxia szintje és a Go P3 amplitúdója között.

Hasonló inkonzisztencia fedezhető fel a hypoxia viselkedéses változókra gyakorolt hatását illetően, különös tekintettel a Stroop interferencia-hatásra. Míg két kutatás változatlan a Stroop interferencia-hatást írt le a klasszikus szín-szó (Asmaro, Mayall és Ferguson, 2013), illetve a szám-méret (Phillips és mtsai, 2015) Stroop feladatban, addig egy másik kutatás szignifikánsan nagyobb Stroop interferencia-hatást talált a szín-szó Stroop feladatban (Ochi és mtsai, 2018). Előrevételezve a következő tanulmány eredményeit, mi is nagyobb Stroop hatást találtunk hypoxiában két hallási Stroop-feladatban. Mindezt részben magyarázhatja az, hogy ezek a kutatások eltérő Stroop feladatokat használtak, és emiatt a feladatok nehézsége is eltérő volt. A jelen tanulmány eredményei arra utalnak, hogy a könnyű feladatok esetében megtartott maradhat a teljesítmény.

Eredményeink kontrasztban állnak McMorris és munkatársai (2017) metaanalízisével, amely 22 akut és szubakut tanulmány eredményeit elemezte újra, és megerősítette azt a közkeletű nézetet, hogy a hypoxia általános kognitív teljesítményromláshoz vezet. A jelen pillanatban csak spekulálni tudunk, hogy a mi eredményeink miért nem illeszkednek ebbe a tendenciába. Egyik lehetőség, hogy míg McMorris és munkatársai olyan tanulmányokat is bevettek az elemzésbe, amelyek szubakutnak tekinthetők (a beválasztási kritérium szerint a hypoxia időtartama 6 nap vagy kevesebb lehetett), míg esetünkben tisztán akut expozícióról van szó. A metaanalízis további megkérdőjelezhető döntéseiről már szót ejtettünk a Bevezetőben (1.3 fejezet).

Eredményeink azonban csaknem teljes egyezést mutatnak kutatócsoportunk egy korábbi kísérletével (Balázs és mtsai, 2000). Ebben a hypobárikus kísérletben a Magyar Honvédség vadász- és helikopterpilótái vettek részt. A kísérleti személyek egy egyszerű, háromingeres kakukktojás feladatot végeztek. Az egyszerű geometriai formákból felépülő gyakori sztenderd ingerek mellett ritka célingerek és ritka újdonságingerek szerepeltek. Ez utóbbiak kiváltották az Újdonság P3 komponenst, amely a hypoxia hatására jelentősen lecsökkent – eközben a viselkedéses teljesítmény változatlan maradt. Ezen eredmények jelen tanulmányban való replikációja azért is tekinthető erős bizonyítéknak a Újdonság P3 hypoxia-érzékenysége, mivel a két kísérletben eltérőek voltak a használt feladatok, a hypoxia indukció módja, illetve a kísérleti személyek összetétele.

Az elektrofiziológiai eredmények továbbá arra is rámutattak, hogy Újdonság P3 és a NoGo P3 eltérően reagált a hypoxiára. Ez az eredmény ellentmond annak a nézetnek, mely szerint ezek ugyanannak a komponenseknek a kis mértékben különböző megnyilvánulásai lennének (Barry és Rushby, 2006; Polich, 2007), illetve azt sem támogatja, hogy az Újdonság P3 (illetve más néven a P3a) a válaszgátlást tükröznék (Goldstein, Spencer és Donchin, 2002). Ez utóbbi nézetnek az is ellentmond, hogy a P3a másik népszerű paradigmájában, az elterelődési feladatban a deviáns ingerek annak ellenére is kiváltják a P3a-t, hogy ezen ingerekre is viselkedéses választ kell adni (tehát nem lép fel válaszgátlás).

Az eredményeket összefoglalva, a jelen tanulmány kimutatta, hogy az akut, közép súlyos normobárikus hypoxia az újdonságingerek által kiváltott Újdonság P3 komponens szelektív lecsökkenéséhez vezet, miközben a feladatokban mutatott teljesítmény, illetve az ezeket tükröző EKP komponensek változatlanok maradtak.

5 A disszertáció 4. tanulmánya

5.1 Bevezető

Az előző kutatásunk az EKP technikát használva megerősítette a P3a érzékenységet a hypoxiára. Az EKP-k rögzítése mellett két, gátlási VF-kat vizsgáló feladat is felvételre került. A módosított CPT O-X feladat a válaszgátlást, míg a szám-méret Stroop feladat az interferencia-kontrollt vizsgálta. A CPT O-X feladatban azonban nagyon alacsony volt a nogo ingerek esetében a hiba (a téves riasztás) – formális elemzésük nem is volt lehetséges. Ezt okozhatta a viszonylag lassabb ingeradási tempó, mivel kb. 1 másodpercenként jelent meg egy inger. Az ingeradási tempó és a válaszgátlás szükségessége között jól ismert kapcsolat van (Benikos és mtsai, 2013; Jodo és Kayama, 1992): minél gyorsabb az ingeradás, annál nehezebb a motoros választ legátolni, és ennek megfelelően annál erősebben aktiválódnak a válaszgátlási folyamatok. A következő kutatásunkban jelentősen gyorsabb ingeradást alkalmaztunk (0,6 másodpercenként jelent meg egy inger), annak érdekében, hogy növeljük a válaszgátlás szükségességét. Hogy a nagyobb ingeradási tempó ne vezessen a teljesítmény drasztikus leromlásához, egy egyszerűbb válaszgátlási feladatot választottunk: a go / nogo (GNG) feladatot.

A hipotézisünk az volt, hogy a megnövekvő válaszgátlás érzékenyebb lesz a hypoxia okozta környezeti stresszre, mint az előző tanulmányban. A válaszgátlási képesség leromlása úgy nyilvánulhat meg a GNG feladatban, hogy megnő a nogo ingerekre adott hibás válaszok (téves riasztások) száma a go ingerekre vonatkozó hibás válaszok (kihagyások) számához képest. Emellett két másik feladatot alkalmaztunk. Összhangban az előző kutatásunkkal, egy interferencia-kontroll feladat került felvételre (Stroop). A hypoxiában nagyon gyakori, általános teljesítményromlás kiszűrésére pedig egy gátlást nem igénylő kétválasztásos feladatot (choice response task, CRT) is alkalmaztunk, melyben a GNG feladathoz nagyban hasonlító ingerek szerepeltek.

Hozzáférési és technikai okokból a kísérletet hypobárikus hypoxiában végeztük. Hasonlóan az előző kutatáshoz a mérések a hypoxia előtt, alatt és után történtek.

5.2 Módszerek

5.2.1 Kísérleti személyek

A kísérleti személyek vadászrepülő- és helikopterpilóták voltak, akik a kötelező éves hypoxia-tréningükön vettek részt. A kísérlet a Magyar Honvédség Egészségügyi Központjának Repülőorvosi-, Alkalmasságvizsgáló és Gyógyító Intézetében zajlott. A személyek egészségét egy orvosokból és nővérekből álló csapat felügyelte a kísérlet teljes hossza alatt. A kísérleti mintát 25 fő, 25 és 52 év közötti (átlag 35,4 év, szórás: 6,4) férfi pilóta alkotta. Női kísérleti személyek azért nem kerültek be a vizsgálatba, mert ezekre a tréningekre egy nő sem érkezett (ami betudható a női pilóták igen alacsony számának a Magyar Honvédségben). Technikai problémák miatt 4 fő adatai a GNG feladatból kizárásra kerültek.

A kísérlet megfelelt a helyi etikai szabályozásnak és a Helsinki Deklarációnak. A kísérleti személyek önként vettek részt a kísérletben, melynek megkezdése előtt aláírásukkal egyeztek bele a részvételbe. A kísérleti személyeket biztosítottuk arról, hogy a feladatokban elért teljesítményük nem befolyásolja a tréningen szerzett hivatalos minősítésüket, és hogy a kísérletben keletkező adataikhoz csak a kutatók fognak hozzáférni.

5.2.2 Feladatok, ingerek

A következő feladatok kerültek alkalmazásra: a Stroop feladat két verziója, egy CRT és egy GNG feladat. Technikai okok miatt a jelen kísérletben csak hallási feladatokat használtunk. Mind a Stroop, mind a GNG feladatok esetében léteznek vizuális és hallási változatok. Noha kevés kutatás vetette össze ezen változatokat empirikusan, a vizuális és hallási változatok ekvivalensnek tekinthetők. Például Roberts és Hall (2008) kimutatta, hogy a teljesítmény a vizuális és hallási Stroop feladatokban korrelál egymással, illetve az eltérő változatok átfedő agyi területeket aktiválnak. A Green és Barber (1981) által kidolgozott hallási Stroop feladatban hasonló interferencia-hatások jelentek meg, mint a gyakrabban használt vizuális Stroop feladatokban.

A kísérleti személyek a kezükben tartott válaszgombok megnyomásával végezték a feladatokat. Minden feladat egy rövid, előre rögzített instrukcióval kezdődött, melyet a kísérleti személyek fülhallgatón keresztül hallottak.

A Stroop feladat egyik verziójában a kísérleti személyeknek az alapján kellett választ adniuk, hogy a fülhallgatóban hallott név férfi vagy női név volt (Név-Stroop), míg a másikon az alapján, hogy nő vagy férfi ejtette ki az adott szót (Hang-Stroop) (hasonló feladatra lásd: Green és Barber, 1981). Az ingeranyagot 30-30 magyar férfi és női keresztnév jelentette. Minden név 350-400 ms hosszúságú volt, 80 dB-lel a referencia hangnyomásszint felett. Az ingeranyagot jelentő neveket három nő és három férfi személy mondta fel előzetesen. A teljes ingeranyagban összesen 360 inger szerepelt. A Név-Stroop feladatban a kísérleti személyeknek jobb kézzel kellett gombot nyomniuk, ha férfi nevet hallottak, és bal kézzel, ha nőit, függetlenül a beszélő nemétől. A Hang-Stroop feladatban jobb kézzel kellett gombot nyomni, ha férfi hangot hallottak, és bal kézzel, ha nőit, függetlenül attól, hogy a kimondott név férfi vagy női név volt. Tehát a Stroop-feladatok során a nem-kéz kapcsolat állandó volt (férfi – jobb kéz, női – bal kéz), csak az inger releváns aspektusa (a név neme vs. a beszélő neme) változott. Egy kísérleti próba hossza 1500 ms volt. Egy kísérleti blokkban 32 inger szerepelt, melynek hossza ennek megfelelően kb. 1 perc volt.

A CRT feladatban a kísérleti személyek 100 ms hosszú magas (660 Hz) vagy mély (440 Hz) hangokat hallottak, és a hang magassága szerint a jobb vagy bal gombot kellett megnyomniuk. Az ingerek valószínűsége 50-50% volt, sorrendjük véletlenszerű volt. Egy blokkban 100 inger jelent meg, 50 magas és 50 mély hang.

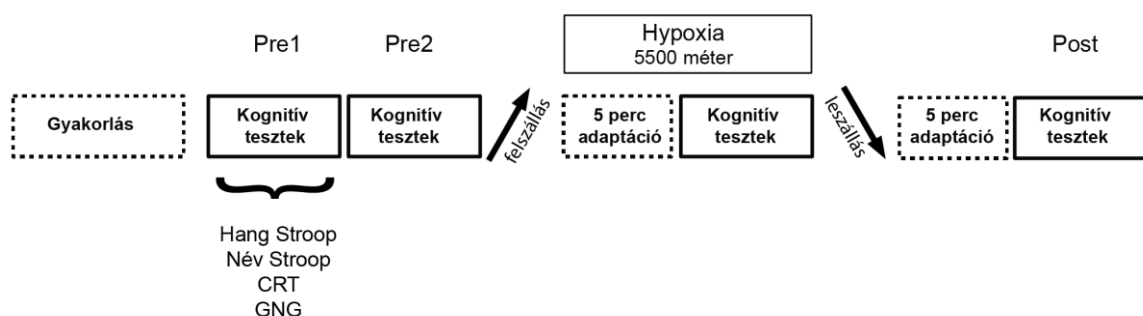
A GNG feladatban a CRT feladathoz nagyon hasonló ingerek kerültek bemutatásra. Magas (megjelenési valószínűség: 70%) és mély (megjelenési valószínűség: 16%) hangok mellett ún. „hiányzó” hangok jelentek meg (megjelenési valószínűség: 14%), melyek a gyors és repetitív ingerfolyam megszakadásaként voltak érzékelhetőek. A kísérleti személyeknek a magas („go”) inger esetén mindkét gombot kellett egyszerre lenyomniuk, viszont mind a mély („nogo”), mind a „hiányzó” hangok esetében tartózkodniuk kellett a gombnyomástól. Egy kísérleti blokkban 200 inger szerepelt, 140 magas, 32 mély és 28 hiányzó hang. Mind a CRT, mind a GNG feladatban egy kísérleti próba hossza 600 ms volt, míg egy kísérleti blokk hossza 1, illetve 2 perc volt.

A CRT és GNG feladatban alkalmazott gyors ingeradás (két egymást követő inger közötti idő: 600 ms) megnövelte azon folyamatok szükségességét, amelyek a válasz sikeres

legátlásában szerepet játszanak. A gyorsított ingeradás abban is segítségünkre volt, hogy a négy feladat hasonló nehézségű legyen.

5.2.3 Eljárás

A kísérleti személyeket 4-6 fős csoportokban teszteltük. Az artériás szaturációt (SPO₂) újra szerelhető pulzoximéter (Hellige SPO2 Sensor for Patient Monitor) segítségével monitoroztuk. A kísérleti eljárást az 18. ábra szemlélteti. A barokamrában való elhelyezkedés és feladat megismerése után a kísérleti személyek rövid gyakorló blokkokat végeztek el. Ezt követően, két Pre mérés következett (Pre1 és Pre2), ez idő alatt a nyomás (ekvivalens magasság: 105 méter) és a szaturáció a normál tartományba tartozott (SPO₂: 94-100%, átlag 98,2%, szórás 1,2%). Ezután a barokamrában a nyomás lecsökkentésre került (ekvivalens magasság: 5500 méter). Öt perccel ezen nyomás elérése után a kísérleti személyek elvégeztek minden feladatból egy blokkot (Hypoxia) (SPO₂: 64-92%, átlag: 79,1%, SD: 6,0%). Nem sokkal a normál nyomásra való visszatérés után egy újabb kísérleti blokk került felvételre (Post) (SPO₂: 91-100%, átlag: 96,8%, SD: 2,4%).



18. ábra. A kísérleti eljárás.

5.2.4 Statisztikai elemzés

A függő változó minden kondícióban a százalékos pontosság és a medián reakcióidő volt. Csak a 200 ms-nál hosszabb reakciókat tekintettük validnak. A GNG feladatban, ahol mindkét gomb egyszerre történő lenyomásával kellett válaszolni, a gyorsabb kéz reakcióidejét vettük be az elemzésbe (a két kéz között regisztrálható reakcióidők között jellemzően semmi vagy minimális különbség volt).

Alapszintnek a normoxia alatti Pre1, Pre2 és Post blokkok átlagértékeit tekintettük (Normoxia). Ez az eljárás segített a legtöbb feladatban megjelenő gyakorlási hatás

eliminálásában. A Normoxiában, illetve Hypoxiában mért pontosság és reakcióidő-adatok összehasonlítására ismételt méréses ANOVÁ-t, illetve a összetartozó mintás t-teszteket végeztünk.

A pontosságot és reakcióidő-adatokat a Szakasz (Normoxia, Hypoxia) és Kongruencia (kongruens, inkongruens) faktorokat tartalmazó ismételt méréses ANOVA segítségével vizsgáltuk. A CRT és a GNG feladatban a reakcióidő-adatok elemzése során összetartozó mintás t-teszteket végeztünk. A pontosság elemzése a GNG feladatban a Szakasz (Normoxia, Hypoxia) és Inger („go”, „nogo”, „hiányzó hang”) faktorokat tartalmazó ANOVÁ-val zajlott.

