

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯТЫ ОЦЕНКИ ДЛИТЕЛЬНОСТИ ЗВУКОВЫХ СТИМУЛОВ

Работа поддержана грантами КЦФЕ № PD 02-1.4 – 433 и РГНФ № 05-06-06021а.

Исследованы связанные с событиями потенциалы мозга (ССП) при оценке длительности звуковых стимулов. Обнаружено, что большинство испытуемых оценили интервал 0,5 с как секундный. Выделены этапы оценки длительности стимула: «извлечение субъективного эталона времени (СЭВ) из долговременной памяти», «сличение текущей длительности с СЭВ», «окончательная оценка и принятие решения», «моторный ответ». Анализ пространственного распределения ССП и дипольного моделирования источников компонентов показали, что в процессах оценки околосекундных интервалов времени в наибольшей степени задействована теменная кора. Обращение к долговременной памяти для извлечения СЭВ, вероятно, отражается в негативных, а процесс сличения текущего интервала с СЭВ – в позитивных изменениях ССП в этих областях.

Считается, что на основе жизненного опыта у человека формируется субъективная единица измерения времени, некий временной эталон (СЭВ), который используется индивидом при определении длительности событий. Этот эталон хранится в долговременной памяти и обладает относительной устойчивостью [1]. Однако до сих пор неясно, что же собой представляет данный эталон, где, в какой зоне мозга он хранится и каковы механизмы извлечения его из долговременной памяти? В то же время большинство исследований, направленных на изучение механизмов восприятия времени [2–16], процессы актуализации долговременной памяти практически не рассматривают.

Одним из наиболее перспективных подходов в изучении этого процесса является анализ ССП при восприятии времени. Часть исследователей связывают процесс вспоминания с появлением позитивного компонента на участке 400–800 мс от начала предъявляемого стимула [17, 18], другие – с появлением негативного компонента такой же латентности [19].

В настоящее время нет единого мнения в вопросах механизмов отсчета времени, а также участия тех или иных структур мозга в этом процессе. В качестве таких мозговых структур рассматриваются мозжечок [4], базальные ганглии [12], гиппокамп [15], фронтальные [4, 12] и теменные [6, 12, 16] ассоциативные зоны коры. Большинство исследователей склоняются к точке зрения о том, что мозжечок в большей степени задействован при восприятии коротких (до 1 с) интервалов времени, в оценке более длительных интервалов принимают участие базальные ганглии, фронтальные и теменные ассоциативные зоны коры. Большинство этих данных, однако, было получено на животных [16] и больных паркинсонизмом [6], поэтому не могут быть безоговорочно перенесены на здорового человека. Исследования механизмов восприятия времени на здоровых людях носят единичный характер и, как правило, не посвящены специально этой проблеме [5, 9].

Известно, что обращение к долговременной памяти при восприятии длительности стимула реализуется при отмеривании и оценке интервалов [3]. Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что процесс отмеривания интервалов времени отражается в изменениях ССП [20, 21]. Предполагали, что если в процессе оценки интервалов времени происходит обращение к долговременной памяти и извлечение субъективного

эталона времени, то это должно проявляться в характеристиках ССПМ. Таким образом, целью данной работы стал поиск электрофизиологических коррелятов процессов актуализации долговременной памяти при оценке интервалов времени.

МЕТОДЫ

Объект исследования. В исследованиях приняли участие 20 практически здоровых добровольцев (11 мужского и 9 женского пола) в возрасте 18–30 лет, студенты томских вузов. Испытуемый располагался в удобном кресле в слабоосвещенной звукоизолированной камере. Работа испытуемых оплачивалась.

Стимулы и задача. Стимулами служили звуковые тоны длительностью 0,5; 1; 1,5 и 2 с (60 дБ, 1000 Гц), предъявляемые в динамике. Испытуемый получал инструкцию выявлять интервалы длительностью 1 с и в этом случае нажимать на клавишу «пробел». В контрольной серии, которая предшествовала серии с оценкой, предъявлялись те же звуковые стимулы, но реакции на стимул не требовалось. По результатам теста подсчитывали количество звуковых сигналов определенной длительности, которые испытуемый опознал как секундные.

