

На правах рукописи

Ходанович Марина Юрьевна

**ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ
И ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВОСПРИЯТИЯ
ЧЕЛОВЕКОМ КОРОТКИХ ИНТЕРВАЛОВ ВРЕМЕНИ**

03.03.01 – физиология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**



Томск – 2010

Работа выполнена на кафедре физиологии человека и животных ГОУ ВПО «Томский государственный университет» и в лаборатории физиологии высшей нервной деятельности человека обособленного структурного подразделения «Научно-исследовательский институт биологии и биофизики Томского государственного университета»

Научный консультант:

доктор биологических наук, профессор
Бушов Юрий Валентинович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор
Плотников Марк Борисович

доктор биологических наук, профессор
Литвинова Надежда Алексеевна

доктор медицинских наук
Гордеев Сергей Александрович

Ведущая организация

Учреждение Российской академии наук
Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии
Российской академии наук (г. Москва)

Защита состоится «26» октября 2010 года в 10-00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.10 при ГОУ ВПО «Томский государственный университет» по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке ГОУ ВПО «Томский государственный университет» по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 34а.

Автореферат разослан «__» _____ 2010 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



Е.Ю. Просекина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Ориентация во времени является одной из важнейших функций мозга. Все воспринимаемые события характеризуются хронологической последовательностью и имеют свою длительность. Умение распределять свои действия во времени необходимо во всех сферах деятельности, однако особую роль восприятие времени приобретает в таких сферах деятельности, как спорт, музыка, вождение транспортных средств, деятельность человека-оператора. Оценка восприятия времени имеет важное значение для диагностики таких заболеваний, как шизофрения (Michie et al., 2000), паркинсонизм (Riesen, Schnider, 2001), дефицит внимания/гиперактивность (Kerns et al., 2001), дислексия, афазия (Eagelman et al., 2005), которые сопровождаются нарушениями восприятия коротких (менее 1 с) интервалов времени. Поэтому изучение механизмов восприятия времени является актуальной задачей физиологии высшей нервной деятельности. Особый интерес в этом плане представляют короткие (Фресс, Пиаже, 1970) и секундные интервалы времени, которые близки к периоду естественных физиологических процессов (ходьба, сердечный ритм и др.).

Несмотря на свою важность для поведения и восприятия, нервная основа временной перцепции остается неразгаданной. Исследованием механизмов восприятия времени занимались многие отечественные и зарубежные ученые: П. Фресс, Д.Г. Элькин, А.С. Дмитриев, Б.И. Цуканов, В.И. Лупандин, О.Е. Сурнина, Э.А. Костандов, Ю.В. Бушов, R. Ivry, H. Gibbons, W.H. Meck, D.V. Buonomano, D.M. Eagleman, A. Wing, A. Kristoferson и другие. Существует множество теорий, в которых предпринимались попытки раскрыть механизмы восприятия времени, однако единого мнения на этот счет в научной среде нет. Продолжаются дискуссии по поводу конкретных мозговых структур и систем, участвующих в процессах восприятия времени, сходства и различия восприятия длительности стимулов разной модальности и в различных временных диапазонах, роли памяти и внимания в процессах восприятия времени.

Процессы памяти и внимания тесно связаны с восприятием времени, однако целенаправленно эта взаимосвязь не изучалась. Известно, что в течение жизни у человека формируется субъективный эталон времени, обладающий определенной устойчивостью, который извлекается из долговременной памяти при оценке длительности событий (Лебедева, Сурнина, 2003). Однако неизвестно, что представляет собой этот эталон, использует человек один или несколько эталонов времени при оценке длительности разных интервалов, при каких обстоятельствах субъективный эталон извлекается из долговременной памяти, каковы границы устойчи-

ности этого эталона и какие структуры мозга участвуют в хранении и извлечении эталона из долговременной памяти.

Практически не изучались процессы, лежащие в основе формирования субъективного временного эталона.

Процессы селективного внимания к длительности стимула, главным образом, изучались в рамках феномена «процессной негативности» – компонента связанных с событиями потенциалов мозга, отражающего процесс сличения стимула с ранее предъявленным эталоном или словесной инструкцией (Наатанен, 1998). Целенаправленного исследования процессов селективного внимания к длительности стимула с учетом модальности этого стимула, временного диапазона и индивидуальных особенностей человека, фактически не проводилось.

Процессы автоматической, без сознательного контроля, обработки информации мозгом, изучались в рамках другого феномена – «негативности рассогласования» – компонента связанных с событиями потенциалов мозга, отражающего автоматическую детекцию различий в слуховой среде (Наатанен, 1998). Несмотря на большое количество работ, посвященных этой проблеме, в рамках данного феномена остается много нерешенных вопросов. В частности, недостаточно изучена зависимость негативности рассогласования от величины различий между стимулами, взаимосвязь амплитуды этого компонента с возрастными, половыми различиями и другими индивидуальными особенностями человека. Имеются единичные работы, направленные на изучение зависимости негативности рассогласования от длительности стимула (Naatanen, Syssoeva, Takegata, 2004). Остается открытым вопрос о существовании подобного механизма детекции различий для сигналов зрительной модальности (Pazo-Alvarez, Cadaveira, Amenedo, 2003).

Одним из наиболее важных вопросов, касающихся механизмов отсчета времени, является вопрос об общности механизмов восприятия интервалов времени для стимулов разных модальностей и для разных временных диапазонов. Эти вопросы, в основном, изучались психологами (Фресс, 1963; Treisman, 1987 и др.) и пока остаются открытыми (Eagelman et al., 2004). Изучение физиологических механизмов отсчета времени в рамках этих исследований не проводилось.

Настоящая диссертационная работа представляет собой обобщение результатов многолетних исследований, посвященных механизмам восприятия времени. Основной метод, который был использован в данной работе, – метод связанных с событиями потенциалов мозга (ССП). Этот метод является одним из ведущих в экспериментальной психофизиологии, поскольку позволяет проследить основные этапы обработки информации мозгом (Рутман, 1979; Гнездицкий, 1997; Иваницкий, 1999 и др.).

Цель работы. Изучение психофизиологических механизмов и индивидуальных особенностей восприятия человеком коротких интервалов времени.

Задачи исследования.

1. Выявить психофизиологические механизмы автоматической обработки информации мозгом о длительности стимула.
2. Выявить механизмы контролируемой сознанием обработки информации мозгом о длительности стимула.
3. Установить сходство и различие механизмов восприятия интервалов времени, задаваемых сигналами разных модальностей.
4. Установить сходство и различие механизмов отсчета времени для интервалов разной длительности.
5. Выявить механизмы актуализации долговременной памяти при восприятии интервалов времени.
6. Исследовать процессы обучения при восприятии интервалов времени
7. Выявить зависимость процессов восприятия времени человеком от индивидуальных особенностей памяти, внимания, темперамента и интеллекта.

Научная новизна работы. Установлено, что автоматическое, без сознательного контроля, различение интервалов времени связано с активацией зон задневисочной коры правого полушария и проявляется как негативная волна рассогласования связанных с событиями потенциалов (ССП) на редкое отклонение стимулов по длительности, что может рассматриваться в качестве психофизиологического механизма автоматической обработки информации мозгом о длительности стимула. Установлено, что механизм автоматического различения наиболее чувствителен для коротких стимулов менее 250 мс. Впервые обнаружено, что наибольшая активация фронтальных зон коры правого полушария наблюдается при восприятии пороговых для распознавания звуковых интервалов.

Выявлены механизмы контролируемой сознанием оценки длительности слуховых и зрительных стимулов, связанные с активацией фронтальных зон коры и проявляющиеся как негативная волна СПП «процессная негативность» для стимулов до 400 мс и «условное негативное отклонение» для более длительных стимулов. Установлены различия в зависимости амплитуды процессной негативности от величины временных различий для слуховой и зрительной модальности.

Впервые установлена общность механизмов восприятия длительности слуховых и зрительных стимулов, которые реализуются при участии задневисочных зон коры правого полушария, мозжечка, базальных ганглиев и сингулярной коры. Впервые выявлены различия механизмов воспри-

ятия ритмической звуковой и зрительной стимуляции.

Впервые установлено, что в диапазоне длительностей до секунды восприятие интервалов времени обеспечивается разными мозговыми механизмами в четырех различных временных диапазонах, сходными для слуховой и зрительной модальности. Предложена гипотеза о том, что в восприятии интервалов времени длительностью до 100 мс, 100–400 мс и 400–1000 мс участвуют разные мозговые структуры.

Впервые установлено, что запоминание субъективного эталона времени и удержание его образа в рабочей памяти отражается в ССП как негативный сдвиг потенциала с максимумом во фронтальной зоне коры, извлечение эталона – с позитивным сдвигом потенциала с таким же максимумом. Показано, что извлечение временного эталона из долговременной памяти происходит на разных этапах оценки и отмеривания длительности коротких интервалов времени. При оценке интервалов времени извлечение субъективного временного эталона из долговременной памяти наблюдается через 70–150 мс от начала стимула, при отмеривании тех же интервалов времени – спустя 400–600 мс после предъявления зрительного стимула, задающего интервал времени.

Получены новые сведения о механизмах обучения в задачах на восприятие времени. Показано, что обратная связь о результатах деятельности повышает точность отмеривания интервалов времени за счет коррекции субъективного эталона времени, что проявляется в ССП как негативный сдвиг потенциала в правой фронтальной коре и позитивный сдвиг потенциала в правой теменной коре. Впервые установлено, что процесс коррекции субъективного временного эталона происходит и в отсутствие обратной связи. Показано, что увеличение точности воспроизведения интервалов 800 мс в большей степени связано с коррекцией внутреннего эталона в рабочей памяти и проявляется как активация правой фронтальной зоны коры, для интервалов 200 мс – с улучшением моторного исполнения и связано с активацией центральных зон коры левого полушария.

Получены новые сведения о взаимосвязи характеристик ССП и точности восприятия времени с индивидуальными особенностями памяти, внимания и интеллекта. Показано, что наибольшая точность восприятия коротких интервалов времени обеспечивается высокими показателями образной памяти и образного интеллекта, которые сочетаются с включением дополнительных теменных и задневисочных областей коры в процесс восприятия времени и снижением амплитуды негативности рассогласования. Высокие показатели устойчивости концентрации внимания и скорости переработки информации связаны с увеличением амплитуд негативности рассогласования и компонентов обращения к долговременной памяти.

Научно-практическое значение работы. Результаты исследований имеют важное значение для понимания психофизиологических механизмов восприятия времени человеком, а также таких важнейших функций работы мозга, как восприятие, память и внимание. Практическая значимость полученных данных обусловлена возможностью использования результатов и разработанных методик для диагностики нарушений восприятия времени, а также для задач профотбора в тех сферах деятельности, где точная ориентировка во времени особенно необходима (спорт, вождение автомобиля, игра на музыкальных инструментах, деятельность человека-оператора). На основе нейросетевых методов создана компьютерная программа «Нейропрогноз», позволяющая по характеристикам ССП и точности восприятия времени с высокой точностью прогнозировать уровень и особенности интеллекта, оценивать темперамент. Результаты работы используются при чтении лекционных курсов “Физиология высшей нервной деятельности” и “Физиология сенсорных систем” в Томском государственном университете.

Положения, выносимые на защиту:

1. Восприятие коротких интервалов времени длительностью до секунды, как под контролем сознания, так и при автоматической обработке информации обеспечивается разными психофизиологическими механизмами в различных временных диапазонах, общими для слуховой и зрительной модальности. Восприятие интервалов времени длительностью до 100 мс осуществляется при участии задневисочных областей коры правого полушария. В процесс восприятия интервалов 100–400 мс дополнительно вовлекаются структуры фронтальной коры и мозжечка, интервалов 400–1000 мс – базальные ганглии и сингулярная кора.

2. Комплекс структур – базальные ганглии, поясная извилина, зона Вернике и фронтальная кора обеспечивают формирование, хранение и извлечение субъективного временного эталона из долговременной памяти. В процессе обучения может осуществляться коррекция субъективного временного эталона, как при наличии, так и в отсутствии обратной связи.

3. Наибольшая точность восприятия коротких интервалов времени обеспечивается высокими показателями образной памяти и невербального интеллекта. Высокие показатели экстраверсии и нейротизма повышают уровень активации и вариабельность субъективных оценок длительности интервалов времени. Высокие показатели устойчивости концентрации внимания и скорости переработки информации повышают уровень активации, но не влияют на точность восприятия времени.

Апробация работы. Результаты научно-исследовательской деятельности докладывались и обсуждались на III, IV и VI Международном междисциплинарном конгрессе «Нейронаука для медицины и психоло-

гии» (Судак, Украина, 2007, 2008, 2010), I Съезде физиологов СНГ (2005 г., Дагомыс, Россия), Четвёртой международной конференция по когнитивной науке (Томск, 2010) и других международных, всероссийских и региональных конференциях.

Исследование выполнено при финансовой поддержке грантов КЦФЕ № PD 02-1.4-433, РГНФ № 05-06-06021, № 07-06-00167, 09-06-64602.

Публикации. Основные научные результаты по теме диссертации опубликованы в 52 печатных работах, в том числе 1 монография и 12 статей в ведущих рецензируемых научных журналах и журналах, рекомендованных ВАК.

Структура работы. Диссертация изложена на 330 страницах машинописного текста, состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов исследования, 5 глав собственных исследований, обсуждения результатов, заключения, выводов и списка использованной литературы. Результаты исследований описаны в соответствии со следующей логической последовательностью: от низкоуровневых автоматических процессов восприятия времени к высокоуровневым процессам внимания, памяти и обучения. Работа проиллюстрирована 17 таблицами и 84 рисунками. Список использованной литературы содержит 132 отечественных и 183 зарубежных первоисточника.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объект исследования. В исследованиях, выполненных с 1998 по 2009 г.г., всего приняли участие 247 практически здоровых добровольцев обоего пола (172 мужчины, 75 женщин) в возрасте от 18 до 65 лет. Испытуемый располагался в удобном кресле. Для контроля физического состояния у каждого испытуемого перед опытом измеряли артериальное давление и частоту сердечных сокращений. Все испытуемые дали информированное письменное согласие на участие в эксперименте.

Психологическое тестирование. Накануне электрофизиологического исследования испытуемые проходили психологическое тестирование, включающее исследование особенностей интеллекта, памяти и внимания. Для оценки уровней экстраверсии и нейротизма использовали формы А и Б теста Г. Айзенка (Богомолов, Воронкин, Куст, 1974). Математический, графический и лингвистический тесты Г. Айзенка (Айзенк, 1994) применяли для исследования вербального и невербального интеллекта (G-IQ, M-IQ, L-IQ). Для исследования объема кратковременной и долговременной памяти испытуемым предлагался тест "Память на числа" (зрительный и слуховой) и "Память на образы", для исследования внимания – корректурная проба Анфимова (Психологические тесты, 1995).