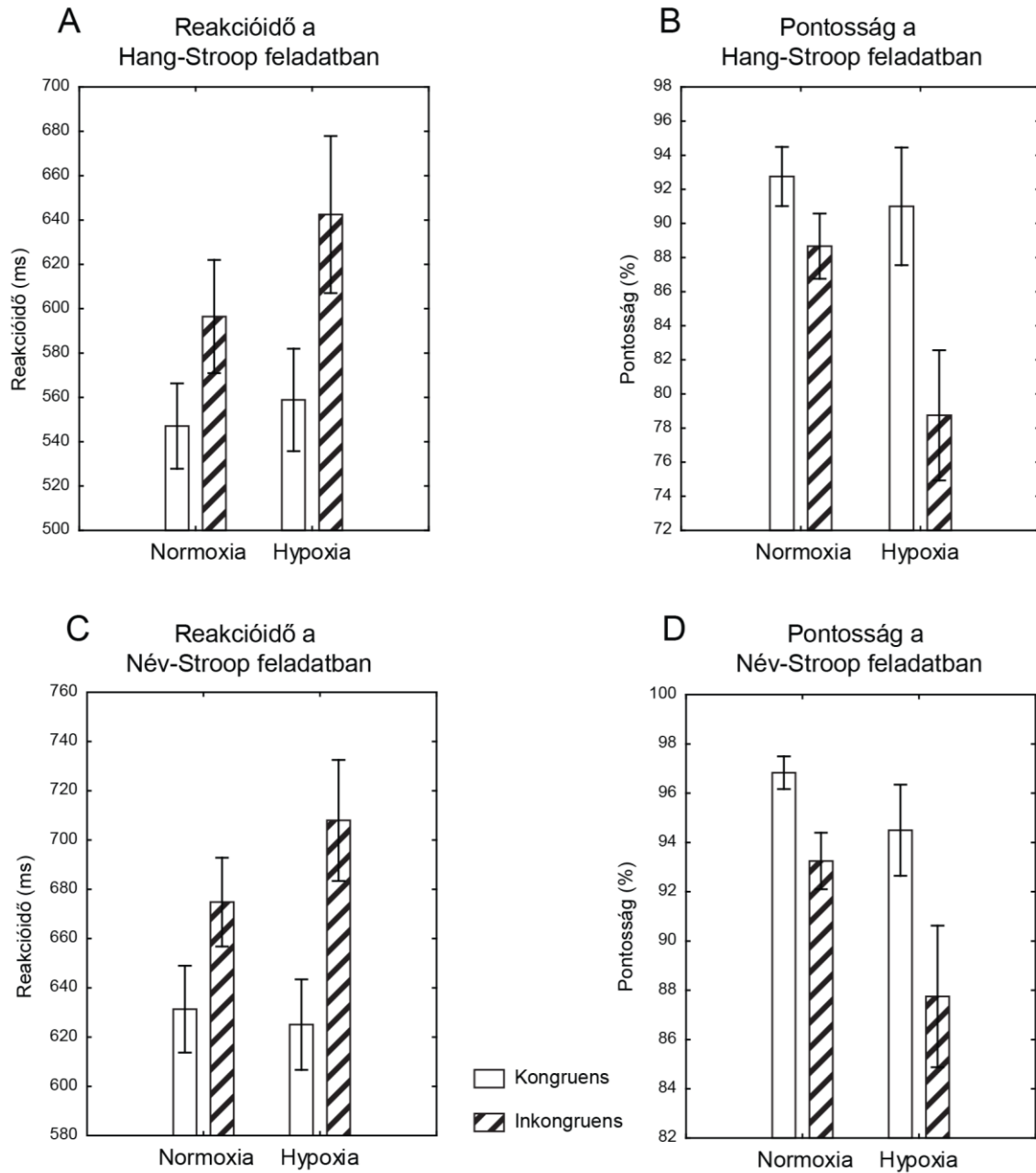
Az utólagos (post-hoc) elemzések során Bonferroni-korrekciót alkalmaztunk.

5.3 Eredmények

5.3.1 Hang-Stroop feladat

A reakcióidők elemzése (lásd: 19. ábra A része) során a Szakasz főhatás nem érte el szignifikanciát ($F(1, 24)=3.80$, $p=0.06$, $\eta_p^2=0.10$), jelezve, hogy általános lassulás nem volt detektálható. A Kongruencia főhatás szignifikáns volt ($F(1, 24)=22.57$, $p<0.0001$, $\eta_p^2=0.48$), ami azt mutatja, hogy a Stroop-hatás a kísérlet egészét tekintve szignifikáns volt. Az interakció a Szakasz és Kongruencia faktorok között úgyszintén szignifikáns volt ($F(1, 24)=4.42$, $p<0.05$, $\eta_p^2=0.16$), alátámasztva, hogy hypoxiában megnövekedett a Stroop-hatás. Normoxiában a kongruens próbák reakcióidő előnye 49,4 ms (szórás: 51,9) volt, hypoxiában 83,6 ms (szórás: 102,1).

A pontosság adatokon végzett ANOVA (19. ábra B része) szignifikáns Szakasz főhatást mutatott ($F(1, 24)=7.57$, $p<0.05$, $\eta_p^2=0.24$), jelezve, hogy a kísérleti személyek hypoxiában több hibát vétettek, mint normoxiában. A Kongruencia főhatás szignifikáns volt ($F(1, 24)=15.23$, $p<0.001$, $\eta_p^2=0.39$). A Szakasz $\times$ Kongruencia interakció is elérte a szignifikanciát ($F(1, 24)=4.96$, $p<0.05$, $\eta_p^2=0.17$), amely azt jelzi, hogy a Stroop-hatás nagyobb volt hypoxiában, mint normoxiában. Normoxiában a kongruens próbák pontosságban számított előnye 4,1% (szórás: 6,3%) volt, hypoxiában 12,3% (szórás: 18,6%).



19. ábra. Eredmények a két Stroop feladatban. A hibasávok a sztenderd hibát mutatják.

5.3.2 Név-Stroop feladat

A reakcióidő-adatok elemzése (lásd: 19. ábra C része) során nem találtunk szignifikáns Szakaszc főhatást ($F(1, 24)=1,69$, $p=0,21$, $\eta_p^2=0,07$). A szignifikáns

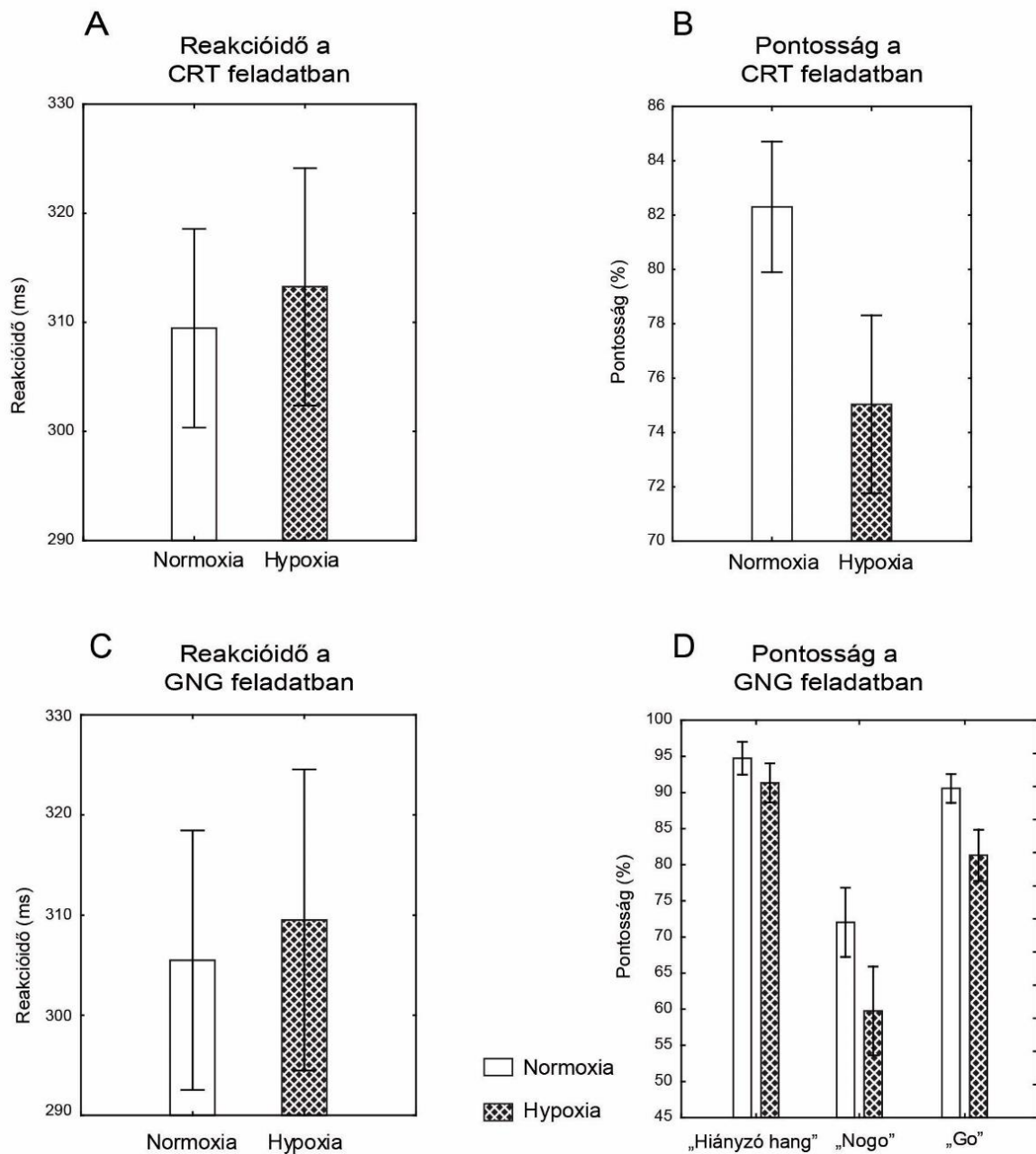
Kongruencia főhatás ($F(1, 24)=56,75$, $p<0,00001$, $\eta_p^2=0,70$) erős Stroop-hatásra utal. A Szakasz $\times$ Kongruencia interakció ebben az esetben is szignifikáns volt ($F(1, 24)=4,96$, $p<0,05$, $\eta_p^2=0,17$), megnövekedett Stroop-hatást jelezve hypoxiában. A kongruens próbák reakcióidő-előnye 43,5 ms (szórás: 34,0) volt normoxiában, és 89,2 ms (szórás: 79,3) hypoxiában.

A pontosság adatokon végzett ANOVA (lásd: 19. ábra D része) szignifikáns Szakasz főhatást jelzett ($F(1, 24)=4,49$, $p=0,05$, $\eta_p^2=0,16$); a kísérleti személyek kevésbé voltak pontosak hypoxiában. A Kongruencia főhatás szignifikáns volt ($F(1, 24)=16,35$, $p<0,001$, $\eta_p^2=0,41$). A Szakasz $\times$ Kongruencia interakció azonban nem érte el a szignifikanciát ($F(1, 24)=2,11$, $p=0,16$, $\eta_p^2=0,08$).

5.3.3 CRT feladat

A 20. ábra A része mutatja a reakcióidőket a CRT feladatban. A t-teszt nem jelzett szignifikáns eltérést a Normoxia és Hypoxia között ($t(24)=0,70$, $p=0,49$, $\eta^2=0,02$).

A pontosság elemzése során azonban szignifikáns különbséget találtunk a két kondíció között ($t(24)=3,65$, $p<0,01$, $\eta^2=0,36$), hypoxiában több hibát vétettek a kísérleti személyek (lásd: 20. ábra B része).



20. ábra. Eredmények a CRT és GNG feladatban.

5.3.4 GNG feladat

A “go” ingerek esetében mért reakcióidő nem különbözött hypoxia és normoxia között ($t(20)=0,52$, $p=0,61$, $\eta^2=0,01$) (lásd: 20. ábra C része).

A pontosság elemzése során azt vizsgáltuk, hogy a találati arány a „go” próbákban (100% mínusz kihagyások) eltérően változott-e hypoxiában, mint a találati arány a nogo („nogo” és „hiányzó hang”) próbákban (100% mínusz téves riasztások). Az eredmények szerint (20. ábra D része) a Szakasz főhatás szignifikáns volt ($F(1, 20)=20,23$, $p<0,001$, $\eta_p^2=0,50$), alacsonyabb általános pontosságot jelezve hypoxiában. A szignifikáns Inger főhatást ($F(2, 40)=32,08$, $p<0,00001$, $\eta_p^2=0,62$) post-hoc Bonferroni-korrigált t-tesztekkel vizsgáltuk. Ezek arra utaltak, hogy a “nogo” ingerek esetében a pontosság alacsonyabb volt, mint a másik két ingertípus esetében (p érték mindkét esetben $< 0,00001$, szabadságfok=20).

A Szakasz és Inger faktorok közötti interakció úgyszintén elérte a szignifikanciát ($F(2, 40)=3,67$, $p<0,05$, $\eta_p^2=0,16$). A hatás alaposabb megértése érdekében először azt vizsgáltuk meg, hogy a Szakasz faktor modulálja-e az Inger főhatást, ezért Bonferroni-korrigált t-teszteket végeztünk a három ingertípus között mind normoxiában, mind hypoxiában (ez a következő elemzéssel együtt 9 összehasonlítást jelent, a kritikus p -érték ezért 0,0056). Mindkét kondícióban hasonló mintázatot találtunk: a pontosság a “nogo” ingerekre szignifikánsan alacsonyabb volt, mint a “hiányzó hangokra” vagy “go” ingerekre, de hypoxiában ezen felül még a “hiányzó hang” vs. “go” összehasonlítás is szignifikáns eltérést mutatott ($t(20)=3,62$, $p=0,0017$, $\eta^2=0,40$).

A Szakasz $\times$ Inger interakciót azonban az is magyarázhatja, hogy a Szakasz főhatást modulálja az Inger faktor. A Bonferroni-korrigált t-tesztek jelezték, hogy a pontosság szignifikánsan lecsökkent hypoxiában a “go” ($t(20)=3,41$, $p=0,0028$, $\eta^2=0,37$) és a “nogo” ingerekre ($t(20)=3,52$, $p=0,0022$, $\eta^2=0,38$), de nem a “hiányzó hangokra” ($t(20)=2,55$, $p=0,019$, $\eta^2=0,25$, nem szignifikáns). Ez azt jelenti, hogy a Szakasz $\times$ Inger interakciót az okozhatja, hogy a hypoxia kevésbé befolyásolta a “hiányzó hangok” esetében mérhető pontosságot, mint a másik két inger esetében. A kísérlet értelmezésének szempontjából fontos látni, hogy ez a pontosság-csökkenés semmiképp sem volt nagyobb, mint a pontosság-csökkenés a “go” próbákban.

5.4 Diszkusszió

Az 5500 méteres tengerszint feletti magasságnak megfelelő nyomás és a szaturáció ehhez köthető esése az összes feladatban a pontosság csökkenéséhez vezetett. Többször megismételt eredmény, hogy a közepes és súlyos, akut hypoxia általános lassuláshoz vezet

az egyszerű reakcióidő-feladatokban (Fowler és Kelso, 1992; Fowler és Lindeis, 1992; Fowler és Nathoo, 1997; Fowler és Prlic, 1995; Kida és Imai, 1993). A jelen kutatásban a hypoxia alacsonyabb pontossághoz vezetett két feladatban (GNG és CRT) is. Érdekes fejleménynek tekinthető, hogy ezekben a feladatokban a teljesítményromlás nem lassuló reakciókban, hanem lecsökkenő pontosságban manifesztálódott. Ezt okozhatta az, hogy a nagyon gyors ingeradás (két inger megjelenése között 600 ms telt el) nagyon gyors válaszokat kívánt és a kísérleti személyek inkább a sebesség, mint a pontosság fenntartására törekedtek. Ilyen szempontból tehát a pontosság jelen kísérletben detektált lecsökkenése hasonló jelenség lehet, mint a reakciók általános meglassulása a fenn idézett kutatásokban. A Stroop feladatok esetében is jellemző volt a pontosság jelentős leromlása, ami alátámasztja azt a megállapítást (Turner, Barker-Collo, Connell, és Gant, 2015), hogy az akut hypoxia a kognitív funkciók széles körére negatív hatással van.