Регистрация электрофизиологических показателей. Параллельно с предъявлением зрительных стимулов регистрировали ЭЭГ, ЭОГ и КГР. При регистрации ЭЭГ – слабополяризующиеся хлорсеребряные электроды фирмы «Medicor». Регистрация ЭЭГ осуществлялась с помощью 16-канального энцефалографа ЭЭГ-16 фирмы «Medi-cor» в диапазоне 0,23–30 Гц. ЭЭГ записывали монополярно в 15 отведениях: (F3, Fz, F4, C3, Cz, C4, P3, Pz, P4, O1, O2) по стандартной системе 10–20%, объединенный референтный электрод устанавливался на мочки левого и правого уха испытуемого, а земляной фиксировался на подбородке. Все указанные показатели записывались в память компьютера через аналого-цифровой преобразователь с частотой дискретизации 200 Гц.

Выделение ССП. При обработке использовали лишние артефакты участки ЭЭГ, которые выделялись визуально. Эпоха анализа, включая фоновый фрагмент 100 мс, составляла 800 мс для начала звукового стимула и 1000 мс для окончания звукового стимула (500 мс до конца стимула и 500 мс после него). Исходную ЭЭГ

и выделенные ССП с целью удаления высокочастотных составляющих фильтровали с помощью фильтра Хемминга до 25 Гц. Корректировка ССП по базовой линии осуществлялась на основе предстимульного фрагмента 100 мс.

Статистическая обработка данных проводилась с использованием приложений Statistica 6.0 и Eeglab 4.5b для Matlab 6.5. Оценка достоверности различий ССП проводилась поточно с использованием критерия Вилкоксона. Компоненты среднегрупповых ССП выделяли с помощью Анализа Независимых Компонентов (ICA, Independent Component Analysis, алгоритм runica) [22]. В отличие от Анализа Главных Компонентов (PCA, Principle Component Analysis), традиционно используемого для выделения компонентов ССП, с помощью ICA выделяются максимально независимые источники активности, которые могут частично пере-

крываться пространственно. Для выделенных компонентов проводился анализ их источников методом эквивалентного диполя с помощью алгоритма DIPFIT [23]. Учитывались результаты локализации с остаточной дисперсией не более 40%.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Точность оценки длительности звуковых стимулов и время реакции (ВР). Проанализированы результаты оценки длительности звуковых стимулов (рис. 1). Обнаружено, что большинство испытуемых (90%) оценили интервал времени 0,5 с как секундный. Среднее ВР при нажатии на клавишу «пробел» составило $494,23 \pm 18,28$ мс. Не обнаружено значимых различий по ВР для стимулов разной длительности.

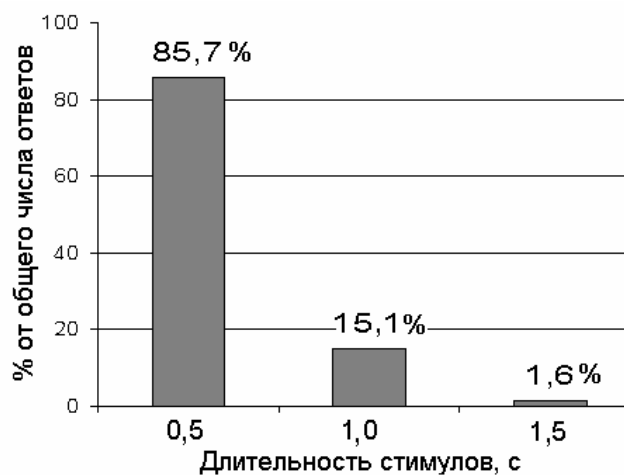


Рис. 1. Распределение ответов (оценок) испытуемых на звуковые стимулы длительностью 0,5; 1 и 1,5 с

Различия ССП при оценке длительности и без нее.