Исследование восприятия времени. Для создания оригинальных методик исследования восприятия времени в нашей лаборатории был разработан пакет прикладных программ, написанных на языке Pascal с операционной системой MS-DOS 3.3 (авторы Вячистая Ю.В., Ходанович М.Ю., Светлик М.В., Ходанович М.А., 2010, «Пороги восприятия времени», свидетельство № 15455; «Hronos-Memogu», свидетельство № 15855 и другие). При использовании стандартных методик (odd-ball парадигма) сигналы задавались программным обеспечением «Энцефалан-131-03». Длительность сигналов задавалась с точностью до 1 мс.

Стимулы. Интервалы времени задавались слуховыми или зрительными стимулами. Слуховые стимулы предъявляли в динамики (60 дБ, в части опытов 1000 Гц, в части опытов 450 Гц). В качестве зрительных стимулов при отмеривании интервалов предъявляли цифры (32 пт), при воспроизведении и распознавании интервалов – квадраты (2×2 см) на экране монитора. В части опытов зрительные стимулы предъявляли с помощью специально сконструированной светодиодной матрицы из 5×5 светодиодов зеленого цвета (2×2 см). Испытуемый фиксировал взор на светодиодной матрице или центральной части монитора. О точности восприятия времени судили по знаку и величине относительной ошибки (выраженное в процентах отношение разности между эталонным и воспроизводимым интервалами, к эталонному интервалу), а также по стандартному отклонению, характеризующему разброс текущих значений воспроизведенных интервалов относительно его средней величины. Для исследования восприятия времени использовались режимы воспроизведения, отмеривания и оценки интервалов времени, восприятия и воспроизведения ритма.

Исследование механизмов автоматической обработки информации о длительности стимула связано с описанным Р. Наатаненом (Naatanen, Gillard, 1983) компонентом ССП «негативность рассогласования» (mismatch negativity, НР), связанного с автоматической, без участия внимания, детекцией любых изменений в слуховой среде, в том числе изменения стимулов по длительности. Исследования, представленные в данной работе, велись в двух направлениях: 1) выявление связи амплитуды НР с величиной девиации слуховых стимулов по длительности; 2) поиск зрительного аналога НР и изучение ее зависимости от девиации зрительных стимулов по длительности.

Использовали классическую odd-ball парадигму с предъявлением частых стандартных (СС) и редких девиантных (ДС) с вероятностью 80 и 20 % (Наатанен, 1998) в условиях отвлечения внимания. Временные различия между СС и ДС в разных сериях и блоках составляли от 10 до 75 %, диапазон исследованных интервалов – от 20 до 1000 мс (табл. 1).

Таблица 1

Серии, посвященные исследованию механизмов
автоматического анализа длительности

Наименование серии	Объем выборки	Модальность	Длительность стимулов, мс	Поле зрения	МСИ, мс	Отвлечение внимания
Зрительные	13	Зрит.	D – 200, St – 400, 300, 250, 150, 100	боковое	1000	Мысленный счет
Слуховые	22	Слух.	D – 200, St – 400, 300, 250, 220, 180, 150, 100	–	1000	Чтение журнала «Наука и религия»
Зрительная НР	12	Зрит.	D – 200, St – 150, 100, 50	центральное	1800±200	Прослушивание аудиокниги «Мастер и Маргарита»
Дифференциальные пороги	42	Зрит.	D – 20, 72, St – 90; D – 120, 160, St – 200; D – 280, 320, St – 400; D – 800, 900, St – 1000	центральное	2000±200	Прослушивание цикла передач «National Geographic»
		Слух.	D – 54, 72, St – 90; D – 136, 153, St – 170; D – 280, 360, St – 400; D – 700, 900, St – 1000	–	2000±200	Чтение книги «Что такое гениальность?»
Распределенное внимание	10	Зрит.	D – 200, St – 100	центральное	1000±50	Запоминание и воспроизведение списков слов

Примечание. St – стандартный стимул, D – девиантный стимул.

Отвлечение внимания создавали путем привлечения внимания к другой модальности. Для слуховых стимулов такой задачей было чтение научно-популярной книги, для зрительных стимулов использованы разные способы отвлечения внимания в разных сериях – мысленный счет в уме, прослушивание аудиокниги, запоминание и воспроизведение списков слов, предъявляемых в наушники. В одной из серий стимулы предъявлялись в боковом поле зрения, в трех сериях – в центральное поле зрения. Поскольку по результатам серий «Зрительные» и «Слуховые» обнаружена зависимость формы ССП от длительности стимула, последующие серии включали контрольные режимы, в которых предъявлялись в отдельных блоках однотипные стимулы всех исследуемых длительностей.

В серии «Распределенное внимание» во время предъявления зрительных стимулов испытуемый запоминал и воспроизводил односложные слова, предъявляемые в наушники. В этой серии в одном из блоков задачей было только запоминание и воспроизведение слов, при этом взор испытуемого был зафиксирован на постоянно включенной светодиодной матрице, во втором блоке испытуемый выполнял ту же задачу с одновременным предъявлением СС и ДС (отвлеченное внимание). В третьем блоке испытуемый запоминал и воспроизводил слова с одновременным

подсчетом стимулов (распределение внимания, внимание к зрительным стимулам, но не к их длительности), в четвертом блоке – запоминал и воспроизводил слова с одновременным выявлением более коротких ДС (распределение внимания, внимание к длительности стимула).

Исследование механизмов контролируемой сознанием обработки информации о длительности стимула связано с коррелятом селективного внимания, компонентом ССП «процессная негативность» (ПН) (Наатанен, 1998), отражающим процесс сличения стимула с эталоном, сформированным словесной инструкцией. Этот компонент вызывает следующую за ним позитивность РЗб, связанную с принятием решения о релевантности стимула (Иваницкий А.М., 1999 и др.). Для исследования селективного внимания к длительности стимула также использовали odd-ball парадигму с предъявлением аналогичных стимулов (серии «Слуховые», «Зрительные»), но в условиях активного внимания к длительности стимула. Испытуемому сначала предъявляли для запоминания пять стимулов эталонной длительности (ДС), а затем в случайном порядке следовали СС и ДС. В случае если испытуемый узнавал ДС, он должен был нажать на клавишу.

Для оценки распознавания стимулов использовали показатель эффективности узнавания (ЭУ). ЭУ оценивали по процентному отношению числа правильно опознанных эталонных стимулов к сумме общего числа эталонных стимулов с числом ошибочно опознанных стимулов. При правильном опознании всех эталонных стимулов ЭУ составляет 100 %, при случайном нажатии на клавишу «пробел» ЭУ стремится к величине, равной отношению числа эталонных стимулов к общему числу стимулов – пороговая ЭУ (при соотношении целевых и игнорируемых стимулов 20:80 пороговая ЭУ составляет 20 %) Если полученная ЭУ значительно отличалась от пороговой ЭУ, то считали, что испытуемые распознают предъявленные интервалы.

Сходство и различие механизмов восприятия интервалов времени, задаваемых сигналами разных модальностей, кроме описанных серий «Зрительные» и «Слуховые», изучалось в сериях «Дифференциальные пороги распознавания» (без регистрации ЭЭГ) и «Восприятие ритма».

Для определения дифференциальных порогов для 15 испытуемых использовали метод постоянных раздражителей (Гусев, Измайлов, Михалевская, 1987). В паре со СС постоянной длительности (1000, 800, 640, 512, 410, 338, 262, 210, 168, 107, 86 мс) предъявлялись стимулы, отличающиеся от стандартного в разных блоках на 10, 20, 30, 40, 50 %. Пары стимулов «короткий-длинный» и «длинный-короткий» чередовали в случайном порядке с одинаковой вероятностью. Дифференциальные пороги для каждого СС определяли при помощи построения индивидуальных

психометрических кривых. Для каждой кривой находили уравнение регрессии по точкам, соответствующим максимальному наклону S-образной психометрической кривой, подсчитывали: 1) абсолютный дифференциальный порог распознавания как интервал времени, соответствующий полумежквартильному размаху психометрической кривой; 2) относительный дифференциальный порог как отношение дифференциального порога к длительности стандартного стимула.

Для 27 испытуемых выбраны интервалы, для которых получены наименьший (1000 мс) и наибольший (90 мс) относительные дифференциальные пороги, а также интервалы, которые предположительно оцениваются при помощи разных мозговых механизмов (170 и 400 мс для слуховых, 200 и 400 для зрительных стимулов). Для предъявления стимулов использовали разработанную в лаборатории компьютерную методику «Пороги восприятия времени» (авторы Ходанович, Светлик, Ходанович, свидетельство № 15455).

При исследовании восприятия ритма испытуемый получал инструкцию подсчитать количество предъявляемых стимулов (активное внимание к стимулам) и запомнить эталонный ритм (70 стимулов с периодом 2 с), а затем, периодически нажимая клавишу “пробел”, воспроизвести заданный ритм. В части опытов испытуемым бинаурально, через наушники, предъявлялись звуковые сигналы (2000 Гц, 60 дБ, 10 мс), в других опытах – зрительные стимулы (белый квадрат 2×2 см, появляющийся на 50 мс в центре темного экрана монитора). При восприятии ритма со звуковым сопровождением звуковые сигналы предъявлялись и при прослушивании, и при воспроизведении ритма. При восприятии ритма без звукового сопровождения звуковые сигналы предъявлялись только при прослушивании ритма. При воспроизведении ритма зрительных стимулов сигналы не предъявлялись.

Сходство и различие механизмов отсчета времени для интервалов разной длительности изучалось в уже описанных сериях «Дифференциальные пороги распознавания» и «Дифференциальные пороги».

Основными способами шкалирования для ***исследования механизмов актуализации долговременной памяти при восприятии интервалов времени*** являются отмеривание и оценка интервалов (Лупандин, Сурнина, 1991). В классическом варианте методики отмеривания на экране последовательно предъявляются цифры, соответствующие интервалу, которые испытуемый должен отмерить двойным нажатием на клавишу. В «чистом» виде режим отмеривания интервалов был реализован в сериях экспериментов, описанных в п. 6 «Результатов исследования» автореферата. Анализ выполнения задания в этих сериях показал, что при многократном последовательном отмеривании интервалов происходит коррек-

ция моторного ответа, следовательно, испытуемый обращается к следу в рабочей памяти, оставленному предшествующим моторным исполнением, а не к долговременной памяти. Поэтому в методику «отмеривание интервалов» были введены модификации: 1) большой временной промежуток (не менее 5 с) между предъявлением основных тестовых стимулов, исключающий обращение к сенсорной памяти; 2) предъявление разных интервалов в одном режиме; 3) наличие сложного конкурирующего задания, обеспечивающего переключение внимания на другую задачу. За период 2000-2009 г.г. проведено 5 серий с отмериванием интервалов в различных вариантах, и 3 серии с оценкой звуковых и зрительных стимулов (табл. 2).

Таблица 2

Серии, посвященные исследованию процессов актуализации долговременной памяти и процессам обучения

Наименование серии	Объем выборки	Модальность	Исследуемые интервалы, мс	Характеристики стимула	Контроль
Отмеривание с ОС	32	Зрит.	200, 800	Цифры 32 пт	Отмеривание без ОС
Воспроизведение с ОС	32	Зрит.	200, 800	Квадрат 2×2 см	Воспроизведение без ОС
Отмеривание с легким КЗ	32	Слух.	1000, 1500, 2000, 2500, 3000, 3500, 4000, 4500, 5000	Цифры 32 пт	Простое двойное нажатие
Отмеривание со сложным КЗ	41	Зрит.	1000, 2000, 3000, 4000, 5000	Цифры 32 пт	Отмеривание без КЗ
Отмеривание-воспроизведение	39	Зрит.	400, 1000	Квадрат 2×2 см	Выбор цвета
Оценка звуковых 1	20	Слух.	500, 1000, 1500, 2000	1000 Гц, 60 дБ	Прослушивание
Оценка звуковых 2	21	Слух.	200, 500, 1000, 1500	1000 Гц, 60 дБ	Прослушивание
Оценка зрительных	13	Зрит.	200, 400, 600	Квадрат 2×2 см	Простая моторная реакция

Примечание. ОС – обратная связь, КЗ – конкурирующее задание.

В серии «Отмеривание с легким КЗ» испытуемый отмеривал интервал в секундах двойным нажатием на клавишу «пробел», если предъявляемые числа больше или равны 1, и делать простое двойное нажатие на клавишу «пробел» после исчезновения цифры с экрана, если числа меньше 1. Всего в случайном порядке предъявлялось 150 чисел в диапазоне $0,1 \div 0,9$ и 50 чисел в диапазоне $1,0 \div 5,5$.

В серии «Отмеривание со сложным КЗ» испытуемому предъявляли цифры (1, 3, 4, 5) пяти разных цветов на экране монитора. На предъявление стимулов красного цвета испытуемый отмеривал интервал, соответствующий цифре, двойным нажатием на клавишу «пробел», на предъяв-

ление синих – нажимал соответствующее цифре число раз, цифры других цветов игнорировал. В контрольной серии испытуемому предъявлялись цифры (1, 3, 4, 5) трех разных цветов, на все стимулы требовалось отметить интервал, соответствующий цифре.

В серии «Отмеривание-воспроизведение» испытуемому предъявлялись квадраты в центре экрана четырех разных цветов, время экспозиции для синих – 1000 и 400 мс, для остальных – 400 мс. На предъявление красного квадрата испытуемый отмеривал интервал 1 с двойным нажатием, на предъявление синего – воспроизводил время экспозиции квадрата, на остальные (белые и зеленые) – делал простое двойное нажатие на клавишу. В контрольной серии предъявлялись те же стимулы, реакция требовалась только на стимулы белого цвета.

В сериях «Оценка звуковых» 1 и 2 испытуемому через динамики предъявлялись тоны 1000 Гц, длительностью 0,5; 1,0; 1,5 и 2,0 с (для серии 2 – 0,2; 0,5; 1,0; 1,5 с). Испытуемый получал инструкцию выявлять интервалы 1 с и в этом случае нажимать на клавишу. Контрольная серия включала те же стимулы, реакция не требовалась.

В серии «Оценка зрительных» испытуемому сообщали, что длительность предъявляемых стимулов меньше 1 с, и от него требуется оценить и назвать в долях секунды величину длительность каждого стимула, одновременно нажимая клавишу. В контрольной серии предъявлялись те же стимулы, требовалось быстро нажать на клавишу после исчезновения стимула с экрана.

