

## **СВЯЗАННЫЕ С СОБЫТИЯМИ ПОТЕНЦИАЛЫ МОЗГА ПРИ ОТМЕРИВАНИИ ИНТЕРВАЛОВ ВРЕМЕНИ ЧЕЛОВЕКОМ.**

### **1. РАЗЛИЧНЫЕ СТРАТЕГИИ ВЫПОЛНЕНИЯ МОТОРНЫХ ЗАДАЧ НА ВРЕМЯ**

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

Исследованы связанные с событиями потенциалы мозга (ССП) при предъявлении двух типов стимулов: 1) цифры от 1 до 5,5 задавали интервалы времени в секундах, которые необходимо было отмерить двойным нажатием на клавишу «пробел»; 2) цифры от 0,1 до 0,9 требовали только двойного нажатия на эту клавишу. При сравнении ССП на разные типы стимулов выделен позитивный компонент на участке 400–600 мс (P400–600) от начала зрительного стимула, задающего интервал, и негативный компонент (N200–500) в контролируемой паузе между нажатиями на клавишу. На основании корреляционных связей амплитуд этих компонентов с показателями точности отмеривания и латентным периодом моторного ответа гипотеза, согласно которой человек может использовать различные стратегии «мысленного выполнения моторных задач на время». Стратегия «мысленного отсчета секунд» предполагает обращение к субъективному секунднему эталону до отмеривания интервала, что проявляется в негативных изменениях P400–600 в теменно-затылочных зонах коры. Стратегия «ориентации на внутренний эталон» предполагает обращение к долговременной памяти во время контролируемой паузы между нажатиями на клавишу при отмеривании интервала, что проявляется в негативных изменениях N200–500 в затылочных областях коры мозга.

Ориентация во времени является одной из важнейших функций мозга человека. Выполнение любого достаточно сложного моторного акта невозможно без адекватной оценки времени. Несмотря на то что проблема восприятия времени изучается уже на протяжении многих веков, вопрос о механизмах восприятия времени человеком до сих пор остается нерешенным.

Считается, что на основе жизненного опыта у человека формируется субъективная единица измерения времени, временной эталон, который хранится в долговременной памяти, обладает относительной устойчивостью и используется индивидом при определении длительности происходящих в его жизни событий [1]. Однако остается неясным, что представляет собой этот эталон и каковы механизмы его извлечения из долговременной памяти. Основными методами исследования осознанного восприятия времени являются такие, как словесная оценка, воспроизведение, отмеривание и сравнение интервалов различной модальности [2]. Процесс извлечения субъективного временного эталона из долговременной памяти реализуется, главным образом, при оценке и отмеривании интервалов времени [3].

Большинство исследований, направленных на изучение механизмов восприятия времени [4–12], процессы актуализации долговременной памяти практически не рассматривает. Следует отметить, что основные результаты исследований восприятия времени получены либо в психофизических экспериментах, без анализа мозговых механизмов этих процессов, либо с участием пациентов с нарушениями тех или иных функций восприятия времени и не могут быть безоговорочно перенесены на здоровый мозг. Имеются единичные работы по изучению механизмов восприятия времени, включающие одновременную регистрацию электрофизиологических показателей у здорового человека [5, 11–13]. Эти исследования не ставили своей целью поиск электрофизиологических коррелятов процесса вспоминания субъективного эталона времени.

В то же время с помощью метода ССП получено большое количество экспериментальных данных, позволяющих связать процесс вспоминания с определен-

ными компонентами этих потенциалов. Часть исследователей связывают процесс вспоминания с появлением позитивного компонента на участке 400–800 мс от начала предъявляемого стимула [14, 15]. В то же время есть работы, в которых этот процесс связывается с появлением негативного компонента такой же латентности [16].

В данной статье представлены итоги изучения процессов актуализации долговременной памяти при отмеривании интервалов времени и выявлены наиболее вероятные корреляты этих процессов.

### **МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

**Объект исследования.** В исследованиях приняли участие 32 практически здоровых учащихся томских вузов (14 мужского и 18 женского пола) 18–28 лет. Испытуемый располагался в удобном кресле в слабоосвещенной звукоизолированной камере. Работа добровольцев оплачивалась.