При сравнении ССП в серии с оценкой длительности и в контроле на интервалы 0,5 с (рис. 2) обнаружены значимые различия практически во всех отведениях. Наиболее ранние различия со 100 до 200 мс наблюдались в теменных (P3, Pz) и височных (T4) отведениях и были связаны с усилением позитивности на этом участке. На участке от 200 до 300 мс ССП в серии с оценкой в этих зонах мозга негативнее, чем в контроле. С 300 до 600 мс от начала стимула отмечены негативные изменения потенциала во фронтальных отведениях (F4, Fz – 1,5 мкВ) и позитивные – в отведениях Pz и T4 (1,5 мкВ). Начиная с 700 мс от начала стимула во всех отведениях, за исключением P3 и Pz, наблюдалась позитивная волна с максимальной амплитудой около 7 мкВ во фронтальных и центральных отведениях и пиковой латентностью 900 мс от начала стимула, соответствующая компоненту P36, связанному с категоризацией стимула. Проанализированы ССП на стимулы длительностью 1; 1,5 и 2 с. Различия ССП на участке до 600 мс от начала стимула подобны тем, которые получены для интервалов 0,5 с (рис. 2). Основное отличие состояло в том, что амплитуда P36 для интервалов 1 с была меньшей амплитуды (4–5 мкВ) и начиналась за 200 мс до окончания стимула. Для интервалов 1,5 и 2 с

участки длительностью в 300 и 800 мс соответственно оказались недоступными для анализа, поскольку для усреднения ССП брали интервалы 700 мс от начала стимула и заключительные 500 мс звукового сигнала. В ССП на начало стимулов 1,5 и 2 с последние 300 мс (300–600 мс от начала стимула) мы наблюдали негативные изменения потенциала во фронтальных и позитивные – в теменных отведениях. Однако заключительные 500 мс звукового сигнала изменения были позитивными (4–5 мкВ) практически во всех отведениях.

Компонентный состав и пространственное распределение амплитуд разностных ССП. Для выделения изменений ССП, связанных именно с оценкой длительности, компонентный состав исследовали на разностных кривых (рис. 2) – ССП в серии с оценкой минус контрольные ССП. В структуре ССП для всех интервалов выделено четыре этапа (рис. 3).

Первый этап (до 300 мс от начала стимула) включает бифазные сдвиги потенциала: до 200 мс негативные изменения во фронтально-центральных областях мозга и позитивные – в теменных и правой височной, с 200 до 300 мс ситуация меняется на противоположную – позитивные изменения во фронтальных областях и негативные – в теменных.

