

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ МОЗГА ЧЕЛОВЕКА им. Н.П. БЕХТЕРЕВОЙ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

ПОНОМАРЕВ

Валерий Александрович

**СКРЫТЫЕ ИСТОЧНИКИ ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАММЫ И
СВЯЗАННЫХ С СОБЫТИЯМИ ПОТЕНЦИАЛОВ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ**

Специальность: 03.03.01 – физиология.

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Научный консультант:

Кропотов Юрий Дмитриевич,

доктор биологических наук, профессор

Санкт-Петербург

2016

Оглавление

Перечень сокращений и условных обозначений.....	8
1 Введение.	12
2 Обзор литературы.	20
2.1 Электроэнцефалограмма.....	20
2.1.1 Источники электроэнцефалограммы и магнитоэнцефалограммы.....	21
2.1.2 Классификация ритмов ЭЭГ.....	26
2.1.3 Ритмы ЭЭГ, наблюдаемые во время сна.....	27
2.1.4 Альфа-ритмы.....	37
2.1.5 Тета-ритмы.....	45
2.1.5.1 Гиппокампальный тета-ритм.....	47
2.1.5.2 Лобно-срединный тета-ритм.....	51
2.1.6 Бета и гамма-ритмы.....	58
2.2 Потенциалы, связанные с событиями.....	78
2.2.1 Метод анализа ПСС: предположения и ограничения.....	78
2.2.2 Основные компоненты ВП и ПСС.....	84
2.2.2.1 Зрительные сенсорные компоненты.....	85
2.2.2.1.1 Компонент С1.....	85
2.2.2.1.2 Компонент Р1.....	86
2.2.2.1.3 Компонент N1.....	88
2.2.2.1.4 Компонент N170.....	89
2.2.2.1.5 Компонент Р2.....	92
2.2.2.2 Слуховые сенсорные компоненты.....	93
2.2.2.2.1 Компонент Р1.....	94
2.2.2.2.2 Компонент N1.....	95
2.2.2.2.3 Компонент Р2.....	98
2.2.2.3 Семейство компонентов N2.....	99

2.2.2.3.1 Негативность рассогласования (НР).....	100
2.2.2.3.2 Задняя группа компонентов N2 (N2c).....	102
2.2.2.3.3 Передняя группа компонентов N2 (N2b).....	107
2.2.2.4 Семейство компонентов P3.....	113
2.2.2.5. Компонент N400.....	121
2.2.2.6. Компоненты ПСС, связанные с ответом.....	124
2.2.2.6.1 Потенциал готовности (ПГ).....	125
2.2.2.6.2 Условное негативное отклонение (УНО).....	127
2.2.2.6.3 Предшествующая стимулу негативность (ПСН)....	129
2.2.2.7 Латерализованные компоненты ПСС.....	132
2.2.2.8 Компоненты ПСС, связанные с речью, памятью и эмоциями.....	136
2.3 Проблема локализации источников.....	138
2.3.1 Формулировка задачи.....	138
2.3.2 Прямая задача.....	140
2.3.2.1 Сферическая модель.....	142
2.3.2.2 Реалистическая модель.....	143
2.3.3 Обратная задача.....	147
2.3.3.1 Параметрические методы.....	147
2.3.3.2 Модели распределенных источников.....	152
2.3.4 Другие приближенные решения.....	164
2.3.5 В поисках упрощенного решения задачи локализации источников.....	167
2.4 Слепое разделение источников.....	168
2.4.1 Линейная модель мгновенного смешивания.....	169
2.4.2. Предварительные преобразования данных.....	173
2.4.3. Оценка матрицы смешивания.....	176
2.4.3.1 Итеративные методы.....	177
2.4.3.2 Статистики второго порядка.....	183
2.4.3.3 Приблизительная совместная диагонализация.....	186

2.4.4	Выбор оптимальной модели.....	189
2.4.4.1	Информационные критерии.....	189
2.4.4.2	Байесов подход.....	192
2.4.5	Тестирование модели.....	195
2.4.6	Применение для исследования ЭЭГ и МЭГ.....	197
2.4.7	Групповые модели.....	200
2.5	Выводы и предположения.....	204
2.5.1	Модели скрытых источников ЭЭГ.....	204
2.5.2	Критерий симметрии модели gICA.....	205
2.5.3	Ограничения метода независимых компонент для анализа ПСС.....	207
2.5.4	Локализация источников.....	208
2.5.5	Взаимная зависимость сигналов ЭЭГ.....	209
3	Методы исследования.....	213
3.1	Испытуемые и пациенты.....	213
3.2	Регистрация ЭЭГ и ПСС.....	215
3.3	Психологические тесты.....	216
3.4	Коррекция и удаление артефактов ЭЭГ.....	218
3.5	Средний референт и плотность источников тока (CSD).....	219
3.6	Фильтрация ЭЭГ.....	220
3.7	Спектры и когерентность фоновой ЭЭГ.....	221
3.8	Потенциалы, связанные с событиями (ПСС).....	223
3.9	Связанные с событиями изменения мощности и когерентности ЭЭГ.....	225
3.10	Разделение сигналов скрытых источников ЭЭГ.....	229
3.10.1	Оценка матрицы смешивания и оценка сигналов.....	229
3.10.2	Оценка числа источников.....	230
3.10.3	Сравнение моделей скрытых источников ЭЭГ.....	231
3.10.4	Оценка надежности компонент.....	232
3.10.5	Оценка остаточной зависимости.....	234

3.11	Разделение сигналов скрытых источников ПСС.	235
3.11.1	Оценка матрицы смешивания и сигналов.	236
3.11.2	Оценки числа источников.	239
3.11.3	Оценка надежности модели скрытых источников ПСС.	241
3.11.4	Оценка соответствия модели и данных.	242
3.12	Локализация источников.	242
4	Результаты исследования.	243
4.1	Групповые модели скрытых источников ЭЭГ (<i>gICA</i>).	243
4.1.1	Некоторые свойства сигналов ЭЭГ.	243
4.1.2	Некоторые свойства взаимной зависимости сигналов ЭЭГ.	246
4.1.3	Оценка числа источников в моделях <i>gICA</i> .	247
4.1.4	Топографии источников в моделях <i>gICA</i> .	249
4.1.5	Эффекты снижения размерности.	259
4.1.6	Влияние шумов и помех.	261
4.1.7	Влияние вариабельности индивидуальной мощности ЭЭГ.	262
4.1.8	Влияние артефактов морганий и процедуры их коррекции.	263
4.1.9	Влияние электромиограммы.	265
4.1.10	Локализация источников.	269
4.1.11	Соответствие моделей <i>gICA</i> различным множествам записей ЭЭГ.	273
4.1.12	Соответствие моделей <i>gICA</i> и <i>iICA</i> .	277
4.2	Применение групповых моделей скрытых источников ЭЭГ.	284
4.2.1	Спектры мощности ЭЭГ при открытых и закрытых глазах.	286
4.2.2	Когерентность ЭЭГ при открытых и закрытых глазах.	289
4.2.3	Спектры мощности ЭЭГ у здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ.	292
4.2.4	Связанные с событиями изменения мощности ЭЭГ в GO/NOGO тесте.	295
4.2.5	Связанные с событиями изменения когерентности и фазовой синхронизации ЭЭГ в GO/NOGO тесте.	317

4.3 Скрытые источники ПСС в GO/NOGO тесте.....	328
4.3.1 ПСС в GO/NOGO тесте.....	328
4.3.2 Ограничения метода независимых компонент для анализа ПСС.....	335
4.3.3 Топографии и сигналы скрытых источников ПСС.....	339
4.3.4 Локализация скрытых источников ПСС.....	357
4.3.5 Соответствие моделей скрытых источников ПСС индивидуальным данным.....	362
4.3.6 Оценка соответствия моделей скрытых источников ПСС различным множествам данных.	364
4.3.7 Исследование зависимости сигналов скрытых источников ПСС от вида выполняемой деятельности.....	366
4.3.8 Сигналы компонент ПСС у здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ.....	374
5 Обсуждение.....	378
5.1 Скрытые источники ЭЭГ.....	378
5.1.1 Интерпретация сигналов скрытых источников ЭЭГ.....	378
5.1.2 Ограничения групповой модели скрытых источников ЭЭГ.....	380
5.1.3 Локализация скрытых источников ЭЭГ.....	383
5.1.4 Зависимость сигналов скрытых источников ЭЭГ от состояния и вида деятельности.....	384
5.1.4.1 Спектры мощности ЭЭГ при открытых и закрытых глазах.....	384
5.1.4.2 Спектры мощности ЭЭГ у здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ.....	387
5.1.4.3 Динамика спектральной плотности ЭЭГ в GO/NOGO тесте.....	391
5.1.4.3.1 θ диапазон.....	392
5.1.4.3.2 α диапазон.....	395
5.1.4.3.3 β диапазон.....	405

5.1.5	Взаимная зависимость сигналов ЭЭГ.....	413
5.1.5.1	Взаимная зависимость сигналов скрытых источников ЭЭГ.....	414
5.1.5.2	Линейные системы с несколькими входами и двумя выходами.....	416
5.2	Скрытые источники ПСС.....	425
5.2.1	Особенности и ограничения метода оценки сигналов скрытых источников ПСС.....	425
5.2.2	Локализация источников ПСС.....	428
5.2.3	Свойства сигналов скрытых источников ПСС.....	430
5.2.3.1	Волны P1, N1 и P2.....	430
5.2.3.1.1	Зрительная модальность.....	430
5.2.3.1.2	Слуховая модальность.....	435
5.2.3.2	Группа волн N2.....	439
5.2.3.3	Группа волн P3.....	442
5.2.3.4	Условно негативное отклонение (УНО) и предшествующая стимулу негативность (ПСН).....	446
6	Заключение.....	450
7	Выводы.....	452
	Литература.....	455

Перечень сокращений и условных обозначений.

- АСВП – акустические стволовые вызванные потенциалы.
- ВП – вызванные потенциалы.
- ГЗ – состояние человека при закрытых глазах в отсутствии афферентных раздражителей, используемое для записи ЭЭГ.
- ГО – состояние человека при открытых глазах в отсутствии афферентных раздражителей, используемое для записи ЭЭГ.
- МРТ – магнитно-резонансная томография.
- МЭГ – магнитоэнцефалограмма.
- ПЭТ – позитронно-эмиссионная томография.
- ПСС – потенциалы, связанные с событиями.
- СНВГ – синдром нарушения внимания с гиперактивностью.
- фМРТ – функциональная магнитно-резонансная томография.
- ЭМГ – электромиограмма.
- ЭОГ – электроокулограмма.
- ЭЭГ – электроэнцефалограмма.
-
- BESA – метод локализации источников (Подробнее см. Раздел 2.3.3.1).
- CSD¹ – плотность источников тока (current source density) в коре. CSD можно оценить, применяя двумерный оператора Лапласа к мгновенному распределению потенциала на поверхности головы. (Подробнее см. Раздел 2.3.4 и 3.6).
- gICA* – модель скрытых источников ЭЭГ.
- Infomax – метод, используемый в анализе независимых компонент (Подробнее см. Раздел 2.4.3.1)
- LAURA – метод локализации источников (Подробнее см. Раздел 2.3.3.2).

¹ В русскоязычной литературе не выработано общепринятых сокращений для некоторых понятий. Чтобы избежать разночтений, для краткости будем использовать сокращения, которые общеприняты в англоязычной литературе.

- LORETA – метод локализации источников (Подробнее см. Раздел 2.3.3.2).
- GO/NOGO парадигма – вид тестов, в ходе которых испытуемому последовательно предъявляется два типа стимулов (проб). После предъявления стимулов первого типа испытуемый выполняет какую-либо ответную реакцию, а после второго типа – нет. (Подробнее см. Раздел 3.3).
- oddball парадигма – вид тестов, в ходе которых испытуемому последовательно в случайном порядке предъявляются частые стандартные и редкие девиантные стимулы и, как правило, с фиксированным межстимульным интервалом.
- sLORETA – метод локализации источников (Подробнее см. Раздел 2.3.3.2).

Компоненты ПСС²

- МП – моторный потенциал.
- НР – негативность рассогласования (MMN).
- ПГ – потенциал готовности (или RP – readiness potential, или BP – Bereitschaftspotential).
- ПСН – предшествующая стимулу негативность (или SPN – stimulus preceding negativity).
- УНО – условное негативное отклонение (CNV).
- ADAN – «передняя направляющая внимание негативность» (late directing-attention positivity).
- CDA – «контралатеральная отсроченная активность» (contralateral delay activity)
- C1 – компонент зрительных ПСС с пиковой латентностью 80-100 мс и полярностью, зависящей от вида стимула.
- EDAN – «ранняя направляющая внимание негативность» (early directing-attention negativity).

² Описание компонентов ПСС дано в Разделе 2.2.

- ERN – «негативность, связанная с ошибкой» (error-related negativity).
- FRN – «негативность, связанная с обратной связью» (feedback-related negativity).
- LAN – «левая передняя негативность» (left anterior negativity или ELAN).
- LDAP – «поздняя направляющая внимание позитивность» (late directing-attention positivity).
- LRP – «латерализованный потенциала готовности» (lateralized readiness potential).
- N1 – компонент отрицательной полярности с пиковой латентностью 100-200 мс для зрительных ПСС, и порядка 100 мс – для слуховых ПСС.
- N170 – компонент отрицательной полярности, наблюдаемый в зрительных ПСС при предъявлении изображений хорошо известных объектов, с пиковой латентностью 130-200 мс.
- N2 – семейство компонентов ПСС, представляющих собой негативные отклонения потенциала с пиковой латентностью 200-350 мс, и следующих за компонентом P2.
- N2a – субкомпонент компонента N2, часто называемый негативностью рассогласования (НР или MMN).
- N2b – группа субкомпонентов компонента N2, наблюдаемых в зрительных ПСС в лобно-центральных областях.
- N2c – группа субкомпонентов компонента N2, наблюдаемых в зрительных ПСС в теменно-затылочных областях.
- N2pc – субкомпонент компонента N2, наблюдаемый в задачах зрительного поиска («visual search task»).
- N400 – компонент ПСС отрицательной полярности с пиковой латентностью порядка 400 мс.

- P1 – компонент положительной полярности с пиковой латентностью 100-130 мс для зрительных ПСС и порядка 50 мс – для слуховых ПСС.
- P2 – компонент положительной полярности, наблюдаемый в зрительных и слуховых ПСС после компонента N1.
- P3 – компонент ПСС положительной полярности с пиковой латентностью 250-500 мс. Считается, что компонент P3 состоит из двух субкомпонентов: P3a и P3b.
- SPCN – длительная задняя контралатеральная негативность (sustained posterior contralateral negativity).

Информационно-теоретические критерии (см. Раздел 2.4.4.)

- AIC – информационный критерий Акаике.
- BIC – Байесовский информационный критерий.
- KIC – информационный критерий Кульбака-Лейблера.
- MDL – информационный критерий, основанный на принципе минимальной длины описания.

Некоторые показатели, используемые для исследования свойств сигналов ЭЭГ (см. Разделы 3.7 и 3.9)

- ITC_{ii} – индекс межпробной фазовой когерентности (inter-trial phase coherence).
- PLV_{ij} – индекс взаимной фазовой синхронизации (phase locking value).
- γ_{ij}^2 – обычная когерентность.
- $\gamma_{Inst_{ij}}^2$ – «мгновенная когерентность» (instantaneous coherence).
- $\gamma_{Lag_{ij}}^2$ – «когерентность с ненулевой задержкой» (lagged coherence).

1 Введение.

Актуальность проблемы.

Исследование мозга человека, и, в частности, изучение механизмов обеспечения психических процессов является одной из актуальных проблем современной науки. «Прогресс в физиологии мозга человека важен для медицинской лечебной практики. Он настоятельно необходим также для расширения возможностей превентивной медицины и правильной организации педагогического процесса в век научно-технической революции» (Бехтерева, 1988, С. 5). Для решения данной проблемы используются различные методы, включающие как инвазивные, так и неинвазивные средства. Инвазивные методы, такие как регистрация активности нейронов или нейронных популяций, запись локальных внеклеточных полей и другие, требуют имплантации электродов в ткани мозга человека. Такие методы позволяют получить уникальную и исключительно ценную информацию о механизмах работы мозга (Бехтерева, 1971, 1974, Гоголицын, Кропотов, 1983, Бехтерева и др., 1985, Гоголицын и др., 1987, Бехтерева, 1988, Медведев, Пахомов, 1989, Кропотов, Пономарев, 1993), но по этическим соображениям возможность их применения у человека строго ограничена клиническими показаниями. К числу неинвазивных методов относят функциональную магнитно-резонансную томографию (фМРТ), позитронно-эмиссионную томографию (ПЭТ), электроэнцефалографию, магнитоэнцефалографию и ряд других. Эти методы широко применяются в исследованиях механизмов мозга, но каждый из них имеет свои ограничения. Например, фМРТ и ПЭТ имеют хорошее пространственное разрешение, но низкое временное, и с их помощью невозможно проследить динамику быстро развивающихся процессов.

Электроэнцефалография имеет хорошее временное разрешение и позволяет оценить динамику мозговых процессов с миллисекундной точностью. Но электрические потенциалы, регистрируемые на поверхности

кожи головы, являются суперпозицией сигналов от множества пространственно разделенных мозговых источников. Как следствие, оценка динамики мозговых процессов выполняется с большой погрешностью. Если найти способ выделения сигналы отдельных источников из их смеси, то эффективность исследования могла бы значительно возрасти. Поэтому разработка таких подходов является актуальной проблемой.

Электромагнитное поле в вакууме или в сплошной среде описывается уравнениями Максвелла, но поскольку электроэнцефалограмма (ЭЭГ) и потенциалы, связанные с событиями (ПСС), представляет собой относительно медленные процессы, для них справедлива квазистационарная аппроксимация этих уравнений (Namalainen, et al., 1993). Если также учесть, что небольшие локальные участки мозга, представляющие собой группы близко расположенных и синхронно активированных пирамидных клеток, могут приблизительно рассматриваться в качестве элементарных источников электрического поля, то суперпозиция их сигналов будет описываться линейной моделью мгновенного смешивания (Baillet, et al., 2001, Гнездицкий, 2004, Nunez, Srinivasan, 2006, Hallel, et al., 2007). Согласно это модели измеряемые величины $x(t) = \{x_1(t), \dots, x_N(t)\}^T$, то есть ЭЭГ или ПСС, представляют собой линейные комбинации сигналов источников электрического поля $s(t) = \{s_1(t), \dots, s_M(t)\}^T$: $x_i(t) = \sum_{j=1}^M a_{ij} s_j(t)$ или $x(t) = As(t)$,

где a_{ij} – коэффициент, характеризующий величину влияния j -го источника на электрический потенциал i -й электрод, A – матрица смешивания порядка $N \times M$, $i = 1, \dots, N$, N – число измеряемых сигналов (число электродов), $j = 1, \dots, M$, M – число источников, $t = 1, \dots, T$ – время, T – длина временного ряда. Вектор столбец $\{a_{1j}, \dots, a_{Nj}\}^T$, который содержит коэффициенты, характеризующие величину влияния j -го источника на электрические потенциалы всех электродов, называется «*топографией источника*».

Для ЭЭГ или ПСС, сигналы $s_j(t)$ непосредственно не измеряются и «скрыты» от непосредственного наблюдения. А для того, чтобы детально изучить процессы, протекающих в различных зонах мозга, необходимо определить сигналы $s_j(t)$ от этих «скрытых» источников. Но получить точное решение этой задачи невозможно, поскольку матрица A неизвестна, и число электродов много меньше числа источников ($N \ll M$).

Основываясь на предположении о том, что матрицу A можно приблизительно оценить на основе физических принципов распространения полей и знаний об анатомическом строении головы, и решая, так называемую, обратную задачу, предпринимались многократные попытки оценить сигналы $s_j(t)$ и определить пространственную локализацию их источников (для обзора см. Baillet, et al., 2001, Гнездицкий, 2004, Michel, et al., 2004, Hallez, et al., 2007, Grech, et al., 2008). Но окончательное решение пока не найдено вследствие чрезвычайной сложности этой задачи.

С развитием методов слепого разделения источников, таких как анализ независимых компонент (см. Comon, Jutten, 2010), в решении указанной проблемы наметился прогресс (Onton, Makeig, 2006, Makeig, Onton, 2012). Преимуществом этого подхода является то, что физическая модель смешивания сигналов считается неизвестной, а о механизмах смешивания и о свойствах сигналов делаются минимальные предположения. Тем не менее, эти методы позволяют найти матрицу A и определить сигналы $s_j(t)$. Но, как правило, в этих методах предполагается, что все многообразие явлений, наблюдаемых в ЭЭГ (ПСС), может быть описано с помощью ограниченного числа компонент, то есть $M \leq N$, что, безусловно, является приближением.

Обычно считается, что конфигурация внутримозговых источников сигналов и их расположение относительно датчиков являются индивидуальными (см. Onton, Makeig, 2006, Makeig, Onton, 2012). Поэтому анализ выполняется для каждой записи ЭЭГ в отдельности. Такой подход имеет два существенных недостатка. Во-первых, из-за физиологических

ограничений анализируются относительно короткие записи ЭЭГ, поэтому точность оценки матрицы A и сигналов $s_j(t)$, как правило, низкая. Во-вторых, сигналы можно оценить только с точностью до неопределенного масштаба (Comon, 1994), поэтому их невозможно сравнивать количественно внутри группы или между группами испытуемых.

Можно предположить, что механизм смешивания сигналов одинаков для всех людей и не зависит от состояния человека и вида выполняемой деятельности. Это приближение позволяет построить *групповую модель*, для которой матрица A находится для всей совокупности записей ЭЭГ одновременно, а сигналы $s_j(t)$ – для каждого человека и состояния отдельно. Тогда становится возможным выполнить количественные сравнения сигналов $s_j(t)$, поскольку для их вычисления используется фиксированная матрица A . Но априори неизвестно, является ли это предположение справедливым, и его необходимо проверить.

Отметим также, что ЭЭГ и ПСС являются принципиально разными процессами. В ЭЭГ моменты появления и исчезновения многих феноменов, а также фаза осцилляций электрического потенциала не привязана к внешним событиям. Напротив, ПСС – это реакция динамической системы на приложенное к ней воздействие, то есть переходной процесс, в котором изменения электрического потенциала привязаны к внешним событиям. Как следствие, задачи оценки сигналов скрытых источников для ЭЭГ и ПСС являются принципиально разными.

Цель исследования.

Исследовать возможность получения дополнительной информации, используя анализ сигналов скрытых источников ЭЭГ и ПСС в групповых моделях.

Основные задачи исследования.

1. Разработать подходы для разделения сигналов скрытых источников ЭЭГ в групповых моделях.

2. Исследовать информативность анализа спектральной плотности и когерентности ЭЭГ сигналов скрытых источников ЭЭГ у здоровых испытуемых и пациентов с синдромом нарушения внимания с гиперактивностью (СНВГ) в состоянии покоя при открытых и закрытых глазах и в условиях GO/NOGO парадигмы, по сравнению с традиционными подходами.

3. Разработать подходы для разделения сигналов скрытых источников ПСС в групповых моделях.

4. Исследовать информативность анализа сигналов скрытых источников ПСС у здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ в условиях GO/NOGO парадигмы, по сравнению с традиционными подходами.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. В пределах точности измерений, топографии скрытых источников ЭЭГ одинаковы у разных людей и не зависят от состояния и вида выполняемой деятельности. Поэтому групповые модели скрытых источников ЭЭГ являются адекватным приближением.