**Стимулы и задача.** В ходе эксперимента испытуемому предъявлялись цифры в диапазоне 0,1–5,5 на экране монитора. Испытуемый получал инструкцию отмеривать интервал времени в секундах двойным нажатием на клавишу «пробел» в случае, если предъявляемые числа были больше или равны 1 (тип стимулов – А), и делать простое двойное нажатие на клавишу «пробел» сразу после исчезновения цифры с экрана, если предъявляемые числа были меньше 1 (тип стимулов – Б). Последовательность стимулов задавалась следующим образом: 1) всего предъявлялось 150 чисел в диапазоне 0,1–0,9 (0,1; 0,2; 0,3...0,9 – по 15 стимулов каждого типа) и 50 чисел в диапазоне 1,0–5,5 (1,0; 1,5; 2,0...5,5 – по 5 стимулов каждого типа); 2) стимулы следовали в случайном порядке, но с условием, что между числами в диапазоне 1,0–5,5 должно быть не меньше трех чисел в диапазоне 0,1–0,9. Эти требования к последовательности стимулов были введены для того, чтобы испытуемый при воспроизведении интервала времени был вынужден обращаться к субъективному

эталону в долговременной памяти, а не ориентироваться на предыдущие стимулы, используя кратковременную память. Длительность предъявления зрительных стимулов составляла 400 мс, интервал между вторым нажатием на клавишу и предъявлением следующего стимула – 600 мс. По результатам теста определяли средний ЛП моторного ответа для обоих типов стимулов, средний интервал между первым и вторым нажатием на клавишу «пробел», а также дисперсию отмеривания интервалов.

**Регистрация электрофизиологических показателей.** Одновременно с предъявлением зрительных стимулов регистрировали ЭЭГ, ЭОГ и КГР. При регистрации ЭЭГ в части опытов (13 испытуемых) использовали клеящиеся электроды фирмы «Nicolet», в части опытов (19 испытуемых) – слабополяризующиеся хлорсеребряные электроды. Входное сопротивление электродов не превышало 10 кОм. Регистрация ЭЭГ осуществлялась с помощью 16-канального энцефалографа ЭЭГ-16 фирмы «Medicor» в частотном диапазоне 0,23–2000 Гц. ЭЭГ записывали монополярно в отведениях F3, F4, C3, C4, P3, P4, O1 и O2 по стандартной системе отведений 10–20%, объединенный референтный электрод устанавливался на мочки левого и правого уха испытуемого, а земляной фиксировался на подбородке. ЭЭГ регистрировалась при открытых глазах и фиксированном взоре. Все указанные показатели записывались в память компьютера через аналого-цифровой преобразователь, частота дискретизации составляла 1036 Гц.

**Выделение связанных с событиями потенциалов.** При обработке использовали лишние артефакты участки ЭЭГ, которые выделялись визуально. Эпоха анализа, включая фоновый фрагмент 100 мс, составляла 700 мс для зрительных стимулов и 600 мс для нажатий на клавишу «пробел». С целью удаления высокочастотных составляющих исходную ЭЭГ и выделенные ССП фильтровали с помощью фильтра Хемминга до 25 Гц, определяли базовую линию. Корректировка ССП по базовой линии проводилась на основе предстимульного фрагмента длительностью 100 мс. Для анализа изменений потенциалов, связанных именно с

процессами актуализации долговременной памяти, выделялись компоненты разностных ССП, полученных вычитанием ССП на стимулы типа А из ССП на стимулы типа Б, на участках, которые, по результатам предыдущих исследований [17], могут быть связаны с процессами актуализации долговременной памяти: 1) позитивный компонент на участке 400–600 мс от начала зрительного стимула; 2) негативный компонент на участке 200–500 мс от первого нажатия на клавишу при отмеривании; 3) позитивный компонент на участке 100–500 мс после повторного нажатия на клавишу. Все компоненты выделялись автоматически как максимальная позитивность или негативность на указанных участках.