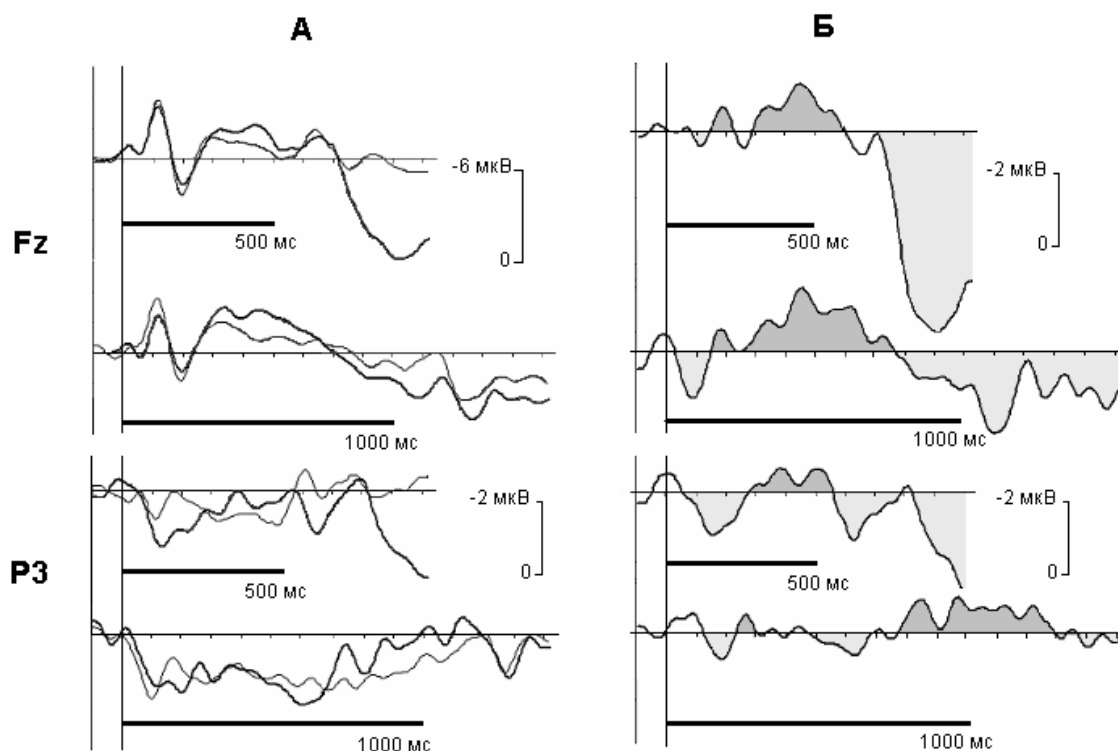


Рис. 2. Среднегрупповые (А) и разностные (Б) ССП ($N=20$) на стимулы длительностью 0,5 и 1 с в отведениях P3 и Fz в сериях с оценкой длительности (толстая линия) и в контроле (тонкая линия)

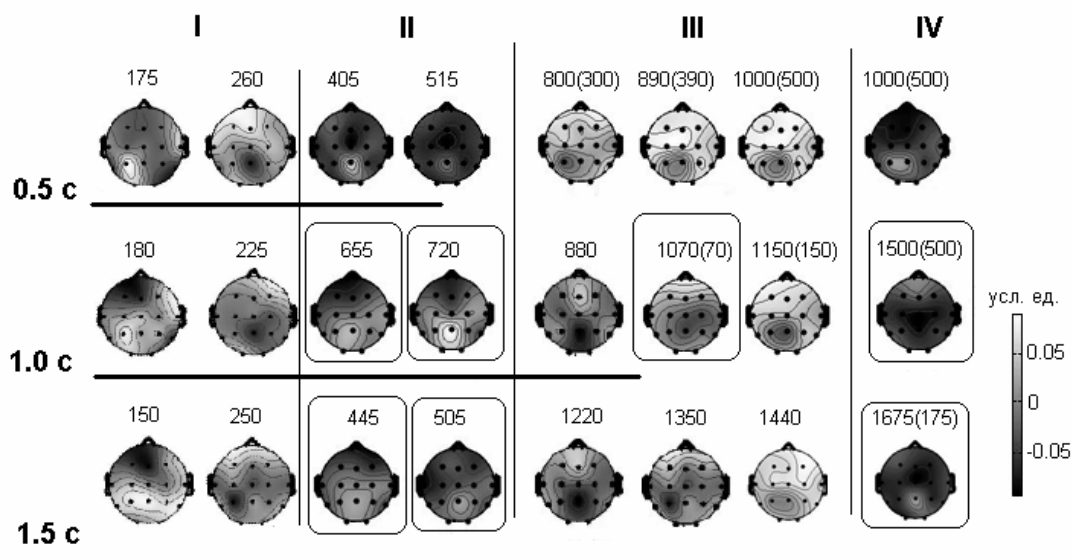


Рис. 3. Этапы оценки длительности стимула. Показано пространственное распределение амплитуд компонентов, указан их латентный период, мс. В скобках – латентный период от конца стимула. Обведены компоненты, которые удалось локализовать методом эквивалентного диполя

Второй этап (с 300 до 750 мс от начала стимула для интервалов 0,5 и 1 с) характеризуется комплексом негативных компонентов с широким пространственным распределением и максимумом во фронтальных и центральных отведениях. Позитивные изменения потенциала на этом этапе наблюдаются только в отведении

Pz. Момент окончания этого этапа для интервалов 1,5 и 2 с отследить при используемых нами параметрах усреднения невозможно.

Третий этап включает комплекс негативно-позитивных компонентов с широким пространственным распределением и максимумом во фронтально-центральных

отведениях. В теменных отведениях, напротив, наблюдаются негативные изменения потенциала. Временные рамки этого этапа отличаются для сигналов разной длительности. Для интервалов 0,5 с третий этап начинается с 800 мс от начала (300 мс после окончания) стимула и продолжается вплоть до 1000 мс (500 мс после окончания стимула). Для интервалов 1 с этап начинается на 800 мс и заканчивается на 1400 мс от начала стимула (400 мс после его окончания). Для стимулов 1,5 и 2 с момент начала этого этапа также определить невозможно, поскольку участок с 700 мс от начала стимула для них не наблюдался. Заканчивается третий этап для этих стимулов на 1750 и 2300 мс от начала (250 и 300 мс после окончания) стимула. Этот этап в значительной степени отличается для интервалов длительностью 0,5 и более продолжительных. Для интервала 0,5 с на этом этапе наиболее выражены позитивные изменения во фронтальных и центральных областях, для более длительных интервалов – негативные изменения в теменных областях.