2. ЭЭГ представляет собой суперпозицию слабо коррелированных сигналов от источников двух типов. Первые распложены в коре больших полушарий вблизи электродов, на электрические потенциалы которых они влияют наиболее сильно, и таких источников большинство. Вторые находятся в глубоких структурах мозга, их влияние на электрические потенциалы электродов менее дифференцированно. В сигналах источников ЭЭГ хорошо выражены зональные особенности зависимости реактивности

зон мозга от состояния и вида деятельности, что помогает выявлять скрытые за счет суперпозиции полей феномены.

3. Зависимость ПСС и сигналов скрытых источников ПСС от типа стимулов, вида деятельности и состояния человека аналогична. Поэтому групповые модели сигналов скрытых источников ПСС являются адекватным приближением.

4. В сигналах скрытых источников ПСС могут быть выявлены такие особенности реактивности зон мозга, которые не наблюдаются с помощью традиционных методов, что подтверждает эффективность данного подхода для получения дополнительной информации.

Научная новизна результатов.

В работе впервые детально рассматривается возможность использования групповых моделей скрытых источников ЭЭГ и ПСС для исследования мозговых механизмов психических процессов. В работе были получены экспериментальные подтверждения справедливости предположения о том, что механизмы смешивания сигналов от мозговых источников ЭЭГ и ПСС приблизительно одинаковые у всех людей, и что групповые модели являются адекватным приближением для описания этих биоэлектрических процессов.

При разработке подходов к оценке сигналов скрытых источников ПСС получены оригинальные решения ряда задач. В частности, разработан алгоритм оценки топографий скрытых источников ПСС, основанный на предположениях о том, что их сигналы являются переходными процессами, и что индивидуальные отклонения этих сигналов от средне-групповых взаимно некоррелированы. Также, был разработан Байесовский информационный критерий для выбора оптимальной модели скрытых источников ПСС.

Сравнительный анализ показал, что с помощью групповых моделей скрытых источников ЭЭГ и ПСС, может быть выявлен ряд характеристики мозговых процессов, которые невозможно наблюдать, используя

традиционные методы. И к их числу относятся реакция мозга, которые ранее не были описаны в доступной литературе. Одна из них – это реакцией увеличения мощности α активности в левых лобных областях коры при ожидании зрительных стимулов и подготовке к выполнению моторного ответа, другая – это волна ПСС, являющаяся субкомпонентой условно негативного отклонения, которая наиболее выражена в задне-височных областях. Исследования также показали, что лобный компонент N2 и волна P3, наблюдаемые в ПСС, являются неоднородными явлениями, и состоят из субкомпонентов, имеющие различное функциональное значение. Перечисленные факты подтверждают высокую эффективность и информативность предложенного подхода.

Научно-практическая ценность работы.

Все подходы и алгоритмы, используемые в данной работе, основаны на общих предположениях, и не учитывают каких-либо специфических особенностей исходных данных. Эти подходы являются универсальными и могут применяться для широкого круга задач в исследованиях механизмов мозга с помощью электроэнцефалографии и магнитоэнцефалографии. Все алгоритмы реализованы в виде высоко эффективных процедур на языке программирования C++, и встроены в программное обеспечение WinEEG, разработанное автором данной работы. Программное обеспечение WinEEG, предназначенное для сбора и анализа ЭЭГ и ПСС, работает совместно с цифровыми электроэнцефалографами «Мицар-ЭЭГ-201» и «Мицар-ЭЭГ-202», и многократно выставлялось в составе программно-аппаратных комплексов «Мицар-ЭЭГ» на международных выставках «Больница», Санкт-Петербург, «Здравоохранение», Москва, «Medica», Dusseldorf, Germany, «Arab Health», Dubai, UAE и других. Программно-аппаратные комплексы «Мицар-ЭЭГ» установлены и используются во многих (более 1000) научных и медицинских учреждениях Российской Федерации, СНГ, Европы, США, Азии, Австралии и

других, в том числе в пяти лабораториях ИМЧ РАН. Поэтому данные подходы и алгоритмы доступны для широкого использования.

Разработанные модели скрытых источников ЭЭГ и ПСС также имеют практическую ценность. Эти модели могут быть использованы как для исследования механизмов мозга, так и для разработки эффективных методов диагностики различных психических заболеваний.

Полученные в работе экспериментальные данные о свойствах динамики биоэлектрической активности в условиях GO/NOGO парадигмы важны для формирования представлений о механизмах организации психической деятельности и создают предпосылки для разработки новых подходов к диагностике и лечению тяжелых заболеваний центральной нервной системы.

2 Обзор литературы.

2.1 Электроэнцефалограмма.

Первые записи «электроэнцефалограммы» ЭЭГ человека были получены австрийским психиатром Гансом Бергером в 1928 году (Berger, 1929, 1932), в которых были выявлены два типа волн: альфа и бета ритм. Он показал, что альфа-ритм (колебания с частотой около 10 Гц) является основным видом активности, наблюдаемой в ЭЭГ, которая наблюдается при закрытых глазах, тогда как при открывании глаз происходит депрессия альфа-ритма, и быстрые колебания – бета ритм регистрируются более отчетливо. Но метод энцефалографии получили широкое признание лишь после докладов Эдриана и Мэттьюса в 1934 году, где было показано, что «ритм Бергера» (альфа-ритм) не является артефактом, и, по-видимому, генерируется в затылочных областях мозга человека. Большое влияние на развитие метода электроэнцефалографии оказали работы Грея Уолтера (Walter, 1936), показавшие возможность локализации опухоли в мозге по наличию в скальповой ЭЭГ дельта волн (колебаний частотой 1-4 Гц), а также, работы Джиббсов с соавторами (Gibbs, et al., 1937), в которых дано описание своеобразной активности в форме острых пиков или комплексов «пик-волна» в ЭЭГ у больных эпилепсией. Дальнейшие исследования проводились как в области описания феноменологии ЭЭГ при различных заболеваниях и состояниях мозга, так и в направлении изучения механизмов генерации электрической активности. Более подробное описание истории развития электроэнцефалографии в Америке и Европейских странах можно найти во многих литературных источниках (см, например, Гриндель, Сазонова, 2001, Зенков, 2002, Зенков, Ронкин, 2004, Niedermeyer, Lopes da Silva, 2005). Также необходимо отметить существенный вклад в развитие клинической электроэнцефалографии отечественных ученых М.Н.Ливанова, В.С. Русинова, В.Е. Майорчик, О.М. Гриндель, Е.А.Жирмунской, Н.П. Бехтеревой, Л.А. Новиковой.

Развитие вычислительной техники и внедрение математических методов анализа дало возможность использования количественных оценок параметров ЭЭГ, что существенно повысило информативность этого метода. Некоторые исследователи, подчеркивая преимущества объективных методов анализа, даже рассматривает такой методический подход, как отдельную дисциплину – «количественная ЭЭГ» (Quantitative Electroencephalography или qEEG) (Kaiser, 2005, Tong, Thakor, 2009, Thatcher, 2010, Кропотов, 2010).

Помимо электрических потенциалов, мозг генерирует магнитные поля, которые могут быть зарегистрированы с помощью специального прибора, называемого магнитоэнцефалограф. Впервые магнитоэнцефалограмма (МЭГ) была записана Давидом Кохеном в 1968 (Cohen, 1968). Несмотря на то, что электрические и магнитные поля, и, возможно, источники их генерации, тесно связаны между собой, электроэнцефалография и магнитоэнцефалография, по-видимому, дают взаимодополняющую информацию вследствие технических особенностей их регистрации (Malmivuo, Plonsey 1995, Nunez, Srinivasan, 2006).

В настоящее время ЭЭГ и МЭГ, а также производный от них метод исследования вызванных потенциалов (ВП), широко используются в клинических исследованиях при оценке функционального состояния мозга, пораженного патологическим процессом (Гнездицкий, 1997, Зенков, Ронкин, 2004, Niedermeyer, Lopes da Silva, 2005). Также, эти методы крайне популярны в фундаментальных исследованиях, направленных на изучения различных аспектов физиологии центральной нервной системы и, в том числе, мозговых механизмов психической деятельности (см., например, Бехтерева, 1988, Neuper C., Klimesch, 2006, Luck, Karpenman, 2012b).

2.1.1 Источники электроэнцефалограммы и магнитоэнцефалограммы.

Вопрос об источниках генерации электрических потенциалов, регистрируемых на скальпе, также как и магнитных полей мозга, является

одной из проблем электрофизиологии центральной нервной системы, и строго говоря, окончательный ответ, по-видимому, еще не получен. Рассмотрим кратко наиболее распространенную точку зрения на происхождение ЭЭГ сигнала (см., например, Westbrook, 2000, Speckmann, Elger, 2005, Lopes da Silva, 2005a, 2010, Lopes da Silva, van Rotterdam, 2005, Вассерман и др., 2004, Кропотов, 2010, Buzsaki, et al., 2012).

Головной мозг человека содержит огромное количество нервных клеток (нейронов), которые окружены глиальными клетками. Считается, что, прежде всего, активность нейронов ответственна за генерацию электрических потенциалов, регистрируемых на скальпе, тогда как роль глиальных клеток является вторичной (Speckmann, Elger, 2005). Нейроны представляют собой клетки, состоящие из тела, от которого отходят несколько отростков: аксон и некоторое количество дендритов. Аксоны нейронов распространяются на значительное расстояние и подходят к другим нейронам, образуя синапсы – специальные структуры, обеспечивающие взаимодействие нейронов. Аксон отдельного нейрона может разветвляться и контактировать с множеством других клеток. С другой стороны, к отдельному нейрону могут подходить и образовывать синаптические контакты аксоны от многих нервных клеток.

Нейрон окружен мембраной, которая обеспечивает различия в концентрации химических веществ внутри и вне клетки. В покое концентрация ионов K^+ внутри нейрона значительно больше, а концентрации ионов Na^+ и Cl^- – существенно меньше, чем снаружи. Такое соотношение концентраций ионов поддерживается активно, то есть с затратами энергии, и приводит к появлению разности электрических потенциалов между внутриклеточной и внеклеточной средой (подробнее см. Kandel, et al., 2000). В покое у нейронов внутренняя поверхность мембраны заряжена отрицательно по отношению к внешней. В результате этого между внутренней и внешней поверхностью мембраны существует разность потенциалов, величина которой для большинства нейронов находится в

пределах от -60 до -75 мВ. Величина мембранного потенциала увеличивается или уменьшается при изменении потока ионов через мембрану. Этот поток ионов зависит от проводимости ионных каналов, которые открываются или закрываются при соответствующих электрических или химических воздействиях. В зависимости от направления потока ионов и их заряда смещение мембранного потенциала может происходить в отрицательную (гиперполяризация мембраны) или положительную (деполяризация мембраны) сторону.

Если деполяризации мембраны нейрона достигает критического уровня (порога), нейрон генерирует потенциал действия – кратковременное (порядка 1 мс) высокоамплитудное (в пределах 60-120 мВ) колебание мембранного потенциала, обусловленное изменением проводимости ионных каналов. Потенциал действия распространяется по аксону нейрона и достигает синапсов. В химических синапсах, которые широко распространены в центральной нервной системе, потенциал действия запускает процесс высвобождения медиатора. За счет диффузии медиатор распространяется через синаптическую щель к мембране другого нейрона (постсинаптической мембране) и открывает ионные каналы, что приводит к изменению уровня поляризации постсинаптической мембраны. Медиатор действует в течение короткого времени, после чего разрушается специфическим ферментом. В результате на постсинаптической мембране возникает локальное кратковременное, но значительно более продолжительное (от 10 мс и более), по сравнению с потенциалом действия, изменение мембранного потенциала нейрона с амплитудой несколько милливольт. В зависимости от медиатора и соответствующего ему рецептора, а также их взаимодействия с ионными каналами, поляризация мембраны может либо кратковременно уменьшаться, способствуя генерации потенциала действия – возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП), либо увеличиваться, затрудняя его генерацию – тормозный постсинаптический потенциал (ТПСП).

Не останавливаясь на второстепенных в данном контексте деталях, можно сказать, что при ВПСП в области синапса через мембрану увеличивается поток ионов Na^+ из внешней среды внутрь клетки, а при ТПСП увеличивается поток ионов K^+ наружу или ионов Cl^- внутрь. При ВПСП в области синапса внутрь нейрона течет положительный ток, образуя, тем самым, локальный «сток» заряда. Напротив, при ТПСП положительный ток течет из клетки, образуя локальный «исток» заряда. Так как заряд в проводящей среде не накапливается, такие локальные трансмембранные токи компенсируются распределенными по всей мембране нейрона токами, текущими в противоположном направлении. При ВПСП, соответственно, рядом с локальным стоком заряда вокруг синапса образуется распределенный исток заряда вдоль мембраны нейрона. Напротив, в случае ТПСП рядом с локальным истоком заряда вокруг синапса образуется распределенный сток зарядов. Иными словами, активации синапса в определенном месте мембраны нейрона приводит к тому, что во внеклеточной среде появляется неравномерное распределение истоков и стоков заряда, зависящее от формы нейрона.

В коре больших полушарий головного мозга расположено огромное число нейронов, среди которых пирамидные нейроны составляют 75%. Пирамидные нейроны – это крупные клетки, плотность которых в десятки раз выше, чем других (Braitenberg, 1978). Эти нейроны имеют аксон, идущий «вниз», большой апикальный дендрит, идущий «вверх», и множество базальных дендритов. Значительная часть пирамидных нейронов в коре ориентирована так, что их дендриты с синаптическими окончаниями от восходящих афферентных аксонов лежат в поверхностном слое коры, тела нейронов расположены более глубоко в коре, и еще глубже – аксоны. На дендритах пирамидных нейронов больше возбуждающих синапсов, а на его теле – тормозных (Megías, et al., 2001). Если апикальный дендрит пирамидной клетки деполяризуется вследствие афферентного раздражения, возникают внутриклеточные катионные потоки в направлении от

возбуждающих синапсов (то есть от апикальных дендритов к базальной части нейрона) и одновременно – внеклеточные потоки в обратном направлении. Учитывая форму пирамидной клетки, она может рассматриваться как токовый диполь, модуль дипольного момента которого пропорционален произведению тока, текущего между истоком и стоком, и расстояния между ними. Электрическое поле такого диполя открытое, что позволяет его измерить на расстоянии от нейрона. Если соседние пирамидные клетки активируются в некоторой степени синхронно, продольные внеклеточные токи (вдоль длинной оси нейронов) суммируются, а поперечные токи нивелируют друг друга. В результате возникают более мощный токовый диполь, электрическое поле которого можно измерить в виде разности потенциалов на скальпе (Speckmann, Elger, 2005, Lopes da Silva, 2005a, 2010, Lopes da Silva, van Rotterdam, 2005, Buzsaki, et al., 2012). Эти же токи создают магнитное поле, которое может быть измерено с помощью магнитоэнцефалографа.

Считается, что в ЭЭГ преимущественно отражаются постинаптические потенциалы (Schaul, 1998, Speckmann, Elger, 2005, Зенков, Ронкин, 2004), поскольку потенциалы действия кратковременны и относительно редки, и требуется очень точная синхронизация, чтобы последние перекрывались во времени, и их суммарный потенциал мог быть зарегистрирован на скальпе.

Глиальные клетки, окружающие нейроны и связанные между собой щелевыми соединениями, могут оказывать существенное влияние на проводимость ткани между нейронами, а, следовательно, на внеклеточные токи. Причем свойства щелевых соединений очень чувствительны к изменению рН и концентрации ионов K^+ и Ca^{2+} (Huang, et al., 2005), которые могут меняться при различных физиологических и патологических условиях.

Описанный механизм генерации ЭЭГ и МЭГ представляется вполне правдоподобным, поскольку при измерении локальных электрических потенциалов наблюдается явная смена полярности его колебаний по мере

прохождения микроэлектрода от поверхности коры к ее более глубоким слоям (Lopes da Silva, Storm van Leeuwen, 1977).

Однако для описанной выше модели, по-видимому, первостепенным является вопрос о том, каким образом происходит синхронизация достаточного количества нейронов, для того чтобы их суммарный потенциал мог быть зарегистрирован на скальпе. Хотя, возможно, не существует единого механизма генерации колебаний, различных по частоте и длительности, большинство исследователей полагает, что в механизмах генерации ЭЭГ ключевую роль играют корково-таламические взаимодействия (см. Steriade, 2005, Lopes da Silva, 2005a, Timofeev, Bazhenov, 2005, Buzsaki, 2006, Timofeev, et al., 2012, Buzsaki, et al., 2012).

2.1.2 Классификация ритмов ЭЭГ.

В соответствие с классификацией, предложенной Международной федерацией обществ электроэнцефалографии в 1974, (International Federation of Societies for Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 1974) в спектре ЭЭГ были выделены несколько диапазонов, которые, в наибольшей степени, по мнению авторов, отвечали прагматической необходимости при клиническом описании ЭЭГ. Этим диапазонам, в соответствие с традицией, предложенной Г. Бергером, были присвоены греческие буквы. Было выделено пять диапазонов частот: дельта – 0.5-4 Гц, тета – 4-8 Гц, альфа – 8-12 Гц, бета – 12-30 Гц, гамма – > 30 Гц. Следует отметить, что границы диапазонов условны, и не следуют из строго определенных характеристик волн, наблюдаемых в ЭЭГ (Tallon-Baudry, 2009a). Границы диапазонов неоднократно пересматривались в соответствии с исследовательскими потребностями. Так, например, Эрнст Нидермайер приводит следующие границы диапазонов: дельта – 0.1-3.5 Гц, тета – 4-7.5 Гц, альфа – 8-13 Гц, бета – 14-30 Гц, гамма – > 30 Гц. Некоторые исследователи разделяют диапазон альфа-ритма на два и несколько поддиапазонов (Klimesch, 1999). В

других исследованиях на поддиапазоны разделяется бета диапазон (например, Thatcher, et al. 2008). Но в целом, многие авторы считают, что при описании волн, наблюдаемых в ЭЭГ, их частота не является единственной ключевой характеристикой, и необходимо учитывать множество дополнительных параметров: амплитуду, фазовые отношения, локализацию (топографическое распределение на скальпе) и реактивность на внешние раздражители (Зенков, Ронкин, 2004, Tallon-Baudry, 2009a).

2.1.3 Ритмы ЭЭГ, наблюдаемые во время сна.

Во время сна в ЭЭГ наблюдается множество электрофизиологических феноменов (Niedermeyer, 2005b). Выделяют, по крайней мере, 5 стадий сна, для каждой из которых характерны различные паттерны ЭЭГ активности. Первая стадия соответствует переходу от состояния бодрствования ко сну, и для нее характерна низкоамплитудная полиморфная ЭЭГ, состоящая, в основном из низкочастотной альфа и тета активности. Наиболее характерным признаком второй стадии является наличие в ЭЭГ сонных веретен и К-комплексов. Во время третьей стадии сонные веретена постепенно исчезают и появляются дельта-волны с частотой 1-4 Гц (примерно 20-50% времени). Во время четвертой стадии дельта-волны доминируют, занимая более 50% всего времени записи. Пятая стадия - стадия сна с быстрыми движениями глаз (БДГ) или парадоксальный сон, характеризуется ЭЭГ, подобной состоянию бодрствования, быстрыми движениями глаз, снижением мышечного тонуса и сновидениями. Кроме того, описаны медленные колебания электрического потенциала (частотой 0.3-1 Гц), которые способны модулировать возникновение дельта-волн, сонных веретен и коротких высокочастотных вспышек (Steriade, et al., 1993a, Amzica, Steriade, 1997).

Клеточные механизмы генерации сонных веретен, дельта-волн и медленных колебаний изучены достаточно хорошо (Steriade, et al., 1990, Steriade, 2005, Buzsaki, 2006), поскольку аналогичные феномены

наблюдаются у животных, в том числе, под наркозом, а также *in-vitro* в культурах тканей. Ключевыми для понимания клеточных механизмов генерации сонных веретен и дельта-волн являются внутренние свойства таламо-кортикальных нейронов и нейронов ретикулярного ядра таламуса, а также особенности таламо-кортикальные взаимодействия. При обсуждении механизмов генерации ритмов ЭЭГ традиционно используется упрощенная схема таламо-кортикальных взаимодействий (Steriade, et al., 1990, Steriade, 2005). В эту схему входят три основных типа нейронов: таламо-кортикальные нейроны, посылающие свои аксоны в кору больших полушарий мозга, нейроны ретикулярного ядра таламуса и корковые нейроны, расположенные в глубоких слоях коры, аксоны которых с помощью коллатералей оканчиваются на первых двух типах нейронов. Таламо-кортикальные глутаматергические нейроны посылают свои аксоны к нейронам коры больших полушарий, и с помощью коллатералей – к нейронам ретикулярного ядра, оказывая на те и другие возбуждающее влияние. Корковые глутаматергические нейроны также оказывают обратное возбуждающее влияние на таламо-кортикальные нейроны и через коллатерали на нейроны ретикулярного ядра. Наконец, ГАМКергические нейроны ретикулярного ядра оказывают тормозное влияние на таламо-кортикальные нейроны. Также, в ядрах дорсального таламуса существуют тормозные ГАМКергические интернейроны, которые могут влиять на свойства таламо-кортикальных взаимодействий, но они реже включаются в эту схему, поскольку у ряда животных они практически отсутствуют.

Рассмотрим кратко свойства мембранного потенциала и механизмы ионной проводимости нейронов таламуса (более подробно см. Sherman, Guillery, 2006). Таламо-кортикальные нейроны могут генерировать потенциалы действия в двух качественно различных режимах: тоническом и пачечном (Deschenes, et al., 1984, Jahnsen, Llinas, 1984a, 1984b, Hernandez-Cruz, Pape, 1989, McCormick, Feese, 1990, Scharfman, et al., 1990, Bal, et al., 1995). В тоническом режиме эти нейроны, подобно многим другим,

генерируют последовательность одиночных потенциалов действия при деполяризации их мембраны. В пачечном режиме наблюдается иная картина. В течение одного интервала времени – пачки импульсов – нейроны генерируют последовательность потенциалов действия с высокой частотой. Далее следует период, когда потенциалы действия, практически, не генерируются. После этого опять генерируется пачка импульсов и т.д. При этом интервал времени между пачками импульсов значительно больше, чем между потенциалами действия внутри пачки.

Было показано (Coulter, et al., 1989, Crunelli, et al., 1989, Hernandez-Cruz, Pare, 1989, Suzuki, Rogawski, 1989), что в генерации пачки потенциалов действия участвуют, так называемые, кальциевые каналы Т-типа, которые управляют, так называемым током I_T . Эти каналы активируются, когда таламо-кортикальный нейрон возвращается из состояния гиперполяризации в нормальное, что, в свою очередь приводит к генерации, так называемого, низко-порогового кальциевого спайка. Низко-пороговый кальциевый спайк достаточно медленный, и он деполяризует мембрану в течение нескольких десятков миллисекунд, при этом на его вершине наблюдается генерация пачки обычных потенциалов действия, причем в это время сам нейрон невосприимчив к внешней активации. По окончании генерации пачки потенциалов действия нейрон возвращается в состояние гиперполяризации, поскольку поток ионов Ca^{2+} открывает Ca^{2+} -зависимые калиевые каналы.

Механизмы генерации низко-порогового кальциевого спайка и обычного Na^+ - K^+ -го потенциала действия во многом подобны, но имеются существенные количественные различия: 1). Ионные каналы Т-типа значительно более медленные; 2). Они становятся активными при гиперполяризации мембраны, тогда как при деполяризации мембраны они деактивированы; 3). Ионные каналы Т-типа обнаружены в теле клетки и дендритах, но практически не наблюдаются в аксонах.