Az alkalmazott hallási Stroop feladatok robosztus és szignifikáns Stroop-hatást váltottak ki mind a reakcióidők, mind a pontosság tekintetében. Ellentétben a klasszikus szín-szó Strooppal (MacLeod, 1991), az interferencia megjelenése szimmetrikus volt, mivel mind a név férfi / női mivolta, mind a beszélő neme interferált a másik tulajdonsággal. Hasonló, szimmetrikus Stroop-hatást talált Green és Barber (1981; 3. kísérlet) is egy, a miénkhöz hasonló hallási Stroop feladatban.

Hypoxiában megnövekedett a Stroop-hatás mindkét feladatban, az egyik Stroop feladatban ez pedig mind a reakcióidők, mind a pontosság szintjén megjelent. A pontosság a GNG feladatban is leromlott hypoxiában, de ez a csökkenés hasonló mértékű volt a “nogo” és a “go” ingerek esetében, míg a másik nogo ingernek tekinthető “hiányzó hang” esetében nem volt szignifikáns a teljesítmény-romlás (ez utóbbi talán annak köszönhető, hogy eleve erre az ingerre volt a legjobb a teljesítmény). Az eredményeket tehát úgy foglalhatjuk össze, hogy a hypoxia nem rontotta a VF-kat általánosságban, ugyanis csak a Stroop-feladatok által mért interferencia-kontroll romlott le, míg a GNG feladat által mért válaszgátlás megtartott maradt.

Korábban a válaszgátlás kevés alkalommal került vizsgálatra hypobárikus hypoxiában. Miközben Kida és munkatársai (1993) egy hallási kísérletben nem, addig Tsarouchas és munkatársai (2008) egy vizuális kísérletben találtak bizonyítékot a nogo válasz szelektív leromlására. A kutatások összevethetőségét azonban csökkenti, hogy

ezekben a kísérletekben az ingeradás tempója (két egymást követő inger megjelenése közötti idő: Kida és munkatársai: 2000 ms, Tsarouchas és munkatársai: kb. 1500 ms, jelen tanulmány: 600 ms) és a nogo ingerek aránya (Kida és munkatársai: 80%, Tsarouchas és munkatársai: 50%, jelen tanulmány: 30%) eltérő volt.

Az irodalomban jelentős ellentmondás van abban a tekintetben, hogy az akut hypoxiának milyen hatása van a VF-kra. Asmaro és munkatársai (2013) leromló teljesítményt találtak egy vizuális szó-szín Stroop feladatban abban az esetben, mikor a hypoxia igen súlyos volt (ekvivalens magasság: 7620 méter), de nem akkor, amikor a hypoxia közép-súlyos volt (ekvivalens magasság: 5334 méter). Sajnálatos módon a szerzők által használt paradigma nem tette lehetővé a valódi Stroop-hatás és az általános meglassulás elkülönítését. Egy akut normobárikus kutatásban (Turner és mtsai, 2015), amelyben 10%-os oxigénkeverék belélegeztetésével érték el a hypoxiát (ekvivalens magasság: 5500 méter), a vizuális szín-szó feladatban mérhető Stroop-hatás numerikus csökkenést mutatott. Egy másik normobárikus tanulmányban (Phillips és mtsai, 2015) a kísérleti személyeket 5486 méternek megfelelő hypoxiának tették ki. A használt vizuális, numerikus Stroop feladatban nem jelentkezett változás a hypoxia hatására. A jelen tanulmány publikálása után Ochi és munkatársai (2018) közöltek megnövekedett Stroop-hatást 5000 méternek megfelelő normobárikus hypoxiában.

A válaszgátlás (GNG feladat) és az interferencia-kontroll (Stroop feladat) hypoxia alatti eltérő változása ellentmond annak, hogy a gátlási VF-k egységesek lennének (Verbruggen, Liefoghe, Notebaert és Vandierendonck, 2005). Friedman és Miyake (2004) kutatása azonban arra hoz bizonyítékokat, hogy a teljesítmény a válaszgátlási és az interferencia-kontroll feladatokban legalább közepes szinten korrelál egymással. Ebből fakad a kérdés: a GNG és a Stroop feladat ugyanazt a gátlási folyamatot méri vagy sem?

Nagyon valószínű, hogy átfedő, de nem teljesen azonos információfeldolgozási folyamatok állnak a kétféle feladat háttérében. A jelen eredmények úgy értelmezhetőek, hogy a hypoxia azokat a folyamatokat (vagy agyi területeket) érintette hátrányosan, amelyek csak a Stroop feladatban aktiválódtak. FMRI kutatások átfedő, de nem teljesen egyező agyi aktivitást találtak a két feladatban. Egy, a szín-szó Stroop feladatok eredményeit összegző meta-analízis több aktivitási hálózatot mutatott ki a frontális lebenyben és az insulában (Derrfuss és mtsai, 2005). Egy másik összefoglaló mű szerint az

interferencia-kontroll feladatok (pl. a Stroop) az anterior cinguláris lebenyt, a kétoldali prefrontális lebenyt, az insulát és a parietális lebenyt aktiválják (Roberts és Hall, 2008). Ezek a területek mutattak akkor is aktivitást, amikor kísérleti személyek egy hallási Stroop feladatot végeztek (Roberts és Hall, 2008). A válaszgátlás tekintetében egy fMRI meta-analízis az alábbi területeket emelte ki: a jobb oldali ún. pre-SMA terület (a kiegészítő motoros terület előtti terület a prefrontális lebeny mediális felületén, BA 6 és 32), a kétoldali okcipitális lebeny és a precuneus (a szuperior parietális kortex mediális része) (Simmonds és mtsai, 2008). Ez az eredmény arra utal, hogy míg a válaszgátlási (GNG) feladatok csupán a pre-SMA területet aktiválják a frontális lebenyben, addig a Stroop feladatok egy sokkal szélesebb frontális hálózatot aktiválnak. A GNG feladat megtartottsága arra utalhat, hogy a hypoxia a frontális lebeny pre-SMA területén kívüli részére hatott.

Egy másik lehetséges magyarázat szerint a Stroop és GNG feladatok eltérő változása azzal magyarázható, hogy a hypoxia eltérő információ-feldolgozási szakaszokat érintett. Ahogy a 1.2. fejezetben írtuk, több elméletalkotó is úgy véli, hogy a gátlás a Stroop és a GNG feladatokban eltérő feldolgozási szakaszokban lép fel (Friedman és Miyake, 2004; Wager és mtsai, 2005). Míg a gátlás a Stroop feladatban a korai (ingerfeldolgozás) és a késői (a válasz kialakítása) feldolgozási szakaszban is jelen van (Van Veen és Carter, 2005), addig a GNG feladatokban csak a késői szakaszban (Wager és mtsai, 2005).

A jelen kutatásban vizsgált minta meglehetősen specifikus volt: csupán férfi, vadászpilóta- és helikopter-pilótákat vizsgálatunk. Ezek a személyek szigorú és kompetitív fizikai, kognitív és pszichológiai kiválasztás alapján léphettek erre a pályára. Érvényes pilóta engedéllyel rendelkeztek, és a múltban sokszor vettek már részt hypoxia-tréningben. A jelen minta tehát jelentősen eltér az általános populációtól, ezért az eredményeket csak nagy fokú körültekintéssel lehet általánosítani. Mivel azonban a hypoxia leginkább a repülés és az expedíciós hegymászás területén fordul elő, a vizsgált mintánk adekvátnak tekinthető.

A kutatás másik korlátja a kontrollcsoport hiánya. A technikai, szervezési korlátok mellett ennek fő oka, hogy a hypobárikus “felszállás” jól elkülöníthető jelekkel jár (kapkodó légvétel, a fül feszülésének érzése), ami placebo helyzetekben hiányzik. A

hypobárikus hypoxiában tapasztalt kísérleti személyek könnyen észlelték volna, hogy a placebo vagy a tényleges “felszállásban” vesznek részt.

A kutatás eredményeit összegezve, a közép súlyos akut hypobárikus hypoxia a kognitív funkciók jelentős romlásához vezetett, amely az interferencia-kontroll területén is megmutatkozott. A GNG és Stroop feladat eltérő változása arra utal, hogy a hypoxia gátlási VF-kra gyakorolt hatása nem egységes, hanem nagyban függ a feladatok által megkövetelt információfeldolgozási folyamatok mibenlététől.

6 Diszkusszió, következtetések

6.1 A P3a figyelmi intenzitás elmélete

A disszertáció 1. tanulmánya közvetlenül vizsgálta azt a hipotézist, hogy a P3a nagysága függ a figyelmi bevonódás szintjétől. A hipotézisünk egyrészt azon a nagy számban megismételt eredményen alapult, mely szerint kettős feladatokban a P3a nagysága jelentősen függ a másodlagos feladat nehézségétől. A kísérlet számára továbbá fontos inspiráció volt az ún. P3a nehézségi hatás, amely azt írja le, hogy a háromingeres kakukktojás feladatban a sztenderd és a célinger hasonlóná válásával (vagyis a perceptuális nehézség fokozódásával) növekszik a ritka újdonságinger által kiváltott P3a amplitúdója. Kutatócsoportunk értelmezése ezzel a jelenséggel kapcsolatban mindig az volt, hogy a feladat nehezedése ahhoz vezet, hogy a kísérleti személyek jobban koncentrálnak, nagyobb figyelmi bevonódást mutatnak. Eredményeink alátámasztották ezt a hipotézist, ugyanis a P3a nagysága a feladatnehézség rövid és hosszabb távú változására is érzékenyen reagált. Noha eredményeink esetében felmerültek alternatív magyarázatok is, ezeket sikerült kizárni.

A disszertáció 2. tanulmánya a mentális fáradtság kompenzatorikus erőfeszítést indukáló hatását kívánta kihasználni a P3a figyelmi intenzitás elméletének alátámasztására. A kísérlet eredményei szerint a 2 órás feladatvégzés nem vezetett kognitív teljesítménycsökkenéshez. Mivel ezzel összhangban sem a P3a, sem a P3b nem mutatott változást, ezért nyitott kérdés maradt, hogy vajon a) fellépett kompenzatorikus erőfeszítés, csak a P3a nem volt érzékeny rá, vagy b) nem is volt szükség kompenzatorikus erőfeszítésre.

A disszertáció 3. tanulmánya egy környezeti stresszor, a hypoxia hatását vizsgálta a P3a-ra, miközben számos egyéb EKP (Go P3, NoGo P3) és viselkedéses mutatót gyűjtöttünk. A P3a figyelmi intenzitás elmélete azt jelezné előre ebben az esetben, hogy a viselkedéses teljesítmény és a P3a hasonló változást mutat. Az eredmények nem támogatták ezt az előrejelzést, mivel míg a P3a jelentősen lecsökkent hypoxia hatására, addig a feladat-releváns feldolgozást tükröző mutatók (Go P3, NoGo P3 és a viselkedéses teljesítmény) megtartottak maradtak. A figyelmi intenzitás elmélet alapján a P3a amplitúdó-csökkenése csak úgy értelmezhető, ha feltételezzük, hogy a kísérleti személyek kisebb figyelmi bevonódást mutattak. Noha elképzelhető, hogy a hypoxia azzal jár, hogy a kísérleti személyek figyelmének egy része elterelődik a feladattól, és pl. a hypoxia hatására

fellépő testi változásokra koncentrálnak, ezt nem támogatja az, hogy a feladat-releváns feldolgozás megtartott maradt.

Ahogy a Bevezetőben tárgyaltuk, a P3a-t egy sor ingervezérelt (alulról felfelé ható) jellemző befolyásolja, többek között az inger újszerűsége, komplexitása és ritkasága. Mivel a kísérletben az ingervezérelt hatások nem változtak a kísérlet normoxiás és hypoxiás kondíciói között (a feladat ugyanaz maradt), ezért azok nem magyarázhatják az eredményeket. Felülről-lefelé ható, kontrollált folyamatok közül az eddigi kutatások csak az előrejelezhetőség hatását mutatták ki, de ez a paraméter sem változott a kísérlet alatt.

Lehetséges, hogy ezek az eredmények egy radikálisan új magyarázatot kívánnak meg. Hipotézisünk szerint elképzelhető, hogy a P3a hypoxia alatti lecsökkenése a figyelem ökonómikusabbá válását jelzi, ami azt jelenti, hogy a figyelem hypoxiában szelektívebbé válik. A kísérleti személy figyelmét sokkal inkább a feladat-releváns ingerek feldolgozása köti le, míg a feladat-irreleváns ingerek nem kerülnek olyan mélységben feldolgozásra.

De hogy lehetséges ez, ha az újdonságingerek egy ilyen feladatban nem „kerülhetők ki”? Mivel az újdonságingerek időben kiszámíthatatlanul, nagyon röviden (pl. 100 ms) és a tér ugyanazon pontján jelennek meg, mint a többi inger, ezért nem tűnik lehetségesnek, hogy a kísérleti személy ezeket képes valamiféleképpen ignorálni.

Az egyik lehetséges megoldás erre egyrészt az, hogy nem feledkezünk meg arról, hogy maszkolás híján a kép utóképe tovább fennmarad, mint 100 ms, illetve az ikonikus memóriában is fennmarad egy ideig a látott inger.

Az újdonságingerek az ilyen feladatokban lehetőséget adnak egy rövid ideig tartó pihenésre. Ez az elképzelés abból a megfigyelésünkből fakad, amelyet a disszertáció első tanulmányának egyik előkísérlete során szereztünk. Mikor egyesével megkérdeztük a kísérleti személyeket, hogy milyennek érzékelik az újdonságingereket, egyikük úgy felelt, hogy ez „nyugit” jelent az alapján véve feszes tempójú feladatban. Ez azt jelentheti, hogy ilyenkor a személy lazíthat, és adott esetben átadhatja magát a többitől markánsan eltérő inger befogadásának.

A P3a-csökkenés hypoxiában ezek alapján felfogható úgy, mint a figyelmi feldolgozás önkéntes leállítása. A kísérleti személy hamarabb lezárja az újdonságinger feldolgozását, nem hagyja, hogy figyelme (relatív) hosszasan elidőzzön ezeken az ingereken, mivel igyekszik teljesítményét fenntartani a feladatban, és az inger befogadása

helyett igyekszik felkészülni a következő próba helyes megválaszolására. Ez a magyarázat tehát azt feltételezi, hogy hypoxiában megjelenik egy olyan felülről-lefelé ható, kontrollált folyamat, amely modulálja P3a-ban megnyilvánuló ingervezérelt folyamatokat.

Ennek az erősen spekulatív elképzelésnek megfelelő alátámasztása az lenne, hogyha más akut stresszor hatására is megjelenne ez a hatás. A másik ellenőrzési lehetőség pedig az, hogy a kísérlet különböző blokkjai között változtatjuk az ingeradás tempóját (pl. a szokásos 1000-1300 ms-os ingerközötti időről lecsökkentjük 600-800 ms-ra). A gyorsabb ingeradás kevesebb lehetőséget biztosítana az újdonságinger befogadására, mint a lassabb, ami hipotézisünk alapján kisebb P3a amplitúdóhoz kellene, hogy vezessen.

Alternatívaként az vethető fel, hogy a P3a-csökkenés magyarázatát nem a pszichológiai magyarázatokban kell keresnünk (mint a fentiek), hanem más, például fiziológiai szinten. Elképzelhető, hogy a hypoxia olyan hatással van az agyra, amely szelektíven érinti a P3a-ért felelős területeket és/vagy neurotranszmitter rendszereket.