Четвертый этап наблюдается в самом конце исследуемого ССП на окончании стимула. Этап характери-

зуется появлением негативного компонента с максимумом в центральных областях и совпадает по времени с нажатием на клавишу «пробел» (около 500 мс после окончания звукового тона).

Локализация источников компонентов разностных ССП. На звуковой стимул длительностью 1 с единственный эквивалентный компоненту с ЛП 655 мс диполь локализуется в теменной части поясной извилины левого полушария (рис. 4). Единичный диполь, эквивалентный компоненту с ЛП 720 мс локализуется в области заднетеменной коры левого полушария. Локализован компонент с ЛП 1070 мс, т.е. после окончания звукового стимула – в префронтальной коре правого полушария. Компонент с ЛП 1500 мс (т.е. 500 мс после окончания интервала, что совпадает с нажатием на клавишу) локализован в моторной коре. Источники еще трех компонентов локализованы для интервала 1,5 с. Компонент с ЛП 445 мс от начала стимула локализуется в зрительной коре левого полушария, компонент с ЛП 515 мс – в заднетеменной коре левого полушария и компонент с ЛП 1675 мс, т.е. после окончания стимула, – в моторной коре.

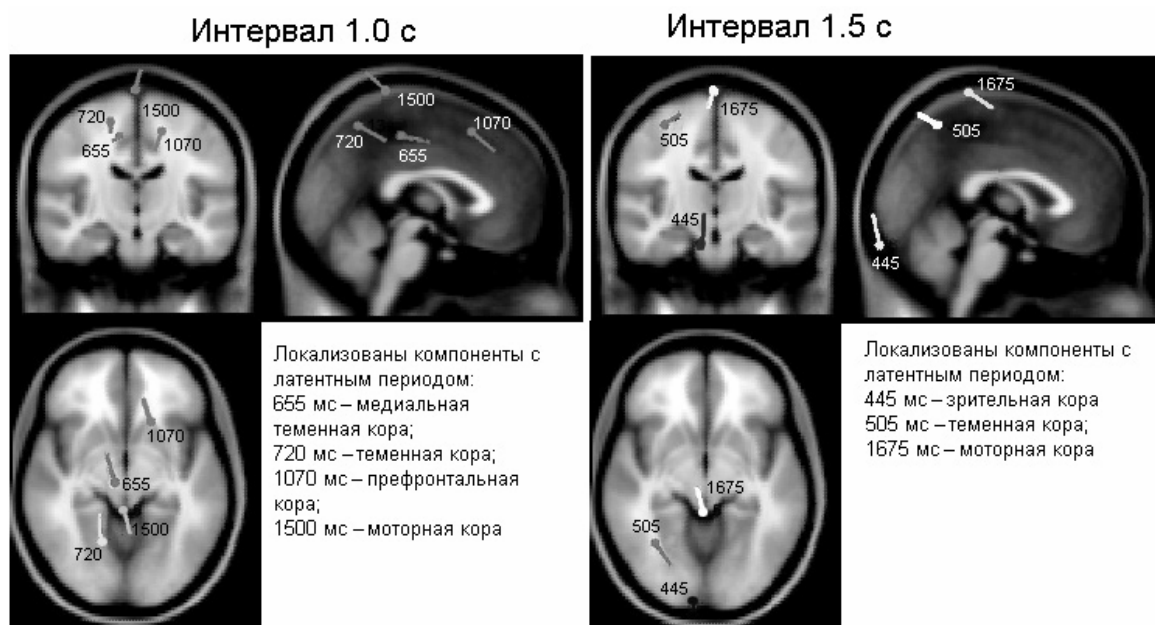


Рис. 4. Локализация источников компонентов разностных ССП для интервалов 1 и 1,5 с. Цифрами отмечен ЛП компонентов