У таламо-кортикальных нейронов существует еще один тип мембранной проводимости, который активируется при ее гиперполяризации и

деактивируется при деполяризации. Это, так называемый, катионный ток I_h открывается при гиперполяризации мембраны и стремится вернуть мембранный потенциал к первоначальному более деполяризованному уровню (McCormick, Pape, 1990a, 1990b). Скорость активации I_h тока низкая: постоянная времени более 200 мс. Этот I_h ток, совместно с описанными выше проводимостями Ca^{2+} и K^+ , может приводить к ритмической пачечной активности, которая может наблюдаться *in vitro* (McCormick, Pape, 1990a, 1990b, Huguenard, McCormick, 1992, Huguenard, Prince, 1992). Низкопороговые кальциевые спайки могут повторяться в течение длительного времени с различной частотой, как правило, 1-3 раза в секунду, в зависимости от множества внешних параметров, и могут быть прерваны только достаточно сильной и продолжительной деполяризацией мембраны.

Нейроны ретикулярного ядра таламуса также имеют ионные каналы Т-типа, и могут генерировать низко-пороговые кальциевые спайки. Но кинетические свойства этих каналов отличаются от таламо-кортикальных нейронов. Также, при сильной гиперполяризации мембраны нейроны ретикулярного ядра могут генерировать потенциалы действия с частотой 1-4 раза в секунду. Но эта ритмическая активность быстро затухает.

Другой особенностью нейронов ретикулярного ядра таламуса является то, что они связаны друг с другом через щелевые контакты, обеспечивающие передачу электрических сигналов от клетки к клетке (Landisman, et al., 2002, Long, et al., 2004, Landisman, Connors, 2005, Deleuze, Huguenard, 2006, Lam, et al., 2006, Blethyn, et al., 2008). Эти щелевые контакты являются эффективным средством синхронизации разрядов близко расположенных нейронов (Landisman, et al., 2002, Long, et al., 2004, Landisman, Connors, 2005, Blethyn, et al., 2008). Предполагается, что этот механизм может быть ключевым для обеспечения синхронизации таламо-кортикальных нейронов за счет когерентных осцилляций разрядов нейронов ретикулярного ядра (Long, et al., 2004, Hughes, Crunelli, 2005a, Deleuze, Huguenard, 2006).

Теперь вернемся к механизмам генерации различных электрофизиологических феноменов, наблюдаемых во время сна.

Простейшая модель генерации сонных веретен основана на взаимодействии ГАМКергических нейронов ретикулярного ядра и глутаматергических таламо-кортикальных нейронов. Пусть в некоторой группе нейронов ретикулярного ядра приблизительно синхронно возникает вспышка потенциалов действия. Эта вспышка импульсов тормозных нейронов ретикулярного ядра приводит к генерации ТПСИ в таламо-кортикальных нейронах, которые вызывают гиперполяризации их мембран. При этом открываются каналы катионного тока I_h и он уменьшает гиперполяризацию мембран таламо-кортикальных нейронов. При переходе из состояния гиперполяризации мембраны к ее деполяризации активирует кальциевый ток I_T , в результате чего происходит генерация низко-пороговых кальциевых спайков. На вершине этих спайков таламо-кортикальные клетки начинают генерировать Na^+K^+ -вые потенциалы действия, которые распространяются по аксонам и достигают нейронов ретикулярного ядра. Это приводит к возбуждению нейронов ретикулярного ядра, и цикл повторяется. В экспериментах *in vitro* и с помощью моделирования, были получены доказательства справедливости этой модели (Steriade, et al., 1993b; Destexhe, et al., 1994; McCormick, Bal, 1997; Destexhe, Sejnowski, 2001).

К сожалению, данная модель, по-видимому, является излишне упрощенной, поскольку она не позволяет объяснить следующие особенности.

Во-первых, спонтанные зоны возбуждения могут произойти относительно одновременно в нескольких местах таламуса. И основываясь только на локальных связях таламуса, будет трудно понять, как зоны возбуждения могут стать синхронными. И, действительно, в экспериментах *in vitro*, также как и в моделях, было показано, что при наличии только локальных связей, сонные веретена появляются практически на любой произвольном месте и перемещаются со скоростью около 0,5 миллиметра в секунду. Но в таламусе интактного мозга сонные веретена возникают

синхронно. Было показано, что в обеспечении такой глобальной синхронности существенную роль играют корково-таламические взаимодействия (Contreras, et al., 1996). В частности, было показано, что в таламусе интактной кошки барбитурат-индуцированные сонны веретена являются синхронными на протяжении нескольких миллиметров. Если же полностью удалить кору всего полушария генерация сонных веретен в таламусе будет продолжаться, но перестанет быть синхронной. И в этом случае, сонные веретена из нескольких зон будут появляться независимо друг от друга, и они асинхронны.

Во-вторых, простейшая модель не может объяснить различную частоту колебаний потенциала для сонных веретен, локализованных во фронтальных и в центрально-теменных областях: около 12 Гц и 14 Гц соответственно (De Gennaro, Ferrara, 2003, Molle, et al., 2011).

Описанные выше проблемы позволяют предположить, что даже если генераторы сонных веретен находятся в таламусе, то их синхронность, по-видимому, координируется соответствующими им нейронными сетями коры больших полушарий (Buzsaki, 2006).

Теперь рассмотрим механизмы генерации медленных колебаний электрического потенциала.

Медленные колебания электрического потенциала во время сна с частотой 0.3-1 Гц наблюдались у животных при анестезии (Steriade, et al., 1993c), а также во время естественного медленноволнового сна (стадии 3-4) у животных (Steriade et al., 1996) и у человека (Achermann, Borbely, 1997, Amzica, Steriade, 1997, Simon, et al., 2000, Molle, et al., 2002b, Massimini, et al., 2003, Csécska, et al., 2010). Частота медленных колебаний зависит от вида анестезии и состояния. Типичная частота колебаний во время естественного сна от 0.7 до 1 Гц. Активность в этой полосе частот также присутствует во время других состояний, таких как состояние с открытыми глазами, закрытыми глазами и во время решения различных задач.

Медленная волна представляет собой последовательность продолжительных состояний деполяризации (up состояние) и гиперполяризации (down состояние) корковой нейронной сети. Состояние деполяризации характеризуется активацией (увеличением частоты разрядов) корковых нейронов. Состояние гиперполяризации характеризуется подавлением импульсной активности нейронов. Существование медленных колебаний после обширных таламических повреждений указывает на то, что они, возможно, генерируются в пределах коры, но точные клеточные механизмы неизвестны (Steriade, 2005, Buzsaki, 2006). С другой стороны, таламо-кортикальные взаимодействия также могут играть существенную роль в генерации медленных волн. Так, например, показано, что изолированные таламо-кортикальные нейроны при определенных условиях *in vitro* генерируют спонтанные разряды нейронов, частота которых промодулирована медленными колебаниями (Hughes, et al., 2002, Blethyn, et al., 2006, Zhu, et al., 2006, Lorincz, et al., 2009a). Аналогичное явление может наблюдаться *in vivo* (Crunelli, et al., 2012). Клеточный механизм, лежащий в основе генерации этих медленных осцилляций частоты разрядов таламо-кортикальных и ретикулярных нейронов, по-видимому, основан на свойствах Ca^{2+} ионных каналов T-типа. При взаимодействии с токами утечки мембраны эти каналы могут находиться в двух стабильных состояниях: up и down. Под воздействием внешних факторов или случайных флуктуаций время от времени переходить из одного в другое (Crunelli, et al., 2005, Crunelli, et al., 2006) и управлять нейронными сетями коры (Destexhe, et al., 2007). На основе этих данных, была предложена модель генерации медленных волн, состоящая из трех ключевых элементов (Crunelli, Hughes, 2010, Hughes, et al., 2011a, Crunelli, et al., 2011). Первый из них – «корковый сетевой генератор» состоит из нейронов, находящихся в IV, V и VI слоях коры, и построен на основе синаптических взаимодействий. Два других – это «условные» генераторы – нейроны ретикулярного ядра и таламо-кортикальные нейроны. Хотя каждый из элементов этой модели может генерировать свои

собственные медленные колебания, но только их взаимодействие обеспечивает наиболее полное описание динамики ЭЭГ, причем свойства Ca^{2+} ионных каналов Т-типа, по-видимому, являются существенным фактором (Errington, et al., 2010, Crunelli, et al., 2011, Errington, et al., 2012).

Дельта-волны, наблюдаемые во время сна, отличаются от медленных волн не только по частоте (считается, что частота дельта волн находится в пределах 1-4 Гц), но и по источнику их генерации. Если говорить более точно, то в ЭЭГ человека было выделено два типа колебаний, с частотой, находящейся в пределах 1-4 Гц. Первый генерируется в коре, и наблюдается при перерезке таламо-кортикальных путей или разрушении таламуса. Однако нейронные механизмы этой корковой активности неизвестны. Другой тип дельта-волн имеет таламическое происхождение, и наблюдается в таламусе даже при декорткации, и его клеточные механизмы изучены достаточно хорошо. Как указывалось выше, таламо-кортикальные нейроны при определенном уровне гиперполяризации мембраны способны генерировать пачки потенциалов действия с частотой 1-3 раза в секунду. Считается, что именно этот механизм лежит в основе генерации дельта-волн во время сна (McCormick, Pape, 1990a, 1990b, Steriade, 2005).

Эти таламические колебания характеризуются следующими свойствами, полученными в экспериментах *in vivo*: 1) Они чувствительны к барбитуратам, и даже очень малые дозы барбитуратов эффективно блокируют их (Curro Dossi, et al., 1992); 2) Они исчезают при появлении сонных веретен (Nunez, et al., 1992); 3) Сонные веретена и дельта-волны наблюдаются на различных уровнях мембранного потенциала таламо-кортикальных нейронов. При уровне мембранного потенциала покоя около -60 мВ наблюдаются сонные веретена, тогда как при большей гиперполяризации мембраны (-65 мВ или -70 мВ) амплитуда сонных веретен значительно уменьшаются, и появляются колебания потенциала в диапазоне 1-4 Гц (Steriade, et al., 1994); 4) Кортикальные разряды усиливают дельта волны

(Steriade, et al., 1991); 5) Корковые разряды могут синхронизовать пачки потенциалов действия различных нейронов таламуса (Steriade, et al., 1991).

Было высказано предположение (Buzsaki, 2006), что таламо-кортикальные нейроны, генерирующие периодические пачки с частотой 1-4 Гц, могут переключать корковые нейронные сети из состояния деполяризации (up) в состояние гиперполяризации (down) и обратно, что может являться потенциальным механизмом широкомасштабной синхронизации колебаний потенциала. Но инициатор этого переключения не известен. Это может быть как кора больших полушарий, поскольку переключения между up и down состояниями может происходить без таламуса, так и таламо-кортикальные клетки, которые в отсутствие коры показывают несинхронные колебания с частотой дельта диапазона.

Необходимо отметить, что медленно-волновые стадии сна, в которых наблюдаются дельта-волны, не соответствуют состоянию пониженной активности коры. В течение этих стадий средняя частота разряда нейронов примерно такая же, как и при бодрствовании. Отличие заключается в том, что во время третьей и четвертой стадий сна паттерн потенциалов действия нейронов представляет собой последовательность длительных пачек импульсов, перемежающихся длинным интервалом молчания, тогда как при бодрствовании картина пульсации нейронов коры менее упорядочена.

Во время сна также наблюдаются К-комплексы, начинающиеся с быстрых негативных высокоамплитудных пиков, как правило, превышающих 100 мкВ, за которыми следуют позитивные волны длительностью порядка 350-550 мс, и заканчивающиеся отрицательными пиками. К-комплексы часто предшествуют сонным веретенам. К-комплексы наблюдаются во время второй и третьей стадий сна, когда частота встречаемости сонных веретен наибольшая. Изменение потенциала во время К-комплекса связано с увеличением частоты разрядов корковых нейронов, в том числе пирамидных нейронов, расположенных в 5 и 6 слое коры, посылающих свои аксоны в таламус. Активность корковых нейронов во

время К-комплекса передается в таламус, где она синхронизирует таламокортикальные сети, вызывая характерные осцилляции, такие как сонные веретена и дельта-волны (Amzica F., Steriade M, 1998). К-комплексы могут возникать как вследствие внешних воздействий, так и в результате эндогенных событий. В частности, К-комплексы могут появляться в ответ на стимулы любой модальности, включая незначительное изменение позы в кровати. Различная модальность сенсорных входов может объяснить их пространственную вариабельность. Эндогенным триггером сонных веретен является переход нейронов коры из состояния down в состояние up. На уровне внеклеточных потенциалов быстрый такой переход большой группы нейронов будет формировать сложную волну, то есть спонтанно сгенерированный К-комплекс. Такой down-up переход может также вызывать либо генерацию сонного веретена, либо при достаточно сильной гиперполяризации – кратковременную вспышку высокочастотной гамма активности (Amzica F., Steriade M, 1998).

Говоря о механизмах генерации различных электрофизиологических феноменов, наблюдаемых во время сна, невозможно не упомянуть о влиянии модулирующих систем. Хорошо известно, что при стимуляции ретикулярной формации ствола мозга наблюдается десинхронизация ЭЭГ (Moruzzi G., Magoun H., 1949), и это открытие, в дальнейшем, привело к появлению концепции «восходящей ретикулярной активирующей системы». Последующие исследования выявили группы нейронов ствола мозга, гипоталамуса и базальных отделов переднего мозга, которые контролируют возбудимость нейронов ядер таламуса (McCormick, 1989). Эти открытия легли в основу современного представления о механизмах перехода сон-бодрствование (Saper, et al., 2005, Schwartz, Roth, 2008).

В литературе выделяются следующие мозговые системы, по-разному влияющие на уровень активации таламо-кортикальной системы (McCormick, 1989, Lopes da Silva, 2010). В основном, десинхронизация ЭЭГ вызывается холинергическими проекциями от ряда ядер ствола мозга (pedunculopontine

tegmental и laterodorsal tegmental area). Эти проекции оканчиваются ацетилхолиновыми мускариновыми синапсами, как на нейронах ретикулярного ядра таламуса, так и таламо-кортикальных нейронах. Ацетилхолин гиперполяризует нейроны ретикулярного ядра за счет увеличения проводимости ионов K^+ с помощью мускариновых рецепторов. Это влияние может вызывать подавление сонных веретен. Напротив, влияние ацетилхолина на мускариновые рецепторы таламо-кортикальных нейронов приводит к их деполяризации. Деполяризация мембраны таламо-кортикальных нейронов может инактивировать низко-пороговые кальциевые спайки, что будет приводить к подавлению ритмической активности. Кроме того, на нейроны ретикулярного ядра проецируются ГАМКергические нейроны базальных отделов переднего мозга, что может вызывать сильное торможение этих нейронов, что также будет приводить к подавлению сонных веретен. Далее, норадренергические нейроны от голубого пятна ствола мозга (locus coeruleus) и серотонинергические нейроны дорсального ядра шва (nuclei raphe) также могут модулировать ритмическую активность таламуса. Эти нейроны имеют слабые проекции в таламус, однако они имеют диффузные проекции на области коры. Наконец, также существуют влияния гистаминергические проекций гипоталамуса и дофаминергических проекций среднего мозга на нейроны корково-таламической системы.

2.1.4 Альфа-ритмы.

Колебания электрического потенциала, регистрируемого на скальпе, с частотой в пределах 8-13 Гц традиционно называют альфа-ритмом. Но в ходе исследований было показано, что эти колебания могут быть разделены на составляющие, различающиеся как по функциональным свойствам, так и по источникам их генерации. Феноменология этих явлений изучена достаточно хорошо и описана во многих обзорах (Niedermeyer, 2005a, Buzsaki, 2006, Кропотов, 2010, Базанова, 2009, 2011, Lopes da Silva, 2010).

Наиболее известным является затылочный альфа-ритм (Berger, 1929, Adrian, Matthews, 1934). В 1974 Международная федерация обществ электроэнцефалологии, (International Federation of Societies for Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 1974) предложила для него следующее определение: «Ритм в диапазоне 8-13 Гц, встречающийся во время бодрствования в задних отделах головы, как правило, с большей амплитудой в затылочной области. Амплитуда может варьироваться, но у взрослых, как правило, ниже 50 мкВ. Он лучше выражен при закрытых глазах, в условиях физического расслабления и относительного психического бездействия. Блокируется или ослабляется при концентрации внимания, особенно при зрительных или умственных усилиях».

Амплитуда затылочного альфа-ритма весьма существенно меняется со временем. Многие из этих изменений связаны с функциональным состоянием мозга, вниманием, мыслительной деятельностью и эмоциями (см., например, Николаев, и др. 1998, Aftanas, Golosheikine, 2001, Афтанас и др., 2002, 2003, 2004а, Данько и др., 2003а, 2003в, 2004, 2005а, 2008, 2011б, 2013, Данько, 2006, Разумникова, 2004а, 2007, Данько, Бойцова, 2010, Разумникова, Фиников, 2010, 2011, Бойцова, Данько, 2011, Костандов и др., 2011в, Вольф, Тарасова, 2012, 2013). Величина этих изменений варьирует от человека к человеку и зависит от множества факторов, таких как, пол, возраст, умственные способности, эмоциональное состояние, уровень тревожности и другие (см., например, Афтанас и др., 2004б, Разумникова, 2004, Тарасова и др., 2006, Костандов и др., 2009, Разумникова и др., 2009). Связь реактивности альфа-ритма с различными психическими функциями также наблюдались в исследованиях его когерентности (см., например, Данько и др., 2003б, 2005б, 2009а, 2010, Вольф и др., 2004, 2009, Шемякина, Данько, 2004, Костандов и др., 2006, 2007, 2008а, 2008б, 2010б, 2011а, 2011б, 2012а, 2012б, Бехтерева, Нагорнова, 2007, Шемякина и др., 2007, Разумникова и др., 2009, Тарасова и др., 2010, Костандов, Черемушкин, 2010, 2012, 2013а, 2013б) или взаимной корреляции его огибающей (Суворов и др., 2012).

Помимо вызванных изменений амплитуды альфа-ритма существуют ее спонтанные колебания, так называемые модуляции, наблюдаемые в форме характерных «веретен», длительность которых чаще всего колеблется от 2 до 8 секунд. Однако амплитудно-временные и пространственные характеристики такой нестационарности альфа-ритма также зависят от функционального состояния мозга и выполняемой деятельности (Каплан, 1998, 1999, Шишкин, Каплан, 1999, Каплан и др., 2002, Каплан, Борисов, 2003, Fingelkurts, et al., 2003, Борисов и др., 2005а, 2005б, Каплан и др., 2005).

Частота затылочного альфа-ритма находится в пределах 8-13 Гц, но она значительно варьирует от человека к человеку и коррелирует с такими факторами, как возраст, пол, интеллект (Niedermeyer, 2005а, Базанова, 2006, Базанова, Афтанас, 2007) и эмоциональная реактивность (Тумялис, и др., 2010, Тумялис, Афтанас, 2013). Кроме того, частота альфа-ритма также может варьировать в зависимости от состояния человека. Например, у женщин наблюдается корреляция частоты альфа-ритма и активности прогестерона (Муравлева, и др., 2013а, 2013б).

Хотя диапазоны частот затылочного альфа-ритма и сонных веретен перекрываются, это два различных типа феномена. Во-первых, они регистрируются в различных функциональных состояниях, а именно, во время спокойного бодрствования с закрытыми глазами или во время сна соответственно. Во-вторых, они имеют различное пространственное распределение: альфа-ритм регистрируется в относительно ограниченной затылочной области, тогда как сонные веретена более широко распределены на скальпе. В-третьих, длительность сонных веретен меньше – порядка 1-2 секунд. В-четвертых, они имеют различное топографическое распределение (Manshanden, et al., 2002, Lopes da Silva, 2004). В частности, большинство эквивалентных дипольных источников альфа-ритма наблюдаются в относительно локальной области в районе шпорной борозды на границе 17-го и 18-го полей, тогда как источники сонных веретен находятся в пространственно другой более распределенной зоне.

В экспериментах на животных было также показано существование затылочного альфа-ритма у собак (Lopes da Silva, et al., 1973a, 1973b) и у кошек (Chatila, et al., 1992, 1993, Rougeul-Buser, Buser, 1997, Buser, Rougeul-Buser, 2005), который отличался от сонных веретен по тем же признакам. Причем, было показано, что в генерации альфа-ритма существенную роль играют как таламо-кортикальные, так и внутрикортикальные взаимодействия (Lopes da Silva, et al., 1980, Lopes da Silva, 1991).

В ЭЭГ существует еще один ритм, который имеет такую же частоту, как и затылочный альфа-ритм, но регистрируется на скальпе вблизи сенсомоторных областей коры (Jasper, Andrews, 1938). Условия, при которых он наблюдается, значительно отличаются от тех, которые характерны для затылочного альфа-ритма. В литературе он имеет разные названия: мю-ритм, роландический ритм, сенсомоторный ритм и др. Мю-ритм слабо реагирует на визуальные раздражители или открытие глаз, но требует неподвижности скелетных мышц. Он может блокироваться при движениях, как произвольных, так и рефлекторных (Chatrian, et al., 1959, Chatrian, 1976). Подавление мю-ритма наблюдается даже в случае очень простых движений, например, произвольного сгибания пальца, а его амплитуда начинает уменьшаться еще до совершения движения: порядка нескольких сотен миллисекунд. Мю-ритм может наблюдаться как в правом, так и в левом полушарии. Генераторы этих осцилляций, по-видимому, независимые, поскольку было показано отсутствие билатеральной когерентности мю-ритма у здоровых испытуемых (Storm van Leeuwen, 1978). Визуально мю-ритм наблюдается у небольшого числа (менее 15 %) взрослых людей (Niedermeyer, 2005a), и, по-видимому, маскируется мощным затылочным альфа-ритмом. Но использование спектрального анализа позволяет выделить мю-ритм практически у 100 % испытуемых (Schoppenhorst, et al., 1980). Положение эквивалентных дипольных источников мю-ритма отличается от затылочного альфа-ритма и сонных веретен (Manshanden, et al., 2002, Lopes da Silva, 2004) и находится в соматосенсорной коре в области руки.

Дальнейшие исследования показали возможность топографической организации подавления мю-ритма, селективно зависящей от движения пальцем, ногой или языком (Pfurtscheller, Berghold, 1989, Pfurtscheller, 1992, Andrew, Pfurtscheller, 1996, Manganotti, et al., 1998). Подавление мю-ритма наблюдалось в топографически соответствующих соматосенсорных областях, и сопровождалось повышением его мощности в окружающих зонах. Результаты этих исследований были подтверждены при субдуральной регистрации ЭЭГ с помощью решетки электродов (Arroyo, et al., 1993). Однако в других подобных исследованиях такой селективности подавления мю-ритма не наблюдалось (Crone, et al., 1998a). Подобное несоответствие, по-видимому, объясняется тем, подобная селективность наблюдается только высокочастотном диапазоне мю-ритма 10-12 Гц (Pfurtscheller, et al., 2000). Модуляции мю-ритма наблюдаются не только при выполнении движений, но и при их мысленном представлении (Pfurtscheller, Neuper, 1997), наблюдении за ними или при их имитации (Александров, Тугин, 2010).

Показано, что в соматосенсорной коре у крыс (Semba, et al., 1980, Buzsaki, et al., 1988, Buzsaki, et al., 1990, Buzsaki, 1991, Nicoletti, et al., 1995, Shaw, 2004), и у кошек (Roth, et al., 1967, Sterman, Wyrwicka, 1967, Rougeul-Buser, et al., 1975, Bouyer, et al., 1983, Chatila, et al., 1993) также наблюдаются колебаний электрического потенциала, аналогичные мю-ритму. И эти колебания имеют высокую когерентность с осцилляторной активностью в заднем вентральном ядре таламуса (Howe, Sterman, 1972, Bouyer, et al., 1982).