Az akut hypoxia (humán) agyra gyakorolt hatása kevéssé kutatott területnek számít. West, Schoene, Luks és Milledge (2013) és Raichle és Hornbein (2001) nyújt összefoglalót a témában, több helyen hangsúlyozva, hogy mennyire sok nyitott kérdés van ezen a területen. A legfontosabb eredmény, hogy hypoxiában a lecsökkenő véroxigén-szaturáció ellenére az agy oxigén-felhasználása állandó marad (itt természetesen a fiziológiailag tolerálható tartományról van szó, amely kb. 50-60%-os szaturációt jelent). Az energetikai folyamatok is megtartottak maradnak, amit a változatlan ATP, ADP és AMP szint jelez. A glükóz-fogyasztás és a laktát termelés (Andersen és mtsai, 2013) azonban nő. Súlyos hypoxiában az ion-folyamatok is átalakulhatnak. A neurotranszmitter metabolizmus is változik, azonban abban nincs egyetértés, hogy ez melyik neurotranszmittert és milyen formában érinti. Raichle és Hornbein (2001) leírja a dopamin és noradrenalin metabolizmus-változás egy lehetséges mechanizmusát, ami szerepet játszhat a hypoxia kognitív teljesítményromlást okozó hatásában, azonban a szerzők kevés empirikus adatot tudtak felhozni az elmélet alátámasztására.

Hasonlóan keveset tudunk arról, hogy az akut hypoxia milyen agyi területeket érint elsődlegesen. A kognitív teljesítmény kapcsán az elfogadott nézet az, hogy a hypoxia általános lassuláshoz vezet, függetlenül az alkalmazott feladattól (Fowler és Prlic, 1995; McMorris és mtsai, 2017; Turner, Barker-Collo, Connell és Gant, 2015), vagyis nincs egy

kitüntetett agyi terület. Bár hypoxiában lehetséges agyi képalkotó eljárásokkal (pl. fMRI) felvételeket készíteni, eddig ismereteink szerint feladatvégzés alatti, funkcionális felvétel eredményeit még egy tanulmány sem közölte. Összefoglalva, az akut hypoxia fiziológiai hatásai nem jól ismertek, emiatt kevés fogódzót nyújtanak a kísérletünkben megfigyelt P3a-csökkenés magyarázatára.

6.2 A végrehajtó funkciók és a P3a

A VF-k és a P3a kapcsolatát a Bevezetőben két fő szempont alapján mutattuk be. Az első szempont, hogy a P3a megfigyelhető volt több VF-khoz kapcsolható feladatban. Barcelo és munkatársai (2006) kutatása arra hívta fel a figyelmet, hogy a feladatváltás szükségességét előrejelző ingerek és a velük egyező idői sávban bemutatott újdonságingerek nagyon hasonló hullámformát váltanak ki. Ez az eredmény értelmezhető úgy, hogy a kontrollált folyamatként felfogott váltás az ingervezérelt folyamatként felfogott OR idegrendszeri folyamatára támaszkodik, mivel a váltást előrejelző ingerek egy OR-hoz hasonló folyamatot indítanak be, mely során a szervezet leállítja aktuális viselkedését, átértékeli a helyzetet és adott esetben új viselkedési stratégiára áll át. Berti (2008) kísérlete pedig azt mutatta be, hogy a munkamemóriában tárolt ingerek közötti figyelmi váltás P3a-hoz hasonló elektrofiziológiai válaszhoz vezetett.

A VF-k és a P3a kapcsolatát alátámasztja még az tény is, hogy a kettő háttérben jelentősen hasonló agyi struktúrák fedezhetőek fel, melyek közül különösen a frontális lebeny erős involváltsága emelendő ki.

A disszertációban a 3. tanulmány vizsgálta közvetlenül a VF-k és a P3a kapcsolatát: ebben a tanulmányban arra voltunk kíváncsiak, hogy hasonlóképpen reagál-e a gátlási VF az akut hypoxiára, mint a P3a. Ha hasonlóan változik a CPT O-X feladattal mért válaszgátlás, illetve a szám-méret Stroop feladattal mért interferencia-kontroll, mint a P3a, az erős érvként értelmezhető amellet, hogy ezek a funkciók szoros kapcsolatot mutatnak. Eredményeink szerint azonban eltérően változtak ezek a funkciók hypoxiában: a gátlási VF-k ebben a kísérletben nem változtak, míg a P3a (Újdonság P3) amplitúdója jelentősen lecsökkent. Ez tehát ellentmond azon feltételezésünknek, hogy a szoros kapcsolat van a gátlási VF-k és a P3a között.

Továbbra is nyitott kérdés marad azonban, hogy más VF-k, például a váltási vagy a frissítési VF-k milyen kapcsolatot mutatnak a P3a-val. Ez különösen annak fényében

érdekes, hogy Friedman és Miyake (2017) revideált VF elméletében a gátlási VF faktor már nem szerepel külön faktorként (a szerzők ezt úgy értelmezik, hogy a gátlásban „nincs semmi különleges” az általános VF faktorhoz képest), míg a váltás és a frissítés igen. Ezek a faktorok valami olyan variabilitást fednek le, amit az általános VF faktor (illetve a vele egyezőnek gondolt gátlási képesség) nem tud. Ez alapján lehetséges, hogy a váltás és a frissítés VF faktora szorosabb összefüggést mutatna a P3a-val, mint a gátlás.

6.3 Hasonlóságok és különbségek a két hypoxia-kísérletben

A disszertációban két hypoxiában zajló kutatást mutattunk be. Noha mind a két kutatás vizsgálta a VF-kat, az eredmények meglehetősen eltérőek voltak. Míg az első, normobárikus kísérletben semmi jelét nem találtuk sem a válaszgátlás, sem a Stroop feladattal mért interferencia-kontroll romlásának, addig a második, hypobárikus kísérletben (az általános teljesítmény mellett) az interferencia-kontroll szignifikánsan leromlott. Az egyetlen közös pont a két kísérlet eredményei között, hogy a válaszgátlás mindkét feladatban megtartott maradt. Emiatt talán érdemes lehet alaposabban szemügyre venni a két kísérlet közötti különbségeket.

Az első különbség, hogy eltérő hypoxia indukálási módszert alkalmaztunk a két kísérletben. Ahogy a 1.3. fejezetben írtuk, a kognitív teljesítmény szempontjából az az uralkodó nézet, hogy a két módszer ekvivalensnek tekinthető. Ezt alátámasztja McMorris és mtsai (2017, 2019) metaanalízise is, amely nem talált eltérést a két módszer kognitív teljesítményre gyakorolt hatásában. Viszont hypobárikus hypoxiában több olyan stresszor is jelen van, ami a normobárikusból hiányzik (illetve fordítva). Az alacsony nyomás ahhoz vezet, hogy a test tereiben a gázok nagyobb teret töltenek ki, ami a fül bedugulásához, illetve a béltraktus nagyobb feszüléséhez vezet. Emellett a levegő „megritkulása” következtében a levegő páratartalma jelentősen megnő, ami miatt a felesleges nedvesség lecsapódik a tárgyakra és a benn tartózkodó személyekre. Ezek a körülmények nincsenek jelen a normobárikus hypoxiában, ahol viszont az lehet zavaró tényező, hogy egy maszkon keresztül kell lélegezni.

Ezeknél valószínűleg jelentősebb tényező, hogy a jelen kísérletek között jelentős eltérés volt abban, hogy mennyi idő alatt alakult ki a hypoxia. A normobárikus kísérletben kb. 23 perc alatt csökkentettük le a szaturációt, míg a hypobárikusban ez kevesebb, mint 5 perc alatt lezajlott. Ilyen szempontból az alkalmazott hypobárikus módszer sokkal

drasztikusabb. Azt is meg kell itt említenünk, hogy míg a normobárikus kísérletben a szaturáció átlaga 81,45% volt, addig a hypobárikusban 79,1% volt (a különbség azonban nem szignifikáns).

Elképzelhető, hogy a hypobárikus kísérletben nehezebbek voltak a feladatok, mint a normobárikusban. Ezt alátámasztja a feladatokban elért pontosság, amely a hypobárikus kísérletben a különböző kondíciókban a CRT feladatban 75-82% között, a GNG-ban 60-95% között, míg a két Stroop feladatban 78-97% között változott. A normobárikus kísérletben a CPT feladatban a pontosság 92-97% volt, a Stroop feladatokban 88-97%. Ezen adatok alapján a hypobárikus kísérlet feladatai nehezebbek voltak. Mindez arra utal, hogy a hypoxia kognitív teljesítményre gyakorolt hatását moderálhatja a feladatnehezség. Ez egy olyan tesztelhető hipotézis, amelyet érdemes lenne a jövőben kísérleti vagy metaanalitikus úton vizsgálni.

A két kísérlet között különbség volt a kísérleti személyeket illetően is. Míg a normobárikus kísérletben amatőr hegymászókat vizsgáltunk, addig a hypobárikusban pilótákat. Noha a két minta kognitív teljesítőképességéről nem szereztünk összehasonlítható információkat (pl. IQ teszt formájában), józan feltételezésnek tűnik, hogy a Magyar Honvédség vadász- és helikopterpilótái jobb kognitív képességekkel, illetve jobb stressztűrő-képességgel rendelkeztek, mint a civil hegymászók. Ennek ellenére a kísérletben a jobb teljesítményt az utóbbiak mutatták. Emiatt úgy véljük, hogy sokkal valószínűbb magyarázat, hogy nem a kognitív teljesítőképesség alapszintjének különbségét látjuk itt, hanem az eltérő feladatnehezségét.

Összefoglalva fentieket, úgy tűnik, hogy a két kísérlet közötti merőben eltérő eredményeket két tényező magyarázhatja. Az egyik, hogy a hypobárikus kísérletben gyorsabb volt a hypoxia indukció. A másik, hogy a feladatok is nehezebbek voltak ebben a kísérletben.

6.4 A hypoxia kognitív rendszerre gyakorolt hatása

A két, hypoxiában zajló kísérletünk két fő szemponttal gazdagította a hypoxia kognitív rendszerre gyakorolt hatásának irodalmát. A disszertáció 3. tanulmányában ismertetett normobárikus kísérlet rámutatott arra, hogy az OR neurális jelének tekinthető P3a kifejezetten érzékeny a hypoxiára. Ez megerősítette korábbi kísérletünk eredményét (Balázs és mtsai, 2000), miközben ebben a kísérletben eltérő hypoxia indukálási módszert

és feladatokat használtunk, illetve a kísérleti személyek mintája (katonai pilóták vs. hegymászók) is különböző volt.

Más részről, a disszertáció 4. tanulmányában bemutatott hypobárikus kísérlet felhívta a figyelmet arra, hogy a különböző gátlási VF-ok eltérően reagálnak a hypoxiára: a válaszgátlás megtartott maradhat, miközben az interferencia-kontroll meggyengül. Ismereteink szerint ez az első tanulmány, amely egy kísérlet keretei között vizsgálta a két gátlási VF-t hypoxiában. A kísérlet további erősségének tekinthető, hogy a Stroop feladat két verziójában hasonló eredményeket találtunk.

6.5 További kutatások

A disszertáció 1. tanulmányának eredményei alapján érdemes lenne további kutatásokat folytatni. Az egyik lehetséges irány a tanulmány fő hipotézisének (P3a nehézségi hatás mennyire tudható be a figyelmi bevonódás eltéréseinek) további vizsgálata. Ahogy ott is (2.4 fejezet) jeleztük, ennek vizsgálatára jó lehetőséget biztosítana a pupillometria, amely megvilágíthatja, hogy nagyobb figyelmi bevonódás és erőfeszítés jellemzi-e a kísérleti személyeket a nehéz, mint a könnyű feladatblokkokban. A másik lehetséges irány annak vizsgálata, hogy a figyelmi bevonódás manipulációjának egyéb módszerei (pl. az elérhető pénzjutalom mértékének változtatása az egyes kísérleti próbákban, lásd: Schevernels és mtsai, 2014), hogyan változtatják meg a figyelmi bevonódást és a P3a amplitúdóját.

A disszertáció 2. tanulmánya arra hívta fel a figyelmet, hogy a teljesítményromlásban megnyilvánuló mentális fáradtság kiváltásának nincs tökéletes receptje, ellentétben a hypoxiával, alvásmegvonással vagy egyéb környezeti stresszorral (hő, zaj, stb.), ahol a stresszor jelenléte magától értetődő. Mivel a fáradtság kutatása mind teoretikus (mitől fárad az agy?), mind praktikus (hogyan előzhetjük meg?) szempontból igen fontos célkitűzésnek tekinthető, jövőbeli kutatási erőfeszítéseknek érdemes lenne olyan megközelítést alkalmazniuk, amely szisztematikusan és nagy minta-elemszámon vizsgálhatja meg a mentális fáradtság kiváltásának legjobb módszereit.

A disszertáció 3. és 4. tanulmányában az akut hypoxia hatását vizsgáltuk. Ezt a kutatási irányt már több alkalommal kívántuk folytatni a Szlovéniában található planicai hypoxiás kutatóközpontban, de eddig nem sikerült ennek az anyagi fedezetét biztosítani. A hypoxia krónikus körülmények közötti vizsgálatát viszont folytatni tudjuk, mert 2020

második felében a Német Sportegyetem kutatóival közös kísérletünk megindul a déli-sarki platón található Concordia bázison (ekvivalens magasság 3880 méter, lásd: Barkaszi és mtsai, 2016). A hypoxia kutatásának további lendületet adhat az, hogy a nagy űrügynökségek (NASA, ESA) fontolgatják annak lehetőségét, hogy a jövőbeli Hold és Mars-bázisokon enyhe hypobárikus hypoxiát alakítsanak ki (Bodkin, Escalera és Bocam, 2012; Norcross és mtsai, 2015). Ez azzal az előnnyel járna, hogy kisebb lenne az épületekből elszökő gázok mennyisége, illetve gyorsabb kijutást tenne lehetővé a külvilágba, ugyanis a normál, földi tengerszintnek megfelelő nyomás jelentősen lelassítja a nyomáskiegyenlítési időt. Például a Nemzetközi Űrállomáson jelenleg azok az űrhajósok, akik űrsétára indulnak, már az előző éjszaka alacsonyabb nyomáson alszanak, hogy elkerüljék a dekompressziós betegséget, mivel míg az Űrállomáson a nyomás a földi szint 100%-a, addig a űrsétán használt ruhában csak 30%. Ilyen sok előkészület nem lenne praktikus a jövőbeli Hold- vagy Mars-bázisokon. Az enyhe (kb. 1200 méter magasságnak megfelelő) hypoxiát az oxigén levegőbeli részarányának növelésével ellensúlyoznák. A módszer hosszú távú tolerálhatóságát mindenképpen szükséges lenne empirikus adatokkal alátámasztani.

Köszönetnyilvánítás

Kutatói munkám és a disszertációban olvasható tanulmányok létrejöttéért a legnagyobb köszönet témavezetőmet, Balázs Lászlót illeti. Ő és Czigler István szakmai iránymutatása mellett tanultam bele a kognitív idegtudományi kutatásba és kettejük ötletei és tudása biztosította a vezérfonalat ehhez a munkához.

Köszönet illeti közvetlen munka- és szerzőtársaimat, Barkaszi Irént és Altbäcker Annát támogatásukért, a jó hangulatért és a sok közös munkáért. Köszönöm Sulykos István, File Domonkos és Tölgyesi Borbála segítségét is.

Külön köszönetet érdemel a kutatóintézet teljes gárdája. Az évek során szinte nem volt olyan kolléga, aki ne segített volna szakmai tanácsokkal, scriptekkel vagy technikai segítségnyújtással. Közülük is kiemelném Háden Gábor segítségét, aki nélkül sok kísérlet nem vagy sokkal nehezebben jött volna létre. Köszönet illeti a kísérleti adatfelvételt végző asszisztenseket is, D’Albini Zsuzsát, Várkonyi Emesét, Kovács Zsuzsannát és Matulai Barbarát, nélkülük a kísérletezés lassabb és unalmasabb lett volna.