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Согласно полученным результатам, большинство испытуемых оценили интервал 0,5 с как секундный. Литературные данные и результаты наших исследований свидетельствуют, что модальность стимула оказывает существенное влияние на точность оценки интервалов времени. Так, по мнению Фресса [2], звуковая субъективная секунда короче, чем световая, в то время как последняя близка к физической секунде. По результатам наших исследований [24, 25], временные различия интервалов, задаваемых звуковыми сигналами, опознаются точнее, чем такие же различия, задаваемые зрительными стимулами. Большинство авторов сходятся во мнении о том, что наиболее точно оцениваются околосекундные, или «нейтральные», интервалы [11, 13, 14]. Зона этих интервалов находится в диа-

пазоне от 0,5 до 1 с [11]. Вероятно, интервал 0,5 с ближе к субъективной звуковой секунде, чем интервал 1 с.

Самые ранние изменения ССП (до 300 мс от начала стимула), вероятно, связаны с усилением внимания в серии с оценкой длительности. На этом этапе усиление обязательных компонентов P1, N1 и P2 главным образом связано с включением фронтальных и префронтальных зон коры. Согласно литературным данным, амплитуда обоих компонентов N1 и P2 увеличивается при внимании к стимулу. Однако не все наблюдаемые нами изменения укладываются в это объяснение. В серии, где требовалась оценка длительности и уровень внимания, очевидно, был более высоким, амплитуда N1 в правом височном, центральных и теменных отведениях, напротив, уменьшается.

Компоненты второго этапа (300–700 мс от начала стимула) противоположны компонентам третьего этапа

по своей полярности – позитивные волновые изменения в теменных и негативные – во фронтальных областях. Компоненты данного этапа локализуются в теменной и затылочной коре. Показано, что теменная кора имеет отношение к механизмам восприятия времени [16, 27]. Так, эксперименты на обезьянах показали, что заднетеменная кора кодирует сигналы, относящиеся к восприятию времени [16]. Нейроны латеральных интрапариетальных областей имеют отношение к запоминанию эталонных длительностей [16]. Исследования с применением ПЭТ также показали, что в выполнении задач на время вовлекаются заднетеменные области коры [27].

Наиболее характерным изменением ССП, связанным именно с принятием решения о том, что интервал 0,5 с является целевым (т.е. соответствует субъективной секунде), был позитивный сдвиг потенциала большой амплитуды с пиковой латентностью 900 мс от начала стимула. Эта волна соответствует хорошо известному компоненту Р36 на целевой стимул [26], связанному с категоризацией стимула, принятием решения. В предложенной классификации (см. рис. 3) эти изменения потенциала соответствуют третьему этапу. На стимулы длительностью 1; 1,5 и 2 с наблюдается подобный компонент несколько меньшей амплитуды, вероятно, связанный с принятием решения о том, что стимул не является целью. Один из компонентов этого этапа локализуется в префронтальной коре. Интересно, что позитивность наблюдается во фронтальных и центральных областях, но отсутствует в теменных, где, напротив, наблюдаются негативные волновые различия. По данным литературы компонент Р36 должен быть максимально выражен именно в теменных областях. Следовательно, в теменных зонах мозга параллельно идет другой процесс, связанный именно с оценкой интервала времени.

Изменения последнего, четвертого, этапа, по-видимому, связаны исключительно с моторными процессами. Для интервалов 0,5 с компонент, обнаруженный на данном этапе, представляет собой моторный потенциал и связан с нажатием на клавишу. Об этом же свидетельствует его локализация в моторной коре, а также совпадение его латентного периода со средним ВР (500 мс после окончания стимула). Для интервалов 1; 1,5 и 2 с эти компоненты, вероятно, связаны с подавлением движения [28].

По результатам наших исследований, при отмеривании интервалов обращение к памяти для извлечения СЭВ отражается в негативных изменениях потенциала в теменно-затылочных областях коры. На каком же из выделенных этапов оценки длительности происходит этот процесс? Можно представить несколько вариантов развития событий.

Первый предполагает обращение к памяти на раннем (200–300 мс от начала стимула) этапе, т.е. сразу после осознанного восприятия стимула [26]. Это соответствует первому выделенному нами этапу («этап синтеза», по Иваницкому). Известно, что этап синтеза включает обращение к долговременной памяти как необходимое условие для дальнейшей категоризации

стимула. Тогда на втором выделенном нами этапе происходит сличение текущего интервала с СЭВ, а на третьем – собственно оценка схожести с субъективным эталоном и принятие решения. Однако этот вариант не объясняет негативных изменений ССП в теменных областях на третьем этапе.