С помощью магнитоэнцефалографии может быть зарегистрирован еще один ритм, так называемый, тау-ритм, имеющий частоту в пределах альфа диапазона, и локализованный в пределах первичной слуховой коры (верхней височной доли). Этот ритм не реагирует ни на зрительную или соматосенсорную стимуляцию, ни на движения руки или глаз, но эффективно блокирующийся звуковой стимуляцией (Tiisonen, et al., 1991, Hari, et al., 1997, Lehtela, et al., 1997). Тау-ритм, по-видимому, похож на, так называемый, «третий ритм», зарегистрированный с помощью вживленных

электродов в средне-височных областях коры (Niedermeyer, 1990, 1991, 1997). Тау-ритм, как правило, не регистрируется на скальпе у здоровых испытуемых (Niedermeyer, 2005a). Но он может быть зарегистрирован у пациентов с локальными дефектами костей черепа (Shinomiya, et al., 1999), либо у новорожденных, в том случае, когда затылочный альфа-ритм еще не сформировался, и не маскирует остальные ритмы (Fujioka, et al., 2011).

Хотя поведенческие корреляты альфа-ритма достаточно хорошо изучены, механизмы генерации этих колебаний еще однозначно не известны. Можно выделить два типа гипотез. В моделях первого типа, так называемых моделях «сетевых генераторов», предполагается, что такие осцилляции происходят вследствие синаптического взаимодействия распределенных в пространстве популяций нейронов. При этом невозможно выделить какую-либо подгруппу нейронов, ответственную за генерацию ритма. Во второй группе гипотез, так называемых, моделях «пейсмейкеров», предполагается, что колебания потенциала, характерные для альфа-ритма, возникают вследствие внутренних осцилляторных свойств корковых или таламических нейронов или нейронных популяций, которые увлекают за собой другие нейронные сети таламо-кортикальной системы.

Предложено множество моделей «сетевых генераторов» альфа-ритма. Например, еще в 1961 году Норберт Винер (Винер, 1983) предполагал, что альфа-ритм человека возникает в результате взаимодействия нелинейных осцилляторов. В других работах предполагается (Lopes da Silva, et al., 1974, Lopes da Silva, et al., 1980, 1997, Nunez, 2000, Nunez, Srinivasan, 2006), что кортикальные нейронные сети можно рассматривать в качестве полосовых фильтров, настроенных на частоту альфа-ритма, на которые подается броуновский шум (спектральная плотность которого пропорциональна $1/f^2$, где f – частота). В свою очередь, случайные флуктуации броуновского шума будут обеспечивать апериодические свойства альфа-ритма. Но природа броуновского шума в этих работах не обсуждается. В еще одной более абстрактной модели предполагается, что активность мозга отражает фазовые

траектории детерминированного хаоса (Kelso, Fuchs, 1995). Однако эта теория также не имеет строгого экспериментального подтверждения (Babloyantz, et al., 1985, Freeman, 1992, McKenna, et al., 1994). В ряде моделей показано, что альфа-ритм не отличим от линейно фильтрованного шума (Stam, et al., 1999, Gebber, et al., 1999). Существуют и другие модели (см. Nunez, Srinivasan, 2006). В целом, все эти модели получили лишь частичное экспериментальное подтверждение. Кроме того, предположения, лежащие в их основе, слишком расплывчаты, чтобы рассматриваться в качестве конкретного механизма генерации альфа-ритма, и могут быть применены к осцилляциям различной частоты.

Тем не менее, гипотеза «сетевого генератора» остается популярной, поскольку она основана на результатах экспериментальных исследований когерентности внеклеточных полей, одновременно записанных в различных слоях коры больших полушарий и в соответствующих им ядрах таламуса *in vivo*. При этом предполагается, что нейронная сеть, состоящая из взаимодействующих между собой больших пирамидных клеток V слоя, может быть ответственна за генерацию альфа ритма (Lopes da Silva, et al., 1973a, 1973b, 1980, Lopes da Silva, van Leeuwen, 1977, Steriade, et al., 1990, Lopes da Silva, 1991). Дополнительные подтверждения этой гипотезы были получены *in vitro* на препаратах срезов первичной соматосенсорной коры крысы (Silva, et al., 1991, Castro-Alamancos, Connors, 1996, Flint, Connors, 1996). В частности, было показано, что пирамидные клетки V слоя коры при определенных условиях могут генерировать синхронные осцилляции с частотой 8-12 Гц. Наконец, результаты исследований динамики внеклеточных полей различных слоев коры больших полушарий у макаки *in vivo* с помощью множественных электродов, и оценкой их когерентности и причинности по Грейнджеру (Ding, et al. 2000, 2006), показывают, что вероятный источник альфа-ритма может находиться в V слое (Bollimunta, et al., 2008, 2011, Mo, et al., 2011).

Вторая группа гипотез – модели «пейсмейкера» – также имеют свое экспериментальное подтверждение. Ранее обсуждалось, что таламо-кортикальные нейроны могут генерировать потенциалы действия в двух качественно различных режимах: тонический и пачечный режимы разрядов (Deschenes, et al., 1984, Jahnsen, Llinas, 1984a, 1984b, Hernandez-Cruz, Pape, 1989, McCormick, Feese, 1990, Scharfman, et al., 1990, Val, et al., 1995). Пачечный режим разрядов наблюдается при относительной гиперполяризации мембраны (≤ -65 мВ), тогда как тонический режим – при относительной деполяризации (≥ -60 мВ). Но также было обнаружено (Hughes, et al., 2002, Hughes, et al., 2004, Hughes, Crunelli, 2005b), что *in vitro* примерно у 25% таламо-кортикальных нейронов при активации метаботропных глутаматных рецепторов (mGluR) можно наблюдать третий режим генерации спайков, так называемую, высокопороговую пачечную активность или высокопороговые вспышки. Высокопороговые вспышки происходят ритмически с частотой 3-15 Гц при относительной деполяризации мембраны нейронов (> -55 мВ). Причем частота вспышек зависит от уровня деполяризации мембраны. При большей активации метаботропных глутаматных рецепторов наблюдаются вспышки с частотой альфа-ритма, а при меньшей – с частотой тета-ритма (Hughes, et al., 2004, Hughes, Crunelli, 2005b). У кошек в свободном поведении эти высокопороговые вспышки происходят в значительной степени синхронно с альфа-ритмом (Hughes, et al., 2004, Hughes, Crunelli, 2005b, Hughes, Crunelli, 2007, Lorincz, et al., 2009b). Нейроны, у которых могут наблюдаться высокопороговые вспышки, найдены в различных частях таламуса у кошки: в наружном коленчатом теле, в вентролатеральном ядре и заднем вентральном ядре. Подобные нейроны также были обнаружены у крыс и мышей (Hughes, Crunelli, 2005b, Hughes, et al., 2008).

С другой стороны, активация мускариновых ацетилхолиновых рецепторов (mAChR) тоже может вызывать ритмические вспышки разрядов таламо-кортикальных нейронов с частотой тета-альфа диапазона (Lorincz, et

al., 2008). Однако механизмы генерации высокопороговых вспышек, индуцированные активацией метаботропных глутаматных рецепторов и мускариновых ацетилхолиновых рецепторов, по-видимому, разные. В первом случае в механизм генерации вовлечены дендритные Ca^{2+} спайки, а во втором – появление высокопороговых вспышек зависит от проксимальных натриевых Na^+ каналов (Lorincz, et al., 2008, Hughes, et al., 2008).

Таламо-кортикальные нейроны, генерирующие высокопороговые вспышки, соединены друг с другом с помощью щелевых контактов (Hughes, et al., 2004, Hughes, Crunelli, 2005b, Lorincz, et al., 2008, 2009b, Hughes, et al., 2011b), что может служить основой для их синхронизации при формировании альфа-ритма (Lorincz, et al., 2009b, Hughes, et al., 2011b). Щелевые контакты также существуют между теми таламо-кортикальными нейронами, которые генерируют, и теми, которые не генерируют высокопороговые вспышки (Lorincz, et al., 2008, 2009b). Наконец, между этими двумя типами таламо-кортикальных нейронов находятся тормозные интернейроны, которые также оказывают влияние на формирование суммарной ритмической активности (Lorincz, et al., 2009b). Предполагается, что таламо-кортикальные нейроны, генерирующие высокопороговые вспышки, совместно с другими типами таламо-кортикальных нейронов и интернейронами формируют таламический пейсмейкер альфа-ритма (Hughes, et al., 2008, Lorincz, et al., 2008, 2009b, Hughes, et al., 2011b).

2.1.5 Тета-ритмы.

Изначально, тета-диапазон в ЭЭГ был определен как 4-7 Гц (Walter, Dovey, 1944), и позже – как 4-8 Гц (International Federation of Societies for Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 1974).

В ЭЭГ, записанной у здоровых бодрствующих взрослых испытуемых, мощность сигналов в полосе частот тета-диапазоне относительно мала, и вспышки ритмов с частотой тета редко наблюдаются (Niedermeyer, 2005a,

Mitchell, et al., 2008). Однако тета-активность и тета-ритмы часто наблюдается в записях ЭЭГ у младенцев и детей (Фарбер, Алферова, 1972, Niedermeyer, 2005c), также как и в состояниях дремоты и сна (Niedermeyer, 2005b). Также тета-активность наблюдается у бодрствующих взрослых испытуемых при различных формах патологии (см., например, Щекутьев, 2001, Зенков, 2002, Зенков, Ронкин, 2004, Niedermeyer, Lopes da Silva, 2005).

В литературе особое внимание уделяется двум электрофизиологическим феноменам, наблюдаемым в тета-диапазоне в ЭЭГ и МЭГ, или регистрируемым с помощью интрацеребральных электродов. Первый из них, так называемый, гиппокампальный тета-ритм представляет собой ярко выраженные колебания электрического потенциала, регистрируемые в гиппокампе и ряде других структур у млекопитающих, в том числе, грызунов, кроликов, собак, кошек, летучих мышей и другие. Основные знания об этом явлении получены в исследованиях на животных, поскольку эта активность регистрируется с помощью электродов, имплантированных в мозг. По этическим соображениям такие исследования проводятся у человека только в исключительных случаях при некоторых видах патологий, когда имплантация электродов в мозг пациента рекомендована в соответствии с лечебно-диагностическими показаниями. Считается, что гиппокампальный тета-ритм не может быть зарегистрирован с помощью электроэнцефалографии, поскольку источники его генерации находятся достаточно глубоко. Но предполагается, что магнитоэнцефалография позволяет исследовать поведенческие корреляты гиппокампального тета-ритма (Tesche, Karhu, 2000, Guderian, Duzel, 2005, Cornwell, et al., 2008). Другим электрофизиологическим феноменом является, так называемый, лобно-срединный тета-ритм (Frontal Midline theta), который регистрируется с помощью скальповых электроэнцефалографических электродов.

2.1.5.1 Гиппокампальный тета-ритм.

Тета-активность была открыта в гиппокампе кролика в 1938 году (Jung, Kornmuller, 1938), но началом систематических исследований гиппокампального тета-ритма считаются работы Джона Грина и Арналдо Ардуини (Green, Arduini, 1954). Ритмические колебания потенциала с частотой в тета/альфа-диапазона (Buzsaki, 2002, O'Keefe, 2007), регистрируемые в межклеточном пространстве, отражают синхронные осцилляции мембранного потенциала большого числа пирамидных нейронов поля CA1 гиппокампа и зубчатой извилины (dentate gyrus). Изучению свойств этих колебаний и нейронным основам их генерации посвящено огромное число исследований, в том числе и у человека с помощью имплантированных электродов (Halgren, et al., 1978, Arnolds, et al., 1980, Kahana, et al., 1999, Bodizs, 2001, Ekstrom, et al., 2003, 2005, Jacobs, et al., 2007, Watrous, et al., 2011), либо используя МЭГ (Tesche, Karhu, 2000, Guderian, Duzel, 2005, Cornwell, et al., 2008). Результаты исследования физиологии и фармакологии гиппокампального тета-ритма можно найти в обзорах (Bland, 1986, Vanderwolf, 1988, Lopes da Silva, et al., 1990, Stewart, Fox, 1990, Buzsaki, et al., 1994, Vinogradova, 1995, Vertes, Kocsis, 1997, Bland, Oddie, 2001, Buzsaki, 2002, Карпун, 2004, Buzsaki, 2006, O'Keefe, 2007).

Гиппокампальный тета-ритм лучше всего изучен у крыс. Тета-волны постоянно присутствуют во время парадоксального сна (Jouvet, 1969). Также показано, что тета-осцилляции в гиппокампе зависят от текущего поведения (Grastyan, et al., 1959, Vanderwolf, 1969, Kramis, et al., 1975). В этих осцилляциях могут быть выделены две компоненты: одна компонента связана с вниманием и пробуждением («а-тета»³), другая – с поступательным движением («t-тета»). Помимо того, что эти компоненты гиппокампального тета-ритма по-разному реагировали в поведенческих ситуациях, они также различались и по их реакции на фармакологические препараты. Компонента

³ «а-тета» и «t-тета» - сокращенные названия компонент гиппокампального тета ритма не являются общепринятыми. Они введены для краткости в работе О Кифи (O'Keefe, 2007).

« α -тета» была чувствительна к препаратам, которые воздействуют на холинергические синапсы. Напротив, компонента « t -тета» не зависит от этих препаратов, но, по-видимому, связана с в серотонинергической и глутаматергической системой (Lawson, Bland, 1993, Bland, Oddie, 2001).

Тета-активность распределена в гиппокампе неоднородно, и изменяется как по амплитуде, так и по фазе в различных его частях (Buzsaki, 2002, Lubenov, Siapas, 2009, Patel, et al., 2012). Наиболее регулярные по частоте и имеющие наибольшую амплитуду тета-осцилляции наблюдаются в поле CA1 гиппокампа (в str. lacunosum-moleculare). Амплитуда и фаза тета-осцилляций изменяются в направлении от поля CA1 в сторону зубчатой извилины, то есть зависят от глубины (Bragin, et al., 1995). Но их амплитуда может не изменяться вдоль длинной оси гиппокампа (от септального до темпорального полюса) на достаточно большом расстоянии в пределах одного слоя (Bullock, et al., 1990). Напротив, фаза тета-осцилляций монотонно изменяется вдоль длинной оси гиппокампа (Lubenov, Siapas, 2009, Patel, et al., 2012). Тета-волны также наблюдаются в зубчатой извилине, но в большинстве исследований отсутствуют в поле CA3. Тем не менее, модуляции частоты разрядов нейронов поля CA3 коррелированы по фазе с тета-осцилляциями в соответствующих местах поля CA1 или зубчатой извилины (O'Keefe, 2007). Отсутствие тета-волн в межклеточном пространстве поля CA3, возможно, объясняется особенностями анатомической организацией нейронов, либо отсутствием синхронности их разрядов по фазе (Buzsaki, 2002).

Помимо гиппокампальной формации, колебания электрического потенциала с частотой тета-диапазона и синфазные с ними модуляции частоты разрядов нейронов наблюдаются в ряде других структур, в том числе в энторинальной коре (Adey, 1967, Alonso, Garcia-Austt, 1987a, 1987b, Brankack, et al., 1993), периринальной коре (Mitchell and Ranck, 1980, Muir, Bilkey, 1998), цингулярной коре (Leung, Borst, 1987), префронтальной коре (Human, et al., 2005, Jones, Wilson, 2005, Siapas, 2005, Jacobs, et al., 2007), миндалине (Pare, Gaudreau, 1996, Pare and Collins, 2000, Seidenbecher, et al.,

2003, Jacobs, et al., 2007), суббульбарном комплексе (Alonso, Garcia-Austt, 1987a, 1987b), ретикулярной формации ствола мозга (Nunez, et al., 1991), а также верхнем (Natsume, et al., 1999) и нижнем (Pedemonte, et al., 1996) двуххолмиях среднего мозга. Эти структуры являются основными генераторами колебаний электрического потенциала с частотой тета-диапазона, но ни одна из этих корковых структур, по-видимому, не способна генерировать тета-активность самостоятельно (Buzsaki, 2002).

Множество подкорковых ядер влияют на возможность генерации гиппокампального тета-ритма (Bland, 1986, Kocsis, Vertes, 1997, Vertes, Kocsis, 1997). Однако влияние этих подкорковых ядер на генерацию тета-активности может быть разным. Аfferентные входы от одних структур, высвобождая медиатор, создают условия, при которых возможна генерация ритмической активности, например, некоторый уровень поляризации мембраны, другие входы синхронно модулируют активность нейронов гиппокампа с частотой тета-диапазона, и могут рассматриваться как пейсмекеры. Разрушение или инактивация входов от медиального септума (medial septal nucleus) и диагональной извилины (diagonal band of Broca) подавляет генерацию тета-ритма в гиппокампе и других областях коры, поэтому эту область иногда рассматривают как единственный генератор тета-ритма (Petsche, et al., 1962). Область медиального септума и диагональной извилины имеет реципрокные связи с супрамаммилярным ядром (Kirk, McNaughton, 1991, Borhegyi, Freund, 1998, Leranth, et al., 1999), которое может рассматриваться в качестве еще одной структуры, ответственной за генерацию тета-ритма (Vertes, Kocsis, 1997). Но в настоящее время однозначно не установлено, следует ли считать область медиального септума и диагональной извилины, а также супрамаммилярное ядро самостоятельными генераторами тета-ритма. Альтернативная гипотеза предполагает, что тета-осцилляции возникают в результате взаимодействия этих структур с гиппокампом и энторинальной корой (Lee, et al., 1994, King, et al., 1998, Brazhnik, Fox, 1999, Borisyuk, Hoppensteadt, 1999, Denham,

Borisyuk, 2000, Wang, 2002). Подводя итоги, можно заключить, что минимальным необходимым условием генерации гиппокампаляного тета-ритма является сохранность реципрокных связей между гиппокампом и областью медиального септума и диагональной извилины.

Но такая простая модель генерации тета-ритма, состоящая из единственного пейсмекера (Petsche, et al., 1962), не может объяснить сложных частотно-фазовых взаимоотношений осцилляций внеклеточного потенциала в пределах гиппокампа, о которых говорилось выше. Более сложная «классическая» модель генерации гиппокампаляного тета-ритма (см. Buzsaki, 2002) включает в себя два независимых пейсмекера, имеющих немного различающиеся частоты и взаимодействующих друг с другом. Согласно этой модели (Holsheimer, et al., 1982, Buzsaki, et al., 1983, Leung, 1984, Stewart, Fox, 1990, Lee et al., 1994) предполагается, что внеклеточные поля генерируются в результате суммарной активности ТПСП и ВПСП на теле и дендритах пирамидного нейрона поля CA1, у которого мембрана имеет пассивные кабельные свойства. Предполагается также что, нейроны области медиального септума и диагональной извилины являются генераторами (пейсмекерами) тета-ритма. Холинергические нейроны этой области обеспечивают медленно изменяющуюся деполяризацию корзинчатых интернейронов и пирамидальных клеток, а ГАМК-ергические нейроны – ритмически гиперполяризуют мембрану корзинчатых интернейронов. В свою очередь, корзинчатые интернейроны ритмически гиперполяризуют мембрану пирамидных клеток вблизи его тела. Кроме того, ритмические ВПСП от энторинальной коры воздействуют на дистальные дендриты пирамидной клетки. Предполагается, что взаимодействие этих двух источников ритмических воздействий ответственно за все многообразие частотно-фазовых соотношений тета-осцилляций.

В дальнейшем, «классическая» модель также была подвергнута критике, как излишне упрощенная и не способная объяснить многие особенности тета-осцилляций, открытые в последующих исследованиях (Buzsaki, 2002).

Для устранения этих противоречий было предположено, что некоторые нейроны гиппокампа также обладают осцилляторными свойствами. В частности, одним из важных свойств нейронов гиппокампа, а именно, нейронов поля СА3, является их способность к резонансу и к самостоятельной генерации активности с частотой тета-ритма (подробнее см. Карпун, 2004). Кроме того, рекуррентная коллатеральная сеть нейронов поля СА3 может функционировать как внутри-гиппокампальный генератор тета-ритма (Konopacki, et al., 1987, Kocsis, et al., 1999). Наконец, нейроны поля СА3 и энторинальной коры могут рассматриваться как слабо связанные генераторы. Считается, что учет описанных свойств нейронов позволит лучше объяснить особенности фазово-частотных соотношений тета-осцилляций (Lubenov, Siapas, 2009, Patel, et al., 2012).

Следует отметить, что в ЭЭГ гиппокампа свободно двигающейся крысы помимо тета-ритма (6-12 Гц) дополнительно выделяют еще пять паттернов ЭЭГ: бета-ритм (12-30 Гц), гамма-ритм (30-100 Гц), риппл-осцилляции (100-200 Гц), а также высокоамплитудная и низкоамплитудная нерегулярная активность, которые являются предметом активного исследования (подробнее см. Buzsaki, 2006, Andersen, et al., 2007).

2.1.5.2 Лобно-срединный тета-ритм.

В ЭЭГ людей тета-ритм наблюдается в различных участках коры головного мозга при активации рабочей памяти (Klimesch, et al., 1997, Kahana, et al., 1999, Raghavachari, et al., 2001, 2006, Jensen, Tesche, 2002, Canolty, et al., 2006, Meltzer, et al., 2008, Guderian, et al., 2009, Костандов, Черемушкин, 2011), например, когда испытуемый на несколько секунд должен запомнить перечень каких-либо объектов. Изменение мощности тета-ритма также наблюдается при восприятии эмоциогенных (Афтанас и др., 2002, 2003, 2004а, 2004б, Костандов и др., 2009, Масленникова и др., 2012, 2013) или речевых стимулов (Верхлютов и др., 2012), при направлении внимания на стимулы (Разумникова, Вольф, 2006, Данько, Бойцова, 2010,

Данько и др., 2011б, Бойцова, Данько, 2011) и при мыслительной деятельности (Данько и др., 2003а, 2003в, 2004, Шемякина и др., 2007, Тарасова и др., 2006, Вольф, Тарасова, 2012, 2013). Подобные эффекты также наблюдаются и при анализе когерентности тета-ритма (Данько и др., 2003б, 2005б, 2009а, Вольф и др., 2004, 2009, Шемякина, Данько, 2004, Костандов и др., 2006, 2008а, 2008б, 2010а, 2011а, 2011б, 2012а, 2012б, Разумникова, 2004б, 2005, Разумникова, Ларина, 2005, Разумникова и др., 2009, Костандов, 2010, Костандов, Черемушкин, 2010, 2012, 2013б, Тарасова и др., 2010) или корреляции его с огибающей (Суворов и др., 2012). В ряде исследований наиболее выраженное увеличение мощности тета-ритма при выполнении человеком задания наблюдалось в пределах лобно-срединной линии, в том числе и в передней поясной извилине (Gevins, et al., 1997, Aftanas, Golocheikine, 2001, Luu, et al., 2004, Onton, et al., 2005, Wang, et al., 2005, Tsujimoto, et al., 2006, Rushworth, Behrens, 2008, Cavanagh, et al., 2009).