**Статистическую обработку данных** проводили с помощью пакета прикладных программ Statistica 6.0. Для анализа показателей точности отмеривания и пространственного распределения амплитуд компонентов ССП использовали факторный анализ (метод главных компонент). Оценку достоверности различий между ССП проводили поточно с использованием непараметрического критерия Вилкоксона. Для оценки значимости корреляционных связей между показателями точности отмеривания и амплитудой компонентов ССП вычисляли непараметрический ранговый коэффициент корреляции Спирмена.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Результаты точности отмеривания интервалов времени и латентного периода моторного ответа представлены в табл. 1. Как следует из таблицы, ЛП моторного ответа на стимулы, длительность которых необходимо было отмерить, превышает ( $p < 0,001$ ) ЛП реакции на стимулы, требующие простого двойного нажатия на клавишу «пробел». Испытуемые недоотмеривали все заданные интервалы. Отмериваемые интервалы достоверно отличались от интервала при простом двойном нажатии на клавишу ( $p < 0,001$ ). Все отмериваемые интервалы, кроме 2 и 2,5 с, а также 4 и 4,5 с, значительно различались между собой по длительности ( $p < 0,05–0,001$ ).

Т а б л и ц а 1

Точность отмеривания интервалов времени и латентный период моторного ответа

Стимул	Эталон, мс	Отмериваемый интервал, мс	Дисперсия интервалов, мс <sup>2</sup>	Тип стимула	ЛП моторного ответа, мс
1,0	1000	973,71±89,40	336,30	0,1–0,9	288,34±21,47***
1,5	1500	1185,34±79,85	339,45	1,0–5,5	422,04±40,84
2,0	2000	1549,64±112,75	412,44	–	–
2,5	2500	1752,27±136,31	497,06	–	–
3,0	3000	2051,18±170,08	587,68	–	–
3,5	3500	2249,99±169,84	663,88	–	–
4,0	4000	2680,24±253,48	576,89	–	–
4,5	4500	2870,87±277,16	718,13	–	–
5,0	5000	3058,87±289,20	911,30	–	–
5,5	5500	3465,21±337,39	992,28	–	–
0,1–0,9	Двойное нажатие	534,64±36,70	471,80	–	–

Примечание. \*\*\* – различия достоверны;  $p < 0,001$  – критерий Вилкоксона.

С целью уменьшения числа переменных, характеризующих точность отмеривания интервалов времени, и их классификации был проведен факторный анализ

(метод главных компонент) отдельно для показателей длительности отмериваемых интервалов, характеризующих величину субъективного временного эталона, и

показателей variability отмеривания, характеризующих стабильность воспроизведения этого эталона.

Оказалось, что длительность отмериваемых интервалов для всех стимулов характеризуется одним общим фактором, объясняющим 75% общей дисперсии. Показатели variability отмеривания выделились в три различных фактора, характеризующих 77% общей дисперсии. В первый (с высокими факторными нагрузками) вошли интервалы 2,5–5 с, во второй – интервалы 1–1,5 с, в третий – интервал 2 с. Удельные веса (factor scores) выделенных факторов для каждого из испытуемых включались в корреляционный и дисперсионный анализ для исследования взаимосвязи точности отмеривания с компонентами ССП.

Оказалось, что ЛП моторного ответа больше у испытуемых, отмеривающих более продолжительные

интервалы времени ( $r=0,41-0,64$ ;  $p<0,05-0,01$ ), но делающих это менее стабильно ( $r=0,40-0,67$ ;  $p<0,05-0,001$ ). Установлено, что дисперсия интервалов 2,5–5,5 с связана положительной корреляционной связью с их длительностью ( $r=0,40-0,62$ ;  $p<0,05-0,001$ ).

**Связанные с событиями потенциалы при отмеривании интервалов.** Результаты, полученные нами ранее [17] на меньшей выборке, полностью подтвердились (рис. 1). Различия между ССП на стимулы типа А и Б главным образом были связаны с появлением позитивного компонента на участке 400–600 мс от начала зрительного стимула, негативного компонента N200–500 в интервале между первым и повторным нажатием на клавишу при отмеривании интервала и позитивного компонента P100–500 после повторного нажатия.