Процессы обучения при восприятии интервалов времени исследованы в режимах «Отмеривание с ОС» (обратной связью) и «Воспроизведение с ОС» (2 опытные серии) и без обратной связи (2 контрольные серии) (табл. 2). При отмеривании длительность задавалась цифрой («0.20» или «0.80», шрифт 32 пт) на экране монитора. Испытуемый отмеривал интервал (200 или 800 мс) двойным нажатием на клавишу. При воспроизведении интервалов испытуемому предъявлялись в случайном порядке зрительные стимулы длительностью 200 и 800 мс, время экспозиции которых он воспроизводил двойным нажатием на клавишу. В режимах отмеривания и воспроизведения интервалов с ОС через 1 с после отмеривания каждого интервала предъявлялась выраженная в процентах относительная ошибка отмеривания или воспроизведения.

Регистрация электрофизиологических показателей. Одновременно с исследованием восприятия времени регистрировали ЭОГ и ЭЭГ по стандартной системе 10–20 % (Пенфилд, Джаспер, 1958). В части опытов ЭЭГ регистрировали с помощью 16-ти канального энцефалографа ЭЭГ-16 фирмы “Medicor” в частотном диапазоне от 0,23 до 2000 Гц, в другой части опытов – с помощью 24-канального энцефалографа «Энцефалан-

131-03» («Медиком МТД», Таганрог) в частотном диапазоне от 0,16 до 70 Гц. Применяли запирающий фильтр 50 Гц для устранения артефактов, связанных с сетевой наводкой. ЭЭГ записывали монополярно, в части опытов в 15 отведениях (F3, Fz, F4, C3, Cz, C4, T3, T4, T5, T6, P3, Pz, P4, O1 и O2), в части опытов – в 8 отведениях (F3, F4, C3, C4, P3, P4, O1, O2) при открытых глазах и фиксированном взоре.

Методы выделения и анализа ССП. Выделение ССП проводили в части опытов с помощью пакета прикладных программ на языке Pascal, разработанных Вячистой Ю.В., в части опытов – с помощью приложения «ERP» (автор Ходанович М.Ю., свидетельство № 15874), в части опытов – с помощью программного обеспечения «Энцефалан-131-03». При обработке использовали участки ЭЭГ без артефактов, которые выделяли визуально. Эпоха анализа в разных сериях составляла от 700 до 2000 мс, включая фоновый фрагмент 130–200 мс (коррекция по базовой линии). ССП усредняли отдельно для каждого испытуемого, каждого отведения, каждого типа стимула, первого и второго нажатия на клавишу при выполнении моторного задания. После усреднения ССП фильтровали с полосой пропускания до 25 Гц (в серии «Дифференциальные пороги» – до 20 Гц) с целью удаления высокочастотных составляющих.

Статистическая обработка данных. Математическая обработка данных проводилась с помощью приложений Statistica 6.0 и 6.1, Eeglab 4.5 для Matlab, а также разработанных автором диссертационной работы: 1) приложения «ERP» для выделения ССП и анализа вызванной биоэлектрической активности; 2) пакета программ для статистической обработки данных на языке Visual Basic for Applications. Значимость различий ССП на стимулы разных типов оценивали двумя способами: 1) поточечное сравнение с помощью критерия Вилкоксона отдельно для каждого отведения; 2) компоненты индивидуальных ССП выделялись автоматически как максимальное отрицательное (негативность) или положительное (позитивность) значение в выбранных временных окнах. Абсолютные значения амплитуд и латентных периодов (ЛП) компонентов подвергались статистической обработке с помощью непараметрических статистических критериев, непараметрического корреляционного, регрессионного, одномерного и многомерного дисперсионного анализов. Для локализации источников биоэлектрической активности компоненты усредненных ССП выделяли с помощью Анализа Независимых Компонентов (ICA, Independent Component Analysis, алгоритм runica). Затем для выделенных компонентов проводили анализ локализации их источников методом эквивалентного диполя (алгоритм dipfit). Учитывались результаты локализации с необъясненной дисперсией менее 40 %.

Для разработки приложения «Нейропрогноз» применен нейросетевой подход. Использовались нейросети типа многослойный персептрон с одним или двумя промежуточными слоями. После подбора наилучшей архитектуры сеть обучали с помощью методов обратного распространения и сопряженных градиентов на контрольной и обучаемой выборках. Основным критерием качества прогноза являлся показатель «отношение стандартных отклонений» – отношение стандартного отклонения ошибки к стандартному отклонению данных. При вычитании этого показателя из единицы получали долю объясненной дисперсии прогноза.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Механизмы автоматической обработки информации о длительности стимула. Первые серии экспериментов «Зрительные» и «Слуховые» по исследованию слуховой НР и ее зрительного аналога проводились с использованием классической odd-ball парадигмы, без дополнительных контрольных серий. При этом ССП на ДС сравнивали с ССП на СС. В серии «Слуховые» значимые негативные различия между ДС и СС получили на редкое уменьшение длительности стимула ($-1,5 \div -4$ мкВ). При редком увеличении длительности сдвиг потенциала на ДС, напротив, был позитивным ($0,5 \div 2$ мкВ). Дисперсионный анализ ССП на СС разной длительности показал, что во фронтальных, центральных и парietальных отведениях негативный сдвиг потенциала (до -4 мкВ) увеличивается пропорционально длительности стимула ($F(70; 630) = 1,49; p = 0,008$). Эта негативная волна была интерпретирована как устойчивый потенциал (УП) (Kohler, Held, O'Connell, 1952), который обычно связывают со стимулами длительностью более 600 мс (Picton, Woods, Proulx, 1978), однако УП зарегистрирован и на более короткие стимулы (Scherg, Hari, Namalinen, 1989). Если длительность СС превышает длительность ДС, НР на ДС не обнаруживается из-за наличия УП, поэтому в дальнейших сериях ССП на ДС сравнивали с ССП на контрольный стимул (КС) такой же длительности. По этим причинам результаты серии «Зрительные» не позволили с уверенностью судить о наличии механизма, аналогичного слуховой НР, в зрительной системе. Ответ на этот вопрос был получен в серии «Зрительная НР». В этой серии получены значимые негативные различия на участке 200–400 мс от начала стимула (компонент N300) между ДС и КС в височных и парietальных областях правого полушария (T4, T6, P4) при редком уменьшении стимула 200 мс на 100 и 150 мс (рис. 1). Анализ индивидуальных ССП подтвердил наличие негативного сдвига потенциала в отведениях T4, T6, P4. Таким образом, подтверждено существование автоматической детекции рассогласования стимулов по длительности для зрительной системы. За N300 следовала статистиче-

ски значимая волна Р3а, отражающая включение непроизвольного внимания (Наатанен, 1998).

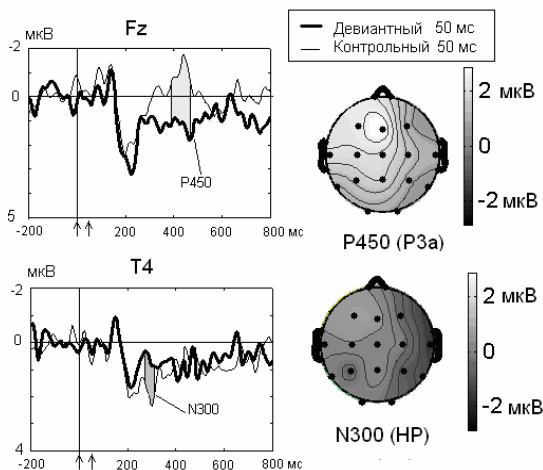


Рис. 1. Среднегрупповые ССП ($n = 10$) в отведениях Fz и T4 на ДС и КС длительностью 50 мс и топография разностных компонентов НР и Р3а (ДС минус КС) для серии «Зрительная НР». На этом и последующих рисунках заштрихованы значимые различия между ССП ($p < 0,05$)

Чтобы убедиться в том, что зрительный аналог НР получен в условиях отвлечения внимания, проведена серия «Распределенное внимание». Испытуемым сложно было распределять внимание между двумя задачами, особенно между вербальными задачами при одновременном подсчете стимулов. При этом снижалось как внимание, направленное на воспроизведение слов (табл. 3), так и внимание, направленное на подсчет стимулов: ни один из испытуемых не назвал правильное количество предъявленных стимулов. Таким образом, наиболее полным отвлечением внимания от стимуляции было в основной опытной серии «Отвлеченное внимание», наименьшим – в серии «Подсчет стимулов», серия «Внимание к длительности» занимает промежуточное положение.

Значимые негативные различия между ССП на ДС и КС обнаружены как в сериях с распределенным вниманием, так и в условиях отвлечения внимания (рис. 2). При отвлечении внимания эти различия наблюдаются на участке 130–180 мс в отведении Т6, что согласуется с результатами серии «Зрительная НР», где НР также наблюдалась в отведении Т6 (а также в соседних Т4 и Р4). Более короткий латентный период НР, вероятно, связан с меньшим межстимульным интервалом (МСИ) в данном эксперименте.

Таблица 3

Результаты тестирования кратковременной памяти в серии
«Распределенное внимание»

Задача	Слов в списке	Среднее количество воспроизведенных слов	Средний процент воспроизведенных слов
Контроль без стимуляции	14	5,10±0,40	36,40±2,86
Отвлеченное внимание	14	4,93±0,27	35,21±1,9
Подсчет стимулов	14	3,06±0,18**#	21,86±1,29**#
Внимание к длительности	14	3,50±0,22**#	24,97±2,19**#

Примечание. ** – $p < 0,01$; отличия опытных серий от контрольной.

– $p < 0,05$; различия между сериями «подсчет стимулов» и «внимание к длительности».

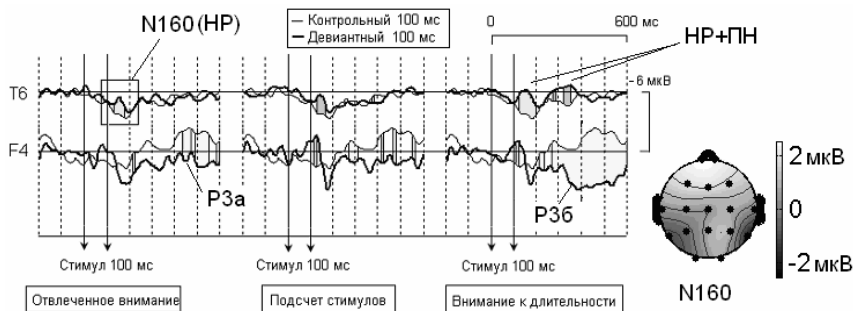


Рис. 2. Среднегрупповые ССП ($n = 10$) в отведениях F4 и T6 на ДС и КС в условиях отвлеченного и распределенного внимания (серия «Распределенное внимание»). Справа показана топография зрительного аналога НР

Показано, что НР зависит от МСИ – при слишком длительных МСИ НР вообще не возникает, поскольку является следом сенсорной памяти, при более коротких МСИ латентный период НР может уменьшаться (Наатанен, 1998). Негативный сдвиг потенциала на ДС по сравнению с КС наблюдается также в обеих сериях с распределенным вниманием, причем при подсчете стимулов, где внимание не направлено на длительность стимула, амплитуда НР в отведении T6 не увеличивается. В то время как в других отведениях (все фронтальные, передневисочные, левое задневисочное, левое центральное и теменное) негативность увеличивается на 2–3 мкВ. Это увеличение наблюдается также при внимании к длительности, поэтому может быть интерпретировано как повышение уровня внимания, направленного на стимул. Отсутствие дополнительного увеличения негативности в T6 при подсчете стимулов по сравнению с условиями отвлечения внимания подтверждает, что зрительный аналог НР на длительность в чистом виде может регистрироваться и в условиях внимания, если оно не направлено на длительность.

При внимании к длительности в отведении Т6, О2 и Р4 наблюдается более продолжительная негативность большей амплитуды. Вероятно, это связано со сложением НР с возникающей процессной негативностью (ПН) при внимании к длительности. За НР во всех сериях следует значимый позитивный компонент Р3а, связанный с включением произвольного внимания. В серии «внимание к длительности» позитивный компонент на участке 300–600 мс большей амплитуды (до 6 мкВ) и более выражен в теменных отведениях – Р3б на целевой девиантный стимул.

Результаты тестирования кратковременной памяти (табл. 3) свидетельствуют о том, что отвлечение внимания в основной экспериментальной серии было полным, и поэтому негативные различия в правой задневисочной области коры действительно связаны с возникновением НР.

Для разностных ССП (ДС минус КС) с помощью ИСА были выделены независимые компоненты и проанализирована локализация их источников. Два компонента с ЛП 200 и 240 мс локализованы в мозжечке, негативный компонент с ЛП 300 мс – в левой теменно-височной коре, позитивный компонент с латентностью 320 мс – в хвостатом ядре. Зрительный аналог НР с ЛП 130–180 мс локализовать не удалось. Сходные результаты по локализации для сознательной оценки длительности зрительных стимулов получены О.В Сысоевой (2004) с помощью МЭГ: компоненты ССП на короткий зрительный стимул 200 мс локализованы в хвостатом ядре и слуховой коре. Участие базальных ганглиев (Jeuptner et al., 1995; O'Boyle et al., 1995 и др.) и мозжечка (Ivry, 1996; Hazeltine et al., 1997 и др.) в процессах восприятия времени показано многими исследователями.

В серии «Дифференциальные пороги» исследована зависимость амплитуды НР от величины различий между стимулами. Дисперсионный анализ показал, что влияние величины стимульного отклонения (СО) на амплитуду НР не значимо. Испытуемых разделили на две группы по величине слуховых дифференциальных порогов. Группа 1 ($n = 19$) – относительный дифференциальный порог меньше 0,4 (при СС – 90 мс, ДС – 54 мс), т.е. СО 40 % для этой группы было надпороговым, а 20 % (СС – 90 мс, ДС – 72 мс) – пороговым. Группа 2 ($n = 12$) – СО 40 % пороговое, 20 % – подпороговое. Дисперсионный анализ показал значимое взаимодействие факторов «порог распознавания длительности», «величина отклонения» и «область отведения» ($F(14; 406) = 2,45$; $p = 0,003$, рис. 3). Наибольшая амплитуда компонента N150–300 (НР) во фронтальных отведениях наблюдалась при пороговых для распознавания длительностей. Для зрительных стимулов такой связи дифференциальных порогов с амплитудой НР не обнаружено.