Появление тета-ритма в лобно-срединных участках коры головного мозга при различных видах мыслительной деятельности открыто достаточно давно (Arellano, Schwab, 1950, Brazier, Casby, 1952, Ishihara, Yoshi, 1972, Mizuki, et al., 1980). Однако систематическое исследование этого явления началось с внедрением в исследовательскую практику методов синхронизованного с внешними событиями усреднения изменений спектральных характеристик сигналов (Pfurtscheller, Aranibar, 1977), поскольку ярко выраженные синусоидальные волны в диапазоне тета-ритма наблюдаются не у всех взрослых здоровых людей. Так, например, многие авторы сообщают (Yamaguchi, et al., 1981, 1985, 1990а, 1990б, Mizuki, et al., 1984, Asada, et al., 1985, Nakagawa, 1988, Nakamura, Mukasa, 1992, Takahashi, et al., 1997, McEvoy, et al., 2001, Cummins, Finnigan, 2007), что у взрослых здоровых молодых испытуемых (18-30 лет) выраженный лобно-срединный тета-ритм может наблюдаться в среднем у 30-67% людей. Но число таких людей значительно уменьшается с возрастом.

Хотя, по-видимому, увеличение тета-активности, связанное с выполнением человеком какой-либо умственной деятельности, является гетерогенным феноменом, лобно-срединный тета-ритм может быть охарактеризован следующим образом (Mitchell, et al. 2008). Его частота почти всегда около 6 Гц, хотя может варьировать от 5 до 7.5 Гц от испытуемого к испытуемому. Его амплитуда порядка 50-70 мкВ, причем эти колебания часто превосходят фоновую активность. Обычно лобно-срединный тета-ритм появляется в виде отдельных вспышек продолжительностью 1-10 секунд. Форма сигнала лобно-срединного тета-ритма похожа на синусоиду, на которую наложена фоновая активность. В пределах одного испытуемого частота лобно-срединного тета-ритма, по-видимому, постоянна в пределах одной вспышки и, вероятно, одинакова для многих вспышек. Напротив, амплитуда вспышек варьирует во времени (Mizuki, et al., 1980). Наибольшая амплитуда вспышек наблюдается в области локализации электрода Fz или в точке, немного смещенной кпереди. Моменты появления лобно-срединного тета-ритма не обязательно жестко связаны с началом выполнения задачи (Gevins, et al., 1997), но в ряде исследований была выявлена четкая синхронизация по фазе и по времени (Klimesch, et al., 1997). Лобно-срединный тета-ритм также может быть зарегистрирован с помощью магнитоэнцефалографии (Sasaki, et al., 1994). Эти исследования показали, что лобно-срединный тета-ритм имеет ту же самую частоту, похожую форму волн, но, по-видимому, более широкое пространственное распределение по сравнению с ЭЭГ.

Предпринимались неоднократные попытки определить локализацию источников лобно-срединного тета-ритма с помощью ЭЭГ и/или МЭГ. Одной из первых попыток локализации лобно-срединного тета-ритма, наблюдаемого при выполнении счета и мыслительных операций, была предпринята с помощью синхронной регистрации ЭЭГ и МЭГ (Sasaki, et al., 1994). Было сделано предположение, что он генерируется множественными билатеральными источниками в пределах лобной коры больших полушарий,

а тот факт, что максимум наблюдается вблизи средней линии мозга, обусловлен векторной суперпозицией полей (Inouye, et al., 1994, Sasaki, et al., 1996). Результаты последующих работ с использованием МЭГ (Ishii, et al., 1999) позволили предположить, что источники лобно-срединного тета-ритма находятся билатерально в медиальной лобной коре, включая переднюю поясную извилину. Но авторы отмечают, что, возможно, значительная область лобной коры вовлечена в генерацию лобно-срединного тета-ритма, и поэтому модель эквивалентных точечных дипольных источников может быть неприемлема. Такая же локализация источников была предположена на основании исследования лобно-срединного тета-ритма с помощью совместной регистрации ЭЭГ и МЭГ (Asada, et al., 1999). Результаты исследования, в которых использовалась ЭЭГ и МРТ (Gevins, et al., 1997) позволили предположить, что источники лобно-срединного тета-ритма находятся в области передней поясной извилины. Но использованный метод не позволяет определить, расположены ли источники билатерально или нет, вследствие анатомических особенностей передней поясной извилины. Также в исследованиях ЭЭГ с помощью дипольной модели источники лобно-срединного тета-ритма были, предположительно, локализованы в дорсальной части передней поясной извилины (Onton, et al., 2005). В исследованиях ЭЭГ, регистрируемой при выполнении теста на двигательную рабочую память, источники лобно-срединного тета-ритма были локализованы в передней поясной извилины, и, в том числе, в поясной моторной коре (Sauseng, et al., 2007). Подводя итоги, можно сказать, что во всех исследованиях источники лобно-срединного тета-ритма были локализованы в лобных отделах коры больших полушарий, включая переднюю поясную извилину.

Тета-осцилляции могут представлять собой тоническую фоновую активность, распространенную во многих областях на скальпе и существующую в течение значительного периода времени. Но тета-осцилляции могут появляться также в виде кратковременных вспышек (фазическая форма), вызванных внешними или внутренними стимулами. Как

фазическая, так и тоническая форма тета-активности могут быть связаны с рядом различных форм поведения. Но, по-видимому, они имеют различное функциональное значение и источники из генерации (Klimesch, 1999).

Впервые появление тета-осцилляции в лобных областях у молодых мужчин было описано в ситуации, когда они решали арифметические задачи (Arellano, Schwab, 1950). В последствии было показано, что различные психические процессы, такие как рабочая память, пространственная навигация, эпизодическая память и медитация, могут вызывать появление лобно-срединного тета-ритма. Но на него также влияют неспецифические компоненты задания, такие как, концентрация внимания, качество выполнения задания и другие. Например, во многих работах (Ishihara, Yoshi, 1972, Sasaki, et al., 1994, 1996, Smith, et al., 1999) была показана зависимость лобно-срединного тета-ритма от скорости выполнения арифметических операций. Причем, что в периоды, когда величина лобно-срединного тета-ритма больше, скорость мыслительной работы увеличивается.

Большое число работ посвящено исследованию взаимосвязи лобно-срединного тета-ритма с рабочей памятью, под которой понимается способность временно удерживать в фокусе внимания и манипулировать ограниченным количеством информации для решения какой-либо задачи (Baddeley, 1986). В таких исследованиях часто используются два психологических теста. Во-первых, задача «*n*-назад» (*n*-back) (Kirchner, 1958), в которой человеку предъявляется последовательность стимулов. На каждый стимул человек должен ответить, был ли такой же *n* позиций назад. Во-вторых, задача Стернберга (Sternberg, 1966), в которой испытуемому сначала предъявляется список стимулов, которые запоминается, а затем через небольшой промежуток времени – тестовый стимул. Испытуемый должен ответить, был ли этот последний среди списка запоминаемых стимулов. Показано, что в парадигме Стернберга (Jensen, Tesche, 2002, Onton, et al., 2005), в задаче «*n*-назад» (Gevins, et al., 1997, 1998, 2002, Smith, et al., 1999, Gevins, Smith, 1999, Krause, et al., 2000, Missonnier, et al., 2006, Deiber, et al.,

2007) и других подобных (Summerfield, Mangels, 2005, Caplan, Glaholt, 2007), а также в заданиях, в которых задействованы некоторые элементы рабочей памяти (Ishihara, Yoshi, 1972, Gevins, et al., 1979a, 1979b, Katayama, et al., 1992, Brookings, et al., 1996, Pellouchoud, et al., 1999, Smith, et al., 1999, 2001, Sauseng, et al., 2007), как правило, наблюдалось увеличение лобно-срединного тета-ритма. Увеличение тета-активности наблюдалось в задачах на рабочую память с предъявлением стимулов различной модальности: сенсомоторной (Sauseng, et al., 2007), вербальной (Gevins, et al., 1997, Krause, et al., 2000), слуховой (Krause, et al., 2001) и зрительной (Gevins, et al., 1997, Gevins, Smith, 1999). Мощность тета-активности увеличивалась сильнее, когда испытуемые выполняли более сложное задание (Laukka, et al., 1995, Gevins, et al., 1997, 1998, Gevins, Smith, 1999, 2000, Grunwald, et al., 1999, McEvoy, et al., 2000, Smith, et al., 2001, Jensen, Tesche, 2002, Sauseng, et al., 2007). Наконец, в вызванной тета-активности могут быть выделены компоненты, по-разному изменяющиеся в зависимости от задания (Missonnier, et al., 2006, Deiber, et al., 2007, Sauseng, et al., 2007).

Ряд исследований лобно-срединного тета-ритма был выполнен в задачах пространственной навигации. Но следует отметить, что в обеспечение пространственной навигации также вовлечены медиальная височная область и гиппокамп (O'Keefe, Nadel, 1978, Matsumura, et al., 1999, Ekstrom, et al., 2003, Hori, et al., 2005, Watrous, et al., 2011). При сравнении перестроек ЭЭГ в парадигме Стернберга и в виртуальной задаче пространственной навигации было выявлено увеличение тета-активности во многих лобных областях (MacKay, et al., 2001). Кроме того, при выполнении задачи на рабочую память также наблюдается активность в левой височной области, тогда как при поиске выхода из виртуального лабиринта увеличение тета-активности выявлено в правой височной зоне. Также было выявлено, что тета-вспышки наблюдаются чаще при решении более сложной задачи (Bischof, Boulanger, 2003), а мощность тета активности коррелирует со скоростью решения задачи (White, et al., 2012). Увеличение мощности тета-активности при

решении виртуальной задачи пространственной навигации было показано с помощью МЭГ (de Araujo, et al., 2002, Cornwell, et al., 2008) в исследованиях с использованием интракраниальных электродов. Так, было показано, что при выполнении задания на пространственную навигацию тета-активность в височных областях больше увеличивается при использовании длинных лабиринтов по сравнению с короткими (Kahana, et al., 1999). Кроме того, тета-активность увеличивалась при изучении лабиринта (Caplan, et al., 2001) и была широко распределена по коре больших полушарий, в том числе, была выявлена в моторных, теменных и лобных областях и в гиппокампе (Ekstrom, et al., 2005). Причем пространственное распределение тета-активности зависело от вида выполняемой задачи (Caplan, et al., 2003, Ekstrom, et al., 2005). Но, по-видимому, помимо тета-активности, осцилляции в других частотных диапазонах, в том числе, гамма-активность (Caplan, et al., 2001, Ekstrom, et al., 2005, Jacobs, et al., 2010) также играют существенную роль в задачах пространственной навигации.

Множество исследований было посвящено изучению взаимосвязи тета-активности с эпизодической памятью (Klimesch, et al., 1994, 1996, 1997, 1999, 2001a, 2001b, 2006, Doppelmayr, et al., 1998, Molle, et al., 2002a, Osipova, et al., 2006, Rizzuto, et al., 2006). В этих исследованиях увеличение тета-активности наблюдалось как на стадии сохранения (запоминание), так и при извлечении информации из памяти (вспоминание). Причем, это увеличение тета-активности было больше в корректно выполненных пробах, по сравнению с ошибочными случаями. Тета-активность увеличивалась в различных областях коры больших полушарий, в том числе лобных, центральных и височных зонах, но наиболее заметно – в лобных.

Наконец, увеличение тета-активности, прежде всего, в лобных и центральных областях наблюдалось в состояниях внутреннего внимания и медитации (Banquet, 1973, Asada, et al., 1999, Aftanas, Golocheikine, 2001, Kubota, et al., 2001).

Все эти данные указывают на возможную взаимосвязь гиппокампального тета-ритма и лобно-срединного тета-ритма (Klimesch, et al., 2001a, 2001b, Canolty, et al., 2006, Fuentemilla, et al., 2010, Sauseng, et al., 2010). Результаты ряда исследований на грызунах (Siaras, et al., 2005, Jones, Wilson, 2005, Young, McNaughton, 2009, Benchenane, et al., 2010, Sigurdsson, et al., 2010, Fujisawa, Buzsaki, 2011) и на человеке (Ekstrom, et al., 2005) подтверждают эту идею. Но другие исследования у человека не показали такой однозначной взаимосвязи (Kahana, et al., 2001, Cantero, et al., 2003, Raghavachari, et al., 2006). Кроме того, нейронные связи и механизмы взаимодействия гиппокампа и коры больших полушарий недостаточно изучены и не до конца понятны (Andersen, et al., 2007, Benchenane, et al., 2010, Fujisawa, Buzsaki, 2011, Patel, et al., 2012). Поэтому в настоящее время нельзя считать, что данная гипотеза однозначно подтверждена.

2.1.6 Бета и гамма-ритмы.

Традиционно ритмическая активность частотой выше 13 Гц либо относится в бета-ритму (Зенков, Ронкин, 2004, Niedermeyer 2005a), либо в ней выделяют несколько диапазонов, например, β_1 – 12-18 Гц, β_2 – 19-30 Гц и гамма – 30-90 Гц.

В ЭЭГ, регистрируемой на скальпе, бета-активность, встречается, главным образом, в пределах лобных и центральных областей, однако может распространяться на задние зоны мозга. Обычно ее частота не превышает 35 Гц (Niedermeyer 2005a), а амплитуда – 15 мкВ (Зенков, Ронкин, 2004). Но в редких случаях наблюдается бета-активность с амплитудой больше 30 мкВ (Niedermeyer 2005a). В норме бета-ритм слабо выражен и в большинстве случаев имеет амплитуду 3-7 мкВ, а при наличии артефактов ЭМГ может ими маскироваться (Зенков, Ронкин, 2004). Бета-активность может локально увеличиваться в области дефекта кости черепа. Кроме того, она значительно увеличивается по частоте появления вспышек и по амплитуде после введения

барбитуратов, некоторых небарбитуратных успокоительных средств и легких транквилизаторов. В соответствии с пространственными характеристиками и свойствами реактивности можно выделить «лобный», «центральный», «задний», а также «диффузный» бета-ритм (Niedermeyer 2005a).

Активность частотой гамма-диапазона, регистрируемая на скальпе, имеет очень низкую амплитуду - 5-7 мкВ и ее очень трудно отделить от ЭМГ артефактов, поэтому при рутинном описании ЭЭГ она очень часто объединяется с бета-активностью (Зенков, Ронкин, 2004, Niedermeyer 2005a). Однако регистрация электрокортикограммы с помощью интрацеребральных или субдуральных электродов, использование МЭГ и ЭЭГ высокого пространственного разрешения, а также современных методов спектрального анализа и усреднения позволяет эффективно исследовать свойства гамма-ритмов. Гамма активность, вызванная стимулами, наблюдается у человека и у других млекопитающих в виде кратковременных вспышек. Впервые вызванное стимулом увеличение гамма-активности было открыто в обонятельной луковице (Adrian, 1942, 1950). В дальнейшем гамма-активность была описана в различных областях коры больших полушарий: в обонятельной коре (Eeckman, Freeman, 1990), в зрительной коре (Freeman, van Dijk, 1987, Gray, et al., 1989, Engel, et al., 1991a, 1991b, Singer, Gray, 1995), в слуховой коре (Keller, et al., 1990, Madler, et al., 1991), в соматосенсорной коре (Bouyer, et al., 1987), в моторной коре (Murthy, Fetz, 1992, Sanes, Donoghue, 1993, Pfurtscheller, et al., 1994), в энторинальной коре (Chrobak, Buzsaki, 1998) и в других, а также в миндалине (Halgren, et al., 1977, Popescu, et al., 2009), гиппокампе (Buzsaki, et al., 1983, Bragin, et al., 1995, Whittington, et al., 1995), стриатуме (Berke, et al., 2004, Tort, et al., 2008) и таламусе (Pinault, Deschrenes, 1992).

Было выполнено огромное число исследований, посвященных изучению различных вопросов, касающихся механизмов генерации бета- и гамма-ритмов, их реактивности в различных экспериментальных парадигмах, их связи с различными функциями мозга и их изменениях при различных

заболеваниях. Результаты были суммированы в обзорах, включающих в себя не только описание эмпирических наблюдений, но и теоретические разработки, гипотезы и предположения относительно биологических процессов, лежащих в основе генерации этих осцилляций (Gray, 1994, Whittington, et al., 2000, Laurent, 2002, Traub, et al., 2002, Bartos, et al., 2007, Tiesinga, Sejnowski, 2009, Whittington, et al., 2009, 2011, Traub, Whittington, 2009, Kopell, et al., 2009, Wang, 2010, Buzsaki, Wang, 2012), их роли в когнитивных операциях (Singer, Gray, 1995, Engel, et al., 2001, Varela, et al., 2001, Fries, 2005, 2009, Singer, 2009, Schroeder, et al., 2009, Hatsopoulos, 2009, Tallon-Baudry 2009b, Engel, Fries, 2010, Noudoost, et al., 2010, Wang, 2010, Benchenane, et al., 2011, Siegel, et al., 2011, Buzsaki, Lopes da Silva, 2012) и заболеваниях (Llinas, et al., 1999, Lewis, et al., 2005, Uhlhaas, Singer, 2006, Uhlhaas, et al., 2008, Singer, 2009, Wang, 2010). Но пока остается без ответа ключевой вопрос: «Какую же роль играют эти ритмы в обработке сенсорной информации, когнитивной деятельности и двигательной активности?»

Одним из популярных направлений является исследование механизмов двигательной активности. Известно, что центральный (роландический) бета-ритм (13-35 Гц), подобно мю-ритму, подавляется при двигательной активности, особенно, с контралатеральной стороны и увеличивается после окончания движения (Neuper, et al., 2006). У человека он, по-видимому, локализован в пределах моторной коры (Jasper, Andrews, 1936, 1938, Jasper, Penfield, 1949). Роландический бета-ритм, по-видимому, не является гармоникой мю-ритма, поскольку, динамика реактивности и локализация этих двух видов активности различаются (Pfurtscheller, 1981, Toro, et al., 1994, Hari, Salmelin, 1997, Szurhaj, et al., 2003).

Электрофизиологические исследования центрального бета-ритма с помощью скальповых и интракраниальных электродов у человека и животных показали, что он наблюдается как в ЭЭГ, так и в колебаниях локального внеклеточного потенциала, а также в импульсной активности нейронов, и, по-видимому, связан с процессами подготовки и тормозного

управления моторной системой. Бета-ритм наиболее заметен при постоянном сокращении мышц и при подготовке движения, уменьшается перед его началом и в период его выполнения, а также при подавлении ответа, и увеличивается после его окончания (Rougeul, et al., 1979, Pfurtscheller, 1981, Bouyer, et al., 1987, Murthy, Fetz, 1992, 1996a, Sanes, Donoghue, 1993, Baker, et al., 1997, Donoghue, et al., 1998, Kilner, et al., 1999, Lebedev, Wise, 2000, Gilbertson, et al., 2005, O'Leary, Hatsopoulos, 2006, Rubino, et al., 2006, Riddle, Baker, 2006, Androulidakis, et al., 2006, 2007, Baker, 2007, Klostermann, et al., 2007, Koelewijn, et al., 2008, Chakarov, et al., 2009, Swann, et al., 2009, Pogosyan, et al., 2009, Wheaton, et al., 2009, Miller, et al., 2012).

Свойство увеличения бета-ритма при постоянном сокращении мышц обнаружено во многих частях моторной системы, в том числе, моторной и премоторной коре, базальных ганглиях, мозжечке и в периферической моторных отделах (Baker, 2007, Brown, 2007). Реакции бета-ритма при двигательной активности не ограничиваются только моторной и премоторной корой. Увеличение бета-активности также наблюдается во фронтальных отделах при выполнении движения или при подавлении ответа (Alegre, et al., 2004b, 2006, Swann, et al., 2009). Кроме того, бета-ритм подавляется при представлении движения (de Lange, et al., 2008).

При выполнении двигательных заданий, помимо изменения мощности бета-ритма, также наблюдается увеличение его синхронности, как в пределах локальных зон, находящихся на расстоянии нескольких миллиметров, так и между рядом областей коры больших полушарий, таких как моторная кора, соматосенсорная кора, дополнительная моторная кора и другие (Murthy, Fetz, 1996a, 1996b, Baker, et al., 1997, 2001, 2003, Aoki, et al., 1999, Ohara, et al., 2001, Lee, 2004, Lalo, et al., 2007, Zhang, et al., 2008, van Wijk, 2009, Tsujimoto, et al., 2009). Также, изменение синхронности осцилляций наблюдается при подавлении ответа (Klostermann, et al., 2007, Zhang, et al., 2008, Swann, et al., 2009, Pogosyan, et al., 2009).

В первичной моторной и дорсальной премоторной коре бета-ритм, по-видимому, представляет собой пространственно распространяющиеся волны со скоростью 10-20 см/с, в передне-заднем направлении и вдоль медиально-латеральной оси, соответственно (Rubino, et al., 2006, Takahashi, et al., 2011).

Функциональное значение центрального бета-ритма не известно, но был высказан ряд предположений относительно его роли в обеспечении внимания, поддержания позы тела или последовательного управления различными мышцами (подробнее см. Natsopoulos, 2009, Engel, Fries, 2010).

Помимо реакций бета-ритма, в моторной коре были выявлены вызванные изменения гамма-ритма. Так, с помощью ЭЭГ было показано, что в моторной коре контралатеральной стороны наблюдались изменения гамма-ритма (36-40 Гц) при произвольном движении пальцев рук и ног (Pfurtscheller, et al., 1993). Причем увеличение гамма-активности появлялось и заканчивалось перед сгибанием пальцев, тогда как уменьшение мощности мю-ритма наблюдалось в течение более длительного периода времени, как до, так и после движения. При регистрации электрокортикограммы с помощью субдуральных электродов было показано (Crone, et al., 1998b), что увеличение мощности активности приблизительно совпадает с моментом начала движения и продолжается в течение всего моторного ответа, как в низкочастотном гамма-диапазоне (35-50 Гц), так и в высокочастотном (75-100 Гц). Различное пространственное распределение и временная динамика реакций низкочастотной и высокочастотной гамма-активности позволяет предполагать существование двух независимых нейрофизиологических механизмов. Отмечается, что гамма-ритм, по-видимому, замещает бета-ритм в период подготовки к движению (Schoffelen, et al., 2005, Donner, et al., 2009). С помощью МЭГ было показано, что в моторной коре контралатеральной стороны наблюдается увеличение гамма-активности при произвольных движениях пальцев, рук и ног, которое тесно связано с сильным напряжением соответствующих мышц (Brown, et al., 1998, Cheyne, et al.,

2008). Напротив, когерентность между МЭГ и ЭМГ при низком уровне напряжения мышц наблюдалась в бета-диапазоне (Brown, et al., 1998).

Бета- и гамма-ритмы, по-видимому, также рассматриваются как один из важных механизмов синхронизации нейронных сетей при различных видах психической деятельности (см., например, Николаев и др., 2000, Ivanitsky, et al., 2001, Nikolaev, et al., 2001, Афтанас и др., 2002, 2003, Иваницкий и др., 2002, Данько и др., 2003а, 2003б, 2005а, 2005б, 2008, 2009а, 2009б, 2010, 2011а, 2011б, Разумникова, 2004а, 2004б, 2009, Разумникова, Ларина, 2005, Разумникова, Вольф, 2006, Тарасова и др., 2006, Бехтерева, Нагорнова, 2007, Шемякина, Данько, 2007, Шемякина и др., 2007, 2010, Данько, Бойцова, 2010, Костандов и др., 2010а, 2010б, Разумникова, Фиников, 2010, 2011, Вольф, Тарасова, 2012, 2013). Но для осцилляций разной частоты, по-видимому, характерна некоторая специализация.