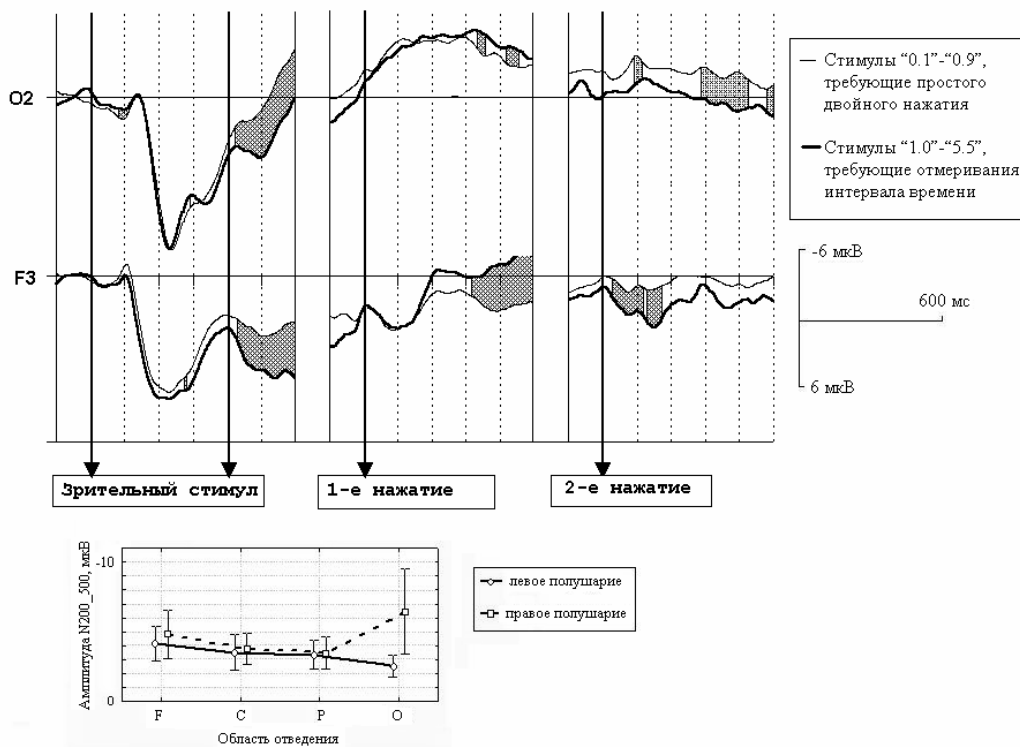


Рис. 1. Среднегрупповые ССП ( $N=32$ ) в отведениях F3 и O2 (вверху) и пространственное распределение амплитуд компонента N200–500 (внизу) при отмеривании интервалов времени. Заштрихованы значимые различия между кривыми ( $p<0,05-0,001$ , критерий Вилкоксона)

Дисперсионный анализ амплитуд разностных компонента N200–500 показал, что в затылочных отведениях амплитуда обоих компонентов существенно больше в правом полушарии, что подтверждается значимым эффектом взаимодействия фактора области отведения с фактором межполушарной асимметрии ( $F(3,93)=4,4090$ ;  $p=0,00604$ ). С помощью факторного анализа амплитуд P400–600 и N200–500 обнаружено, что каждый из этих компонентов выделяется в два различных фактора, и, следовательно, каждый из них может представлять собой суперпозицию двух пространственно различных субкомпонентов. Для P400–600 в первый фактор (P400-1) с высокими ( $>0,7$ ) факторными нагрузками вошли левые фронтальное и центральное отведения (F3, C3), во второй (P400-2) – все теменные и затылочные отведения (P3, P4, O1, O2). Для N200–500 в первый фактор (N200-1) вошло

только правое затылочное отведение (O2), во второй (N200-2) – центральные и теменные отведения (C3, C4, P3, P4) (табл. 2). Удельные веса выделенных факторов для каждого из испытуемых включались в корреляционный и дисперсионный анализы для исследования влияния индивидуальных и половых различий на характеристики ССП, а также взаимосвязи точности отмеривания с компонентами ССП.

Обнаружены корреляционные связи субкомпонентов P400-2 и N200-2 ССП с показателями точности отмеривания. У лиц, отмеривающих более продолжительные интервалы времени, т.е. наиболее близкие к заданному эталонным интервалам, оказались достоверно менее высокие амплитуды субкомпонентов P400-2 ( $r = -0,40-0,45$ ;  $p<0,05-0,01$ ) и N200-2 ( $r = -0,41-0,51$ ;  $p<0,05-0,01$ ). Эти различия в большей степени прояви-

лись на длительных интервалах времени (3–5,5 с). Испытуемые, наиболее стабильно отмеривающие интервалы 1 и 1,5 с, характеризовались большими амплиту-

дами N200-1 ( $r=-0,40-0,51$ ;  $p<0,05-0,01$ ). Высокая амплитуда P400-2 сочеталась с меньшим ЛП моторного ответа ( $r=-0,40$ ;  $p<0,05$ ).