Hálás köszönettel adózom továbbá Alexandra Elbakyan munkásságának.

Végül, de nem utolsó sorban köszönet illeti a családomat, akik a hosszú évek során több-kevesebb türelemmel, de elviselték, hogy olyan haszontalan dolgokkal foglalkozok, mint a P3a.

- Abeln, V., MacDonald-Nethercott, E., Piacentini, M. F., Meeusen, R., Kleinert, J., Strueder, H. K., & Schneider, S. (2015). Exercise in isolation- A countermeasure for electrocortical, mental and cognitive impairments. *PLoS ONE*, 10(5), 1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126356>
- Ackerman, P. L., & Kanfer, R. (2009). Test length and cognitive fatigue: an empirical examination of effects on performance and test-taker reactions. *Journal of Experimental Psychology. Applied*, 15(2), 163–181. <https://doi.org/10.1037/a0015719>
- Ackerman, P. L., Kanfer, R., Shapiro, S. W., Newton, S., & Beier, M. E. (2010). Cognitive fatigue during testing: An examination of trait, time-on-task, and strategy influences. *Human Performance*, 23(5), 381–402. <https://doi.org/10.1080/08959285.2010.517720>
- Albrecht, M. A., Martin-Iverson, M. T., Price, G., Lee, J., & Iyyalol, R. (2011). Dexamphetamine-induced reduction of P3a and P3b in healthy participants. *Journal of Psychopharmacology*. <https://doi.org/10.1177/02698811110376686>
- Alnæs, D., Sneve, M. H., Espeseth, T., & Laeng, B. (2015). Pupil size signals mental effort deployed during multiple object tracking and predicts brain activity in the dorsal attention network and the locus coeruleus. *Journal of Vision*, 14(2014), 1–20. <https://doi.org/10.1167/14.4.1.doi>
- Andersen, L. W., Mackenhauer, J., Roberts, J. C., Berg, K. M., Cocchi, M. N., & Donnino, M. W. (2013). Etiology and therapeutic approach to elevated lactate levels. *Mayo Clinic Proceedings*. <https://doi.org/10.1016/j.mayocp.2013.06.012>
- Andrés, P., Parmentier, F. B. R., & Escera, C. (2006). The effect of age on involuntary capture of attention by irrelevant sounds: A test of the frontal hypothesis of aging. *Neuropsychologia*, 44(12), 2564–2568. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.05.005>
- Anguera, J. A., Bernard, J. A., Jaeggi, S. M., Buschkuhl, M., Benson, B. L., Jennett, S., ... Seidler, R. D. (2012). The effects of working memory resource depletion and training on sensorimotor adaptation. *Behavioural Brain Research*, 228(1), 107–115. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2011.11.040>
- Asmaro, D., Mayall, J., & Ferguson, S. (2013). Cognition at altitude: impairment in

- executive and memory processes under hypoxic conditions. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 84(11), 1159–1165.
<https://doi.org/10.3357/ASEM.3661.2013>
- Aston-Jones, G., & Cohen, J. D. (2005). An integrative theory of locus coeruleus-norepinephrine function: Adaptive Gain and Optimal Performance. *Annual Review of Neuroscience*, 28(1), 403–450.
<https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.28.061604.135709>
- Awh, E., Belopolsky, A. V., & Theeuwes, J. (2012). Top-down versus bottom-up attentional control: A failed theoretical dichotomy. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(8), 437–443. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2012.06.010>
- Balazs, L., Barkaszi, I., Czigler, I., & Takács, E. (2015). Agyműködés súlytalanságban: Kísérlet a Nemzetközi Űrállomáson. *Magyar Tudomány*, (9), 1045-1051.
- Balázs, L., Czigler, I., Grósz, A., Karmos, G., Szabó, S., & Tótká, Z. (2000). Frontális diszfunkcióra utaló eseményhez kötött agyi potenciál változások magassági hipoxiában. *Magyar Pszichológiai Szemle*, 55(4), 501-516.
- Barcelo, F., Escera, C., Corral, M. J., & Periáñez, J. A. (2006). Task switching and novelty processing activate a common neural network for cognitive control. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(10), 1734–1748.
<https://doi.org/10.1162/jocn.2006.18.10.1734>
- Barcelo, F., & Knight, R. T. (2007). An information-theoretical approach to contextual processing in the human brain: Evidence from prefrontal lesions. *Cerebral Cortex*, 17(SUPPL. 1), 51–60. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhm111>
- Barkaszi, I., Czigler, I., & Balázs, L. (2013). Stimulus complexity effects on the event-related potentials to task-irrelevant stimuli. *Biological Psychology*, 94(1), 82–89.
<https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2013.05.007>
- Barkaszi, I., Takács, E., Czigler, I., & Balázs, L. (2016). Extreme Environment Effects on Cognitive Functions: A Longitudinal Study in High Altitude in Antarctica. *Frontiers in Human Neuroscience*, 10(June), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00331>
- Barry, R. J. (2009). Habituation of the orienting reflex and the development of Preliminary Process Theory. *Neurobiology of Learning and Memory*, 92(2), 235–242.
<https://doi.org/10.1016/j.nlm.2008.07.007>

- Barry, R. J., Cocker, K. I., Anderson, J. W., Gordon, E., & Rennie, C. (1992). Does the N100 evoked potential really habituate? Evidence from a paradigm appropriate to a clinical setting. *International Journal of Psychophysiology*, 13(1), 9-16. [https://doi.org/10.1016/0167-8760\(92\)90014-3](https://doi.org/10.1016/0167-8760(92)90014-3)
- Barry, R. J., & James, A. L. (1981). Fractionation of phasic responses in a dishabituation paradigm. *Physiology and Behavior*, 26(1), 69-75. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(81\)90080-9](https://doi.org/10.1016/0031-9384(81)90080-9)
- Barry, R. J., & Rushby, J. a. (2006). An orienting reflex perspective on anteriorisation of the P3 of the event-related potential. *Experimental Brain Research*, 173, 539–545. <https://doi.org/10.1007/s00221-006-0590-8>
- Baumeister, R. F. (2002). Ego Depletion and Self-Control Failure: An Energy Model of the Self's Executive Function. *Self and Identity*, 1(2), 129–136. <https://doi.org/10.1080/152988602317319302>
- Beatty, J., & Lucero-Wagoner, B. (2000). The pupillary system. In *Handbook of psychophysiology (2nd ed.)*. (pp. 142–162).
- Beckers, D. G. J., Van Der Linden, D., Smulders, P. G. W., Kompier, M. A. J., Taris, T. W., & Geurts, S. A. E. (2008). Voluntary or involuntary? Control over overtime and rewards for overtime in relation to fatigue and work satisfaction. *Work and Stress*, 22(1), 33–50. <https://doi.org/10.1080/02678370801984927>
- Benikos, N., Johnstone, S. J., & Roodenrys, S. J. (2013). Varying task difficulty in the Go/Nogo task: The effects of inhibitory control, arousal, and perceived effort on ERP components. *International Journal of Psychophysiology*, 87(3), 262–272. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2012.08.005>
- Benoit, C. E., Solopchuk, O., Borragán, G., Carbonnelle, A., Van Durme, S., & Zénon, A. (2019). Cognitive task avoidance correlates with fatigue-induced performance decrement but not with subjective fatigue. *Neuropsychologia*, 123, 30-40. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2018.06.017>
- Berlyne, D. E. (1958). The influence of complexity and novelty in visual figures on orienting responses. *Journal of Experimental Psychology*, 55(3), 289. <https://doi.org/10.1037/h0043555>
- Berti, S., & Schröger, E. (2001). A comparison of auditory and visual distraction effects:

- Behavioral and event-related indices. *Cognitive Brain Research*, 10(3), 265–273. [https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(00\)00044-6](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(00)00044-6)
- Berti, Stefan. (2008). Object switching within working memory is reflected in the human event-related brain potential. *Neuroscience Letters*, 434(2), 200–205. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2008.01.055>
- Berti, Stefan, Roeber, U., & Schröger, E. (2004). Bottom-up influences on working memory: behavioral and electrophysiological distraction varies with distractor strength. *Experimental Psychology*, 51(4), 249–257. <https://doi.org/10.1027/1618-3169.51.4.249>
- Berti, Stefan, & Schröger, E. (2003). Working memory controls involuntary attention switching: Evidence from an auditory distraction paradigm. *European Journal of Neuroscience*, 17(5), 1119–1122. <https://doi.org/10.1046/j.1460-9568.2003.02527.x>
- Bickler, P. E., Feiner, J. R., Lipnick, M. S., Batchelder, P., Macleod, D. B., & Severinghaus, J. W. (2017). Effects of Acute, Profound Hypoxia on Healthy Humans: Implications for Safety of Tests Evaluating Pulse Oximetry or Tissue Oximetry Performance. *Anesthesia and Analgesia*, 124(1), 146–153. <https://doi.org/10.1213/ANE.0000000000001421>
- Birkas, E., Horváth, J., Lakatos, K., Nemoda, Z., Sasvari-Szekely, M., Winkler, I., & Gervai, J. (2006). Association between dopamine D4 receptor (DRD4) gene polymorphisms and novelty-elicited auditory event-related potentials in preschool children. *Brain Research*, 1103(1), 150–158. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2006.03.021>
- Bitsios, P., Giakoumaki, S. G., & Frangou, S. (2005). The effects of dopamine agonists on prepulse inhibition in healthy men depend on baseline PPI values. *Psychopharmacology*, 182(1), 144–152. <https://doi.org/10.1007/s00213-005-0056-x>
- Blain, B., Hollard, G., & Pessiglione, M. (2016). Neural mechanisms underlying the impact of daylong cognitive work on economic decisions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(25), 6967–6972. <https://doi.org/10.1073/pnas.1520527113>
- Bocquillon, P., Bourriez, J. L., Palmero-Soler, E., Betrouni, N., Houdayer, E., Derambure, P., & Dujardin, K. (2011). Use of swLORETA to localize the cortical sources of target- and distracter-elicited P300 components. *Clinical Neurophysiology*, 122(10),

- 1991–2002. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2011.03.014>
- Bodkin, D., Escalera, P., & Bocam, K. (2012). A Human Lunar Surface Base and Infrastructure Solution, (September). <https://doi.org/10.2514/6.2006-7336>
- Boehler, C. N., Hopf, J.-M., Krebs, R. M., Stoppel, C. M., Schoenfeld, M. A., Heinze, H.-J., & Noesselt, T. (2011). Task-Load-Dependent Activation of Dopaminergic Midbrain Areas in the Absence of Reward. *Journal of Neuroscience*, 31(13), 4955–4961. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4845-10.2011>
- Boksem, M. A. S., Meijman, T. F., & Lorist, M. M. (2005). Effects of mental fatigue on attention: An ERP study. *Cognitive Brain Research*, 25(1), 107–116. <https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2005.04.011>
- Boksem, M. A. S., Meijman, T. F., & Lorist, M. M. (2006). Mental fatigue, motivation and action monitoring. *Biological Psychology*, 72(2), 123–132. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2005.08.007>
- Boksem, M. A. S., & Tops, M. (2008). Mental fatigue: Costs and benefits. *Brain Research Reviews*, 59(1), 125–139. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2008.07.001>
- Bokura, H., Yamaguchi, S., & Kobayashi, S. (2001). Electrophysiological correlates for response inhibition in a Go/NoGo task. *Clinical Neurophysiology : Official Journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology*, 112(12), 2224–2232. [https://doi.org/10.1016/S1388-2457\(01\)00691-5](https://doi.org/10.1016/S1388-2457(01)00691-5)
- Borragán, G., Slama, H., Bartolomei, M., & Peigneux, P. (2017). Cognitive fatigue: A Time-based Resource-sharing account. *Cortex*, 89, 71–84. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2017.01.023>
- Bouchard, T. J. (1976). Field Research Methods: Interviewing, Questionnaires, Participant observation, Systematic observation, Unobtrusive measures. *Handbook of Industrial and Organizational Psychology*.
- Bradley, M. M. (2009). Natural selective attention: Orienting and emotion. *Psychophysiology*, 46(1), 1-11. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2008.00702.x>
- Brewer, G. a, Spillers, G. J., McMillan, B., & Unsworth, N. (2011). Extensive performance on the antisaccade task does not lead to negative transfer. *Psychonomic Bulletin & Review*, 18(5), 923–929. <https://doi.org/10.3758/s13423-011-0130-9>
- Brunia, C. H. M., van Boxtel, G. J. M., & Böcker, K. B. E. (2012). Negative Slow Waves

- as Indices of Anticipation: The Bereitschaftspotential, the Contingent Negative Variation, and the Stimulus-Preceding Negativity. In *The Oxford Handbook of Event-Related Potential Components*.
<https://doi.org/10.1093/oxfordhob/9780195374148.013.0108>
- Buschman, T. J., & Miller, E. K. (2007). Top-down versus bottom-up control of attention in the prefrontal and posterior parietal cortices. *Science*, 315(5820), 1860–1864. <https://doi.org/10.1126/science.1138071>
- Carter, E. C., & McCullough, M. E. (2014). Publication bias and the limited strength model of self-control: has the evidence for ego depletion been overestimated? *Frontiers in Psychology*, 5(July), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00823>
- Coles, M. G. H., Gratton, G., Bashore, T. R., Eriksen, C. W., Donchin, E., & Coles, M. G., Gratton, G., Bashore, T. R., Eriksen, C. W., & Donchin, E. (1985). A psychophysiological investigation of the continuous flow model of human information processing. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 11(5), 529–553. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.11.5.529>
- Comerchero, M. D., & Polich, J. (1999). P3a and P3b from typical auditory and visual stimuli. *Clinical Neurophysiology*, 110(1), 24–30. [https://doi.org/10.1016/S0168-5597\(98\)00033-1](https://doi.org/10.1016/S0168-5597(98)00033-1)
- Comstock, J. R., & Arnegard, R. J. (1992). The Multi-Attribute Task Battery for Human Operator Workload and Strategic Behavior Research. *NASA Technical Memorandum*, (January).
- Coppel, J., Hennis, P., Gilbert-Kawai, E., & Grocott, M. P. W. (2015). The physiological effects of hypobaric hypoxia versus normobaric hypoxia: a systematic review of crossover trials. *Extreme Physiology & Medicine*, 4, 2. <https://doi.org/10.1186/s13728-014-0021-6>
- Courchesne, E., Hillyard, S. a, & Galambos, R. (1975). Stimulus novelty, task relevance and the visual evoked potential in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 39, 131–143. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(75\)90003-6](https://doi.org/10.1016/0013-4694(75)90003-6)
- Cowan, N., Winkler, I., Teder, W., & Näätänen, R. (1993). Memory Prerequisites of Mismatch Negativity in the Auditory Event-Related Potential (ERP). *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*.