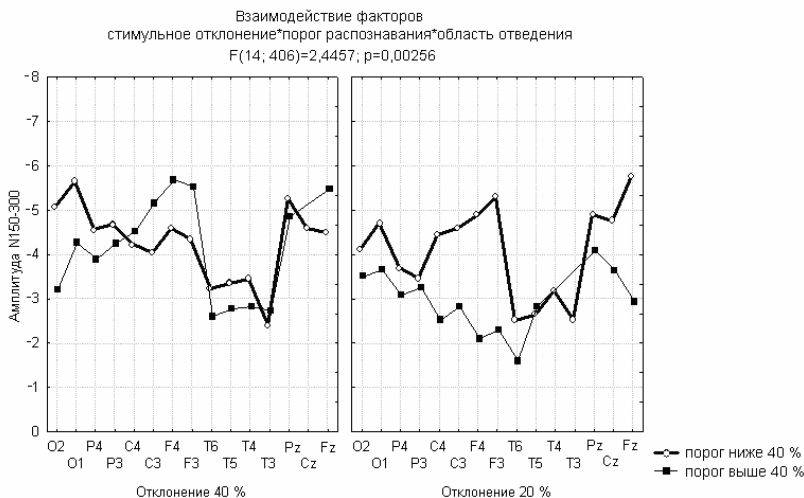


Рис. 3. Взаимосвязь дифференциального порога распознавания коротких слуховых стимулов и амплитуды НР (N150–300) при восприятии стимулов той же длительности в условиях отвлечения внимания

Как для слуховых, так и для зрительных стимулов, наиболее четкая НР обнаружена для коротких стимулов до 100 мс. Для стимулов до 200 мс значимая НР обнаружена в значительном количестве отведений, для стимулов 400 значимые различия обнаружены только для малого СО, для стимулов 1000 мс – только в левом височном отведении. Результаты наших исследований согласуются с работой Naatanen, Syssoeva, Takegata (2004), в которой наиболее четкая НР большой амплитуды была получена именно на короткие слуховые стимулы. Наши результаты не показали прямой зависимости амплитуды НР от величины различий между стимулами. Напротив, в случае пороговых для распознавания на осознанном уровне различий амплитуда НР увеличивалась, вызывая вторую, более позднюю негативность на участке 300–600 мс от начала стимула (рис. 4). При надпороговых различиях после НР следовала позитивная волна Р3а, связанная с включением непроизвольного внимания. Вероятно, в случае пороговых для распознавания различий поздняя НР отражает дополнительный этап обработки информации о длительности на автоматическом уровне.

2. Механизмы контролируемой сознанием обработки информации мозгом о длительности стимула. Серия «Слуховые» в условиях активного внимания к стимулам показала, что при различиях СС и ДС на 100 мс и более целевой стимул 200 мс распознавали 86–90 % испытуе-

мых ($\text{ЭУ} = 77\text{--}97\%$), а при СО 20 мс интервалы не распознавались. СО 50 мс было пороговым для распознавания.

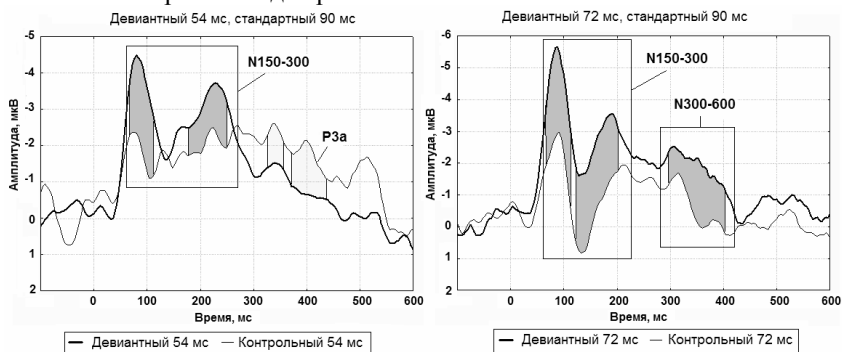


Рис. 4. Ранняя (N150–300) и поздняя (N300–600 мс) слуховая НР в отведении Fz ($n = 32$). Заштрихованы значимые различия между ССП ($p < 0,05$)

Известно, что компонент процессная негативность (ПН) (Наатанен, 1998) получают вычитанием из ССП на целевой стимул из ССП на такой же стимул в условиях игнорирования. Поточечное сравнение ССП на ДС в условиях активного внимания и в его отсутствие показало, что ПН во фронтальных и центральных отведениях, появлялась во всех блоках со стимулами 100–200, 150–200, 180–200 и 300–200 мс (рис. 5).

Дисперсионный анализ разностных ССП показал, что амплитуда ПН не зависит от величины СО . При сравнении амплитуды ПН для разных временных различий между целевым и игнорируемым стимулами обнаружено, что амплитуда ПН больше в левом полушарии ($F(1; 9) = 5,94$; $p = 0,03$). Данные о преобладании ПН в левом полушарии не согласуются с большей частью литературных данных, связывающих ПН с правой фронтальной корой (Okita, Konishi, Inamori, 1983; Naatanen, Gaillard, 1983). Однако в этих работах использовались другие признаки стимула: частота тона, громкость, локализация в пространстве. Вероятно, ПН, связанная с анализом длительности стимула, действительно имеет другое пространственное распределение. Установлено, что амплитуда ПН больше у испытуемых, точнее распознающих длительность стимулов ($r = 0,59 \div 0,73$ для блоков со стимулами 100–200, 150–200, 300–200 мс).

Начиная с 350 мс от начала стимула в блоках 100–200, 150–200, 400–200, 300–200 и 250–200 мс в ССП на целевой ДС во всех отведениях наблюдался значимый позитивный сдвиг потенциала с максимумом 5 мкВ на 380–410 мс от начала стимула в отведениях C3 и Pz, соответствующий P3б и отражающий категоризацию стимула (Иваницкий, 1999).

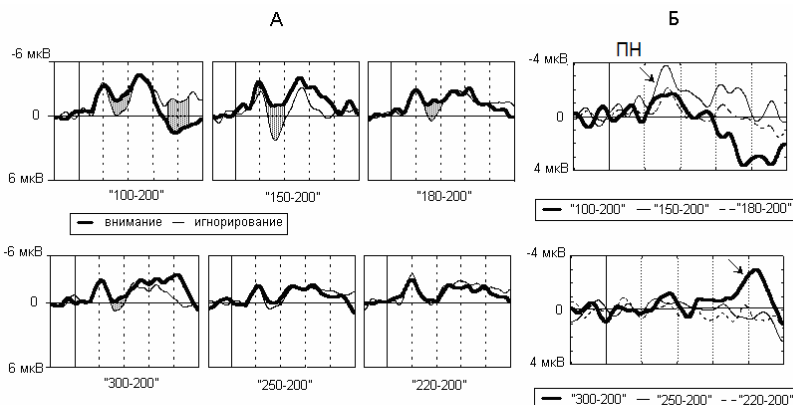


Рис. 5. А – среднегрупповые ($n = 22$) ССП в отведении F3 на ДС длительностью 200 мс в условиях активного внимания (целевой стимул) и в его отсутствие, при разной длительности СС. Б – разностные ССП (целевой ДС минус ДС в отсутствие внимания) в этом же отведении

Для серии «Зрительные» в условиях активного внимания обнаружено, что только в блоках 100–200 и 400–200 мс ЭУ значительно отличается от пороговой ($p < 0,05 \div p < 0,01$, Т-критерий). Установлено, что точность распознавания длительности слуховых стимулов существенно выше ($p < 0,05 \div 0,001$) точности распознавания длительности зрительных стимулов.

При сравнении ССП на ДС в условиях активного внимания и в его отсутствие различия, связанные с появлением ПН в условиях внимания на участке 200–400 мс от начала стимула, наблюдались при всех значениях СО во фронтальных и центральных отведениях. Установлено значимое взаимодействие факторов величины СО и области отведения ($F(12; 84) = 2,09$; $p = 0,02$), связанное с тем, что во фронтальных, центральных и теменных областях амплитуда ПН увеличивалась при большем СО (стимулы 400–200 и 100–200 мс).

Таким образом, селективное внимание к длительности слуховых и зрительных стимулов в диапазоне до 400 мс на участке 200–400 мс от начала стимула вызывают негативную волну ССП «процессная негативность» на целевой стимул, связанную с активацией фронтальных зон коры. Для слуховой модальности амплитуда ПН не зависит от величины различий между стимулами, больше в левом полушарии по сравнению с правым и у испытуемых, точнее распознающих длительность стимулов. Для зрительной модальности амплитуда ПН растет с увеличением временных различий между целевым и нецелевым стимулами.

3. Сходство и различие механизмов отсчета времени для интервалов разной длительности. Зависимость точности распознавания от длительности стимулов исследована в серии «Дифференциальные пороги распознавания» и «Дифференциальные пороги» (диапазон исследуемых интервалов 50–1000 мс). Согласно закону Вебера, можно было ожидать прямо пропорциональной зависимости величины абсолютного дифференциального порога от длительности стандартного стимула (рис. 6). Для выявления зависимости порогов от длительности и индивидуальных особенностей проведен линейный регрессионный анализ. Оказалось, что индивидуальный фактор не вносит значимого вклада в уравнение регрессии (критерий Фишера, $p > 0,1$). Уравнения регрессии (рис. 6) описывают 73,7 % дисперсии для слуховых стимулов и 79,2 % – для зрительных. Однако зависимость порога в относительных единицах (отношение величины абсолютного порога к длительности СС) от длительности СС, не является константой, как это можно было ожидать, исходя из закона Вебера. При построении моделей для относительных порогов оказалось, что линейная регрессия объясняет не более 5 %, а экспоненциальная модель – не более 15 % дисперсии.

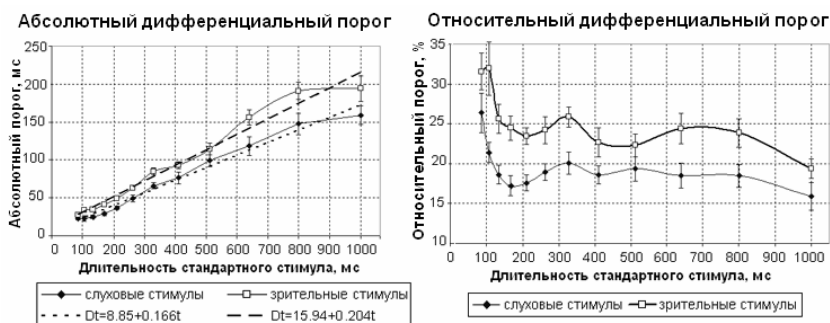


Рис. 6. Зависимость абсолютных и относительных дифференциальных порогов восприятия времени от длительности стандартного стимула и модальности, $n = 15$

При длительности стандартного стимула менее 170 мс для слуховых и менее 210 мс для зрительных стимулов наблюдается экспоненциальный рост относительных порогов, в точке 170 мс для слуховых и 210 мс для зрительных стимулов – локальный минимум. Затем относительный порог растет, и в точке 330 мс для зрительных и слуховых стимулов наблюдается локальный максимум, после чего при длительности 400–500 мс порог вновь снижается. Как для зрительной, так для слуховой модальности при длительности стандартного стимула 1000 мс относительный порог

достоверно ниже, чем для всех остальных длительностей. Дисперсионный анализ показал значимое влияние фактора длительности СС на величину относительных дифференциальных порогов ($F(11; 168) = 4,84$; $p < 0,001$).

Серия «Дифференциальные пороги» показала, что форма ССП на участке 150–500 мс как для слуховых, так и для зрительных ССП в отсутствии внимания существенно зависит от длительности стимула. На рис. 7 представлен среднегрупповой ССП в отведении Fz. Подобная зависимость наблюдается и для других отведений, но наиболее выражена для фронтальных. На участке 200–500 мс от начала стимула был выделен компонент N200–500 как максимальная негативность на этом участке. Анализ зависимости амплитуды N200–500 от длительности стимулов показал, что наибольшая амплитуда для слуховых стимулов наблюдается в диапазоне длительностей 100–200 мс, а для зрительной – в диапазоне 150–250 мс, т.е. на участках наибольшей чувствительности к различию стимулов по длительности по результатам исследования дифференциальных порогов распознавания. Вероятно, этот автоматический механизм кодирования длительности может быть основой для мозговых процессов, связанных с сознательной оценкой длительности.

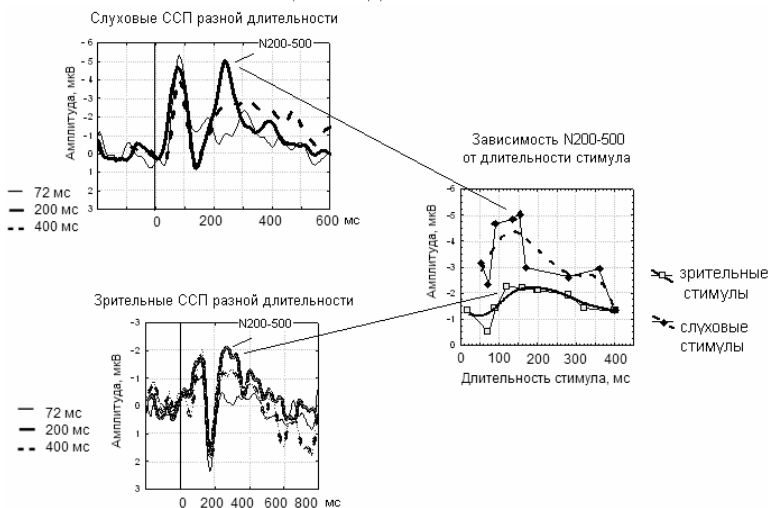


Рис. 7. Зависимость формы ССП в отведении Fz от длительности слуховых и зрительных стимулов ($n = 31$)

4. Сходство и различие механизмов восприятия интервалов, заданных сигналами разных модальностей. По результатам серий «Слуховые» и «Зрительные» обнаружено, что точность распознавания звуко-

вых интервалов выше точности распознавания зрительных интервалов (см. п. 2).

Детально точность восприятия интервалов, задаваемых сигналами разных модальностей, исследована в серии «Дифференциальные пороги распознавания». Как ожидалось, дифференциальные пороги для зрительной модальности оказались выше, чем для слуховой. В среднем относительный дифференциальный порог составляет $24,98 \pm 1,04$ % для зрительной модальности и $19,25 \pm 0,76$ % для слуховой, что подтверждает и дисперсионный анализ ($F(1; 13) = 11,46$; $p = 0,005$).