Таблица 2

Субкомпоненты P400–600 и N200–500 ССП при отмеривании интервалов времени, выделенные с помощью факторного анализа, и их корреляционные связи с индивидуальными особенностями и точностью отмеривания

Компоненты ССП		P400–600 на зрительный стимул		N200–500 на первое нажатие при отмеривании интервала	
Субкомпоненты		P400-1	P400-2	N200-1	N200-2
Отведения с факторными нагрузками >0,7		F3, C3	P3, P4, O1, O2	C3, C4, P3, P4	O2
Корреляции с точностью отмеривания	Длительность интервалов		-0,40-0,45**		-0,41-0,50**
	Дисперсия интервалов		-0,40-0,43**		-0,40-0,51**
	ЛП ответа		-0,40*		

Примечание. Звездочками отмечены значимые корреляционные связи (коэффициент корреляции Спирмена): \* –  $p<0,05$ ; \*\* –  $p<0,01$ ; \*\*\* –  $p<0,001$ .

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные исследования подтвердили, что в отмеривании интервалов 1–2 с и более длительных могут участвовать разные мозговые механизмы, это следует из результатов факторного анализа точности отмеривания (длительность секундного и более длительных интервалов, а также дисперсия отмеривания секундного, двухсекундного и более длительных интервалов вошли в разные факторы) и соответствует литературным данным. Имеются данные о том, что в процессе восприятия коротких (менее 1 с) и длинных (больше 1 с) интервалов времени участвуют разные мозговые структуры: в восприятии коротких интервалов основную роль играет мозжечок, в то время как при восприятии длинных задействованы базальные ганглии и фронтальная кора. Некоторые исследования проводят границу качественных различий при обработке временной информации на отметке 1,5–2 с [4].

Вероятно, при отмеривании интервалов времени в данном диапазоне (1–5 с) человек может использовать 2 различные стратегии. Первый способ состоит в том, чтобы использовать в качестве внутреннего временного эталона секунду. В этом случае испытуемый при отмеривании производит мысленный счет в уме в соответствии с собственным секундным эталоном. Данную стратегию мы чаще всего используем, когда требуется отмерить целое число секунд. Второй способ заключается в ориентации на внутренний эталон, соответствующий именно 2, 3, 4 или 5 с. Многочисленные исследования и элементарный жизненный опыт свидетельствуют о том, что этот эталон у человека гораздо менее точен и существенно зависит от внешних (заполнен интервал событиями или нет, насколько приятны для человека события, которыми заполнен интервал и т.п.) и внутренних (эмоциональное состояние, мотивация) факторов [2, 3]. При выборе первой стратегии воспоминание субъективного секундного эталона необходимо перед началом мысленного отсчета необходимого количества секунд, т.е. перед первым нажатием на клавишу «пробел». При выборе второй стратегии воспоминание субъективного эталона, вероятно, происходит после первого нажатия на клавишу. Подготовка моторного акта в этом случае должна включать «запланированную» отсрочку второго нажатия на неопре-

деленный интервал времени. После первого нажатия длительность данной отсрочки постоянно контролируется в соответствии с внутренним субъективным эталоном, т.е. обращение к долговременной памяти происходит уже после первого нажатия.

Каким образом эти стратегии, в соответствии с предложенной гипотезой, могут отражаться в психофизических показателях отмеривания интервалов (длительность отмериваемых интервалов, вариабельность отмеривания, ЛП ответа)? В случае реализации первой стратегии (мысленный отсчет секунд) ЛП моторного ответа должен быть больше, поскольку, кроме непосредственной подготовки моторного акта и «планирования отсрочки», он должен включать воспоминание секундного эталона. При выборе второй стратегии (ориентация на внутренний эталон) ЛП должен быть короче – подготовка моторного акта не включает воспоминание эталона. Известно, что секундные интервалы времени отмериваются гораздо точнее, чем более длительные [19]. Следовательно, длительность отмериваемых 5-секундных интервалов при выборе первой стратегии должна быть ближе к физическим пяти секундам. И, наконец, вариабельность отмериваемых интервалов, вероятно, должна быть меньше при использовании второй стратегии, поскольку это дисперсия всего лишь одного интервала, как бы ни был далек он от физического эталона. При использовании «мысленного отсчета секунд» дисперсия отмеривания складывается из суммы дисперсий отсчитываемых секунд. Таким образом, у испытуемых, использующих различные стратегии, должны различаться дисперсии длительных интервалов (2,5–5,5 с), но не должны различаться дисперсии секундных интервалов. Именно такие корреляционные связи между показателями точности отмеривания мы получили.