<https://doi.org/10.1037/0278-7393.19.4.909>

- Csathó, Á., Van Der Linden, D., Hernádi, I., Buzás, P., & Kalmár, G. (2012). Effects of mental fatigue on the capacity limits of visual attention. *Journal of Cognitive Psychology*, 24(5), 511–524. <https://doi.org/10.1080/20445911.2012.658039>
- Csathó, van der Linden, D., & Gács, B. (2015). Natural scene recognition with increasing time-on-task: The role of typicality and global image properties. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*. <https://doi.org/10.1080/17470218.2014.968592>
- Czigler, I. (2005). *A figyelem pszichológiája*. Budapest: Akadémiai Kiadó.
- Czigler, I. (2007). Visual mismatch negativity: Violation of nonattended environmental regularities. *Journal of Psychophysiology*, 21(3–4), 224–230. <https://doi.org/10.1027/0269-8803.21.34.224>
- Czigler, I., & Balázs, L. (2005). Age-related effects of novel visual stimuli in a letter-matching task: an event-related potential study. *Biological Psychology*, 69(2), 229–242. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2004.06.006>
- Czigler, I., Balázs, L., & Winkler, I. (2002). Memory-based detection of task-irrelevant visual changes. *Psychophysiology*, 39(6), 869–873. <https://doi.org/10.1017/S0048577202020218>
- Daffner, K. R., Mesulam, M. M., Scinto, L. F., Acar, D., Calvo, V., Faust, R., ... Holcomb, P. (2000). The central role of the prefrontal cortex in directing attention to novel events. *Brain: A Journal of Neurology*, 123, 927–939. <https://doi.org/10.1093/brain/123.5.927>
- Dean, A. G., Yip, R., & Hoffmann, R. E. (1990). High incidence of mild acute mountain sickness in conference attendees at 10 000 foot altitude. *Journal of Wilderness Medicine*, 1(2), 86–92. <https://doi.org/10.1580/0953-9859-1.2.86>
- Dehaene, S., Spelke, E. S., Pinel, P., Stanescu, R., & Tsivkin, S. (1999). Sources of Mathematical Thinking: Behavioral and Brain Imaging Evidence. *Science*, 284(5416), 970–974. <https://doi.org/10.1126/science.284.5416.970>
- Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: An open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, 134(1), 9–21. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2003.10.009>
- Derrfuss, J., Brass, M., Neumann, J., & von Cramon, D. Y. (2005). Involvement of the

- inferior frontal junction in cognitive control: Meta-analyses of switching and Stroop studies. *Human Brain Mapping*, 25(1), 22–34.
- Diamond, A. (2013). Executive functions. *The Annual Review of Psychology*, 64, 135–168. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-113011-143750>
- Dimoska-Di Marco, A., McDonald, S., Kelly, M., Tate, R., & Johnstone, S. (2011). A meta-analysis of response inhibition and Stroop interference control deficits in adults with traumatic brain injury (TBI). *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 33(4), 471–485. <https://doi.org/10.1080/13803395.2010.533158>
- Dinges, D. F., & Powell, J. W. (1985). Microcomputer analyses of performance on a portable, simple visual RT task during sustained operations. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, 17(6), 652–655. <https://doi.org/10.3758/BF03200977>
- Donchin, E., & Coles, M. G. H. (1988). Is the P300 component a manifestation of context updating? *Behavioral and Brain Sciences*, 11(3), 357–374. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00058027>
- Eimer, M. (1993). Effects of attention and stimulus probability on ERPs in a Go/Nogo task. *Biological Psychology*, 35(2), 123–138. [https://doi.org/10.1016/0301-0511\(93\)90009-W](https://doi.org/10.1016/0301-0511(93)90009-W)
- Engle, R. W., Laughlin, J. E., Tuholski, S. W., & Conway, A. R. A. (1999). Working memory, short-term memory, and general fluid intelligence: A latent-variable approach. *Journal of Experimental Psychology: General*, 128(3), 309–331. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.128.3.309>
- Escera, C., Alho, K., Winkler, I., & Naatanen, R. (1998). Neural Mechanisms of Involuntary Attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 10(5), 590–604. <https://doi.org/10.1162/089892998562997>
- Escera, Carles, & Corral, M. J. (2007). Role of mismatch negativity and novelty-P3 in involuntary auditory attention. *Journal of Psychophysiology*, 21, 251–264. <https://doi.org/10.1027/0269-8803.21.34.251>
- Escera, Carles, Yago, E., Corral, M. J., Corbera, S., & Nuñez, M. I. (2003). Attention capture by auditory significant stimuli: Semantic analysis follows attention switching. *European Journal of Neuroscience*, 18(8), 2408–2412. <https://doi.org/10.1046/j.1460->

9568.2003.02937.x

- Esterman, M., Reagan, A., Liu, G., Turner, C., & DeGutis, J. (2014). Reward reveals dissociable aspects of sustained attention. *Journal of Experimental Psychology: General*, 143(6), 2287–2295. <https://doi.org/10.1037/xge0000019>
- Fabiani, M., & Friedman, D. (1995). Changes in brain activity patterns in aging: The novelty oddball. *Psychophysiology*, 32(6), 579-594. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1995.tb01234.x>
- Falkenstein, M., Hoormann, J., & Hohnsbein, J. (1999). ERP components in Go/Nogo tasks and their relation to inhibition. *Acta Psychologica*, 101(2–3), 267–291. [https://doi.org/10.1016/S0001-6918\(99\)00008-6](https://doi.org/10.1016/S0001-6918(99)00008-6)
- Field, A. (2009). *Discovering statistics using SPSS*. Sage. https://doi.org/10.1111/j.1365-2648.2007.04270_1.x
- Forster, S., & Lavie, N. (2009). Harnessing the wandering mind: The role of perceptual load. *Cognition*, 111(3), 345–355. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2009.02.006>
- Fowler, B., & Kelso, B. (1992). The effects of hypoxia on components of the human event-related potential and relationship to reaction time. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 63(6), 510–516.
- Fowler, B., & Lindeis, A. E. (1992). The effects of hypoxia on auditory reaction time and P300 latency. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 63(11), 976–981.
- Fowler, B., & Nathoo, A. (1997). Slowing due to acute hypoxia originates early in the visual system. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 68(10), 886–889.
- Fowler, B., & Prlic, H. (1995). A comparison of visual and auditory reaction time and P300 latency thresholds to acute hypoxia. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 66(7), 645–650.
- Frankenhaeuser, M. (1986). A Psychobiological Framework for Research on Human Stress and Coping. In *Dynamics of Stress*. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-5122-1_6
- Friedman, D., Cycowicz, Y. M., & Gaeta, H. (2001). The novelty P3: An event-related brain potential (ERP) sign of the brain's evaluation of novelty. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 25(4), 355–373. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(01\)00019-7](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(01)00019-7)
- Friedman, D., Kazmerski, V. A., & Cycowicz, Y. M. (1998). Effects of aging on the

- novelty P3 during attend and ignore oddball tasks. *Psychophysiology*, 35(5), 508–520. <https://doi.org/10.1017/S0048577298970664>
- Friedman, N. P., & Miyake, A. (2004). The relations among inhibition and interference control functions: a latent-variable analysis. *Journal of Experimental Psychology: General*, 133(1), 101–135. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.133.1.101>
- Friedman, N. P., & Miyake, A. (2017). Unity and diversity of executive functions: Individual differences as a window on cognitive structure. *Cortex*, 86, 186–204. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2016.04.023>
- Friedman, N. P., Miyake, A., Robinson, J. A. L., & Hewitt, J. K. (2011). Developmental Trajectories in Toddlers' Self-Restraint Predict Individual Differences in Executive Functions 14 Years Later: A Behavioral Genetic Analysis. *Developmental Psychology*, 47(5), 1410–1430. <https://doi.org/10.1037/a0023750>
- Gailliot, M. T., Baumeister, R. F., DeWall, C. N., Maner, J. K., Plant, E. A., Tice, D. M., ... Schmeichel, B. J. (2007). Self-control relies on glucose as a limited energy source: willpower is more than a metaphor. *Journal of Personality and Social Psychology*, 92(2), 325–336. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.92.2.325>
- Gergelyfi, M., Jacob, B., Olivier, E., & Zénon, A. (2015). Dissociation between mental fatigue and motivational state during prolonged mental activity. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 9(July), 176. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2015.00176>
- Giard, M. H., Lavikainen, J., Reinikainen, K., Perrin, F., Bertrand, O., Pernier, J., & Näätänen, R. (1995). Separate representation of stimulus frequency, intensity, and duration in auditory sensory memory: An event-related potential and dipole-model analysis. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 7(2), 133–143. <https://doi.org/10.1162/jocn.1995.7.2.133>
- Goldstein, A., Spencer, K. M., & Donchin, E. (2002). The influence of stimulus deviance and novelty on the P300 and Novelty P3. *Psychophysiology*, 39(6), 781–790. <https://doi.org/10.1017/S004857720201048X>
- Grastyán, E., & Vereczkei, L. (1974). Effects of spatial separation of the conditioned signal from the reinforcement: a demonstration of the conditioned character of the orienting response or the orientational character of conditioning. *Behavioral Biology*, 10(2), 121–146. [https://doi.org/10.1016/S0091-6773\(74\)91725-8](https://doi.org/10.1016/S0091-6773(74)91725-8)

- Green, E. J., & Barber, P. J. (1981). An auditory Stroop effect with judgements of speaker gender. *Perception & Psychophysics*, 30(5), 459–466.
- Hagen, G. F., Gatherwright, J. R., Lopez, B. a., & Polich, J. (2006). P3a from visual stimuli: Task difficulty effects. *International Journal of Psychophysiology*, 59(1), 8–14. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2005.08.003>
- Hansenne, M., Pitchot, W., Moreno, A. G., Papart, P., Timsit-Berthier, M., & Ansseau, M. (1995). Catecholaminergic function and P300 amplitude in major depressive disorder (P300 and catecholamines). *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/ Evoked Potentials*. [https://doi.org/10.1016/0168-5597\(94\)00317-8](https://doi.org/10.1016/0168-5597(94)00317-8)
- Harris, W. C., Hancock, P. A., Erik, J., Arthur, E. J., & Caird, J. K. (1995). Performance , Workload , and Fatigue Changes Associated with Automation. *The International Journal of Aviation Psychology*, 5(2), 169–185. <https://doi.org/10.1207/s15327108ijap0502>
- Hayashi, R., Matsuzawa, Y., Kubo, K., & Kobayashi, T. (2005). Effects of simulated high altitude on event-related potential (P300) and auditory brain-stem responses. *Clinical Neurophysiology*, 116(6), 1471–1476. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2005.02.020>
- Heitland, I., Kenemans, J. L., Oosting, R. S., Baas, J. M. P., & Böcker, K. B. E. (2013). Auditory event-related potentials (P3a, P3b) and genetic variants within the dopamine and serotonin system in healthy females. *Behavioural Brain Research*, 249, 55–64. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2013.04.013>
- Henik, A., & Tzelgov, J. (1982). Is three greater than five: The relation between physical and semantic size in comparison tasks. *Memory & Cognition*, 10(4), 389–395. <https://doi.org/10.3758/BF03202431>
- Hill, S. Y., Locke, J., Zezza, N., Kaplan, B., Neiswanger, K., Steinhauer, S. R., ... Xu, J. (1998). Genetic association between reduced P300 amplitude and the DRD2 dopamine receptor A1 allele in children at high risk for alcoholism. *Biological Psychiatry*. [https://doi.org/10.1016/S0006-3223\(97\)00203-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3223(97)00203-5)
- Hochachka, P. W., Clark, C. M., Matheson, G. O., Brown, W. D., Stone, C. K., Nickles, R. J., & Holden, J. E. (1999). Effects on regional brain metabolism of high-altitude hypoxia: a study of six US marines. *The American Journal of Physiology*, 277(1 Pt 2), R314–R319.

- Hockey, G. R. J. (2011). A motivational control theory of cognitive fatigue. In P. L. Ackerman (Ed.), *Cognitive fatigue: Multidisciplinary perspectives on current research and future applications*. (pp. 167–187). American Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/12343-008>
- Hockey, J. (1997). Compensatory control in the regulation of human performance under stress and high workload: A cognitive-energetical framework. *Biological Psychology*, 45(1–3), 73–93. [https://doi.org/10.1016/S0301-0511\(96\)05223-4](https://doi.org/10.1016/S0301-0511(96)05223-4)
- Holroyd, C. B. (2015). The waste disposal problem of effortful control. In *Motivation and Cognitive Control* (pp. 235–260). <https://doi.org/10.4324/9781315656878>
- Honigman, B., Theis, M. K., Koziol-McLain, J., Roach, R., Yip, R., Houston, C., & Moore, L. G. (1993). Acute mountain sickness in a general tourist population at moderate altitudes. *Annals of Internal Medicine*, 118(8), 587–592. <https://doi.org/10.7326/0003-4819-118-8-199304150-00003>
- Hopstaken, J. F., van der Linden, D., Bakker, A. B., & Kompier, M. A. J. (2015a). A multifaceted investigation of the link between mental fatigue and task disengagement. *Psychophysiology*, 52(3), 305–315. <https://doi.org/10.1111/psyp.12339>
- Hopstaken, J. F., van der Linden, D., Bakker, A. B., & Kompier, M. A. J. (2015b). The window of my eyes: Task disengagement and mental fatigue covary with pupil dynamics. *Biological Psychology*, 110(October), 100–106. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2015.06.013>
- Hopstaken, J. F., van der Linden, D., Bakker, A. B., Kompier, M. A. J., & Leung, Y. K. (2016). Shifts in attention during mental fatigue: Evidence from subjective, behavioral, physiological, and eye-tracking data. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 42(6), 878–889. <https://doi.org/10.1037/xhp0000189>
- Horváth, J., & Bendixen, A. (2012). Preventing distraction by probabilistic cueing. *International Journal of Psychophysiology*, 83(3), 342–347. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2011.11.019>
- Horváth, J., Sussman, E., Winkler, I., & Schröger, E. (2011). Preventing distraction: Assessing stimulus-specific and general effects of the predictive cueing of deviant auditory events. *Biological Psychology*.

<https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2011.01.011>

- Horváth, J., Winkler, I., & Bendixen, A. (2008). Do N1/MMN, P3a, and RON form a strongly coupled chain reflecting the three stages of auditory distraction? *Biological Psychology*, 79, 139–147. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2008.04.001>
- Howes, O. D., & Kapur, S. (2009). The dopamine hypothesis of schizophrenia: Version III - The final common pathway. *Schizophrenia Bulletin*. <https://doi.org/10.1093/schbul/sbp006>
- Inzlicht, M., Schmeichel, B. J., & Macrae, C. N. (2014). Why self-control seems (but may not be) limited. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(3), 127–133. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.12.009>
- Jodo, E., & Kayama, Y. (1992). Relation of a negative ERP component to response inhibition in a Go/No-go task. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 82(6), 477–482.
- Johnstone, S. J., Barry, R. J., Markovska, V., Dimoska, A., & Clarke, A. R. (2009). Response inhibition and interference control in children with AD/HD: a visual ERP investigation. *International Journal of Psychophysiology: Official Journal of the International Organization of Psychophysiology*, 72(2), 145–153. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2008.11.007>
- Jurado, M. B., & Rosselli, M. (2007). The elusive nature of executive functions: A review of our current understanding. *Neuropsychology Review*, 17(3), 213–233. <https://doi.org/10.1007/s11065-007-9040-z>
- Kähkönen, S., Ahveninen, J., Pekkonen, E., Kaakkola, S., Huttunen, J., Ilmoniemi, R. J., & Jääskeläinen, I. P. (2002). Dopamine modulates involuntary attention shifting and reorienting: An electromagnetic study. *Clinical Neurophysiology*, 113, 1894–1902. [https://doi.org/10.1016/S1388-2457\(02\)00305-X](https://doi.org/10.1016/S1388-2457(02)00305-X)
- Kahneman, D. (1973). *Attention and Effort*. Englewood Cliffs: NJ: Prentice-Hall.
- Katayama, J., & Polich, J. (1998). Stimulus context determines P3a and P3b. *Psychophysiology*, 35(1), 23–33. <https://doi.org/10.1017/S0048577298961479>
- Kato, Y., Endo, H., & Kizuka, T. (2009). Mental fatigue and impaired response processes: Event-related brain potentials in a Go/NoGo task. *International Journal of Psychophysiology*, 72(2), 204–211. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2008.12.008>