С одной стороны, в задачах, для решения которых существенную роль играют эндогенные нисходящие процессы, более выражено увеличение мощности бета-активности и ее синхронизация. Показано, что синхронизация бета-осцилляций наблюдается при выполнении различных заданий, связанных с селективным вниманием (von Stein, et al., 2000, Gross, et al., 2004, 2006, Saalman, et al., 2007, Kranczioch, et al., 2007, Siegel, et al., 2008), рабочей памятью (Tallon-Baudry, et al., 1998, 2001, 2004, Deiber, et al., 2007), поиском (Nikolaev, et al., 2001, Buschman, Miller, 2007, 2009, Pesaran, et al., 2008), распознаванием объектов (Sehatpour, et al., 2008), восприятием (Gail, et al., 2004, Donner, et al., 2007, Okazaki, et al., 2008, Iversen, et al., 2009) и сенсомоторной интеграцией (Brown, Marsden, 2001, Brovelli, et al., 2004, Bassett, et al., 2006, Witham, et al., 2007).

С другой стороны, во многих исследованиях механизмов сенсорной обработки информации, в которых эндогенные нисходящие процессы играют второстепенную роль, было показано, что предъявление стимула вызывает уменьшение мощности бета-активности, при этом, как правило, увеличивается амплитуда гамма-ритма (для обзора см. Engel, et al., 2001,

Fries, 2009). Так, например, зависящие от стимула гамма-осцилляции (30-60 Гц) импульсной активности нейронов и внеклеточных потенциалов были описаны в зрительной коре как наркотизированных (Eckhorn, et al., 1988, Gray, Singer, 1989, Gray, et al., 1989), так и бодрствующих животных (Frien, et al., 1994, Gray, et al., 1997, Friedman-Hill, et al., 2000, Maldonado, et al., 2000, Kreiman, et al., 2006). Причем, такие гамма-осцилляции могли быть синхронными между собой, даже если они регистрировались в различных зонах зрительной коры, расположенных на значительном расстоянии.

Эти наблюдения позволили предложить гипотезу о том, что гамма-ритм может играть существенную роль в интеграции сенсорной информации (Gray, 1994, Singer, Gray, 1995), что, в свою очередь, вызвало лавину экспериментальных и теоретических исследований корковых ритмов и их возможных функций. В частности, было показано, что при восприятии согласованных значимых зрительных объектов в ЭЭГ человека наблюдаются вспышки гамма-активности в интервале 200-300 мс после начала предъявления стимула, являющейся синхронной в области затылочных электродов (Lutzenberger, et al., 1995, Tallon, et al., 1995, Muller, et al., 1996, Tallon-Baudry, et al., 1996, Revonsuo, et al., 1997, Keil, et al., 1999, Rodriguez, et al., 1999, Csibra, et al., 2000, Grice, et al., 2001, Goffaux, et al., 2004, Busch, et al., 2006, Gruber, et al., 2006, Zion-Golumbic, et al., 2007). А когда объект захватывает области правого и левого полей зрения, гамма-осцилляции становятся синхронизованными по фазе в обоих полушариях (Rose, et al., 2006). Латентность вспышек гамма-активности коррелирует с задержкой опознания объекта (Womelsdorf, et al., 2006, Martinovic, et al., 2007, Hoogenboom, et al., 2010). Наконец, эта гамма-активность отличается по функциональным свойствам от вызванных потенциалов (Tallon, et al., 1995, Zion-Golumbic, et al., 2007, Martinovic, et al., 2007).

Связанная со стимулами гамма-активность может модулироваться различными физическими характеристиками изображения, такими как пространственная частота (Adjamian, et al., 2004), скорость (Siegel, et al.,

2007), контраст (Hall, et al., 2005), а также, сложностью задания (Senkowski, Herrmann, 2002, Simos, et al., 2002, Posada, et al., 2003). В ЭЭГ увеличение мощности гамма-активности при выполнении зрительных задач наиболее выражено в затылочных областях, что указывает на то, что именно там находятся ее источники (Hoogenboom, et al., 2006). Но в исследованиях МЭГ, электрокортикограммы и локальных внеклеточных потенциалов было выявлено существование множественных пространственно разделенных источников вспышек гамма-активности с разной частотой (Rols, et al., 2001, Kaiser, et al., 2004, Tallon-Baudry, et al., 2005, Lachaux, et al., 2005, Tanji, et al., 2005, Hoogenboom, et al., 2006, Schurger, et al., 2006, Vidal, et al., 2006).

По-видимому, синхронные гамма-осцилляции играют важную роль в мультимодальной интеграции при восприятии сложных объектов, обеспечивая взаимодействие различных областей коры (Maier, et al., 2004, 2008, Kaiser, et al., 2005, Mishra, et al., 2007, Yuval-Greenberg, Deouell, 2007, Lakatos, et al., 2007, 2009, Ghazanfar, et al., 2008, Senkowski, et al., 2008).

Показано, что в различных сенсорных модальностях: слуховой (Galambos, et al., 1981, Tiitinen, et al., 1993, Joliot, et al., 1994, Pulvermüller, et al., 1997, Sokolov, et al., 1999, Crone, et al., 2001, Debener, et al., 2003, Ray, et al., 2008a, 2008b), зрительной (Gruber, et al., 1999, Fries, et al., 2001, 2008, Engel, et al., 2001, Taylor, et al., 2005, Pavlova, et al., 2006, Fan, et al., 2007, Doesburg, et al., 2008), соматосенсорной (Bauer, et al., 2006, Hauck, et al., 2007, Roy, et al., 2007, Ray, et al., 2008a, 2008b, Koch, et al., 2009) и при восприятии болевых стимулов (Gross, et al., 2007, Hauck, et al., 2007) величина вызванного увеличения мощности гамма-осцилляций связана с вниманием. Также сообщается о влиянии внимания на величину синхронизации гамма-осцилляций, как в пределах одного поля (Fries, et al., 2001, 2008, Bichot, et al., 2005, Womelsdorf, et al., 2006, Saalman, et al., 2007, Gregoriou, et al., 2009), так и между некоторыми полями зрительной, височной, теменной и лобной коры, расположенными на большом расстоянии друг от друга (Buschman, et al., 2007, Saalman, et al., 2007, Gregoriou, et al., 2009).

Исследования ЭЭГ, МЭГ и интракраниальной ЭЭГ выявили увеличение мощности гамма-осцилляций в теменной, лобной и других областях коры при выполнении задач на рабочую память (Tallon-Baudry, et al., 1998, 1999, 2001, 2004, Lutzenberger, et al., 2002, Howard, et al., 2003, Jensen, et al., 2007, Medendorp, et al., 2007, Jokisch, Jensen, 2007, Van Der Werf, et al., 2008, Jerbi, et al., 2008). Также наблюдается увеличение мощности гамма-осцилляций и их синхронизация в заданиях на эпизодическую память (Fell, et al., 2001, Gruber, Muller, 2002, 2005, Sederberg, et al., 2003, Gruber, et al., 2004a, 2004b, Babiloni, et al., 2004, Osipova, et al., 2006, 2007, Friese, et al., 2012).

Амплитудные модуляции гамма-ритмов в пределах одной или нескольких различных областей мозга, по-видимому, сопряжены (coupling) с низкочастотными колебаниями электрического потенциала, такими как сонные веретена (Peyrache, et al., 2011), тета (Buzsaki, et al., 1983, Soltesz, Deschenes, 1993, Bragin, et al., 1995, Chrobak, Buzsaki, 1998, Wang, 2002, Mormann, et al., 2005, Canolty, et al., 2006, Demiralp, et al., 2007, Tort, et al., 2008, 2009, 2010, Colgin, et al., 2009, Griesmayr, et al., 2010), альфа (Palva, et al., 2005, Cohen, et al., 2009), дельта (Lakatos, et al., 2005), медленные (Hasenstaub, et al., 2005, Isomura, et al., 2006), сверхмедленные (Leopold, et al., 2003), и, вообще, какие-либо (Buzsaki, 2006, Jensen, Colgin, 2007, Schroeder, Lakatos, 2009, Canolty, Knight, 2010, Fell, Axmacher, 2011) осцилляции. Предполагается, что это свойство ЭЭГ ритмов имеет функциональное значение. Так, медленные осцилляции вовлекают большее число нейронов (von Stein, Sarnthein, 2000), и связаны с относительно большими изменениями мембранного потенциала на длительный период времени. Это позволяет интегрировать спайки от огромного множества нейронов (Hasenstaub, et al., 2005), и может служить эффективным механизмом функционального связывания активных кортикальных цепей (Buzsaki, Wang, 2012). Но необходимо подчеркнуть, что между ритмами ЭЭГ также наблюдаются более сложные взаимодействия (Рожков, Сороко, 2000, Рожков и др. 2007, Сороко и др. 2012, 2013, 2015a).

Выявлена взаимосвязь между психическими процессами и степенью сопряжением низкочастотных и гамма-осцилляций. У пациентов с имплантированными электродами степень сопряжения тета- и гамма-осцилляций в гиппокампе была коррелирована с загрузкой рабочей памяти (Axmacher, et al., 2010). У крыс величина сопряжения тета- и гамма-осцилляций в гиппокампе зависела от задачи (Tort, et al., 2008, 2009). Также, описано связанное с активацией рабочей памяти увеличение степени сопряжения этих ритмов (Fujisawa, Buzsaki, 2011). Увеличение мощности гамма-осцилляций было связано по фазе с тета-активностью в лобных и височных отделах при выполнении слухового задания, а более мощное сопряжение альфа и гамма-ритма наблюдалось в затылочных областях при выполнении зрительной задачи (Voytek, et al., 2010). В МЭГ увеличение степени сопряжения альфа и бета/гамма-активности было коррелировано со сложностью арифметических задач (Palva, et al., 2005), а тета- и гамма-осцилляций с активацией рабочей памяти (Griesmayr, et al., 2010).

Множество данных свидетельствует в пользу того, что наблюдаемые в ЭЭГ и МЭГ бета- и гамма-ритмы генерируются в коре больших полушарий.

Во-первых, с помощью микроэлектродов, имплантированных в кору, вспышки гамма активности могут быть записаны в различных областях коры. Причем подобные вспышки гамма-активности, имеющие ту же самую частоту и временную динамику, достаточно сложно обнаружить в соответствующих ядрах таламуса (Steriade, et al., 1996).

Во-вторых, при одновременной регистрации локальных внеклеточных потенциалов или частоты разрядов нейронов от большого количества микроэлектродов можно выявить фазовый градиент осцилляций в некотором направлении параллельно поверхности коры. Иными словами, вспышки активности представляют собой бегущие волны, распространяющиеся по поверхности коры. Такой фазовый градиент осцилляций был выявлен в зрительной (Gray, Singer, 1989, Gabriel, Eckhorn, 2003), слуховой (Ribary, et al., 1991) и обонятельной (Freeman, 1978) коре в диапазоне гамма-активности,

и в моторной и премоторной коре для бета-ритмов (Rubino, et al., 2006, Takahashi, et al., 2011). В модельных экспериментах было показано, что такие волны естественным образом появляются в двумерных сетях нейронных осцилляторов, взаимосвязанных между собой локальными (ограниченными в пространстве) связями (Ermentrout, Kleinfeld, 2001). Такое предположение о локальности связей, по-видимому, является адекватным, поскольку в пределах области коры вероятность синаптических контактов между двумя парами нейронов уменьшается с расстоянием, что справедливо как для пирамидных возбуждающих нейронов, так и для тормозных интернейронов (Gilbert, 1993, Sik, et al., 1995, Stepanyants, et al., 2008).

В-третьих, нейроны лобных областей коры *in vitro* могут генерировать постоянные подпороговые осцилляции мембранного потенциала частотой в пределах бета- и гамма-диапазона (Llinas, et al., 1991, Gutfreund, et al., 1995). Подпороговые высокочастотные осцилляции мембранного потенциала также наблюдаются в обонятельной луковице (Desmaisons, et al., 1999) и энторинальной коре (Schmitz, et al., 1998). Эти подпороговые осцилляции мембранного потенциала, по-видимому, возникают в результате взаимодействия двух факторов: более быстрой положительной обратной связи между деполяризацией мембраны и активацией токов ионов Na^+ , и более медленной отрицательной обратной связи, за которую ответственна активация токов ионов K^+ в результате деполяризации (Wang, 1993, 2010).

В-четвертых, в ряде областей коры *in vivo* и *in vitro* были выявлены нейроны (“chattering cells”), генерирующие короткие повторяющиеся вспышки разрядов с частотой гамма-диапазона, при этом частота потенциалов действия в пачке составляет 300-500 Гц (Gray, McCormick, 1996, Steriade, 1997, Brumberg, et al., 2000, Friedman-Hill, et al., 2000, Nowak, et al., 2003, Cunningham, et al., 2004, Cardin, et al., 2005, De Kock, Sakmann, 2008). Генерация подобных быстрых ритмических вспышек разрядов, по-видимому, свойственна одиночному нейрону, и, вероятно, основана на взаимодействии

обратного распространения потенциалов действия (от сомы к дендритам) и следовой деполяризации мембраны (Wang, 1999, 2010).

С другой стороны, возможно, что таламические нейронные сети участвуют в формировании пространственной структуры и временной динамики вспышек бета- и гамма-активности. Так, при тщательном подборе пары взаимосвязанных таламических и корковых зон для регистрации локальных внеклеточных потенциалов можно наблюдать высоко когерентную активность в диапазоне 30-60 Гц (Steriade, et al., 1996). Кроме того, у таламо-кортикальных нейронов также могут наблюдаться подпороговые высокочастотные осцилляции мембранного потенциала (Pedroarena, Llinas, 1997). Наконец, при ингибировании кальций-активируемых калиевых каналов большой проводимости *in vitro* таламо-кортикальные нейроны могут генерировать быстрые ритмические вспышки разрядов с частотой 20-60 Гц (Hughes, et al., 2008).

Рассмотрим предполагаемые клеточные механизмы генерации гамма-осцилляций. Гамма-активность наблюдается в различных областях коры больших полушарий: в обонятельной коре, в зрительной коре, в слуховой коре, в соматосенсорной коре, в моторной коре, в энторинальной коре и в других, а также в обонятельной луковице, миндалине, гиппокампе, стриатуме, таламусе. Все эти области мозга характеризуются тем, что в них существуют тормозные ГАМК-ергические интернейроны, которые посредством синаптической передачи оказывают влияние на ионотропные ГАМК_A рецепторы. И эти интернейроны, по-видимому, играют ключевую роль в механизмах генерации гамма-осцилляций.

Множество экспериментальных работ с использованием *in vitro* препаратов срезов мозга подтверждают это предположение. Так, *in vitro* гамма-осцилляции могут быть вызваны с помощью применения агонистов различных метаботропных и ионотропных рецепторов: метаботропных глутаматных рецепторов (mGluR) (Whittington, et al., 1995), мускариновых ацетилхолиновых рецепторов (mAChRs) (Fisahn, et al., 1998, Fellous,

Sejnowski, 2000) и каинатных рецепторов (Hajos, et al., 2000, Fisahn, et al., 2004). Эти осцилляции также могут быть вызваны повышением концентрацией ионов калия в растворе (LeBeau, et al., 2002).

По-видимому, существует несколько механизмов генерации гамма-осцилляций, различающихся по степени вовлечения возбуждающих и тормозных взаимодействий нейронов внутри сети. Так, гамма-осцилляции в области СА1 гиппокампа, вызванные с помощью активации глутаматных рецепторов, полностью блокируются антагонистом ГАМК_A рецепторов бикикулином, но сохраняются в присутствии антагонистов АМРА-рецепторов (Whittington, et al., 1995). Аналогично, гамма-осцилляции в области СА3 гиппокампа, вызванные активацией каинатных рецепторов, также полностью блокируются бикикулином, и сохраняются в присутствии блокаторов АМРА-рецепторов (Fisahn, et al., 2004). Напротив, осцилляции в области СА3 гиппокампа, вызванные с помощью холинергического агониста карбахола, имеют другие фармакологические свойства. Эти осцилляции блокируются как антагонистами ГАМК_A рецепторов, так и антагонистами АМРА-рецепторов (Fisahn, et al., 1998, Mann, et al., 2005). Вызванные повышением концентрации калия гамма-осцилляции в областях СА1 и СА3 гиппокампа имеют промежуточные свойства. Они также полностью блокируются антагонистами ГАМК_A рецепторов, но лишь частично подавляются антагонистами АМРА-рецепторов (LeBeau, et al., 2002). Кроме того, на частоту и мощность гамма осцилляций влияют некоторые фармакологические препараты, такие как барбитураты и бензодиазепины (Whittington, et al., 1995, Traub, et al., 1996, Fisahn, et al., 2004), которые модифицируют свойства проводимости ГАМК_A рецепторов.

Щелевые контакты, по-видимому, также играют существенную роль для генерации гамма-осцилляций *in vitro*. Так, гамма-осцилляции в области СА3, вызванные карбахолом, ингибируются с помощью неспецифического блокатора проводимости щелевых соединений октанола (Traub, et al., 2000). Вызванные повышенной концентрацией калия гамма-осцилляции в области

CA1 подавляются с помощью блокатора щелевых контактов карбенокселона (Traub, et al., 2001). Наконец, в области CA3 мощность гамма-осцилляции, вызванных с помощью каинатной кислоты, понижена у мышей с дефицитом коннексина-36, у которых нарушена работа щелевых соединений между интернейронами (Normuzdi, et al., 2001, Buhl, et al., 2003).

Результаты описанных выше модельных исследований *in vitro* указывают на то, что в нейронной сети ГАМК-ергическое торможение, характеризующееся быстрым ответом на стимуляцию, и связанное с активацией ГАМК_A рецепторов играет ключевую роль в генерации гамма-осцилляций. Но быстрая синаптическая передача возбуждения между нейронами, при которой происходит активация AMPA-рецепторов, а также щелевые контакты могут влиять на свойства и динамику гамма-осцилляций.

Помимо гиппокампа, аналогичные гамма-осцилляции наблюдаются в препаратах срезов других областей коры, таких как зубчатая извилина (Towers, et al., 2002, Poschel, et al., 2002), энторинальная (Cunningham, et al., 2003), соматосенсорная (Buhl, et al., 1998) и слуховая (Cunningham, et al., 2004, Ainsworth, et al., 2011) кора, но их свойства изучены менее подробно.

В препаратах срезов некоторых областей коры наблюдаются не только гамма-осцилляции. При определенных условиях возникают также бета-осцилляции в диапазонах β_1 – 12-18 Гц и β_2 – 19-30 Гц. Причем срезы разных областей коры различаются по своей способности генерировать осцилляции. В срезах одних областей коры наблюдаются только β_2 -осцилляции, а гамма-осцилляций не были обнаружены, в срезах других – существуют гамма-осцилляций, но нет β_2 -осцилляций. Кроме того, области коры различаются по степени воздействия кетамина на осцилляции этих двух типов (Roopun, et al., 2008a). Рассмотрим несколько примеров.

В поверхностных слоях энторинальной коры крыс *in vitro* при добавлении каинатной кислоты наблюдаются вызванные гамма-осцилляции с частотой ~ 40 Гц. Но в присутствии антагониста NMDA рецепторов кетамина частота этих колебаний снижается до ~ 30 Гц (Middleton, et al., 2008).

Предполагается что, такое вызванное кетамином уменьшение частоты осцилляций может быть объяснено тем, что в их генерации участвуют два типа интернейронов. Первые из них – зависимые от NMDA рецепторов корзинчатые нейроны, расположенные во II слое, а вторые – независимые от NMDA рецепторов «бокаловидные» (goblet) нейроны, находящиеся в III слое.

В препаратах срезов соматосенсорной коры крысы при добавлении каинатной кислоты наблюдаются вызванные гамма-осцилляции с частотой ~ 37 Гц в поверхностных слоях (II/III) коры, осцилляции с частотой ~ 25 Гц ($\beta 2$ -диапазон) в V слое, и оба эти типа активности в IV слое (Roopun, et al., 2006). Мощность гамма-осцилляции уменьшалась при воздействии блокаторов AMPA рецепторов (SYM2206) или NMDA рецепторов (D-AP5), тогда как осцилляции с частотой в $\beta 2$ -диапазоне были не чувствительны к этим препаратам. Блокатор ГАМК_A рецепторов габазин в небольшой концентрации подавлял гамма-осцилляции, но усиливал $\beta 2$ -осцилляции. Напротив, воздействие октанола или карбенексолона, уменьшающих проводимость щелевых контактов, приводит к подавлению $\beta 2$ -осцилляций. Наконец, резкое снижение активности возбуждающей глутаматергической синаптической передачи с помощью блокатора AMPA рецепторов NBQX, приводит к подавлению $\beta 2$ - и гамма-осцилляций, и появлению ритмической активности с частотой ~ 15 Гц ($\beta 1$ -диапазон) как в поверхностных, так и в глубоких слоях коры (Roopun, et al., 2008b). Причем, эта ритмическая активность сдвинута по фазе в слое II относительно слоя V примерно на треть цикла. Для объяснения этих феноменов предлагают модель нейронной сети, состоящей из двух взаимодействующих нейронных осцилляторов, в которой может наблюдаться объединение циклов колебаний $\beta 2$ - и гамма-ритмов, что в результате приводит к формированию ритмической активности с частотой колебаний в $\beta 1$ -диапазоне (Kramer, et al., 2008).

В препаратах срезов первичной слуховой и прилежащей к ней полимодальной ассоциативной коры также наблюдаются гамма-осцилляции в поверхностных слоях (II/III) коры и $\beta 2$ -осцилляции в V слое (Roopun, et al.,

2010). Но, по-видимому, в основе этих осцилляций лежат различные нейронные механизмы. Так, добавление каинатной кислоты вызывает только гамма-осцилляции в II/III слоях в препаратах срезов первичной слуховой коры. При этих же условиях в препаратах срезов ассоциативной коры наблюдаются, как гамма-осцилляции в II/III слоях коры, так и β 2-осцилляции в V слое. Напротив, применение карбахола приводит к генерации гамма-осцилляции в II/III слоях коры и β 2-осцилляции в V слое в препаратах срезов первичной слуховой коры. Но добавление карбахола не вызывает ритмической активности в препаратах срезов ассоциативной коры.

Сложность общей картины дополняется тем, что в пределах одной области коры могут существовать несколько источников гамма-осцилляций, различающихся по локализации и частоте. Так, в области CA1 гиппокампа может быть выделено два (Csicsvari, et al., 1999, Colgin, et al., 2009), и даже три (Tort, et al., 2008, 2010, Belluscio, et al., 2012) поддиапазона частот: 30-50, 50-90 и 90-140 Гц, в которых на различных фазах колебательного цикла тета-ритма наблюдаются гамма-осцилляции. Вероятно, источники этих трех видов осцилляций пространственно разделены, поскольку наблюдается зависимость их распределения от глубины в пределах пирамидного слоя в области CA1 и различных сегментов подставки (субикулум) гиппокампа (Jackson, et al., 2011, Belluscio, et al., 2012). Различные поддиапазоны гамма-ритма также были выделены и в активности других областей мозга: обонятельной луковице (Kay, 2003), зрительной (Ray, Maunsell, 2011), слуховой (Ainsworth, et al., 2011) и лобной (Canolty, et al., 2006) коре.

В коре головного мозга выявлено значительное число различных типов интернейронов. Например, в области CA1 гиппокампа их различают до 16 типов (Somogyi, Klausberger, 2005), но при этом множество экспериментальных данных указывает на то, что наилучшим кандидатом на роль интернейронов, играющих ключевую роль в генерации гамма-осцилляций, являются FS (fast-spiking) парвальбумин-иммунореактивные корзинчатые клетки (для обзора см. Bartos, et al., 2007, Buzsaki, Wang, 2012).

Во-первых, эти FS парвальбумин-иммунореактивные корзинчатые клетки в гиппокампе представляют значительное подмножество (~20%) от общего числа ГАМК-ергических интернейронов (Freund, Buzsaki, 1996).