Какие же изменения ССП отражают эти процессы? При интерпретации результатов, полученных нами ранее на меньшей выборке с использованием такой же задачи [17], было выдвинуто предположение, что процесс извлечения субъективного временного эталона из долговременной памяти может отражать разностный позитивный компонент P400–600 в ССП на зрительный стимул, задающий интервал для отмеривания, но наиболее вероятным коррелятом этого процесса является негативный компонент N200–500 в регулируемой паузе

между нажатиями на клавишу при отмеривании интервала. В проведенной позже серии экспериментов [18] было добавлено более сложное конкурирующее задание, которое выполнялось параллельно с отмериванием. На цифры одного цвета испытуемый должен был нажать соответствующее цифре число раз на клавишу, на цифры другого цвета – отмерить интервал, на цифры других цветов – делать простое двойное нажатие. При сравнении ССП на цифры разного цвета позитивный компонент на участке 400–600 мс от начала зрительного стимула не обнаружен. Напротив, на этом участке ССП на цифры, задающие интервал, были более негативны, чем ССП на цифры, задающие число нажатий. Также были выявлены негативные волновые различия между ССП и после нажатия на клавишу. Указанные различия были наибольшими в теменных и правом затылочном отведениях. При этом ССП на участке 300–600 мс от начала зрительных стимулов, задающих и отмеривание, и многократное нажатие, были более позитивны, чем ССП на стимулы, задающие простое двойное нажатие.

Сопоставив эти данные с результатами настоящего исследования, можно заключить, что амплитуда компонента Р400–600 на зрительный стимул, являющийся сигналом к какому-то моторному акту, увеличивается при усложнении задания, а значит, отражает процесс подготовки к моторному акту. Большая амплитуда компонента при подготовке к более сложному моторному акту может означать вовлечение в этот процесс большего числа мозговых структур. Однако этот компонент может перекрываться во времени с негативным компонентом другой психофизиологической значимости, а именно – воспоминанием субъективного секундного эталона при использовании стратегии мысленного отсчета секунд при отмеривании. В пользу этого предположения свидетельствуют следующие факты. Во-первых, компонент Р400–600 выделяется факторным анализом в два субкомпонента, имеющих различные источники изменчивости: левополушарный фронтально-центральный и теменно-затылочный. Во-вторых, только для теменно-затылочного субкомпонента Р400-2 обнаружены корреляционные связи с точностью отмеривания и ЛП моторного ответа. В-третьих, эти корреляционные связи носят отрицательный характер. Следовательно, при увеличении негативности на этом участке возрастает длительность отмериваемых интервалов, дисперсия и ЛП ответа, что, согласно высказанной гипотезе, соответствует стратегии мысленного отсчета секунд. Субкомпонент Р400-1, вероятно, связан именно с подготовкой моторного акта. Это соответствует большей выраженности Р400-1 в левом полушарии (отведения F3 и C3).

Компонент N200–500, по результатам факторного анализа, также выделяется в два различных субкомпо-

нента. Один из них включает моторные и премоторные зоны коры, второй – правую затылочную область. Вероятно, центрально-теменной субкомпонент связан с осуществлением моторного контроля выдерживаемой паузы, а правый затылочный может отражать процесс поиска в памяти субъективного временного эталона при выборе второй стратегии (ориентация на внутренний эталон). Об этом свидетельствуют отрицательные корреляционные связи амплитуды данного субкомпонента с продолжительностью отмериваемых интервалов и их дисперсией.

Оба субкомпонента (Р400-2 и N200-2) оказались связанными преимущественно с затылочными зонами мозга. Небольшое количество отведений не позволило провести более детальный анализ пространственного распределения и локализацию источников выделенных субкомпонентов. Можно предположить, что включение затылочных зон отражает активацию мозжечка. По некоторым литературным данным [4], мозжечок принимает участие в обработке временной информации. Межполушарные различия амплитуд субкомпонента N200-2 свидетельствуют о вовлечении в этот процесс преимущественно правого полушария.