- Kecskés-Kovács, K., & Czigler, I. (2014). Arcok nemi kategorizációs folyamatainak elektrofiziológiai korrelátumai. *Pszichológia*, 34(3), 207–224. <https://doi.org/10.1556/pszicho.34.2014.3.1>
- Kelly, S. P., & O’Connell, R. G. (2013). Internal and External Influences on the Rate of Sensory Evidence Accumulation in the Human Brain. *Journal of Neuroscience*, 33(50), 19434–19441. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3355-13.2013>
- Kida, M., & Imai, A. (1993). Cognitive performance and event-related brain potentials under simulated high altitudes. *Journal of Applied Physiology*, 74(4), 1735–1741.
- Kimura, M., Katayama, J., & Murohashi, H. (2008). Underlying mechanisms of the P3a task-difficulty effect. *Psychophysiology*, 45(5), 731–741. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2008.00684.x>
- Klaassen, E. B., Evers, E. A. T., de Groot, R. H. M., Backes, W. H., Veltman, D. J., & Jolles, J. (2014). Working memory in middle-aged males: Age-related brain activation changes and cognitive fatigue effects. *Biological Psychology*, 96(1), 134–143. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2013.11.008>
- Knight, R. T., & Scabini, D. (1998). Anatomic bases of event-related potentials and their relationship to novelty detection in humans. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 15(1), 3–13. <https://doi.org/10.1097/00004691-199801000-00003>
- Kok, A. (2001). On the utility of P300 amplitude as a measure of processing capacity. *Psychophysiology*, 38, 557–577.
- Kostandyan, M., Bombeke, K., Carsten, T., Krebs, R. M., Notebaert, W., & Boehler, C. N. (2019). Differential effects of sustained and transient effort triggered by reward – A combined EEG and pupillometry study. *Neuropsychologia*, 123, 116–130. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2018.04.032>
- Krebs, R. M., Boehler, C. N., Roberts, K. C., Song, A. W., & Woldorff, M. G. (2012). The involvement of the dopaminergic midbrain and cortico-striatal-thalamic circuits in the integration of reward prospect and attentional task demands. *Cerebral Cortex*, 22(3), 607–615. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhr134>
- Kurzban, R. (2010). Does the brain consume additional glucose during self-control tasks? *Evolutionary Psychology*, 8(2), 244–259. <https://doi.org/10.1177/147470491000800208>

- Kurzban, R., Duckworth, A., Kable, J. W., & Myers, J. (2013). An opportunity cost model of subjective effort and task performance. *Behavioral and Brain Sciences*, 36(06), 661–679. <https://doi.org/10.1017/S0140525X12003196>
- Lee, K. A., Hicks, G., & Nino-Murcia, G. (1991). Validity and reliability of a scale to assess fatigue. *Psychiatry Research*, 36(3), 291–298. [https://doi.org/10.1016/0165-1781\(91\)90027-M](https://doi.org/10.1016/0165-1781(91)90027-M)
- Lefferts, W. K., DeBlois, J. P., White, C. N., Day, T. A., Heffernan, K. S., & Brutsaert, T. D. (2019). Changes in cognitive function and latent processes of decision-making during incremental ascent to high altitude. *Physiology and Behavior*. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2019.01.002>
- Legrain, V., Bruyer, R., Guérit, J. M., & Plaghki, L. (2005). Involuntary orientation of attention to unattended deviant nociceptive stimuli is modulated by concomitant visual task difficulty. Evidence from laser evoked potentials. *Clinical Neurophysiology*, 116, 2165–2174. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2005.05.019>
- Light, G. A., Swerdlow, N. R., Thomas, M. L., Calkins, M. E., Green, M. F., Greenwood, T. A., ... Turetsky, B. I. (2015). Validation of mismatch negativity and P3a for use in multi-site studies of schizophrenia: Characterization of demographic, clinical, cognitive, and functional correlates in COGS-2. *Schizophrenia Research*, 163(1–3), 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.schres.2014.09.042>
- Lim, J., & Dinges, D. F. (2010). A meta-analysis of the impact of short-term sleep deprivation on cognitive variables. *Psychological Bulletin*, 136(3), 375–389. <https://doi.org/10.1037/a0018883>
- Lorist, M. M., Klein, M., Nieuwenhuis, S., De Jong, R., Mulder, G., & Meijman, T. F. (2000). Mental fatigue and task control: planning and preparation. *Psychophysiology*, 37(5), 614–625. <https://doi.org/10.1111/1469-8986.3750614>
- Luck, S. J. (2005). *An introduction to the event-related potential technique*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Luck, Steven J. (2014). *An Introduction to the Event-Related Potential Technique*. The MIT Press. Cambridge, MA: MIT Press. <https://doi.org/10.1118/1.4736938>
- Luck, Steven J., & Gaspelin, N. (2017). How to get statistically significant effects in any ERP experiment (and why you shouldn't). *Psychophysiology*, 54(1), 146–157.

<https://doi.org/10.1111/psyp.12639>

- MacLeod, C. M. (1991). Half a century of research on the Stroop effect: An integrative review. *Psychological Bulletin*, 109(2), 163–203. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.109.2.163>
- Maltzman, I. (1979). Orienting Reflexes and Significance: A Reply to O’Gorman. *Psychophysiology*, 16(3), 274–282. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1979.tb02990.x>
- Martin, K., McLeod, E., Périard, J., Rattray, B., Keegan, R., & Pyne, D. B. (2019). The Impact of Environmental Stress on Cognitive Performance: A Systematic Review. *Human Factors: The Journal of the Human Factors and Ergonomics Society*, 001872081983981. <https://doi.org/10.1177/0018720819839817>
- Massar, S. A. A. S., Wester, A. E. A., Volkerts, E. E. R., & Kenemans, J. L. (2010). Manipulation specific effects of mental fatigue: Evidence from novelty processing and simulated driving. *Psychophysiology*, 47(6), 1119–1126. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2010.01028.x>
- McMorris, T., Hale, B. J., Barwood, M., Costello, J., & Corbett, J. (2017). Effect of acute hypoxia on cognition: A systematic review and meta-regression analysis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 74, 225–232. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2017.01.019>
- McMorris, T., Hale, B. J., Barwood, M., Costello, J., & Corbett, J. (2019). Corrigendum to “Effect of acute hypoxia on cognition: A systematic review and meta-regression analysis” *Neurosci. Biobehav. Rev.* 74 (2017) 225–232. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2019.01.017>
- Mehler, B., Reimer, B., Coughlin, J., & Dusek, J. (2009). Impact of Incremental Increases in Cognitive Workload on Physiological Arousal and Performance in Young Adult Drivers. *Transportation Research Record: Journal of the Transportation Research Board*, 2138, 6–12. <https://doi.org/10.3141/2138-02>
- Meijman, T. F. (2000). The theory of the STOP-Emotion: On the functionality of fatigue. *Ergonomics for Global Quality, Safety and Productivity*, 45–50.
- Miyake, A., Friedman, N. P., Emerson, M. J., Witzki, a H., Howerter, A., & Wager, T. D. (2000). The unity and diversity of executive functions and their contributions to

- complex “Frontal Lobe” tasks: a latent variable analysis. *Cognitive Psychology*, 41(1), 49–100. <https://doi.org/10.1006/cogp.1999.0734>
- Miyake, Akira, & Friedman, N. P. (2012). The nature and organization of individual differences in executive functions: Four general conclusions. *Current Directions in Psychological Science*, 21(1), 8–14. <https://doi.org/10.1177/0963721411429458>
- Molnár, M. (1994). On the origin of the P3 event-related potential component. *International Journal of Psychophysiology*, 17(2), 129–144. [https://doi.org/10.1016/0167-8760\(94\)90028-0](https://doi.org/10.1016/0167-8760(94)90028-0)
- Morooka, T., Ogino, T., Takeuchi, A., Hanafusa, K., Oka, M., & Ohtsuka, Y. (2012). Relationships between the color-word matching Stroop task and the Go/NoGo task: toward multifaceted assessment of attention and inhibition abilities of children. *Acta Medica Okayama*, 66(5), 377–386.
- Muller-Gass, A., Macdonald, M., Schröger, E., Sculthorpe, L., & Campbell, K. (2007). Evidence for the auditory P3a reflecting an automatic process: Elicitation during highly-focused continuous visual attention. *Brain Research*, 1170, 71–78. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2007.07.023>
- Näätänen, R., Paavilainen, P., Rinne, T., & Alho, K. (2007). The mismatch negativity (MMN) in basic research of central auditory processing: A review. *Clinical Neurophysiology*, 118(12), 2544–2590. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2007.04.026>
- Näätänen, Risto, & Picton, T. (1987). The N1 Wave of the Human Electric and Magnetic Response to Sound: A Review and an Analysis of the Component Structure. *Psychophysiology*, 24(4), 375–425. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1987.tb00311.x>
- Niendam, T. A., Laird, A. R., Ray, K. L., Dean, Y. M., Glahn, D. C., & Carter, C. S. (2012). Meta-analytic evidence for a superordinate cognitive control network subserving diverse executive functions. *Cognitive, Affective and Behavioral Neuroscience*, 12(2), 241–268. <https://doi.org/10.3758/s13415-011-0083-5>
- Nigg, J. T. (2000). On inhibition/disinhibition in developmental psychopathology: views from cognitive and personality psychology and a working inhibition taxonomy. *Psychological Bulletin*, 126(2), 220–246. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.126.2.220>
- Norcross, J. R., Conkin, J., Wessel III, J. H., Norsk, P., Law, J., Arias, D., ... Platts, S.

- (2015). *Evidence Report: Risk of Hypobaric Hypoxia from the Exploration Atmosphere*.
- Nussbaumer-Ochsner, Y., Ursprung, J., Siebenmann, C., Maggiorini, M., & Bloch, K. E. (2012). Effect of short-term acclimatization to high altitude on sleep and nocturnal breathing. *Sleep*, 35(3), 419–423. <https://doi.org/10.5665/sleep.1708>
- Oatley, K., V, T. M. S., & Jenkins, J. M. (1992). Human Emotions: Function and Dysfunction. *Annual Review of Psychology*, 43(1), 55–85. <https://doi.org/10.1146/annurev.ps.43.020192.000415>
- Ochi, G., Kanazawa, Y., Hyodo, K., Suwabe, K., Shimizu, T., Fukuie, T., ... Soya, H. (2018). Hypoxia-induced lowered executive function depends on arterial oxygen desaturation. *Journal of Physiological Sciences*, 68(6), 847–853. <https://doi.org/10.1007/s12576-018-0603-y>
- Organization, W. H. (n.d.). *International statistical classification of diseases and related health problems*.
- Ørtenblad, N., Westerblad, H., & Nielsen, J. (2013). Muscle glycogen stores and fatigue. *The Journal of Physiology*, 591(18), 4405–4413. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2013.251629>
- Pavlov, P. I. (1927). An investigation of the physiological activity of the cerebral cortex. *Annals of Neurosciences*. <https://doi.org/10.5214/ans.0972-7531.1017309>
- Persson, J., Welsh, K. M., Jonides, J., & Reuter-Lorenz, P. A. (2007). Cognitive fatigue of executive processes: Interaction between interference resolution tasks. *Neuropsychologia*, 45(7), 1571–1579. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.12.007>
- Petrassi, F. A., Hodkinson, P. D., Walters, P. L., & Gaydos, S. J. (2012). Hypoxic hypoxia at moderate altitudes: review of the state of the science. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 83(10), 975–984. <https://doi.org/10.3357/ASEM.3315.2012>
- Phillips, J., Hørning, D., & Funke, M. (2015). Cognitive and perceptual deficits of normobaric hypoxia and the time course to performance recovery. *Aerospace Medicine and Human Performance*, 86(4), 357–365.
- Polich, J. (2007). Updating P300: an integrative theory of P3a and P3b. *Clinical Neurophysiology: Official Journal of the International Federation of Clinical*

- Neurophysiology*, 118(10), 2128–2148. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2007.04.019>
- Polich, J. (2012). Neuropsychology of P300. *The Oxford Handbook of Event-Related Potential Components*, 92037, 1–67. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780195374148.013.0089>
- Polich, J., & Comerchero, M. D. (2003). P3a from visual stimuli: Typicality, task, and topography. *Brain Topography*, 15(3), 141–152. <https://doi.org/10.1023/A:1022637732495>
- Polich, J., & Criado, J. R. (2006). Neuropsychology and neuropharmacology of P3a and P3b. *International Journal of Psychophysiology*, 60(2), 172–185. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2005.12.012>
- Pun, M., Hartmann, S. E., Furian, M., Dyck, A. M., Muralt, L., Lichtblau, M., ... Poulin, M. J. (2018). Effect of acute, subacute, and repeated exposure to high altitude (5050 m) on psychomotor vigilance. *Frontiers in Physiology*. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.00677>
- Raichle, M. E., & Hornbein, T. F. (2001). *The high-altitude brain*. CRC Press.
- Rangel-Gomez, M., & Meeter, M. (2016). Neurotransmitters and Novelty: A Systematic Review. *Journal of Psychopharmacology*, 30(1), 3–12. <https://doi.org/10.1177/0269881115612238>
- Razran, G. (1961). The observable and the inferable conscious in current Soviet psychophysiology: Interoceptive conditioning, semantic conditioning, and the orienting reflex. *Psychological Review*, 68(2), 81–147.
- Ricci, J. A., Chee, E., Lorandean, A. L., & Berger, J. (2007). Fatigue in the U.S. workforce: Prevalence and implications for lost productive work time. *Journal of Occupational and Environmental Medicine*, 49(1), 1–10. <https://doi.org/10.1097/01.jom.0000249782.60321.2a>
- Riccio, C. A., Reynolds, C. R., & Lowe, P. A. (2001). *Clinical Applications of Continuous Performance Tests*. John Wiley & Sons, Inc.
- Roach, R. C., Hackett, P. H., Oelz, O., Bärtsch, P., Luks, A. M., MacInnis, M. J., ... Zafren, K. (2018). The 2018 Lake Louise Acute Mountain Sickness Score. *High Altitude Medicine & Biology*, 19(1), 4–6. <https://doi.org/10.1089/ham.2017.0164>
- Roberts, K. L., & Hall, D. A. (2008). Examining a supramodal network for conflict

- processing: a systematic review and novel functional magnetic resonance imaging data for related visual and auditory stroop tasks. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20(6), 1063–1078. <https://doi.org/10.1162/jocn.2008.20074>
- Rosvold, H. E., Mirsky, A. F., Sarason, I., Bransome, E. D., & Beck, L. H. (1956). A continuous performance test of brain damage. *Journal of Consulting Psychology*, 20(5), 343. <https://doi.org/10.1037/h0043220>
- Roth, W. T. (1983). A Comparison of P300 and Skin Conductance Response. In *Advances in Psychology* (pp. 177-199.). [https://doi.org/10.1016/S0166-4115\(08\)62039-7](https://doi.org/10.1016/S0166-4115(08)62039-7)
- Rozand, V., Lebon, F., Papaxanthis, C., & Lepers, R. (2015). Effect of mental fatigue on speed-accuracy trade-off. *Neuroscience*, 297(April), 219–230. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2015.03.066>
- Rushby, J. A., Barry, R. J., & Doherty, R. J. (2005). Separation of the components of the late positive complex in an ERP dishabituation paradigm. *Clinical Neurophysiology*, 116(10), 2363–2380. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2005.06.008>
- Salisbury, D. F., Griggs, C. B., Shenton, M. E., & McCarley, R. W. (2004). The NoGo P300 “anteriorization” effect and response inhibition. *Clinical Neurophysiology*, 115(7), 1550–1558. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2004.01.028>
- Salthouse, T. A., Babcock, R. L., & Shaw, R. J. (1991). Effects of adult age on structural and operational capacities in working memory. *Psychology and Aging*. <https://doi.org/10.1037/0882-7974.6.1.118>
- Sanders, A. F. (1990). Issues and trends in the debate on discrete vs. continuous processing of information. *Acta Psychologica*, 74(2–3), 123–167. [https://doi.org/10.1016/0001-6918\(90\)90004-Y](https://doi.org/10.1016/0001-6918(90)90004-Y)
- SanMiguel, I., Corral, M.-J., & Escera, C. (2008). When Loading Working Memory Reduces Distraction: Behavioral and Electrophysiological Evidence from an Auditory-Visual Distraction Paradigm. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20(7), 1131–1145. <https://doi.org/10.1162/jocn.2008.20078>
- Sarter, M., Gehring, W. J., & Kozak, R. (2006). More attention must be paid: The neurobiology of attentional effort. *Brain Research Reviews*, 51(2), 145–160. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2005.11.002>
- Sawaki, R., & Katayama, J. (2006). Stimulus context determines whether non-target stimuli