Во-вторых, они имеют обширные связи (Kisvarday, et al., 1993, Sik, et al., 1995, Gulyas, et al., 1999) между собой и с пирамидными клетками (Buhl, et al., 1994, Cobb, et al., 1995).

В-третьих, внеклеточная гамма-активность, по-видимому, связана с динамически возникающими и заменяющими друг друга локальными источниками и стоками тока в области (perisomatic region), расположенной близи тел пирамидных нейронов, которые иннервируются данным типом интернейронов (Bragin, et al., 1995, Gillies, et al., 2002, Csicsvari, et al., 2003, Mann, et al., 2005).

В-четвертых, эти интернейроны имеют низкий порог возбудимости (Gulyas, et al., 1993) и способность генерировать спайки с высокой частотой в течение длительного времени (Buzsaki, et al., 1983, McCormick, et al., 1985, Kawaguchi, Kubota, 1997). А также, они имеют внутренний резонанс в диапазоне гамма-осцилляций в ответ на стохастическое входное возбуждение (Pike, et al., 2000, Cardin, et al., 2009, Sohal, et al., 2009).

Наконец, FS парвальбумин-иммунореактивные корзинчатые клетки очень активны в период, когда наблюдаются гамма-активность, и они могут генерировать последовательность спайков, приблизительно по одному на каждый цикл колебаний потенциала, точно связанные по фазе с осцилляциями (Bragin, et al., 1995, Penttonen, et al., 1998, Csicsvari, et al., 2003, Hajos, et al., 2004, Mann, et al., 2005, Gloveli, et al., 2005, Hajos, Paulsen, 2009).

Другие интернейроны могут быть вовлечены в процессы формирования ритмической активности, но их динамические характеристики и пространственная структура связей между менее подходят для генерации гамма-осцилляций (для обзора см. Bartos, et al., 2007, Buzsaki, Wang, 2012).

Необходимо отметить еще одну особенность нейронных сетей, в которых, как предполагается, может формироваться ритмическая активность.

Во многих работах показано, что в коре головного мозга и в гиппокампе *in vivo* гамма-осцилляции внеклеточного потенциала, как правило, сопровождаются стохастической активностью пирамидных клеток и ряда интернейронов меньшей частоты (Eckhorn, et al., 1988, Gray, et al., 1990, Softky, Koch, 1993, Bragin, et al., 1995, Csicsvari, et al., 1999, 2003, Destexhe, et al., 1999, Fries, et al., 2001, Pesaran, et al., 2002, Compte, et al., 2008, Colgin, et al., 2009). Например, в области CA1 гиппокампа в периоды регистрации гамма- (30-70 Гц) осцилляций, пирамидные клетки и интернейроны генерируют стохастические последовательности спайков со средней частотой разрядов ~ 15 Гц соответственно (Csicsvari, et al., 1999). Но при этом вероятность генерации спайков промодулирована ритмической активностью.

Простейшая нейронная модель, в которой могут генерироваться гамма-осцилляции, состоит только из тормозных интернейронов, так называемая «I-I модель» (Wang, Rinzel, 1992, Whittington, et al., 1995, Wang, Buzsaki, 1996, Traub, et al., 1996) или модель ING – interneuron network gamma oscillations (Whittington, et al., 2000). Минимальные требования к модели следующие: (1) тормозные интернейроны взаимосвязаны между собой, (2) постоянные времени синаптического взаимодействия соответствуют свойствам ГАМК_A рецепторов, и (3) на вход нейронной сети должно подаваться достаточное возбуждение, чтобы обеспечить генерацию спайков в интернейронах. Когда входное возбуждение такой I-I модели нейронной сети относительно постоянное, нейроны могут генерировать спайки с ярко выраженной периодичностью (Kopell, Ermentrout, 2002). Напротив, если входное воздействие является стохастическим, генерация спайков происходит случайным образом и асинхронно. Но при достаточно сильном рекуррентном синаптическом взаимодействии, такое состояние сети становится нестабильным, и развиваются осцилляции (Brunel, Hakim, 1999, Brunel, 2000, Brunel, Wang, 2003, Geisler, et al., 2005, Ardid, et al., 2010, Economo, White, 2011). В обоих случаях появление гамма-осцилляций вызвано тем, что когда некоторое подмножество интернейронов начинает разряжаться синхронно, то

на соседних нейронах генерируются ТПСП, мембрана гиперполяризуется и вероятность последующих разрядов снижается. Далее, с постоянной времени, определяемой ΓAMK_A рецепторами, гиперполяризация мембраны уменьшается, вероятность разрядов нейронов увеличивается, и цикл повторяется. В этом случае, частота гамма-осцилляций определяется, прежде всего, кинетикой ТПСП и сетевой возбудимостью интернейронов (Whittington, et al., 1995, Wang, Buzsaki, 1996).

Другая простейшая модель состоит из взаимно связанных между собой слоев нейронов: возбуждающих (пирамидных) и тормозных нейронов, так называемая «E-I модель» (Wilson, Cowan, 1972, Freeman, 1975, Leung, 1982, Ermentrout, Kopell, 1998, Borgers, Kopell, 2003, Brunel, Wang, 2003, Geisler, et al., 2005) или модель PING – pyramidal-interneuron network gamma oscillations (Whittington. al., 2000). При работе E-I модели при определенном соотношении силы возбуждающих и тормозных связей быстрое возбуждение и обратное торможение развиваются с задержкой и чередуются, что обеспечивает генерацию ритмической активности. Частота генерируемых колебаний определяется временем распространения спайков по аксонам и синаптической задержкой (Freeman, 1975, Leung, 1982). Характерной особенностью является существование фазового сдвига между ритмической активностью пирамидных клеток и интернейронов, что подтверждается в экспериментах (Bragin, et al., 1995, Csicsvari, et al., 2003, Hasenstaub, et al., 2005, Mann, et al., 2005, Hajos, Paulsen, 2009, Tiesinga, Sejnowski, 2009).

Очевидно, что обе эти модели являются в значительной степени упрощенными, и имеет достоинства и недостатки (Whittington, et al., 2000, Tiesinga, Sejnowski, 2009, Wang, 2010). Например, частота осцилляций индивидуальных нейронов I-I модели, по крайней мере, частично определяется мощностью и неоднородностью входных сигналов, что приводит к генерации ритмической активности в широком диапазоне частот. При такой дисперсии частот синхронизация нейронов неизбежно уменьшается. Но это ограничение может быть преодолено, если в модель

добавить взаимодействия между нейронами с помощью щелевых контактов (Gibson, et al., 1999, Hormuzdi, et al., 2001, Buhl, et al., 2003, Traub, et al., 2004), учесть резонансные свойства корзинчатых клеток и включить дополнительное быстрое и мощное торможение между интернейронами (Bartos, et al., 2007). Для большинства E-I моделей наличие взаимодействий между интернейронами не является необходимым (Wilson, Cowan, 1972, Whittington, et al., 2000, Borgers, Kopell, 2003, Brunel, Wang, 2003, Geisler, et al., 2005), что подтверждается в экспериментах на генетически модифицированных мышах (Wulff, et al., 2009). Однако в E-I моделях должна существовать задержка между спайками пирамидных нейронов и интернейронов, тогда как в I-I моделях вероятность генерации спайков в пирамидных клетках определяется воздействием на них интернейронов. В экспериментальных исследованиях нейронов области CA1 гиппокампа выявлены оба эти явления (Bragin, et al., 1995, Csicsvari, et al., 2003, Tukker, et al., 2007, Senior, et al., 2008, Mizuseki, et al., 2011), что в свою очередь предполагает, что гибридная I-I и E-I модель может быть ответственна за генерацию гамма-осцилляций (Brunel, Wang, 2003, Geisler, et al., 2005, Tiesinga, Sejnowski, 2009, Belluscio, et al., 2012).

Наконец, несмотря на то, что локальные связи между интернейронами или же между пирамидными и корзинчатыми клетками могут обеспечивать базовый механизм генерации осцилляций, в большой нейронной сети эти осцилляции будут асинхронными. Поэтому, чтобы обеспечить их широкомасштабную синхронизацию, необходимо предположить существование связей между нейронами, расположенными на большом расстоянии (Buzsaki, et al., 2004, Wang, 2010, Buzsaki, Wang, 2012).

Описанные результаты теоретических исследований позволили получить полезную информацию о механизмах генерации осцилляций в нейронных сетях. Но, к сожалению, эти модели, по-видимому, все еще остаются чрезмерно упрощенными, чтобы детально описать все явления, наблюдаемые в интактном мозге (см. Wang, 2010 для обзора).

2.2 Потенциалы, связанные с событиями.

История развития метода анализа вызванных потенциалов (ВП) и потенциалов, связанных с событиями (ПСС), описывается во многих литературных источниках (см., например, Brazier, 1984, Гнездицкий, 1997, Зенков, Ронкин, 2004, Luck, 2005). Считается, что родоначальниками этого метода являются Кэтон Р. (Caton R.) и Данилевский В.Я., которые в 1875 году независимо друг от друга впервые описали электрические реакции мозга, связанные с внешними стимулами. Дальнейшее развитие этого метода связано с именами польского ученого Бека А. (Beck A.) и русских физиологов Ларионова В.Е. и Правдича-Неминского В.В. Первые бесспорные регистрации ВП у человека опубликованы в 1939 году (Davis, 1939, Davis, et al., 1939). Но, как правило, величина ВП, регистрируемых на поверхности головы, слишком мала по сравнению с несинхронной со стимулом фоновой активностью, что существенно осложняет возможность их регистрации и исследования. Для решения этой проблемы была предложена техника когерентного синхронного накопления (Dawson, 1951, 1954), которая, после внедрения компьютерной техники, получила широкое распространение (Barlow, 1957, Brazier, 1960, Clark, et al., 1961). Первая усредненная на компьютере запись ВП была опубликована в 1962 году (Galambos, Sheatz, 1962). Однако современная эра исследования ПСС началась в 1964 году, после открытия Греем Уолтером и коллегами эндогенного компонента, названного “contingent negative variation” или CNV (Walter, et al., 1964). Следующей значительной вехой в исследованиях ПСС было открытие в 1965 году компонента P3 или P300 (Sutton, et al., 1965).

2.2.1 Метод анализа ПСС: предположения и ограничения.

В соответствие с наиболее широко принятой моделью (см. Lopes da Silva, 2005b), ПСС (ВП) представляет собой сигнал, генерируемый нейронными популяциями, которые становятся активными в моменты

времени, привязанные к какому-либо экзогенному (стимулу) или эндогенному событию. Эти сигналы добавляются к существующей в данное время фоновой ЭЭГ активности в качестве аддитивной составляющей. Иными словами, предполагается, что в каждой i -й пробе ($i=1, \dots, N_{tr}$, N_{tr} – число проб) генерируется связанный со стимулом (событием) сигнал $p_i(t)$ – вызванный потенциал в единичной пробе, который искажен аддитивным шумом $n_i(t)$. Здесь $n_i(t)$ описывает суперпозицию любых не связанных с предъявлением стимула (или с событием) и не синхронных с ним по фазе электрических процессов, включая спонтанную ЭЭГ, электромагнитные помехи, внутренние шумы усилителей и другие. Тогда регистрируемый сигнал представлять собой сумму этих двух составляющих:

$$x_i(t) = p_i(t) + n_i(t), \quad (1)$$

где $t=1, \dots, T$ – отсчеты времени. Отметим, что время t для каждой пробы отсчитывается относительно начала соответствующего ей стимула (события).

Обозначим среднее значение сигнала $p_i(t)$ как:

$$\bar{p}(t) = \frac{1}{N_{tr}} \sum_{i=1}^{N_{tr}} p_i(t), \quad (2)$$

а среднее значение шума $n_i(t)$ как:

$$\bar{n}(t) = \frac{1}{N_{tr}} \sum_{i=1}^{N_{tr}} n_i(t). \quad (3)$$

Тогда среднее значение регистрируемого сигнала равно:

$$\bar{x}(t) = \frac{1}{N_{tr}} \sum_{i=1}^{N_{tr}} x_i(t) = \bar{p}(t) + \bar{n}(t), \quad (4)$$

а его дисперсия:

$$D(x(t)) = D(p(t)) + D(n(t)) + 2 \text{cov}(p(t), n(t)), \quad (5)$$

где $D(p(t))$ – дисперсия сигнала $p_i(t)$,

$$D(p(t)) = \frac{1}{N_{tr}} \sum_{i=1}^{N_{tr}} (p_i(t) - \bar{p}(t))^2, \quad (6)$$

$D(n(t))$ – дисперсия шума $n_i(t)$,

$$D(n(t)) = \frac{1}{N_{tr}} \sum_{i=1}^{N_{tr}} (n_i(t) - \bar{n}(t))^2, \quad (7)$$

и $\text{cov}(p(t), n(t))$ – ковариация сигнала и шума.

$$\text{cov}(p(t), n(t)) = \frac{1}{N_{tr}} \sum_{i=1}^{N_{tr}} (p_i(t) - \bar{p}(t))(n_i(t) - \bar{n}(t)). \quad (8)$$

Если предположить, что:

1) Сигнал $p_i(t)$ синхронизован с предъявляемым стимулом (событием).

2) Сигнал $p_i(t)$ идентичен и повторяем для каждого предъявления стимула или возникающего события, то есть $p_1(t) = p_2(t) = \dots = p_N(t) = p(t)$.

3) Сигнал $p_i(t)$ независим от шума $n_i(t)$ (спонтанной ЭЭГ и других шумов), то есть $\text{cov}(p(t), n(t)) = 0$.

4) Шум $n_i(t)$ представляет собой стационарный, нормально распределенный, случайный процесс с нулевым средним $\bar{n}(t) = 0$, и постоянной дисперсией $D(n(t)) = \sigma^2$.

Тогда среднее значение регистрируемого сигнала равно:

$$\bar{x}(t) = p(t), \quad (9)$$

дисперсия регистрируемого сигнала равна:

$$D(x(t)) = D(n(t)) = \sigma^2, \quad (10)$$

и, дисперсия среднего значения регистрируемого сигнала равна:

$$D(\bar{x}(t)) = \frac{1}{N_{tr}} D(n(t)) = \frac{1}{N_{tr}} \sigma^2. \quad (11)$$

Иными словами, если эти предположения справедливы, то среднее значение регистрируемого сигнала представляет собой несмещенную оценку сигнала со среднеквадратичным отклонением, которое уменьшается обратно пропорционально $\sqrt{N_{tr}}$. Но, строго говоря, ни одно из перечисленных выше предположений не является справедливым.

Из литературы хорошо известно, что $p_i(t)$ варьируют от пробы к пробе (John, et al., 1978), за исключением редких случаев коротко-латентных сенсорных компонент ВП, записанных при наркозе. Такая вариабельность сигналов $p_i(t)$ позволяет рассматривать эти данные в качестве выборки T -мерных случайных величин объема N_{tr} и применять методы многомерного статистического анализа, такие как факторный анализ и дискриминантный анализ для исследования свойств сигналов в *единичных пробах* (Ruchkin, 1964, John, et al., 1964, 1973, Donchin, 1966, 1967, Donchin, Herning, 1975, Rebert, 1978). Эти работы показали относительную эффективность указанных методов для снижения размерности, улучшения соотношения сигнал/шум, описания сигналов небольшим числом характеристик и дискриминации сигналов в зависимости от условий записи ПСС. Тем не менее, несмотря на многочисленные попытки применения разнообразных методов (Effern, et al., 2000a, b, Jung, et al., 2001, Delorme, et al., 2001, Lemm, et al., 2005, De Lucia, et al., 2010, Blankertz, et al., 2011, Gaspar, et al., 2011), задача эффективного выделения сигналов в отдельных пробах, по-видимому, до сих пор окончательно не решена, вследствие низкого соотношения сигнал/шум.

В общем случае возможны различные формы вариабельности сигналов $p_i(t)$, существование которых приводит к тому, что при выполнении процедуры когерентного синхронного накопления соотношение сигнал/шум увеличивается медленнее, чем $\sqrt{N_{tr}}$, вследствие чего для получения надежной оценки сигналов $\bar{x}(t)$ требуется достаточно большое количество проб. Среди них одной из форм вариабельности сигналов $p_i(t)$, при которой нарушается предположение относительно их синхронности со стимулами, уделяется особое внимание. Действительно, случайное смещение сигналов или отдельных их составляющих (пиков) вдоль оси времени приводит к увеличению ширины компонентов ПСС и снижению их амплитуды, а в предельном случае, и к невозможности выделения сигналов. Более того, такие искажения сигналов могут приводить к ошибочной интерпретации

результатов исследований в том случае, когда величина случайного смещения сигналов относительно начала стимула зависит от условий регистрации ПСС (подробнее см. Luck, 2005, Karpenman, Luck, 2012b).

Для решения этой проблемы были разработаны методы определения латентности отдельных пиков в единичных пробах и ее коррекции (Woody, 1967, McGillem, Aunon, 1977, Steeger, Reinhardt, 1977, Coppola, et al., 1978). Такую коррекцию удастся выполнить в отдельных случаях, что приводит к значительному улучшению соотношения сигнал/шум. Но для широкого круга задач эти подходы, по-видимому, неприменимы вследствие низкого соотношения сигнал/шум в единичных пробах и различной величины вариабельности латентности отдельных пиков. Также были разработаны различные методы оценки величины смещения сигналов в отдельных пробах (Gaspar, et al., 2011), и, используя их для некоторых частных случаев ПСС, было показано, что вариабельность латентности пиков относительно небольшая. Но в общем случае эта проблема является нетривиальной. Для минимизации эффектов, связанных с ней, как правило, предъявляются дополнительные требования к разработке психологических тестов, используемых при регистрации ПСС. Также подчеркивается необходимость регистрации и анализа параметров поведенческих реакций, таких как время реакции и его дисперсия, количество ошибок и другие. Наконец, рекомендуется выполнять статистическую оценку надежности ПСС.

Предположения относительно шума $n_i(t)$ также не соответствуют свойствам спонтанной ЭЭГ. Во-первых, спонтанная ЭЭГ не является нормально распределенным случайным процессом. Во-вторых, ЭЭГ, записанная в условиях, используемых для регистрации ПСС, не является стационарным процессом. Согласно одной из популярных точек зрения считается, что реакция ЭЭГ на стимул или другое событие состоит из двух составляющих: синхронизованной по фазе со стимулом – ПСС (или ВП), и не синхронизованной по фазе, так называемой, «индуцированной» активности. И в настоящее время разработан ряд методов, основанных на узкополосной

филтрации (Pfurtscheller, Aranibar, 1979, Pfurtscheller, Lopes da Silva, 1999a, Pfurtscheller, Lopes da Silva, 2005) или вейвлет анализе (Tallon-Baudry, et al., 1998), которые широко используются для анализа связанных с событиями изменений спектральной мощности ЭЭГ (см. выше раздел 2.1). Кроме того, были разработаны методы, позволяющие оценить величину изменения синхронности осцилляций электрического потенциала в паре каналов, такие как анализ «связанной с событиями когерентности» (Andrew, Pfurtscheller, 1996, Nunez, et al., 1997) или анализ «связанной с событиями фазовой синхронизации» (Lachaux, et al., 1999). При этом предпринимались попытки разделения синхронизованной по фазе и индуцированной активности, путем вычитания усредненного по пробам ПСС – сигнала $\bar{x}(t)$, из каждой единичной пробы (Kalcher, Pfurtscheller, 1995, Klimesch, et al., 1998). Но, к сожалению, такой способ разделения сигналов не гарантирует полного подавления влияния ПСС на оценки индуцированной активности, вследствие существования вариабельности сигналов $p_i(t)$.

Наконец, существует альтернативные точка зрения на природу ПСС, которая ставит под сомнение сам метод когерентного синхронного накопления. В этом случае считается, что ПСС является результатом реорганизации спонтанной ЭЭГ, обусловленной стимулами или другими событиями. В частности, предполагается, что стимул непосредственно воздействует на спонтанные осцилляции, изменяя фазу их колебаний. Впервые эта гипотеза была высказана на основе результатов исследования слуховых ВП (Sayers, 1974, Basar, 1980), и в настоящее время активно поддерживается рядом ученых (Makeig, et al., 2002, Penny, et al., 2002, Rizzuto, et al., 2003, Klimesch, et al., 2004, Gruber, Muller, 2005, Hanslmayr, et al., 2007). Одним из фактов, лежащих в основе этого предположения является то, что после включения стимула увеличивается фазовая когерентность между единичными пробами. Напротив, в ряде работ приводятся аргументы, что аддитивная модель является адекватной (Shah, et al., 2004, Makinen, et al., 2005, Mazaheri, Jensen, 2006, Becker, et al., 2008), причем увеличение фазовой

когерентности между единичными пробами ей не противоречит. Обобщая эти данные, авторы (Bastiaansen, et al., 2012) приходят к выводу, что в настоящее время не существует достаточного количества аргументов, чтобы выбрать одну из этих гипотез, и отвергнуть вторую.

Суммируя вышесказанное, можно заключить, что в основе метода ПСС лежит в значительной степени упрощенная модель реакций ЭЭГ на экзогенные и эндогенные события. Тем не менее, при соблюдении определенных условий регистрации ПСС (Luck, 2005), этот метод позволяет получать достаточно надежные и повторяемые оценки сигналов мозга, форма которых весьма чувствительна к определенным видам психической деятельности. Последнее обстоятельство, по-видимому, предопределило тот факт, что метод анализа ПСС чрезвычайно широко используется для исследования различных психических функций, таких как, восприятие, внимание, рабочая или оперативная память, эпизодическая память, речь, эмоции и другие. Также ВП широко используются в клинической практике для оценки состояния сенсорных систем, например, зрения, слуха, осязания (см., Гнездицкий, 1997, Зенков, Ронкин, 2004).

2.2.2 Основные компоненты ВП и ПСС.

Вопросам, касающимся особенностей регистрации и феноменологии различных компонентов ВП и ПСС, их связи с психическими процессами, их функциональной значимости, локализации их источников, механизмов их генерации и возможности их использования в диагностических целях, посвящено огромное число работ, результаты которых обобщены в подробных монографиях и обзорах (см., например, Шагас, 1975, Гнездицкий, 1997, Наатанен, 1998, Зенков, Ронкин, 2004, Luck, 2005, Niedermeyer, Lopes da Silva, 2005, Fonaryova Key, et al., 2005, Соколов, Незлина, 2006, Кропотов, 2010, Luck, Карпенман, 2012b). Вопросы использования ВП в клинической практике подробно освещены в монографиях В.В.Гнездицкого (Гнездицкий,

1997) или Л.Р. Зенкова, М.А. Ронкина (Зенков, Ронкин, 2004). Детальное описание методики регистрации и анализа ПСС, а также методологических приемов выделения компонент ПСС описано в книге S.J.Luck (Luck, 2005). В коллективной монографии «The Oxford Handbook of Event-Related Potential Components» (Luck, Karpenman, 2012b) подробно рассматриваются современные представления относительно различных компонентов ПСС и их связи с психическими процессами.

Ниже будет использована следующая номенклатура для обозначения компонент ПСС (пиков на графиках сигналов $\bar{x}(t)$), принятой в монографии «The Oxford Handbook of Event-Related Potential Components» (Luck, Karpenman, 2012b). Пики положительной полярности будут обозначаться буквой P, а отрицательной – буквой N.

2.2.2.1 Зрительные сенсорные компоненты.

В ВП на вспышку света могут наблюдаться компоненты с латентностью пика порядка 20 мс и менее (Зенков, Ронкин, 2004, Pratt, 2012). Считается, что источники генерации ответов с латентностью менее 40 мс находятся в пределах глазного яблока, а для более поздних компонентов – в районе зрительного нерва (Pratt, 2012). Однако при исследовании ПСС основное внимание уделяется корковым ответам, которые, как предполагается, имеют латентность пиков более 60-70 мс. Рассмотрим эти компоненты.