Второй вариант развития событий предполагает, что на втором этапе происходит запоминание текущего интервала времени, перевод информации о нем в кратковременную память. Обращение к долговременной памяти для сличения СЭВ и «следом» текущего стимула, а также принятие решения отражает третий этап. Но этот вариант не объясняет негативных изменений ССП в теменных областях на первом этапе, которые не могут быть связаны с усилением внимания.

Возможен третий вариант. В этом случае обращение к долговременной памяти может происходить дважды. Первое обращение к памяти (200–300 мс от начала стимула) может быть сформировано инструкцией, предустановкой на оценку интервала. Второй этап отражает сличение текущего интервала с СЭВ. Этот этап начинается на 300 мс от начала стимула, а заканчивается тогда, когда текущий интервал превышает СЭВ. Третий этап включает второе обращение к памяти для окончательной оценки, что выражается в негативных изменениях ССП в теменной коре, а также собственно оценку и принятие решения с включением фронтальных и префронтальных областей коры.

Исходя из этого, выделенные этапы могут быть обозначены следующим образом: 1) извлечение СЭВ из долговременной памяти, сформированное предустановкой на оценку длительности (200–300 мс от начала стимула); 2) сличение текущей длительности с СЭВ (300–800 мс от начала стимула); 3) окончательная оценка и принятие решения (800–1400 мс от начала стимула); 4) моторный ответ – нажатие на клавишу для интервалов 0,5 с и его подавление для остальных длительностей.

ВЫВОДЫ

1. Звуковая субъективная секунда в большей степени соответствует интервалу 0,5 с, чем интервалу 1 с.

2. Выделены наиболее вероятные этапы оценки длительности стимула: извлечение СЭВ из долговременной памяти (200–300 мс от начала стимула), сличение текущей длительности с СЭВ (300–800 мс от начала стимула), окончательная оценка и принятие решения (800–1400 мс от начала стимула), моторный ответ (200–500 мс после окончания стимула).