Обращает на себя внимание сходная для слуховой и зрительной модальности форма зависимости относительных порогов от длительности СС. Дисперсионный анализ показал, что взаимодействие факторов длительности и модальности не значимо ($F(11; 168) = 1,04$; $p = 0,4$), что свидетельствует об общности механизмов оценки длительности для слуховой и зрительной модальностей.

Сходство и различие механизмов восприятия интервалов, задаваемых стимулами разных модальностей исследовано также при восприятии ритма. Обнаружено, что форма ССП на воспроизведение звукового ритма обнаруживает сходство с ССП на прослушивание ритма, причем это сходство наблюдается как при наличии звукового сопровождения, так в его отсутствие. Во фронтальных и центральных отведениях у 75–89 % испытуемых наблюдаются значимые положительные корреляционные связи между ССП на прослушивание и воспроизведении ритма (рис. 8). В отличие от серий со звуковым ритмом форма ССП на воспроизведение ритма не обнаруживает сходства со зрительными ССП при запоминании ритма. Некоторые литературные данные подтверждают возможность возникновения подобного слуховому потенциала в отсутствие слухового стимула. Например, подобный слуховому ССП регистрируют при пропуске стимула (Наатанен, 1998). Вероятно, возникновение потенциалов, подобных слуховым, в случае, когда звук отсутствует, свидетельствует о том, что ритм звуковых стимулов запоминается и извлекается из памяти как целостный образ, включающий как интервал времени, так и звук, которым задавался ритм. При воспроизведении ритма зрительных стимулов испытуемый ориентируется только на временные характеристики ритма. Обращение к рабочей памяти для контроля воспроизводимого интервала отражается в ССП как усиление негативности на участке 200–500 мс от нажатия на клавишу и, вероятно, по психофизиологической значимости сходно с компонентом ПН. Наиболее скоррелированными оказались ССП на прослушивание и воспроизведение ритма во фронтальных отведениях, что свидетельствует об участии фронтальных ассоциативных областей коры в воссоздании запомненного образа.

5. Механизмы актуализации долговременной памяти при восприятии интервалов времени. Адекватность выбранных моделей обращения к долговременной памяти для серий с отмериванием интервалов тщательно проверена. В серии «Отмеривание с ОС» (п. 6), предполагающей процесс обучения, происходит снижение относительной ошибки, но увеличение вариабельности отмеривания интервалов, что свидетельствует о попытках испытуемого скорректировать текущее выполнение задания. В случае если модель адекватна, ожидались следующие изменения в опытных сериях по сравнению с контрольной: 1) снижение вариабельности интервалов; 2) влияние величины предшествующего интервала на отмеривание текущего; 3) повышение точности выполнения задания в контрольной серии и отсутствие этого эффекта в опытной серии.

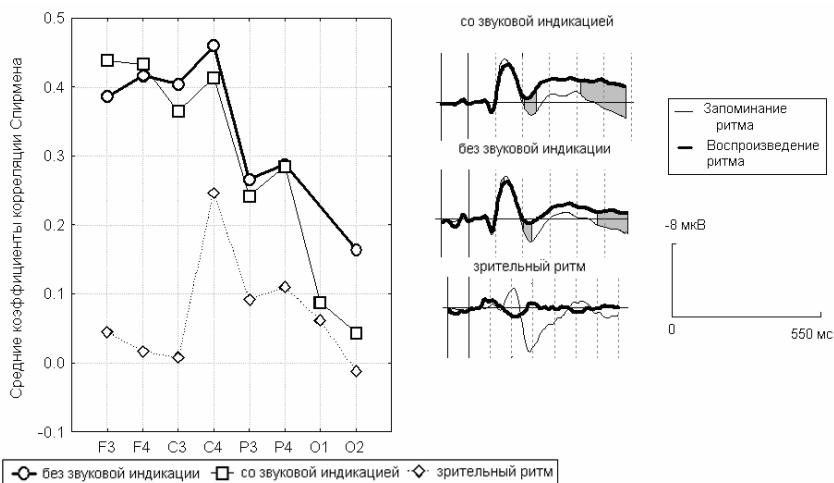


Рис. 8. Слева – корреляционные связи между ССП на предъявление и воспроизведение ритма: без звукового сопровождения ($n = 34$), со звуковым сопровождением ($n = 28$), зрительный ритм ($n = 32$). Справа – среднегрупповые ССП при запоминании и воспроизведения ритма звуковых и зрительных стимулов в отведении F4

Обнаружено, что в серии «Отмеривание со сложным КЗ» значительно снижалась в среднем в 2 раза дисперсия отмеривания всех интервалов ($p < 0,05 \div 0,01$) по сравнению с контролем. В то же время вариабельность в сериях «Отмеривание-воспроизведение» и «Отмеривание со сложным КЗ» не отличалась (147599 и 145985 мс²). Для контрольной серии обнаружено влияние величины предшествующего интервала на моторное исполнение текущего ($p = 0,0006$, критерий Вилкоксона), в серии

«Отмеривание со сложным КЗ» такого влияния не обнаружено ($p = 0,6$). В сериях «Отмеривание со сложным КЗ» и «Отмеривание-воспроизведение» относительная ошибка отмеривания первых и последних десяти интервалов не отличалась ($p = 0,77$ и $p = 0,3$), то в контрольной серии к концу выполнения задания точность повышалась ($p < 0,05$). Таким образом, можно утверждать, что выбранные модели «Отмеривание со сложным КЗ» и «Отмеривание-воспроизведение» адекватны с точки зрения исследования процессов обращения к долговременной памяти при восприятии интервалов времени.

В серии «Отмеривание со сложным КЗ» предполагалось выделить компоненты ССП, связанные с обращением к долговременной памяти. При сравнении ССП на стимулы, требующие отмеривания, и стимулы, требующие выполнения КЗ, значимые различия обнаружены для компонентов N70 (70 мс от начала стимула) P450–370 и N250–150 (за 450–370 и 250–150 мс до первого нажатия при выполнении задания) (рис. 9А). В контрольной серии подобных различий между ССП не выявлено (рис. 9Б).

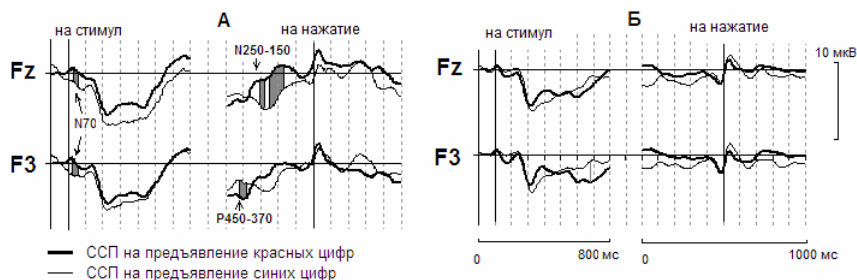


Рис. 9. Среднегрупповые ($n = 39$) ССП на предъявление зрительных стимулов – цифр разного цвета в серии «Отмеривание со сложным КЗ» (А) и в контроле (Б)

Чтобы отделить компоненты, связанные с опознанием стимула и его релевантностью, а также отделить компоненты, связанные с обращением к памяти, от модально специфических зрительных и моторных компонентов, проанализированы различия ССП между «Отмериванием со сложным КЗ» и контролем (рис. 10). На начало стимула выделен разностный компонент PN200–500 со сходной топографией и амплитудой при отмеривании и выполнении КЗ. Сходные различия ССП при выполнении разных заданий по сравнению с контролем и отсутствие значимых отличий по латентному периоду моторного ответа ($807,93 \pm 21,14$ и $783,83 \pm 17,32$ мс) свидетельствуют о том, что этот компонент связан с выбором и формированием моторной программы.

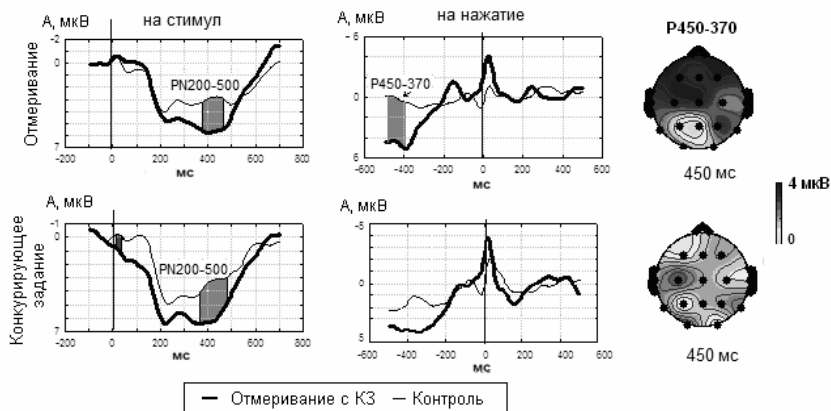


Рис. 10. Среднегрупповые ($n = 19$) ССП на предъявление зрительных стимулов при отмеривании и выполнении конкурирующего задания по сравнению с контролем в отведении F4. Топография разностного компонента P450–370 («Отмеривание со сложным КЗ» минус контроль)

По компоненту N250–150 для отмеривания и КЗ значимых различий между опытной и контрольной сериями не выявлено. Разностный компонент P450–370 при отмеривании имеет значимо большие значения амплитуды во фронтальных зонах мозга по сравнению с амплитудой того же компонента при выполнении КЗ. Следовательно, позитивный компонент, возникающий за 450–370 мс до нажатия на клавишу при отмеривании интервала, является коррелятом обращения к долговременной памяти для извлечения СЭВ. Эти результаты находят некоторое подтверждение в литературе. Большинство исследователей связывают процесс вспоминания с появлением позитивного компонента на участке 400–800 мс от начала стимула (Paller, 2001; Schweinberger, et al., 2002 и др.).

Сравнение ССП на стимулы одного цвета в случае, когда требуется выполнить моторное задание на время (серия «Отмеривание-воспроизведение»), и в случае, когда требуется только различение цветов (контроль), позволяет отделить модально специфические компоненты и компоненты, связанные с выбором цвета, от компонентов, отражающих обработку временной информации. Основные различия ССП при отмеривании и воспроизведении интервалов по сравнению с контролем обнаружены на участках 100–200 (PN100–200), 500–700 (P500–600 для отмеривания и N500–700 для воспроизведения интервалов) мс от начала стимула, а также перед нажатием на клавишу и после него (PN500–0–500 при отмеривании, N500–0–500 при воспроизведении) (рис. 11).

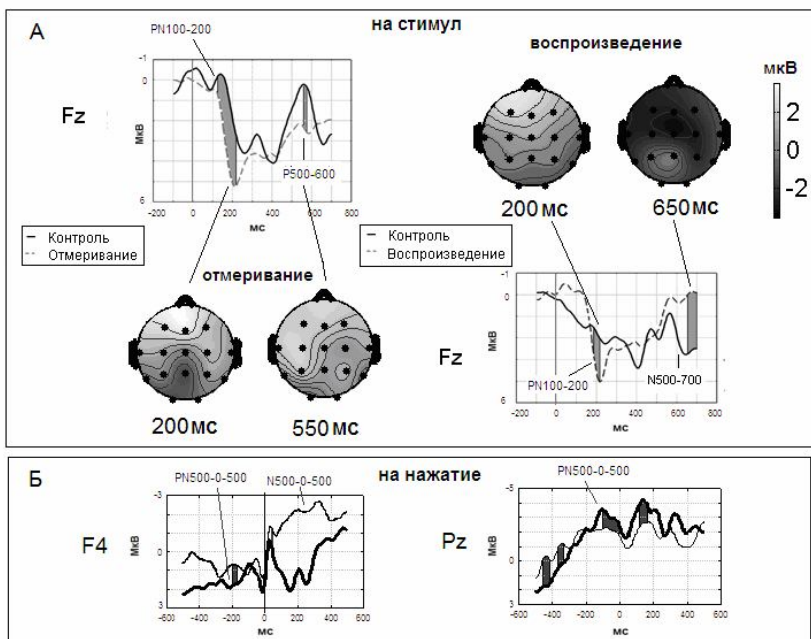


Рис. 10. Среднегрупповые ($n = 39$) ССП и топография разностных компонентов («отмеривание-воспроизведение» минус контроль)

Компонент PN100–200 имеет одинаковую амплитуду и топографию для отмеривания и воспроизведения, и поэтому не связан с актуализацией долговременной памяти. На участке 500–700 мс для отмеривания и воспроизведения интервалов выделяются компоненты разной топографии и полярности – фронтально-центральный позитивный компонент P500–600 при отмеривании и фронтально-центральный негативный компонент N500–700 при воспроизведении.

Следовательно, процесс обращения к долговременной памяти отражает компонент P500–600. Подобные позитивные различия были выявлены для серии «Отмеривание со сложным КЗ» – компонент P450–370. Компонент PN500–0–500, аналогичный по своей топографии P500–600, может быть продолжением процесса обращения к долговременной памяти. В работе (Портнова, Балашова, Вартанов, 2006) авторы предполагают, что испытуемые при отмеривании после первого нажатия клавиши выбирали психологическую точку отсчета и «предвосхищали» отмериваемый интервал, а перед вторым нажатием непосредственно осуществляли отмеривание. В случае, когда перед испытуемым стоит сложный выбор мо-

торной программы, обращение к памяти может происходить до первого нажатия.

Выделены этапы отмеривания интервалов: «анализ физических характеристик стимула»; «категоризация стимула и выбор моторной программы» (P200–500 для серии «Отмеривание со сложным КЗ» и P100–400 для серии «Отмеривание-воспроизведение»); «обращение к СЭВ в долговременной памяти» (P500–600 на начало зрительного стимула-квадрата и P450–370 перед нажатием при отмеривании); «перевод СЭВ в рабочую память и коррекция моторной программы» (N250–150 и PN500–0 перед нажатием на клавишу); «моторное исполнение и контроль моторной программы посредством сличения выдерживаемого интервала с СЭВ» (моторный потенциал и следующая за ним негативная волна, аналог ПН).

С помощью ИСА изучена компонентная структура ССП на каждый из стимулов. Для части компонентов ССП удалось локализовать внутримозговые источники с помощью метода единичного эквивалентного диполя. Так, для «Отмеривания с КЗ» негативный компонент, возникающий за 140 мс перед нажатием на клавишу «пробел» при отмеривании длительности локализуется в сингулярной коре правого полушария, компонент с ЛП 170 мс после нажатия – в левой моторной коре.