При сравнении ССП на разные типы стимулов, требующих в одном случае отмеривания интервала времени, а в другом – простого двойного нажатия на клавишу, выделен позитивный компонент на участке 400–600 мс (Р400–600) от начала зрительного стимула, задающего интервал, и негативный компонент (N200–500) в контролируемой паузе между нажатиями на клавишу при отмеривании интервалов. Обнаружено, что каждый из компонентов представляет собой суперпозицию двух субкомпонентов: Р400–600 – сумму левополушарного фронтально-центрального и теменно-затылочного субкомпонентов, N200–500 – сумму центрально-теменного и правополушарного затылочного. Обнаружены корреляционные связи теменно-затылочного субкомпонента Р400–600 и правополушарного затылочного субкомпонента N200–500 с показателями точности отмеривания интервалов и ЛП моторного ответа.

Выдвигается гипотеза, согласно которой при отмеривании интервала времени человек может использовать две стратегии. Стратегия мысленного отсчета секунд предполагает обращение к субъективному секундному эталону при подготовке моторного акта до отмеривания интервала времени и характеризуется более негативными ССП на этом этапе. Стратегия ориентации на внутренний эталон предполагает обращение к субъективному временному эталону во время контролируемой паузы между нажатиями на клавишу при отмеривании интервала и характеризуется более негативными ССП в контролируемой паузе.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Фонсова Н.А., Шестова И.А. Восприятие околосекундных интервалов времени // Биол. науки. 1988. № 3. С. 59–72.
2. Фресс П., Пиаже Ж. Экспериментальная психология. М.: Прогресс, 1978. Вып. 6. С. 88–135.
3. Лупандин В.И., Сурнина О.Е. Субъективные шкалы пространства и времени. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1991. 126 с.
4. Hazeltine E., Helmuth L.L., Ivry R. Neural mechanisms of timing // Trends in Cognitive Sciences. 1997. № 1. Р. 163–169.
5. Костандов Э.А., Генкина О.А., Захарова Н.Н., Иващенко О.И. и др. Латерализация восприятия коротких интервалов времени и вызванная активность у человека // Журн. высш. 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. *Москвин В.А., Попович В.В.* Нейропсихологические аспекты исследования временной перцепции у здоровых лиц // Сб. докл. I Междунар. конф. памяти А.Р. Лурия / Под ред. Е.Д. Хомской, Т.В. Ахутиной. М.: РПО, 1998. С. 160–166.
9. *Арушанян Э.Б., Мастягина О.А., Мастягин С.С., Попова А.П.* Половые различия в субъективном восприятии времени и чувствительности людей к противотревожным средствам // Физиология человека. 2005. Т. 31, № 6. С. 126–130.
10. *Арушанян Э.Б., Байда О.А., Мастягин С.С., Попова А.П.* и др. Влияние кофеина на субъективное восприятие времени здоровыми людьми в зависимости от различных факторов // Физиология человека. 2005. Т. 31, № 6. С. 126–130.
11. *Сысоева О.В.* Психофизиологические механизмы восприятия времени человеком: Автореф. дис. ... канд. психол. наук. М., 2004.
12. *Сысоева О.В., Вартанов А.В.* Две мозговые подсистемы кодирования длительности стимула (Ч. 2) // Психол. журн. 2005. Т. 26, № 2. С. 81–90.
13. *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.
14. *Paller K.A., Kutas M., Mayes A.R.* Neural correlates of encoding in an incidental learning paradigm // Electroencephalography and Clinical Neurophysiology. 1987. Vol. 67. P. 360–371.
15. *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.
16. *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.
17. *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.
18. *Ходанович М.Ю., Бушов Ю.В., Вячистая Ю.В.* Процессы актуализации долговременной памяти при отмеривании интервалов времени у человека // Вестник ТГПУ. 2006. Сер. Психология. Вып. 2(53). С. 9–14.
19. *Цуканов Б.И.* Анализ ошибки восприятия длительности // Вопросы психологии. 1985. № 3. С. 149–154.

Статья представлена лабораторией физиологии человека НИИ биологии и биофизики Томского государственного университета, поступила в научную редакцию «Биологические науки» 29 июня 2006 г., принята к печати 20 декабря 2006 г.