3. По результатам анализа пространственного распределения ССП и дипольного моделирования в процессах оценки окосекундных интервалов времени в наибольшей степени задействована теменная кора. Обращение к долговременной памяти для извлечения СЭВ, вероятно, отражается в негативных, а процесс сличения текущего интервала с СЭВ – в позитивных изменениях ССП в этих областях.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Фонсова Н.А., Шестова И.А.* Восприятие околосекундных интервалов времени // Биол. науки. 1988. № 3. С. 59–72.
2. *Фресс П., Плаже Ж.* Экспериментальная психология. М.: Прогресс, 1978. С. 88–135.
3. *Луландин В.И., Сурнина О.Е.* Субъективные шкалы пространства и времени. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1991. 126 с.
4. *Hazeltine E., Helmluth L.L., Ivry R.* Neural mechanisms of timing // Trends in Cognitive Sciences. 1997. № 1. P. 163–169.
5. *Костандов Э.А., Генкина О.А., Захарова Н.Н., Иващенко О.И., Погребинский С.А.* Латерализация восприятия коротких интервалов времени и вызванная активность у человека // Журн. высшей нервной деятельности. 1984. Т. 34, № 4. С. 627–634.
6. *O'Boyle D.J., Freeman J.S., Cody F.W.J.* The accuracy and precision of timing of self-paced, repetitive movements in subjects with Parkinson's disease // Brain. 1996. Vol. 119. P. 51–70.
7. *Балонов Л.Я., Деглин В.Л., Кауфман Д.А., Николаенко Н.Н.* О функциональной специализации больших полушарий мозга человека в отношении восприятия времени // Фактор времени в функциональной организации деятельности живых систем / Под ред. Н.И. Моисеевой. Л., 1980. С. 119–124.
8. *Сысоева О.В.* Психофизиологические механизмы восприятия времени человеком: Автореф. дис. ... канд. психол. наук. М., 2004.
9. *Danilova N.N.* The Activation Dynamics in the Learning Process and its Reflection in VEP // Ed. by R. Sinz, M.R. Rosenzweig: Psychophysiology. 1980. Amsterdam: VEB Gustav Fischer Verlag Jena (GDR) and Elsevier Biomedical Press, 1982. P. 407–412.
10. *Москвин В.А.* Проблема связи латеральных профилей с индивидуальными различиями человека: Автореф. дис. ... д-ра психол. наук. Оренбург, 2002.
11. *Цуканов Б.И.* Анализ ошибки восприятия длительности // Вопр. психол. 1985. № 3. С. 149–154.
12. *Meck W. H.* Neuropharmacology of timing and time perception // Cogn. Brain Res. 1996. Vol. 3. P. 227–242.
13. *Вудроу Г.* Восприятие времени. М.: Иностранная литература, 1963. Т. 2. С. 859–875.
14. *Дмитриев А.С.* Ориентировка человека во времени (осознанная оценка коротких интервалов времени) // Успехи физиол. наук. 1980. Т. 11, № 4. С. 47.
15. *Меринг Т.А.* О различных формах отражения времени мозгом // Вопр. филос. 1975. № 7. С. 119–128.
16. *Leon M.I., Shadlen M.N.* Representation of time by neurons in the posterior parietal cortex of the macaque // Neuron. 2003. Vol. 38. P. 317–319.
17. *Paller K.A., Kutas M., Mayes A.R.* Neural correlates of encoding in an incidental learning paradigm // EEG and Clin. Neu. 1987. Vol. 67. P. 360–371.
18. *Schweinberger R.S., Pickering C., Mike Burton A., Kaufmann M.J.* Human brain potential correlates of repetition priming in face and name recognition // Neuropsychol. 2002. Vol. 40. P. 2057–2073.
19. *Roesler F., Heil M., Hennighausen E.* Distinct cortical activation patterns during long-term memory retrieval of verbal, spatial, and color information // J. Cogn. Neu. 1995. № 7. P. 51–65.
20. *Ходанович М.Ю., Бушов Ю.В., Иванов А.С., Рябова Г.А. и др.* Отражение процессов актуализации долговременной памяти при отмеривании интервалов времени в характеристиках, связанных с событиями потенциалов мозга у человека // Эл. журн. «Исследовано в России». 2004. № 136. С. 1475–1484.
21. *Ходанович М.Ю., Бушов Ю.В., Вячистая Ю.В.* Процессы актуализации долговременной памяти при отмеривании интервалов времени у человека // Вестник ТГПУ. 2005. Вып. 2 (53). С. 9–14.
22. *Delorme A., Makeig S.* EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis // J. Neu. Methods. 2004. Vol. 134. P. 9–21.
23. *Kavanagh R., Darcsey T.M., Lehmann D., Fender D.H.* Evaluation of methods for three-dimensional localization of electric sources in the human brain // IEEE Trans Biomed Eng. 1978. Vol. 25. P. 421–429.
24. *Ходанович М.Ю., Бушов Ю.В., Иванов А.С., Вячистая Ю.В.* Связанные с событиями потенциалы мозга при восприятии длительности стимулов. Сообщение I: короткие зрительные стимулы // Эл. журн. «Исследовано в России». 2005. № 212. С. 2191–2202.
25. *Ходанович М.Ю., Бушов Ю.В., Иванов А.С., Вячистая Ю.В.* Связанные с событиями потенциалы мозга при восприятии длительности стимулов. Сообщение II: короткие слуховые сигналы // Эл. журн. «Исследовано в России». 2005. № 213. С. 2203–2214.
26. *Иваницкий А.М.* Главная загадка природы: как на основе работы мозга возникают субъективные переживания // Психол. журн. 1999. Т. 20, № 3. С. 93–104.
27. *Coull J.T., Frith C.D., Buchel C., Nobre A.C.* Orienting attention in time: behavioural and neuroanatomical distinction between exogenous and endogenous shifts // Neuropsychol. 2000. Vol. 38. P. 808–819.
28. *Jackson S.R., Jackson G.M., Roberts M.* The selection and suppression of action: ERP correlates of executive control in humans // Neuroreport. 1999. Vol. 10. P. 861–865.

Статья представлена лабораторией физиологии человека НИИ биологии и биофизики Томского государственного университета, поступила в научную редакцию «Биологические науки» 29 июля 2006 г., принята к печати 5 августа 2006 г.