Механизмы обращения к долговременной памяти изучены при оценке интервалов, заданных звуковыми и зрительными стимулами. Обнаружено, что звуковая субъективная секунда в большей степени соответствует интервалу 0,5 с, чем интервалу 1 с. При сравнении ССП в серии «Оценка звуковых» на звуковые стимулы, длительность которых необходимо было оценить, и ССП на такие же стимулы в контроле (рис. 12) выявили значимые различия ССП на трех участках. Для интервалов 0,5 и 1 с наиболее ранними являются позитивные волновые различия с ЛП около 100 мс (P70–150 и P100). Для всех стимулов выделяется негативный разностный компонент, продолжительность пропорциональна длительности оцениваемого интервала (кроме интервала 2 с): N300–500 для 0,5 с; N300–500 и N500–800 для 1 с; N150–600 и N1000–1300 для 1,5 с; N185–600 для 2 с. Этот компонент был интерпретирован как «процессная негативность» (Наатанен, 1998) – компонент, связанный со сличением стимула с эталоном. Наиболее характерным признаком принятия решения о том, что интервал 0,5 с является целевым (т.е. соответствует субъективной секунде), является позитивный сдвиг потенциала большой амплитуды с пиковой латентностью 900 мс от начала стимула (P750–1000). Эта волна соответствует хорошо известному компоненту P36 на целевой стимул (Иваницкий, 1999) связанному с категоризацией стимула, принятием решения. Компонент P70–150 может быть как изменением обязательных компонентов N1 и P2, так и разностным компонентом, связанным с вспо-

минанием СЭВ. Согласно литературным данным, амплитуда обоих компонентов N1 и P2 увеличивается при внимании к стимулу (Наатанен, 1998). В опытной серии уровень внимания, очевидно, был более высоким, но амплитуда N1, напротив, уменьшается. Значит обнаруженный позитивный разностный компонент может быть коррелятом обращения к долговременной памяти. Вторым аргументом в пользу этого предположения является логическая последовательность этапов оценки длительности. Этапу сличения длительности с эталоном (N300–500) должно предшествовать обращение к памяти для извлечения СЭВ. Таким образом, для оценки звуковых стимулов коррелятом обращения к памяти является позитивный компонент P70–150. Выделены этапы оценки звуковых интервалов: «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).

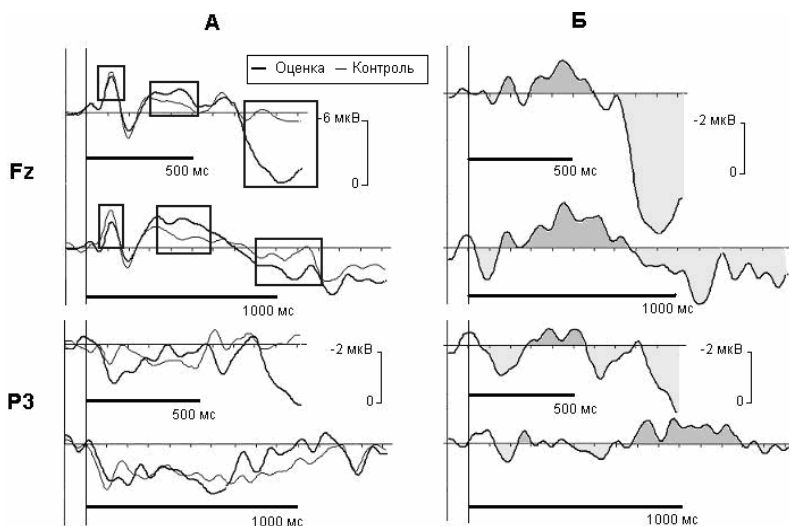


Рис. 12. Среднегрупповые (А) и разностные (Б) ССП (n = 19) на звуковые стимулы 0,5 и 1 с. Рамкой отмечены значимые различия между ССП ($p < 0,05$)

На звуковой стимул длительностью 1 с компонент с ЛП 655 мс локализован в сингулярной коре левого полушария, компонент с ЛП 720 мс – в заднетеменной коре левого полушария, компонент с ЛП 1070 мс (после окончания звукового стимула) – в префронтальной коре правого полуша-

рия, компонент с ЛП 1500 мс (500 мс после окончания интервала, что совпадает с нажатием на клавишу) – в моторной коре.

В серии «Оценка зрительных» значимые позитивные различия между ССП в опытной и контрольной сериях для всех исследуемых интервалов наблюдаются на участке от 200 с начала предъявления стимула. Эти различия продолжают вплоть до окончания наблюдаемого промежутка. С помощью ИСА проведен анализ компонентов ССП на зрительные стимулы, длительность которых необходимо было оценить. Для всех стимулов, требующих оценки длительности, компонент с ЛП 220–260 мс имеет источник, расположенный в левой латеральной части мозжечка. Источники компонентов с ЛП 300–330 мс локализованы в сингулярной коре (для стимула длительностью 400 мс), а также в задневисочной коре (для стимула длительностью 600 мс). Для компонентов с ЛП 533 и 561 мс ССП на стимул длительностью 400 мс пара эквивалентных диполей локализуется в задневисочной коре и полушариях мозжечка соответственно. Для компонента с ЛП 585 мс и 662 мс ССП на стимул длительностью 600 мс пара эквивалентных диполей локализуется в передневисочной и сингулярной коре. Полученные результаты подтверждаются литературными данными. В частности, в ряде исследований отмечаются качественные различия в восприятии интервалов больше и меньше 1,5–2 с (Ivry, Keele, 1989; Ivry, Mangles, 1997 и др.). Имеются данные о том, что при восприятии коротких (меньше 1 с) (Jeupner et al., 1995, Hazeltine et al., 1995) интервалов основную роль играет мозжечок.

Выделены этапы оценки длительности коротких зрительных стимулов: «восприятие длительности стимула» (100–550 мс для стимулов 600 мс); «поиск и извлечение СЭВ из долговременной памяти, сравнение СЭВ с длительностью предъявленного сигнала», «принятие решения, вербализация и озвучивание результата оценки».

6. Процессы обучения при восприятии времени изучались в сериях «Отмеривание с ОС» и «Воспроизведение с ОС» (табл. 2). Как ожидалось, обратная связь повышает точность воспроизведения и отмеривания интервалов. Относительная ошибка воспроизведения интервалов 800 мс снизилась с 20 до 2 % ($p < 0,01$), для интервалов 200 мс снизилась со 128 до 43 % (хотя статистически незначимо, $p = 0,09$). При отмеривании ОС снизила относительную ошибку для интервалов 800 мс с 32 до 2 % ($p < 0,05$), а для интервалов 200 мс – с 65 до 35 %, но также незначимо ($p = 0,09$).

Обнаружено, что процесс обучения может происходить как за счет коррекции СЭВ (в случае воспроизведения интервала – коррекции эталона, представленного следом кратковременной памяти), так и за счет улучшения моторного исполнения. Вклад моторной и временной компо-

ненты в процесс обучения может быть проанализирован с точки зрения модели Wing-Kristoferson (Wing, Kristofferson, 1973). Если снижение ошибки воспроизведения или отмеривания в течение опыта сочетается со снижением вариабельности – обучение происходит за счет моторного компонента. Если снижение ошибки сочетается с увеличением вариабельности – за счет коррекции СЭВ.

Установлено, что в серии «Воспроизведение с ОС» в течение опыта увеличение точности для интервалов 200 мс связано с моторным компонентом ($F(4; 45)=2,94$; $p=0,03$), а для интервалов 800 мс ($F(4; 45)=3,95$; $p=0,008$) – с коррекцией внутреннего эталона в рабочей памяти. В отсутствие обратной связи увеличения точности воспроизведения в течение опыта не происходит. Анализ ССП показал, что усиление моторного контроля при наличии обратной связи для стимулов 200 мс связано с активацией центральных зон коры левого полушария, а увеличение нагрузки на рабочую память для стимулов 800 мс – с активацией правой фронтальной зоны коры.

При наличии ОС точность отмеривания (серия «Отмеривание с ОС») интервалов 800 и 200 мс повышается за счет формирования нового субъективного эталона времени, поскольку для обоих интервалов вариабельность в течение опыта не изменяется ($F(4; 45)=0,57$; $p=0,67$ для 800 мс; $F(4; 45)=1,55$; $p=0,21$ для 200 мс). Этот процесс проявляется в ССП как негативный сдвиг потенциала в правой фронтальной коре и позитивный сдвиг потенциала в правой теменной коре. Полученные изменения ССП, вероятно, отражают включение рабочей памяти в процесс формирования нового эталона и перевод этих сведений в долговременную память.

В отсутствие ОС для интервалов 800 мс также происходит коррекция СЭВ ($F(4; 45)=3,38$; $p=0,02$). Точность отмеривания этих интервалов повышается за счет обращения к секундному эталону в долговременной памяти (позитивный сдвиг потенциала во фронтальных зонах коры) и сопоставления его с предшествующим моторным исполнением в рабочей памяти (негативный сдвиг потенциала в левой фронтальной коре). Для интервала 200 мс вариабельность отмеривания снижается в течение опыта ($F(4; 45)=2,97$; $p=0,03$), следовательно, повышение точности происходит за счет моторной компоненты, что проявляется в ССП как негативный сдвиг потенциала в правой фронтальной коре и позитивный сдвиг потенциала в правой теменной коре.

Локализация эквивалентных диполей для компонентов разностных ССП («Воспроизведение с ОС» минус контроль) показала, что для интервалов 200 мс три источника локализованы в правой верхней префронтальной коре, а также нижней правой и левой префронтальной коре (с ЛП 50, 115 и 400 мс), что хорошо согласуется с литературными данными об

участии префронтальной коры в поддержании высокого уровня внимания, в том числе в задачах на время (Eagelman D. M. et al., 2005). Один источник с ЛП 225 мс локализован в нижней затылочно-височной коре. Для стимулов длительность 800 мс удалось локализовать только один диполь с ЛП 225 мс в сингулярной коре правого полушария. Разностный компонент с ЛП 270 мс (ССП на стимул 800 мс минус ССП на стимул 200 мс), связанный с длительностью стимула, локализован с помощью модели пары эквивалентных диполей в базальных ганглиях.

7. Зависимость процессов восприятия времени от индивидуальных особенностей интеллекта, темперамента, памяти и внимания. Установлено, что испытуемые с высокими показателями G-IQ более стабильно воспроизводили интервалы 200 и 800 мс в серии «Воспроизведение с ОС» ($r = -0,37 \div -41$; $p < 0,05$). Испытуемые с более высокими M-IQ менее стабильно воспроизводили интервалы 800 мс в серии без обратной связи ($r = 0,83$; $p < 0,01$). Для этих же серий обнаружено, что у лиц с высоким уровнем интеллекта компонент P400 (P36) более выражен во фронтальных и центральных областях, чем у лиц с более низким уровнем интеллекта ($F(6; 78) = 3,02$; $p < 0,01$). Испытуемые с высокими показателями экстраверсии показали большую, чем интроверты, вариабельность воспроизведения интервалов 800 мс в серии с обратной связью ($r = 0,43$; $p < 0,05$). Лица с высоким уровнем нейротизма воспроизводили меньшие по длительности интервалы для эталона 800 мс ($r = -0,64$; $p < 0,05$).

Корреляционные связи между интеллектом и темпераментом с одной стороны и характеристиками ССП и точности восприятия времени с другой стороны позволили взять эту выборку в качестве исходных данных для построения прогнозных моделей с помощью нейросетей и разработки приложения «Нейропрогноз». На рис. 13 показан прогноз уровня G-IQ с помощью нескольких нейросетевых моделей.

Индивидуальные особенности темперамента, памяти и внимания повлияли на предполагаемые корреляты обращения к долговременной памяти и точность отмеривания и оценки длительности. Испытуемые с лучшими показателями слуховой и зрительной долговременной памяти на числа менее стабильно отмеривают интервалы времени ($r = 0,34 \div 0,47$; $p < 0,05 \div 0,01$), и у этих же испытуемых наблюдаются меньшие амплитуды компонентов обращения к памяти ($r = -0,47 \div -0,59$; $p < 0,05 \div 0,01$). Наибольшую стабильность отмеривания интервалов показывают испытуемые с лучшими показателями образной памяти ($r = -0,48$; $p < 0,05$), у этих же испытуемых наблюдаются большие амплитуды этих компонентов ($r = 0,53$; $p < 0,05$). Для всех выделенных компонентов корреляционные связи наблюдаются преимущественно в теменных и височных отведениях (Pz, P4, T5). Вероятно, оптимальным для более быст-

рого и точного выполнения задач на время является включение дополнительных областей коры (теменных и левой задневисочной) в процессы актуализации долговременной памяти.

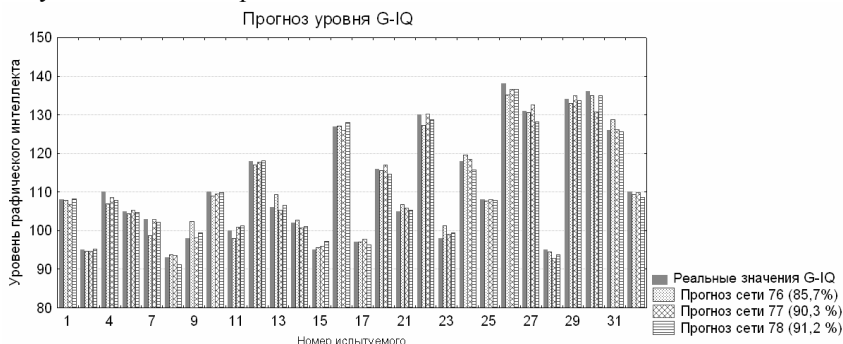


Рис. 13. Наблюдаемые и прогнозные значения уровня графического интеллекта для 29 испытуемых. В скобках указан процент объясненной дисперсии

Для показателей внимания в сериях, посвященных исследованию обращения к долговременной памяти, обнаружено меньшее количество значимых корреляционных связей с характеристиками ССП. Лучшие показатели устойчивости концентрации внимания сочетаются с меньшими амплитудами P70–150 ($r = -0,47$, $p < 0,05$; в Cz, F3) и P500–600 ($r = -0,34$; $p < 0,05$; в O2), но большей амплитудой P450–370 ($r = 0,54 \div 66$; $p < 0,05$, в F4 и O2). Вероятно, обнаруженная зависимость объясняется различиями в сложности предъявляемых стимулов. Для анализа стимулов-цифр разного цвета (тип задания определяется двумя признаками стимула) требуется большая концентрация внимания, чем для анализа стимулов-квадратов разного цвета (тип задания определяется одним признаком) или простых звуковых стимулов. Большая скорость внимания сочетается с меньшими амплитудами P70–150 в теменных ($r = -0,54 \div -0,56$; $p < 0,05$; в P3 и Pz) и P450–370 в левом задневисочном отведении ($r = 0,46$; $p < 0,05$; в T5), но большей амплитудой P70–150 в центральных областях коры ($r = 0,48$; $p < 0,05$, в Cz). Корреляционные связи разного знака для моторной и теменной ассоциативной зон, вероятно, объясняются ориентированностью на быстроту моторного ответа у лиц с большей скоростью внимания и, как следствие, большей активацией моторных областей. Значимых корреляционных связей между показателями точности восприятия времени и показателями внимания не обнаружено.