- are processed as task-relevant or distractor information. *Clinical Neurophysiology*, 117(11), 2532–2539. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2006.06.755>
- Sawaki, R., & Katayama, J. (2007). Difficulty of discrimination modulates attentional capture for deviant information. *Psychophysiology*, 44(3), 374–382. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2007.00506.x>
- Schevernels, H., Krebs, R. M., Santens, P., Woldorff, M. G., & Boehler, C. N. (2014). Task preparation processes related to reward prediction precede those related to task-difficulty expectation. *NeuroImage*, 84, 639–647. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.09.039>
- Schimmack, U. (2012). Ulrich Schimmack. *Psychological Methods*, 17(June), 551–566. <https://doi.org/10.1037/a0029487>
- Schneider, W., & Shiffrin, R. M. (1977). Controlled and automatic human information processing: I. Detection, search, and attention. *Psychological Review*, 84(1), 1–66. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.84.1.1>
- Schomaker, J., Berendse, H. W., Foncke, E. M. J., van der Werf, Y. D., van den Heuvel, O. A., & Theeuwes, J. (2014). Novelty processing and memory formation in Parkinson's disease. *Neuropsychologia*, 62(1), 124–136. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.07.016>
- Schomaker, J., & Meeter, M. (2015). Short- and long-lasting consequences of novelty, deviance and surprise on brain and cognition. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 55, 268–279. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2015.05.002>
- Schomaker, Judith, & Meeter, M. (2012). Novelty Enhances Visual Perception. *PLoS ONE*, 7(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050599>
- Schomaker, Judith, Roos, R., & Meeter, M. (2014). Expecting the unexpected: The effects of deviance on novelty processing. *Behavioral Neuroscience*, 128(2), 146–160. <https://doi.org/10.1037/a0036289>
- Schröger, E., Giard, M. H., & Wolff, C. (2000). Auditory distraction: Event-related potential and behavioral indices. *Clinical Neurophysiology*, 111(8), 1450–1460. [https://doi.org/10.1016/S1388-2457\(00\)00337-0](https://doi.org/10.1016/S1388-2457(00)00337-0)
- Schröger, E., & Wolff, C. (1998). Behavioral and electrophysiological effects of task-irrelevant sound change: A new distraction paradigm. *Cognitive Brain Research*, 7(1),

- 71–87. [https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(98\)00013-5](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(98)00013-5)
- Shields, G. S., Sazma, M. A., & Yonelinas, A. P. (2016). The effects of acute stress on core executive functions: A meta-analysis and comparison with cortisol. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 68, 651–668. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.06.038>
- Simmonds, D. J., Pekar, J. J., & Mostofsky, S. H. (2008). Meta-analysis of Go/No-go tasks demonstrating that fMRI activation associated with response inhibition is task-dependent. *Neuropsychologia*, 46(1), 224–232. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.07.015>
- Simon, J., Takács, E., Orosz, G., Berki, B., & Winkler, I. (n.d.). *Short-term fatigue effect on auditory temporal order judgments*.
- Simons, R. F., Graham, F. K., Miles, M. a, & Chen, X. (2001). On the relationship of P3a and the Novelty-P3. *Biological Psychology*, 56(3), 207–218. [https://doi.org/10.1016/S0301-0511\(01\)00078-3](https://doi.org/10.1016/S0301-0511(01)00078-3)
- Smallwood, J., Beach, E., Schooler, J. W., & Handy, T. C. (2008). Going AWOL in the Brain: Mind Wandering Reduces Cortical Analysis of External Events. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20(3), 458–469. <https://doi.org/10.1162/jocn.2008.20037>
- Smallwood, J., & Schooler, J. W. (2006). The restless mind. *Psychological Bulletin*, 132(6), 946–958. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.132.6.946>
- Sokolov, E. N. (1990). The orienting response, and future directions of its development. *The Pavlovian Journal of Biological Science*, 25(3), 142–150. <https://doi.org/10.1007/BF02974268>
- Squires, K. C., Hillyard, S. A., & Lindsay, P. H. (1973). Vertex potentials evoked during auditory signal detection: Relation to decision criteria. *Perception & Psychophysics*, 14(2), 265–272. <https://doi.org/10.3758/BF03212388>
- Squires, N. K., Squires, K. C., & Hillyard, S. A. (1975). Two varieties of long-latency positive waves evoked by unpredictable auditory stimuli in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 38(4), 387–401. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(75\)90263-1](https://doi.org/10.1016/0013-4694(75)90263-1)
- Stanzione, P., Fattapposta, F., Giunti, P., D'Alessio, C., Tagliati, M., Affricano, C., & Amabile, G. (1991). P300 variations in parkinsonian patients before and during dopaminergic monotherapy: a suggested dopamine component in P300.

- Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/ Evoked Potentials*.
[https://doi.org/10.1016/0168-5597\(91\)90093-D](https://doi.org/10.1016/0168-5597(91)90093-D)
- Stefanics, G., Kremlacek, J., & Czigler, I. (2014). Visual mismatch negativity: a predictive coding view. *Frontiers in Human Neuroscience*.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00666>
- Subudhi, A. W., Miramon, B. R., Granger, M. E., & Roach, R. C. (2009). Frontal and motor cortex oxygenation during maximal exercise in normoxia and hypoxia. *Journal of Applied Physiology*, 106(4), 1153–1158.
<https://doi.org/10.1152/japplphysiol.91475.2008>
- Sugimoto, F., & Katayama, J. (2017). Increased visual task difficulty enhances attentional capture by both visual and auditory distractor stimuli. *Brain Research*, 1664, 55–62.
<https://doi.org/10.1016/j.brainres.2017.03.026>
- Sussman, E. S., Winkler, I., & Schröger, E. (2003). Top-down control over involuntary attention switching in the auditory modality. *Psychonomic Bulletin & Review*, 10(3), 630–637. <https://doi.org/10.3758/BF03196525>
- Szabadi, E. (2013). Functional neuroanatomy of the central noradrenergic system. *Journal of Psychopharmacology*, 27(8), 659–693. <https://doi.org/10.1177/0269881113490326>
- Tabachnick, B. G., & Fidell, L. S. (2007). *Using multivariate statistics / Barbara G. Tabachnick, Linda S. Fidell*. (5.). Boston, MA: Pearson.
- Takács, E, Barkaszi, I., Czigler, I., & Balázs, L. (2015). Attention related brain responses reveal reduced activity in microgravity. *IAA-HIS-15 Abstract Book*.
- Takács, Endre, Sulykos, I., Czigler, I., Barkaszi, I., & Balázs, L. (2013). Oblique effect in visual mismatch negativity. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7(September), 591.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00591>
- Takeda, Y., Okuma, T., Kimura, M., Kurata, T., Takenaka, T., & Iwaki, S. (2014). Electrophysiological measurement of interest during walking in a simulated environment. *International Journal of Psychophysiology*, 93(3), 363–370.
<https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2014.05.012>
- Takeshita, S., & Ogura, C. (1994). Effect of the dopamine D2 antagonist sulpiride on event-related potentials and its relation to the law of initial value. *International Journal of Psychophysiology*. [https://doi.org/10.1016/0167-8760\(94\)90046-9](https://doi.org/10.1016/0167-8760(94)90046-9)

- Thibeault, C., Evans, A. D., & Dowdall, N. P. (2015). AsMA Medical Guidelines for Air Travel: Fitness to Fly and Medical Clearances. *Aerospace Medicine and Human Performance*. <https://doi.org/10.3357/amhp.4222.2015>
- Thorndike, E. (1900). Mental fatigue. *Psychological Review*. <https://doi.org/10.1037/h0069511>
- Tsarouchas, N., Benedek, K., Bezerianos, A., Benedek, G., & Keri, S. (2008). Effects of moderate hypobaric hypoxia on evoked categorical visuocognitive responses. *Clinical Neurophysiology*, 119(7), 1475–1485. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2008.02.021>
- Tucker, A. M., Whitney, P., Belenky, G., Hinson, J. M., & Van Dongen, H. P. A. (2010). Effects of sleep deprivation on dissociated components of executive functioning. *Sleep*, 33(1), 47–57.
- Tucker, P., Folkard, S., & Macdonald, I. (2003). Rest breaks and accident risk. *Lancet*, 361(9358), 680. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(03\)12566-4](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(03)12566-4)
- Turner, C. E., Barker-Collo, S. L., Connell, C. J., & Gant, N. (2015). Acute hypoxic gas breathing severely impairs cognition and task learning in humans. *Physiology and Behavior*, 142(October), 104–110. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.02.006>
- Turner, C. E., Byblow, W. D., & Gant, N. (2015). Creatine supplementation enhances corticomotor excitability and cognitive performance during oxygen deprivation. *Journal of Neuroscience*, 35(4), 1773–1780. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3113-14.2015>
- Ullsperger, P., Freude, G., & Erdmann, U. (2001). Auditory probe sensitivity to mental workload changes - An event-related potential study. *International Journal of Psychophysiology*, 40(3), 201–209. [https://doi.org/10.1016/S0167-8760\(00\)00188-4](https://doi.org/10.1016/S0167-8760(00)00188-4)
- Unsworth, N., & Robison, M. K. (2018). Tracking arousal state and mind wandering with pupillometry. *Cognitive, Affective and Behavioral Neuroscience*, 18(4), 638–664. <https://doi.org/10.3758/s13415-018-0594-4>
- Van Der Hulst, M., & Geurts, S. (2001). Associations between overtime and psychological health in high and low reward jobs. *Work and Stress*, 15(3), 227–240. <https://doi.org/10.1080/026783701110.1080/02678370110066580>
- van der Linden, D. (2011). The urge to stop: The cognitive and biological nature of acute mental fatigue. *Cognitive Fatigue: Multidisciplinary Perspectives on Current*

- Research and Future Applications*, 149–164.
- van der Linden, D., Frese, M., & Meijman, T. F. (2003). Mental fatigue and the control of cognitive processes: effects on perseveration and planning. *Acta Psychologica*, 113(1), 45–65. [https://doi.org/10.1016/S0001-6918\(02\)00150-6](https://doi.org/10.1016/S0001-6918(02)00150-6)
- van der Linden, D., Frese, M., & Sonnentag, S. (2003). The Impact of Mental Fatigue on Exploration in a Complex Computer Task: Rigidity and Loss of Systematic Strategies. *Human Factors: The Journal of the Human Factors and Ergonomics Society*, 45(3), 483–494. <https://doi.org/10.1518/hfes.45.3.483.27256>
- van der Linden, D., Massar, S. A. A., Schellekens, A. F. A., Ellenbroek, B. A., & Verkes, R. J. (2006). Disrupted sensorimotor gating due to mental fatigue: Preliminary evidence. *International Journal of Psychophysiology*, 62(1), 168–174. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2006.04.001>
- Van Veen, V., & Carter, C. S. (2005). Separating semantic conflict and response conflict in the Stroop task: A functional MRI study. *NeuroImage*, 27(3), 497–504. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.04.042>
- Vassena, E., Silvetti, M., Boehler, C. N., Achten, E., Fias, W., & Verguts, T. (2014). Overlapping neural systems represent cognitive effort and reward anticipation. *PLoS ONE*, 9(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091008>
- Venables, L., & Fairclough, S. H. (2009). The influence of performance feedback on goal-setting and mental effort regulation. *Motivation and Emotion*, 33(1), 63–74. <https://doi.org/10.1007/s11031-008-9116-y>
- Verbruggen, F., Liefvooghe, B., Notebaert, W., & Vandierendonck, A. (2005). Effects of stimulus-stimulus compatibility and stimulus-response compatibility on response inhibition. *Acta Psychologica*, 120(3), 307–326. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2005.05.003>
- Verleger, R. (1988). Event-related potentials and cognition: A critique of the context updating hypothesis and an alternative interpretation of P3. *Behavioral and Brain Sciences*, 11(3), 343–356.
- Verleger, Rolf, Jaśkowski, P., & Wascher, E. (2005). Evidence for an integrative role of P3b in linking reaction to perception. *Journal of Psychophysiology*, 19(3), 165–181. <https://doi.org/10.1027/0269-8803.19.3.165>

- Virués-Ortega, J., Buela-Casal, G., Garrido, E., & Alcázar, B. (2004). Neuropsychological functioning associated with high-altitude exposure. *Neuropsychology Review*, 14(4), 197–224. <https://doi.org/10.1007/s11065-004-8159-4>
- Vogel, E. K., & Luck, S. J. (2000). The visual N1 component as an index of a discrimination process. *Psychophysiology*, 37, 190–203. <https://doi.org/10.1111/1469-8986.3720190>
- Volosin, M., & Horváth, J. (2014). Knowledge of sequence structure prevents auditory distraction: An ERP study. *International Journal of Psychophysiology*, 92(3), 93–98. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2014.03.003>
- Wager, T. D., Sylvester, C.-Y. C., Lacey, S. C., Nee, D. E., Franklin, M., & Jonides, J. (2005). Common and unique components of response inhibition revealed by fMRI. *NeuroImage*, 27(2), 323–340. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.01.054>
- Wang, L., Kuroiwa, Y., Li, M., Kamitani, T., Wang, J., Takahashi, T., ... Matsubara, S. (2000). The correlation between P300 alterations and regional cerebral blood flow in non-demented Parkinson's disease. *Neuroscience Letters*, 282(3), 133–136. <https://doi.org/S0304394000008867> [pii]
- Weintraub, S. (2000). Neuropsychological assessment of mental state. In *Principles of behavioral and cognitive neurology* (2nd ed.). (pp. 121-173.).
- Wesensten, N. J., Crowley, J., Balkin, T., Kamimori, G., Iwanyk, E., Pearson, N., ... Cymerman, A. (1993). Effects of simulated high altitude exposure on long-latency event-related brain potentials and performance. *Aviat Space Environ Med*, 64(June 1992), 30–36.
- West, J., Schoene, R., Luks, A., & Milledge, J. (2013). Central nervous system. In *High Altitude Medicine and Physiology*. <https://doi.org/10.1201/b13633-12>
- Widmann, A., Schröger, E., & Maess, B. (2015). Digital filter design for electrophysiological data - a practical approach. *Journal of Neuroscience Methods*. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2014.08.002>
- Wilson, G. F., Caldwell, J. A., & Russell, C. A. (2007). Performance and psychophysiological measures of fatigue effects on aviation related tasks of varying difficulty. *International Journal of Aviation Psychology*, 17(2), 219–247. <https://doi.org/10.1080/10508410701328839>

- Winkler, I, Haufe, S., & Tangermann, M. (2011). Automatic classification of artifactual ICA-components for artifact removal in EEG signals. *Behav Brain Funct*, 7, 30. <https://doi.org/10.1186/1744-9081-7-30>
- Winkler, Irene, Debener, S., Muller, K. R., & Tangermann, M. (2015). On the influence of high-pass filtering on ICA-based artifact reduction in EEG-ERP. *Proceedings of the Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society, EMBS, 2015-Novem*, 4101–4105. <https://doi.org/10.1109/EMBC.2015.7319296>
- Yarnell, P. R., Heit, J., & Hackett, P. H. (2000). High-altitude cerebral edema (HACE): the Denver/Front Range experience. *Seminars in Neurology*, 20(2), 209–217. <https://doi.org/10.1055/s-2000-9830>
- Yerkes, R. M., & Dodson, J. D. (1908). The relation of strength of stimulus to rapidity of habit-formation. *Journal of Comparative Neurology and Psychology*, 5(18), 459–482. <https://doi.org/10.1002/cne.920180503>
- Zhang, P., Chen, X., Yuan, P., Zhang, D., & He, S. (2006). The effect of visuospatial attentional load on the processing of irrelevant acoustic distractors. *NeuroImage*, 33(2), 715–724. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.07.015>