Для этих же серий обнаружено, что высокий уровень нейротизма сочетается с большей вариабельностью как отмеривания, так и воспроизведения интервалов ($r = 0,49$ и $r = 0,44$ соответственно, $p < 0,01$). Испытуе-

мые с высокими показателями экстраверсии ($r = 0,49 \div 0,79$; $p < 0,05 \div 0,001$; в F3, F4, Cz, P4, T5, T6, O2) и нейротизма ($r = 0,54$; $p < 0,05$; в Pz) характеризуются также более высокими значениями амплитуд компонента P450–370.

Проанализировано влияние индивидуальных особенностей на автоматические и контролируемые сознанием процессы различения стимулов по длительности. Обнаружена отрицательная корреляционная связь порога различения звуковых интервалов 1000 мс с уровнем G-IQ ($r = -0,44$; $p < 0,01$) и положительная корреляция этих же интервалов с кратковременной зрительной памятью на числа ($r = 0,49$; $p < 0,01$). Обнаружена отрицательная корреляционная связь порогов восприятия длительности зрительных стимулов 330 мс с кратковременной образной памятью ($r = -0,38$; $p < 0,05$) и зрительных стимулов 90 мс с долговременной образной памятью ($r = -0,40$; $p < 0,05$), положительная корреляционная связь восприятия зрительных стимулов 400 мс с долговременной зрительной памятью на числа ($r = 0,43$; $p < 0,05$).

Для кратковременной зрительной памяти на числа обнаружены положительные корреляции с амплитудой НР ($r = 0,36 \div 0,51$; $p < 0,05 \div 0,001$), а для долговременной и кратковременной образной памяти – отрицательные ($r = 0,37 \div 0,46$; $p < 0,05 \div 0,01$).

Обнаружены также положительные корреляции амплитуды поздней слуховой НР с устойчивостью концентрации внимания ($r = 0,46$; $p < 0,01$; в С3, Т4) и скоростью переработки информации ($r = 0,38 \div 0,39$; $p < 0,05$; в Р3 и Рz), а также положительные корреляции уровня экстраверсии с амплитудой ранней и поздней слуховой НР ($r = 0,39 \div 0,50$; $p < 0,05 \div 0,001$, в Cz, Т6).

Таким образом, наибольшие преимущества по точности восприятия времени и выполнения моторных задач на время дают высокие показатели образной памяти и невербального интеллекта (G-IQ). Эта зависимость выявлена для серий, где исследовалось обучение выполнению моторных задач на время, процессов обращения к долговременной памяти, автоматических процессов обработки информации. Образная память и невербальный интеллект также связаны с амплитудой компонентов ССП, отражающих процессы восприятия времени. Причем эти взаимосвязи выражаются не в увеличении абсолютных амплитуд компонентов, а во включении дополнительных теменных и задневисочных областей коры в процесс восприятия времени и снижении амплитуды НР, что, вероятно, связано с меньшим порогом распознавания на осознанном и автоматическом уровне кодирования длительности.

Связь исследуемых компонентов ССП с темпераментом и показателями внимания другая. Высокие показатели экстраверсии и нейротизма, а

также скорости и устойчивости концентрации внимания связаны с абсолютным увеличением амплитуд НР и компонентов обращения к долговременной памяти, что не приводит к увеличению точности (большая вариабельность при отмеривании в сериях, посвященных обучению и долговременной памяти, отсутствие влияние на пороговые характеристики распознавания интервалов). Вероятно, эта связь означает высокий уровень активации при выполнении заданий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследований показали, что восприятие интервалов в диапазоне длительностей до секунды обеспечивается разными мозговыми механизмами в различных временных диапазонах, сходными для слуховой и зрительной модальности (рис. 14).

Первый из диапазонов включает длительности до 100 мс для слуховых и до 110–120 мс для зрительных стимулов. В этом диапазоне наблюдаются самые высокие величины дифференциального порога различения длительности интервалов. Вероятно, такой ультракороткой длительности недостаточно для интеграции целостного образа стимула. Это связано с недостаточностью времени динамической модификации нейросети путем создания синаптического облегчения для прохождения первичной сенсорной информации. Результатом такого «обучения» является создание образа, т.е. нервной модели стимула по Е.Н. Соколову (Соколов, 1981, 1995). В этом диапазоне, вероятно, работает автоматический механизм кодирования длительности, вовлекающий задневисочные области коры, представленный полимодальными ассоциативными нейронами-детекторами длительности 2-го и 3-го слоя задневисочной коры. Нейроны-детекторы более высокого уровня интеграции этих областей коры реагируют на изменение ритмических последовательностей стимуляции, что проявляется в НР на изменение регулярности предъявляемых стимулов по длительности.

Во втором диапазоне длительностей (100–250 мс для слуховых, 110–250 мс для зрительных) наблюдаются самые низкие величины дифференциального порога различения длительностей. В этом диапазоне длительность достаточна для интеграции целостного образа. На этом этапе подключается вторая структура мозга, участвующая в восприятии времени – мозжечок. Совместная работа указанных структур мозга с фронтальной корой в качестве интегратора обеспечивает более точную оценку интервалов длительностью 150–250 мс.

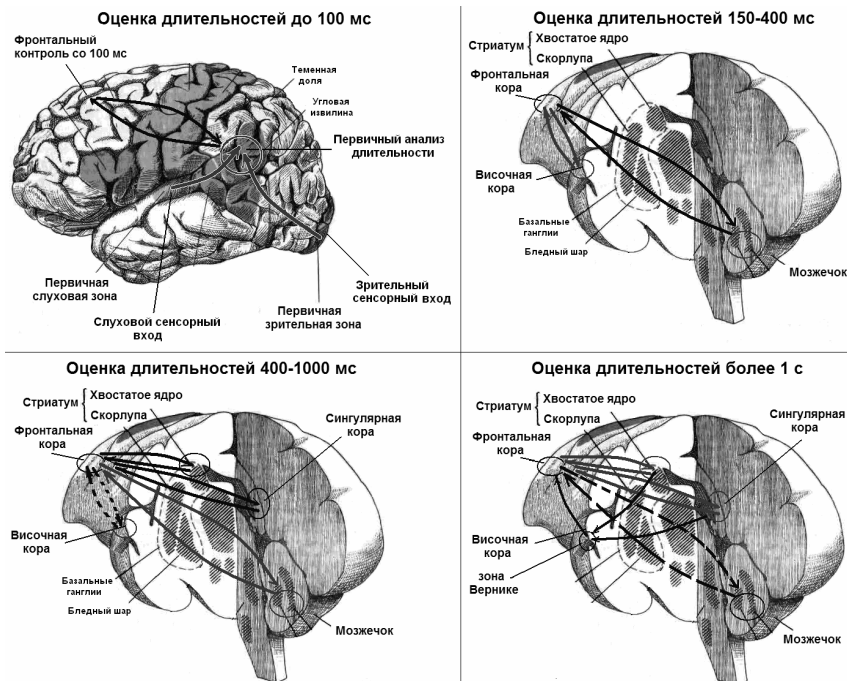


Рис. 14. Схема, иллюстрирующая механизмы восприятия времени

В диапазоне 250–350 мс величина дифференциального порога различения интервалов снова повышается. Именно этот диапазон соответствует этапу категоризации стимула по А.М. Иваницкому и позитивным компонентам Р3а и Р3б, связанным с включением непроизвольного и произвольного внимания. Если окончание стимула приходится на этот этап, оценка длительности менее точна. Повышение дифференциального порога на этом этапе может быть связано с ограничением поступления сенсорной информации фронтальной корой – стимул уже опознан. Если на этом этапе стимул не заканчивается, некоторый уровень активации сохраняется во фронтальной коре, что соответствует устойчивому потенциалу в случае автоматической обработки информации и условному негативному отклонению в случае привлечения внимания к стимулам.

В диапазоне 400–1000 мс наблюдается снижение дифференциального порога различения интервалов. Различение длительности в этом диапазоне реализуется уже благодаря другим структурам мозга – хвостатому ядру и сингулярной коре. В этом диапазоне роль механизмов автоматической детекции уменьшается, что выражается в снижении амплитуды НР.

Точное различение этих интервалов возможно только при активном внимании, поддерживаемом фронтальной корой. В диапазоне около секунды величина дифференциального порога снова снижается. Для интервалов более 1 с ведущую роль в восприятии длительности играют базальные ганглии и сингулярная кора. Роль мозжечка в этом процессе снижается. Восприятие длительности этих интервалов, вероятно, протекает с участием второй сигнальной системы и в процесс включается зона Вернике.

Образованная нейронная сеть, включающая базальные ганглии, сингулярную кору, зону Вернике и фронтальную кору, может обеспечивать формирование субъективных временных эталонов. Длительная циркуляция возбуждения по этой сети (временной эталон в рабочей памяти) может обеспечивать стойкие изменения проводимости синапсов, потенцируя образование условнорефлекторной связи на время (субъективный эталон в долговременной памяти). Всякий раз, когда необходимо извлечь субъективный временной эталон, активация указанных отделов мозга фронтальной корой может создавать образ интервала времени в рабочей памяти.

Запоминание эталонов, удержание образа в рабочей памяти отражается в ССП как негативный сдвиг потенциала с максимумом во фронтальной зоне коры, извлечение эталона – с позитивным сдвигом потенциала с таким же максимумом. Подобные изменения ССП обнаружены нами при обучении отмериванию и воспроизведению интервалов, а также при исследовании долговременной памяти.

ВЫВОДЫ

1. Механизм автоматической обработки информации при различении длительности слуховых и зрительных стимулов в диапазоне 50–1000 мс связан с появлением компонента «негативность рассогласования» связанных с событиями потенциалов мозга на редкое отклонение стимулов по длительности. Автоматическое различение длительности связано с активацией зон задневисочной коры правого полушария. Наибольшая амплитуда негативности рассогласования наблюдается для коротких стимулов менее 250 мс. Наибольшая активация фронтальных зон коры правого полушария наблюдается при восприятии пороговых для распознавания звуковых интервалов.

2. Селективное внимание к длительности слуховых и зрительных стимулов в диапазоне до 400 мс сопровождается появлением компонента «процессная негативность» связанных с событиями потенциалов на целевой стимул на участке 200–400 мс от начала стимула, наиболее выраженного во фронтальных зонах коры. Для слуховой модальности амплитуда процессной негативности не зависит от величины различий между сти-

мулами, она больше в левом полушарии по сравнению с правым и у испытуемых, точнее распознающих длительность стимулов. Для зрительной модальности амплитуда процессной негативности растет с увеличением временных различий между целевым и нецелевым стимулами. Контролируемая сознанием оценка более длительных стимулов также осуществляется с участием фронтальных зон коры и проявляется как компонент «условное негативное отклонение» связанных с событиями потенциалов мозга.

3. Амплитудные и временные характеристики связанных с событиями потенциалов при прослушивании звукового ритма во фронтальных и центральных зонах мозга обнаруживают сильные корреляционные связи с аналогичными характеристиками связанных с событиями потенциалов при воспроизведении этого же ритма даже в отсутствии звукового сопровождения. Эта связь отсутствует для связанных с событиями потенциалов, зарегистрированных при восприятии и воспроизведении зрительных ритмических сигналов.

4. В диапазоне длительностей до секунды восприятие интервалов времени обеспечивается разными мозговыми механизмами в различных временных диапазонах, сходными для слуховой и зрительной модальности. При оценке интервала 1 с задействована сингулярная, заднетеменная и префронтальная кора, при оценке интервалов 200–600 мс – височная, сингулярная кора и мозжечок.

5. Дифференциальный порог различения длительностей в диапазоне интервалов 50–1000 мс ниже для слуховой модальности по сравнению со зрительными стимулами. Модальность стимула не влияет на форму зависимости дифференциального порога от величины предъявляемых интервалов. Наибольшая величина дифференциального порога различения длительностей наблюдается для интервалов до 100 мс, наименьшая – для интервалов 1000 мс и в диапазоне 100–250 мс. В диапазоне 250–400 мс наблюдается повышение, а в диапазоне от 400 до 1000 мс – снижение дифференциального порога.

6. Извлечение субъективного временного эталона из долговременной памяти отражается как позитивный сдвиг связанного с событием потенциала с максимумом во фронтальной зоне коры и происходит на разных этапах оценки и отмеривания интервалов. При оценке интервалов этот процесс происходит через 70–150 мс после предъявления стимула, при отмеривании – спустя 500–600 мс после предъявления «вреязадающего» зрительного стимула и за 450–370 мс до отмеривания интервала.

7. Обратная связь о результатах деятельности повышает точность отмеривания интервалов за счет формирования нового или коррекции существующего субъективного эталона времени, что проявляется как

негативный сдвиг связанного с событием потенциала в правой фронтальной коре и позитивный сдвиг потенциала в правой теменной коре. В отсутствие обратной связи при отмеривании интервалов также происходит коррекция субъективного эталона времени, что проявляется как негативный сдвиг потенциала в правой фронтальной коре.

8. Высокие показатели образной памяти и невербального интеллекта обеспечивают наибольшую точность восприятия коротких интервалов времени и связаны с включением теменных и задневисочных областей коры в процесс восприятия времени и снижением амплитуды негативности рассогласования. Высокие показатели экстраверсии и нейротизма сочетаются с увеличением вариабельности отмериваемых интервалов и амплитуд компонентов связанных с событиями потенциалов, отражающих процессы восприятия времени. Показатели устойчивости концентрации внимания и скорости переработки информации не влияют на точность восприятия времени и связаны с увеличением амплитуд компонентов связанных с событиями потенциалов, отражающих процессы восприятия времени.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монография:

1. Бушов Ю.В., Ходанович М.Ю., Иванов А.С., Светлик М.В. Системные механизмы восприятия времени. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2007. 150 с.

Статьи в ведущих рецензируемых российских и зарубежных журналах и изданиях, рекомендованных ВАК (в том числе в журнале, входящем в систему цитирования SpringerLink):

2. Бушов Ю.В., Ходанович М.Ю., Иванов А.С., Рябова Г.А. ЭЭГ – корреляты точности воспроизведения временных интервалов // Физиология человека. 2003. Т. 29, № 6. С. 108–110.
3. Ходанович М.Ю., Бушов Ю.В., Иванов А.С., Рябова Г.А. Негативность рассогласования при распознавании человеком длительности звуковых стимулов // Российский физиологический журнал имени И.М. Сеченова. 2004. Т. 90, № 8. С. 42–43.
4. Ходанович М.Ю., Бушов Ю.В., Вячислая Ю.В. Процессы актуализации долговременной памяти при отмеривании интервалов времени у человека // Вестник Томского государственного педагогического университета. 2006. Вып. 2(53). С. 9–14.
5. Ходанович М.Ю., Бушов Ю.В. Связанные с событиями потенциалы мозга при восприятии длительности стимулов. Сообщение I: короткие зрительные стимулы // Сенсорные системы. 2007. Т. 21, № 1. С. 45–55.

6. Ходанович М.Ю., Бушов Ю.В. Связанные с событиями потенциалы мозга при восприятии длительности стимулов. Сообщение II: короткие слуховые сигналы // Сенсорные системы. 2007. Т. 21, № 1. С. 91–100.
7. Ходанович М.Ю., Бушов Ю.В. ЭЭГ-корреляты процесса актуализации долговременной памяти при оценке длительности коротких зрительных сигналов // Вестник Томского государственного педагогического университета. 2007. Вып. 10 (73). С. 16–20.
8. Ходанович М.Ю., Есипенко Е.А. Электрофизиологические корреляты оценки длительности звуковых стимулов // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 297. С. 201–206.
9. Ходанович М.Ю., Есипенко Е.А. Связанные с событиями потенциалы мозга при отмеривании интервалов времени человеком. I. Различные стратегии выполнения моторных задач на время // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 298. С. 231–236.
10. Ходанович М.Ю. Связанные с событиями потенциалы мозга при отмеривании интервалов времени человеком. II. Индивидуальные и половые различия // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 297. С. 217–222.
11. Ходанович М.Ю., Есипенко Е.А., Светлик М.В., Крутенкова Е.П. Дифференциальные пороги восприятия длительности для слуховой и зрительной модальности у человека // Сенсорные системы. 2009. Т. 23, № 4. С. 327–333.
12. Ходанович М.Ю., Есипенко Е.А., Светлик М.В., Крутенкова Е.П. Зрительный аналог негативности рассогласования при отклонении стимулов по длительности // Журнал высшей нервной деятельности. 2009. Т. 59, № 3. С. 296–306.
13. Khodanovich M. Yu., Esipenko E.A., Svetlik M.V., Krutenkova E.P. A Visual Analog of Mismatch Negativity When Stimuli Differ in Duration // Neuroscience and Behavioral Physiology (издатель и база цитирования SpringerLink). 2010. Vol. 40, № 6. P. 653–661.

Публикации в других журналах и изданиях:

14. Бушов Ю.В., Кобрина (Ходанович) М.Ю., Емаков И.В., Иванов А.С., Вячистая Ю. В., Писанко А.П. Влияние индивидуальных особенностей и состояния человека на характеристики среднелатентных компонентов слуховых ССПМ при восприятии двухсекундного ритма // Матер. межрег. науч. конф. Сибири и Дальнего Востока, посв. 150-летию со дня рождения И.П. Павлова. Томск, 1999. С. 49.
15. Бушов Ю.В., Емаков И.В., Иванов А.С., Кобрина (Ходанович) М.Ю., Вячистая Ю.В. Внутри- и межполушарные взаимодействия при вос-

- приятии человеком околосекундных интервалов времени // Матер. Межрегиональной науч. конф. Сибири и Дальнего Востока, посв. 150-летию со дня рождения И.П. Павлова. Томск, 1999. С. 31.
16. Иванов А.С., Кобрина (Ходанович) М.Ю. Анализ внутри- и межполушарных взаимодействий при восприятии человеком длительности интервалов времени // Матер. XXXVII Междунар. студ. конф. «Студент и научно-технический прогресс». Новосибирск, 1999. С. 123.
 17. Бушов Ю.В., Емаков И.В., Иванов А.С., Кобрина (Ходанович) М.Ю., Вячислая Ю. В. Динамика полушарных взаимодействий при восприятии времени // I Кавказский симпозиум по мед.-биол. наукам. Тбилиси, 1999, С. 32–33.
 18. Бушов Ю.В., Емаков И.В., Иванов А.С., Кобрина (Ходанович) М.Ю., Вячислая Ю. В. Особенности внутри- и межполушарных взаимодействий при восприятии интервалов времени // XXX Всерос. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., посв. 150-летию со дня рожд. И.П. Павлова. СПб.: Институт физиол. им. И.П. Павлова, 2000. Т. 2. С. 602–604.
 19. Бушов Ю.В., Емаков И.В., Иванов А.С., Кобрина (Ходанович) М.Ю., Вячислая Ю. В. Системная организация биопотенциалов головного мозга при восприятии интервалов времени // XXX Всерос. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., посв. 150-летию со дня рожд. И.П. Павлова. – СПб.: Институт физиол. им. И.П. Павлова, 2000. Т. 2. С. 679–680.
 20. Кобрина (Ходанович) М.Ю. Зависимость характеристик компонентов слуховых ССПМ при восприятии околосекундных интервалов времени от уровня мотивации // Учение А.А. Ухтомского и современная наука. – Санкт-Петербург, 2000. – С. 47–48.
 21. Бушов Ю.В., Иванов А.С., Емаков И.В., Кобрина (Ходанович) М.Ю., Вячислая Ю.В. Принцип доминанты в межполушарных взаимодействиях и восприятие времени // Учение А.А. Ухтомского и современная наука. – Санкт-Петербург, 2000. – С. 18–19.
 22. Кобрина (Ходанович) М.Ю., Рябова Г.В. Связанные с событиями потенциалы мозга у человека при восприятии околосекундных интервалов времени // Матер. VI межвуз. конф. студ., асп. и мол. уч. – Томск, 2000. – Т. 2. С. 213–217.
 23. Кобрина (Ходанович) М.Ю., Емаков И. В. Индивидуальные особенности ССПМ при восприятии двухсекундного ритма // Матер. XXXVIII Междунар. студ. конф. «Студент и научно-технический прогресс» – Новосибирск, 2000. – С. 19.
 24. Бушов Ю.В., Иванов А.С., Кобрина (Ходанович) М.Ю., Емаков И.В., Вячислая Ю. В. Принцип доминанты в межполушарных взаимодействиях и восприятие времени // Учение А.А. Ухтомского и современная наука. – Санкт-Петербург, 2000. – С. 47–48.

25. Бушов Ю.В., Кобрина (Ходанович) М.Ю., Вячистая Ю. В., Иванов А.С., Писанко А.П. Анализ межцентральных взаимодействий при восприятии времени // Матер. XVII Съезда общества физиологов России им. И.П. Павлова. – Казань, 2001. С. 46.
26. Бушов Ю.В., Ходанович М.Ю., Иванов А.С., Рябова Г.А. Связанные с событиями потенциалы мозга у человека при восприятии околосекундных интервалов времени / В сб.: Физиология организмов в нормальном и экстремальном состоянии. Томск, 2001. С. 178.
27. Бушов Ю.В., Ходанович М.Ю., Иванов А.С., Рябова Г.А. Системные механизмы восприятия времени/ В сб.: Физиология организмов в нормальном и экстремальном состоянии. Томск, 2001. С. 180.
28. Бушов Ю.В., Иванов А.С., Ходанович М.Ю., Рябова Г.А. Анализ динамики корковых взаимодействий при репродукции интервалов времени // Матер. IV съезда физиологов Сибири. Новосибирск, 2002. С. 40.
29. Бушов Ю.В., Иванов А.С., Ходанович М.Ю., Рябова Г.А. ЭЭГ-корреляты процесса восприятия времени // Электронный журнал «Исследовано в России». 2002. 80. С. 894–902.
<http://zhurnal.apelarn.ru/articles/2002/080.pdf>
30. Бушов Ю.В., Рябова Г.А., Иванов А.С., Ходанович М.Ю. и др. Влияние обратной связи о результатах деятельности на характеристики ССПМ и точность репродукции коротких интервалов времени // Электронный журнал «Исследовано в России». 2003. 54. С. 644–653.
<http://zhurnal.apelarn.ru/articles/2003/054.pdf>
31. Khodanovich M., Bushov Y., Vyachistaya Y., Ivanov A. Auditory event related potentials during rhythm perception and reproduction // XVIII IERASG BIENNIAL SYMPOSIUM. Puerto de la Cruz – Tenerife – Canary Islands – Spain, 8 – 12 June 2003
<http://auditio.com/ierasg/abstract/037.htm>
32. Бушов Ю.В., Рябова Г.А., Иванов А.С., Ходанович М.Ю., Вячистая Ю.В. Влияние латерального фенотипа на характеристики ССПМ при репродукции коротких интервалов времени // Матер. Второй всерос. науч. конф. «Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии». Москва, 2003. С. 58–59.
33. Бушов Ю.В., Иванов А.С., Ходанович М.Ю., Рябова Г.А. Анализ динамики кортикальных взаимодействий при репродукции интервалов времени // Матер. науч. конф. «Биолого-почвенный факультет: прошлое, настоящее и будущее». Томск, 2003. С. 27–31.
34. Ходанович М.Ю., Бушов Ю.В., Иванов А.С., Рябова Г.А., Вячистая Ю.В. Отражение процессов актуализации долговременной памяти при отмирании интервалов времени в характеристиках связанных с со-

- бытиями потенциалов мозга у человека // Электронный журнал «Исследовано в России». 2004. Т. 136. С. 1475–1484.
<http://zhurnal.apelarn.ru/articles/2004/136.pdf>
35. Khodanovich M. Y., Bushov Y. V., Vyachistaya Y. V., Ivanov A. S. Visual event related potentials during duration recognition task // 27th Annual Meeting of the European Conference on Visual Perception (ECVP). Budapest, Hungary, 2004.
<http://perceptionweb.com/perception/ecvp04/0209.html>
 36. Ходанович М.Ю., Бушов Ю.В., Вячистая Ю.В., Иванов А.С. Отражение процессов актуализации долговременной памяти при восприятии интервалов времени в характеристиках связанных с событиями потенциалов мозга у человека // Научные труды I Съезда физиологов СНГ. 2005. Т. 1. С. 35.
 37. 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 // Электронный журнал «Исследовано в России». 2005. 212. С. 2191–2202.
<http://zhurnal.apelarn.ru/articles/2005/212.pdf>
 38. 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 // Электронный журнал «Исследовано в России». 2005. 213. С. 2203–2214.
<http://zhurnal.apelarn.ru/articles/2005/213.pdf>
 39. Ходанович М.Ю. Половые различия процессов актуализации долговременной памяти при восприятии интервалов времени у человека // Всероссийская конференция молодых исследователей «Физиология и медицина». Санкт-Петербург, 2005. С. 130.
 40. Ходанович М.Ю., Есипенко Е.А. Отражение стратегии выполнения задач на время в характеристиках связанных с событиями потенциалов мозга // Вестник Томского государственного университета. Сб. матер. Всерос. науч. конф. «Механизмы индивидуальной адаптации», посв. памяти и 100-летию со дня рожд. проф. В.А. Пегеля. 2006. № 21. С. 160–162.
 41. Ходанович М.Ю., Есипенко Е.А. Связанные с событиями потенциалы мозга при оценке длительности звуковых стимулов // IX Российская медико-биологическая науч. конф. молодых ученых «Человек и его здоровье». Санкт-Петербург, 2006. С. 366–367.
 42. Бушов Ю.В., Светлик М.В., Ходанович М.Ю. О функциональном значении высокочастотной электрической активности мозга в процессах восприятия времени // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2007. № 1. С. 87–95.

43. Ходанович М.Ю., Есипенко Е.А., Светлик М.В., Крутенкова Е.П. Связанные с событиями потенциалы мозга при отмеривании интервалов времени // Нейронаука для медицины и психологии: III Междунар. междисциплинар. конгресс. Судак, 2007. С. 253–254.
44. Бушов Ю.В., Ходанович М.Ю., Иванов А.С., Светлик М.В. Анализ системных механизмов восприятия времени // В сб.: XX съезд физиологического общества им. И.П. Павлова. М., 2007. С. 166.
45. Ходанович М.Ю., Есипенко Е.А., Светлик М.В., Крутенкова Е.П. Зрительный аналог негативности рассогласования при восприятии коротких интервалов времени // В сб.: VI Сибирский физиологический съезд. Барнаул, 2008. С. 174–175.
46. Ходанович М.Ю., Есипенко Е.А., Светлик М.В., Крутенкова Е.П. Электрофизиологическое исследование восприятия человеком коротких зрительных стимулов // Нейронаука для медицины и психологии: IV Междунар. междисциплинар. конгресс. Судак, 2008. С. 315–316.
47. Ходанович М.Ю., Светлик М.В., Ходанович М.А. Рекламно-техническое описание. Программа тестирования индивидуальных дифференциальных порогов восприятия интервалов времени «Пороги восприятия времени». Свидетельство ОФЕРНиО № 15455 от 15.03.2010. Томск, 2010. 5 с.
48. Ходанович М.Ю. Рекламно-техническое описание. Программа для обработки и анализа вызванной биоэлектрической активности мозга «ERP». Свидетельство ОФЕРНиО № 15874 от 16.06.2010. Томск, 2010. 5 с.
49. Ходанович М.Ю., Светлик М.В. Рекламно-техническое описание. Программа для исследования долговременной памяти при оценке и отмеривании околосекундных интервалов времени "Hronos-Memory". Свидетельство ОФЕРНиО № 15855 от 16.06.2010. Томск, 2010. 5 с.
50. Ходанович М.Ю., Крутенкова Е.П. Половые различия электрофизиологических коррелятов выполнения когнитивных задач разной сложности // Нейронаука для медицины и психологии: VI Междунар. междисциплинар. конгресс. Судак, 2010. С. 296–297.
51. Крутенкова Е.П., Ходанович М.Ю. Анализ слуховых вызванных потенциалов на девиацию стимулов по длительности в разных частотных диапазонах // Нейронаука для медицины и психологии: VI Междунар. междисциплинар. конгресс. Судак, 2010. С. 178–179.
52. Ходанович М.Ю., Пивовар О.В., Микрюкова А.В., Среднякова К.А., Гуляева Ю.В. Дифференциальные пороги восприятия длительности слуховых и зрительных стимулов на осознанном и автоматическом уровне обработки информации // Четвёртая международная конференция по когнитивной науке. Томск, 2010. Т. 2. С. 562–563.