2.2.2.1.1 Компонент C1.

Первый компонент зрительных ПСС, по-видимому, имеющий корковое происхождение, обычно обозначают как C1, и его амплитуда максимальна в затылочной области скальпа вблизи средней линии⁴. Этот компонент обозначен буквой 'C', а не 'N' или 'P', поскольку его полярность может

⁴ В литературе часто встречаются другие обозначения этого компонента: N75 (Гнездицкий, 1997), N65 (Зенков, Ронкин, 2004), N70 (Pratt, 2012), которые часто применяются при описании компонент зрительных ВП на реверсивные шахматные паттерны. Число после буквы 'N' указывает латентность максимума волны.

изменяться от электрода к электроду, расположенных вдоль средней линии. Волна C1 обычно начинается примерно через 40-60 мс и достигает максимума в интервале 80-100 мс после включения стимула, причем ее латентность и амплитуда чувствительны к параметрам стимула, таким как контраст и пространственная частота (см., например, Butler, et al., 2007). Компонент C1, как правило, не зависит от зрительного пространственного внимания (Mangun, et al., 1993, Gomez Gonzalez, et al., 1994, Clark, Hillyard, 1996, Di Russo, et al., 2003), но может быть чувствителен к уровню концентрации внимания (Kelly, et al., 2008, Rauss, et al., 2009).

Компонент C1, по-видимому, генерируется в первичном зрительном поле (поле Бродмана 17, зона V1), расположенной внутри шпорной (зрительной) борозды (Jeffreys, Axford, 1972, Clark, et al., 1995, Di Russo, et al., 2002). Вследствие ретинотопической организации первичной зрительной коры и ее геометрического расположения относительно поверхности головы, для электродов на скальпе, находящихся выше шпорной борозды, компонент C1 будет иметь либо положительную полярность, либо отрицательную, в зависимости от того, в какой половине поля зрения предъявляется стимул: нижней или верхней соответственно. Кроме того, если верхняя половина поля зрения не стимулируется, компонент C1 часто, практически, полностью маскируется следующим за ним компонентом P1.

2.2.2.1.2 Компонент P1.

За волной C1 следует зрительный компонент P1⁵. Он наиболее выражен в латеральных затылочных областях, начинается примерно через 60-90 мс и достигает максимума в интервале 100-130 мс после включения стимула. Латентность и амплитуда компонента P1 существенно зависит от контраста, пространственной частоты (Хараузов и др., 1999, 2001, Муравьева и др., 2004, 2008, 2013, Schechter, et al., 2005, Butler, et al., 2007, Шошина и др., 2012, см. также Зенков, Ронкин, 2004 для обзора), формы (Михайлова и др.,

⁵ В литературе этот компонент часто обозначается, как P100 (Гнездицкий, 1997, Зенков, Ронкин, 2004, Pratt, 2012).

2006), а также размера, положения в поле зрения, частоты повторяемости, но, по-видимому, мало чувствительны к цвету (Pratt, 2012).

По-видимому, множество источников, находящихся в районе экстрастриарной зрительной коры, участвуют за генерацию компонента P1 (Gomez Gonzalez, et al., 1994, Hopf, et al., 2002, Di Russo, et al., 2002, 2003). Например, компонент P1 может быть описан с помощью четырех дипольных источников (Di Russo, et al., 2002). Два из них локализованы билатерально во вторичной зрительной коре (поле Бродмана 18), а два других – несколько ниже в веретенообразной извилине. Но в зрительной коре существует более 20 областей, которые могут активироваться в пределах 100 мс после стимула, и, вероятно, существует больше генераторов компонента P1, но их не удается разделить, используя методику анализа ПСС (Luck, Karpenman, 2012a).

Компонент P1 модулируется пространственным вниманием (для обзора см. Mangun, 1995, Hillyard, et al., 1998, Luck, Karpenman, 2012a). Обычно, амплитуда компонента P1 больше, если стимул предъявляется в области поля зрения, на которую обращено внимание. Этот эффект максимален в области латеральной зрительной коры и наблюдается как с контралатеральной, так и с ипсилатеральной стороны по отношению к расположению стимула. Но с контралатеральной стороны различия в динамике ПСС начинаются раньше, примерно через 70-100 мс после включения стимула, а с ипсилатеральной стороны на 10-20 мс позже (см., например, Di Russo, et al., 2002, 2003).

Внимание к непространственным характеристикам стимулов (ориентации, пространственной частоте и др.), обычно, не оказывает влияния на компонент P1. Но при определенных условиях компонент P1 может модулироваться вниманием к цвету стимула (Valdes-Sosa, et al., 1998, Zhang, Luck, 2009). При этом особенности пространственной и временной динамики различий ПСС, связанных с вниманием к пространственным и непространственным характеристикам стимулов, не позволяет утверждать, что эти модуляции компонента P1 обусловлены похожими механизмами (Luck, Karpenman, 2012a).

2.2.2.1.3 Компонент N1.

Зрительный компонент N1, следующий за компонентом P1, представляет собой широко распределенную по поверхности головы негативную волну потенциала⁶. Его пиковая латентность в передних отделах примерно равна 100-150 мс, тогда как в задних отделах – 150-200 мс (Mangun, Hillyard, 1991). На амплитуду и латентность компонента N1 могут влиять различные параметры зрительных стимулов, таких как, контраст и пространственная частота (Хараузов и др., 1999, 2001, Johannes, et al., 2003, Муравьева и др., 2004, 2008, 2013, Schechter, et al., 2005, Butler, et al., 2007 Шошина и др., 2012). Компонент N1 генерируется в ответ на включение, выключение или изменение зрительного стимула. Он наблюдается в обоих полушариях мозга, но его асимметрия зависит от того, в какой области поля зрения предъявляется стимул. Если стимул предъявляется в центре поля зрения, компонент N1 наблюдается билатерально. Если же стимул появляется только в правой или левой половине поля зрения, компонент N1 будет наибольшим с контралатеральной стороны. Наконец, для двух стимулов, предъявляемых одновременно справа и слева, компонент N1 генерируется билатерально, причем, величина его асимметрии модулируется вниманием (см., например, Heinze, et al., 1990, Luck, et al., 1990, для обзора см. Hillyard, et al., 1998).

При предъявлении стимулов в одной половине поля зрения эффекты модуляции пространственным вниманием компонентов P1 и N1 в задних отделах аналогичны, но для N1 они начинаются позже, приблизительно, на 50 мс. В частности, направление внимания на одну из половин поля зрения приводит к увеличению амплитуды компонента N1 с обеих сторон, но оно асимметрично и начинается раньше с контралатеральной стороны и позже с ипсилатеральной. Компонент N1 в передних отделах мозга также модулируется пространственным вниманием. Но этот эффект более ранний и более симметричный (см., например, Di Russo, et al., 2002, 2003).

⁶ Для зрительных ВП на реверсивные шахматные паттерны этот компонент может обозначаться, как N135 или N145 (Гнездицкий, 1997, Зенков, Ронкин, 2004, Pratt, 2012).

Несмотря на схожесть влияние пространственного внимания на компоненты P1 и N1 в задних отведениях, в них отражаются различные мозговые процессы, поскольку при определенных условиях может изменяться амплитуда только одного из них (Luck, et al., 1990, 1994).

Отмечается сходство эффектов на амплитуду компонента N1 в задних отведениях при пространственном и объектно-ориентированном внимании (He, et al., 2004, 2008, Martínez, et al., 2006, 2007a, 2007b). Данный факт, по-видимому, согласуется с предположением о том, что пространственное внимание, ограниченное пределами объекта и влияющее на амплитуду компонента N1, является существенной составляющей объектно-ориентированного внимания (Luck, Karpenman, 2012a).

Амплитуда компонента N1 больше при выполнении задания на дискриминацию зрительных стимулов, по сравнению с задачей их простой детекции (Ritter, et al., 1979, 1982, 1983, 1988, Vogel, Luck, 2000, Hopf, et al., 2002), и этот эффект более выражен в задних отведениях.

Перечисленные свойства компонента N1 и их пространственное распределение этих эффектов, указывают на то, что в его генерации принимают участие, по крайней мере, три источника: один передний и два задних (Clark, Hillyard, 1996, Di Russo, et al., 2003). Показано, что эквивалентные дипольные источники передней составляющей компонента N1 находятся билатерально в теменных областях коры, а задней составляющей – в латеральной затылочной коре (Di Russo, et al., 2003). Аналогичные результаты локализации эффектов пространственного внимания на амплитуду N1 в задних отведениях (Martínez, et al., 2007a, 2007b) были получены с помощью оценки плотности источников токов методом LAURA – Local Autoregressive Average (Grave de Peralta, et al., 2001).

2.2.2.1.4 Компонент N170.

Компонент N170, по-видимому, является некоторой составляющей зрительного компонента N1, максимум которой наблюдается в затылочно-

височных областях в интервале 130-200 мс, с пиковой латентностью порядка 160-170 мс. Этот компонент, как правило, имеет большую амплитуду при предъявлении изображений лиц, по сравнению с другими объектами. Но подобный компонент также наблюдается при предъявлении других хорошо знакомых зрительных стимулов, например, слов (Schendan, et al., 1998, Ребрейкина и др., 2008, Ребрейкина, Стрелец, 2012, Стрелец и др., 2012). Поэтому вопрос специфичности компонента N170 к предъявлению изображений лиц пока остается предметом дискуссий (Bentin, Carmel, 2002, Carmel, Bentin, 2002, Rossion, et al., 2002, Thierry, et al., 2007a, 2007b, Rossion, Jacques, 2008, Dering, et al., 2009, 2011, Eimer, 2011, Earp, Everett, 2013).

Первоначально, при распознавании лиц было описано увеличение амплитуды положительной волны потенциала в интервале 140-180 мс с максимумом в районе вертекса (Botzel, Grusser, 1989, Jeffreys, 1989, Jeffreys, et al., 1992, Seeck, Grusser, 1992), так называемый, положительный вертекс потенциал (vertex positive potential – VPP). Этот положительный вертекс потенциал сопровождался небольшой волной противоположной полярности, локализованной латеральнее (Jeffreys, 1989). В дальнейшем была выявлена дополнительная отрицательная составляющая положительного вертекс потенциала, которая наблюдалась в затылочно-височных областях и имела наибольшую амплитуду в правом полушарии (Botzel, et al., 1995, Bentin, et al., 1996, George, et al., 1996, Rossion, et al., 1999). Эта волна была названа «компонент N170» (Bentin, et al., 1996). В исследованиях с регистрацией МЭГ был выявлен компонент M170 (Sams, et al., 1997, Liu, et al., 2000, Halgren, et al., 2000), являющийся аналогом компонента N170.

В последующих исследованиях изучалась чувствительность компонента N170 к различным характеристикам изображений лиц. В частности, описаны особенности изменений компонента N170 при изменении размера стимулов и их положения в пространстве (Jeffreys, et al., 1992) или их вертикальной ориентации (Rossion, et al., 1999), при предъявлении отдельные составляющие лиц (Bentin, et al., 1996, Jacques, et al., 2007), при смещении их

внутренние черты (George, et al., 1996) и других искажениях (Eimer, 1998, Itier, et al., 2007, Letourneau, Mitchell, 2008, Jacques, Rossion, 2010), при обращении позитива в негатив (Itier, Taylor, 2002), при пространственно-частотной фильтрации изображений (Goffaux, et al., 2003) или добавлении к ним шума (Jemel, et al., 2003, Schneider, et al., 2007), при использовании эмоционально значимых стимулов (Blau, et al., 2007, Righart, de Gelder, 2008) и др. Также, исследовалось влияние факторов, обусловленных заданием или предшествующим опытом, таких как: адаптация зрительного восприятия (Kovacs, et al., 2006), опыт работы со зрительными объектами (Rossion, et al., 2004), пространственное внимание (Holmes, et al., 2003), долговременное знакомство с лицами (Bentin, Deouell, 2000), повторное предъявление одних и тех же изображений лиц (Верхлютов и др., 2009), опыт восприятия лиц одного типа (Vizioli, et al., 2010), наличие в изображениях лиц необходимой информации для их категоризации в зависимости от задания (Joyce, et al., 2006), влияние предшествующей установки (Bentin, et al., 2002) и др. В целом, изучение свойств компонента N170, в настоящее время широко используется в исследовании мозговых механизмов восприятия лиц (подробнее см. Rossion, Jacques, 2008, 2012).

Мозговые источники компонента N170, по-видимому, находятся в задней части веретеновидной (fusiform) извилины (Botzel, et al., 1995, Pizzagalli, et al., 2002, Schweinberger, et al., 2002, Shibata, et al., 2002, Rossion, et al., 2003, Deffke, et al., 2007). Аналогичные результаты локализации источников были получены для компоненты M170 (Swithenby, et al., 1998, Watanabe, et al., 1999, 2003, Halgren, et al., 2000, Tarkiainen, et al., 2002, Tanskanen, et al., 2005, Deffke, et al., 2007). С другой стороны, некоторые авторы сообщают, что источники N170 и M170 могут находиться в средней части веретеновидной извилины или в медиальной затылочно-височной извилине (Sams, et al., 1997, Linkenkaer-Hansen, et al., 1998, Taylor, et al., 2001), а также в задней части верхней височной борозды (Itier, Taylor, 2004) или передней части веретеновидной извилины (Herrmann, et al., 2005, Henson,

et al., 2007). Эти достаточно противоречивые результаты, по-видимому, объясняются существованием нескольких пространственно разделенных источников, ответственных за генерацию N170 (Rossion, Jacques, 2012).

2.2.2.1.5 Компонент P2.

Отчетливо различимый компонент P2, следующий за компонентом N1, наблюдается в передних и центральных отведениях (Luck, Hillyard, 1994a, Anllo-Vento, et al., 1998), если в качестве референта используются объединенные ушные электроды. Но чаще компонент P2 выделяется в виде разностной волны для двух ПСС на стимулы, у которых, соответственно, либо существуют, либо отсутствуют какие-либо непространственные характеристики стимулов, такие как ориентация, пространственная частота, цвет и другие, и при этом к этим свойствам изображений направлено внимание. Этот положительный сдвиг потенциала наблюдается в передних и центральных отведениях, начинается, приблизительно, через 150-200 мс после включения стимула (Kenemans, et al., 1993, Luck, Hillyard, 1994a, Anllo-Vento, Hillyard, 1996, Heslenfeld, et al., 1997, Anllo-Vento, et al., 1998, van der Stelt, et al., 1998), а его амплитуда зависит от сложности стимулов (Pernet, et al., 2003, Петренко, 2008, 2009, Фарбер, Петренко, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012а, 2012б, Петренко, Фарбер, 2011). Этот эффект назван «передней позитивностью выбора» («anterior selection positivity» или SP). Влияние внимания к непространственным характеристикам стимулов также сопровождается мощным отрицательным сдвигом потенциала в затылочных отведениях, называемым «негативностью выбора» (selection negativity или SN), который начинается, приблизительно, с той же латентностью (Harter, Previc, 1978, Harter, Guido, 1980, Previc, Harter, 1982, Hillyard, Munte, 1984, Wijers, et al., 1989, Kenemans, et al., 1993, Luck, Hillyard, 1994a, Anllo-Vento, Hillyard, 1996, Heslenfeld, et al., 1997, Anllo-Vento, et al., 1998, van der Stelt, et al., 1998, Talsma, Kok, 2001). Имеется относительно немного работ, посвященных изучению «передней позитивности выбора», и, в настоящее

время, о ее свойствах известно относительно немного (подробнее см. Luck, Карренман, 2012а). Напротив, в исследованиях ПСС «негативность выбора» весьма популярна (см. раздел 2.2.2.3.).

2.2.2.2 Слуховые сенсорные компоненты.

ВП на слуховые стимулы, традиционно, разделяются на три вида, различающиеся как по латентности, так и по амплитуде (Гнездицкий, 1997, Зенков, Ронкин, 2004, Pratt, 2012):

- коротколатентные слуховые ВП, наблюдаемые в течение первых 10 мс после включения стимула, с амплитудой порядка несколько десятых долей мкВ.
- среднелатентные слуховые ВП – в интервале 10-50 мс, с амплитудой чуть менее 1 мкВ.
- длиннолатентные слуховые ВП, имеющие латентности пиков компонентов более 50 мс и амплитуды порядка нескольких единиц мкВ.

В коротколатентных слуховых ВП, которые часто называют акустическими стволовыми ВП (АСВП), выделяют шесть пиков положительной полярности, которые обозначаются римскими цифрами I, II, ... VI. Считается, что каждый из этих компонентов генерируется в различных отделах слухового анализатора, включая структуры, находящиеся между дистальной частью слухового нерва и медиальным коленчатым телом (подробнее см. Гнездицкий, 1997). Но определение точного положения источников генерации этих компонентов пока остается предметом исследований и дискуссий. Амплитуда и латентность компонентов этих ВП зависят от множества факторов, таких как возраст, пол, температура тела, а также от параметров стимуляции: спектральный состав звука, громкость, крутизна нарастания (огибающая), скорость предъявления (число стимулов в секунду) и другие (подробнее см. Pratt, 2012).

В среднелатентных слуховых ВП, регистрируемых в области вертекса, выделяют четыре пика положительной полярности и три – отрицательной,

которые обозначаются в порядке возрастания латентности, как V, N0, P0, Na, Pa, Nb, Pb⁷. Предполагается, что генераторы этих компонентов находятся в первичной и вторичной слуховой коре, таламусе и верхних отделах ствола мозга (Pratt, 2012). Однако их более точную локализацию, по-видимому, еще предстоит установить. Амплитуда и латентность этих компонентов очень чувствительны к параметрам звуковых стимулов, в частности, к громкости и скорости их предъявления, а также зависят от возраста, состояния возбуждения и некоторых фармакологических препаратов (подробнее см. Pratt, 2012). Существенным различием коротколатентных и среднелатентных слуховых ВП является их чувствительность к вниманию. Форма первых не изменяется даже при высоком уровне концентрации внимания. Напротив, влияние внимания на вторые может наблюдаться в интервале 20-50 мс (Kadobayashi, Toyoshima, 1984, Woldorff, et al., 1987, Hackley, et al., 1990).

2.2.2.2.1 Компонент P1.

Компонент P1⁸, входящий в состав комплекса «P1-N1-P2»⁹ длиннолатентных слуховых ВП (Knight, et al., 1980, Naatanen, Picton, 1987), имеет наименьшую латентность (порядка 50 мс), небольшую амплитуду, он очень вариабелен и, в настоящее время, мало изучен. Его латентность меньше в задних областях, а амплитуда наибольшая в лобных и центральных областях в местах расположения электродов Fz и Cz (Nagamoto, et al., 1991, Pratt, et al., 2008). Аналогичный компонент наблюдается в исследованиях МЭГ. Однако его пиковая латентность несколько меньше – порядка 40 мс (Hari, et al., 1987, Pantev, et al., 1996a). Результаты ряда исследований позволяют утверждать, что компоненты P1 и N1 функционально различаются. Например, компонент N1 наблюдается как после включения, так и после выключения слухового стимула, тогда как компонент P1 – только после включения (Pantev, et al., 1996a, Pratt, et al., 2008).

⁷ Приведены обозначения, используемые в англоязычной литературе (Pratt, 2012).

⁸ Также в литературе этот компонент обозначается, как P50 (Pratt, 2012).

⁹ Ранее этот комплекс рассматривали как единое целое и называли «вертекс-потенциал». В литературе встречается другое название этого комплекса: P50-N100-P160 (Pratt, 2012).

Амплитуда и латентность компонента P1 уменьшаются с увеличением возраста у детей и подростков и достигают наименьших величин у взрослых испытуемых (Sharma, et al., 1997, Ceponiene, et al., 2002). При старении амплитуда компонента P1 увеличивается с возрастом, и этот эффект более выражен, если старение сопровождается умеренными когнитивными нарушениями (Golob, et al., 2007). Имеются данные о зависимости выраженности указанного компонента от активности восходящей ретикулярной активирующей системы и уровня возбуждения (arousal) ЦНС (Erwin, Buchwald, 1986, Buchwald, et al., 1991, de Lugt, et al., 1996). Снижение амплитуды компонента P1, а также уменьшение реакции привыкания компонента P1 наблюдается при различных заболеваниях, таких как аутизм, шизофрения, депрессия, синдром дефицита внимания и гиперактивности и др. (подробнее см. Pratt, 2012).

Особый интерес исследователей был проявлен к феномену подавления компонента P1 (P50 suppression) на второй стимул при парной стимуляции с коротким межстимульный интервалом (250, 500 и 1000 мс) – парадигме, широко используемой при исследовании механизмов сенсорной фильтрации (sensory gating), поскольку уменьшение величины этого явления было выявлено у больных шизофренией (подробнее см. Braff, Freedman, 2002, Braff, Light, 2005). Однако подобное нарушение подавления компонента P1 также наблюдается при посттравматическом стрессовом расстройстве (Skinner, et al., 1999) и у нормальных подростков (Rasco, et al., 2000).

Первоначально предполагалось, что генератор компонента P1 находится в верхней височной извилине в районе первичной слуховой коры (Wood Wolpaw, 1982, Reite, et al., 1988, Pool, et al., 1989, Liegeois-Chauvel, et al., 1994, Huotilainen, et al., 1998, Ponton, et al., 2002, Thoma, et al., 2003). Но регистрация ВП с помощью интрацеребральных электродов показала, что его источники могут находиться в гиппокампе, planum temporale и латеральных отделах височной коры (Liegeois-Chauvel, et al., 1999, Howard, et al., 2000, Grunwald, et al., 2003). Возможно, также существует дополнительный

источник компонента P1, расположенный в медиальной области фронтальной коры (Potts, et al., 1998, Weisser, et al., 2001, Oranje, et al., 2006).

2.2.2.2.2 Компонент N1.

Слуховой компонент N1 на короткие щелчки, тоны или на включение звука приблизительно одинаков и состоит из одного пика (Pratt, et al., 2005) с латентностью порядка 100 мс и максимальной амплитудой в лобно-центральных областях (Vaughan, Ritter, 1970, Picton, et al., 1974). Данный компонент N1, по-видимому, состоит из трех перекрывающихся во времени субкомпонентов. Первый субкомпонент имеет пиковую латентность порядка 100 мс, наиболее выражен в лобно-центральных областях и имеет немного большую амплитуду с контралатеральной стороны по отношению к стимуляции (Vaughan, Ritter, 1970). Он удовлетворительно описывается двумя дипольными источниками, расположенными билатерально в верхней височной извилине, направленными в вертикальном направлении тангенциально к латеральной поверхности черепа (Scherg, von Cramon, 1986a, 1986b). Вторым субкомпонентом, имеющим максимальную амплитуду в височных отделах (Wolpaw, Penry, 1977), часто называемый T-комплексом (T-complex), состоит из двух пиков: положительного с латентностью порядка 100 мс (Ta) и отрицательного – порядка 150 мс (Tb). Он имеет немного меньшую латентность и большую амплитуду с контралатеральной стороны, по отношению к стимуляции (Wolpaw, Penry, 1977, Ponton, et al., 2002), и описывается двумя дипольными источниками, билатерально расположенными в ассоциативной слуховой коре верхней височной извилины и направленными радиально (Scherg, von Cramon, 1985, 1986a, Ponton, et al., 2002). Третий субкомпонент надежно регистрируется при достаточно большом межстимульном интервале порядка 4-5 секунд, и звуковом давлении слуховых стимулов более 60 дБ (Naatanen, Picton, 1987), имеет пиковую латентность порядка 100 мс и максимальную амплитуду в районе вертекса (Hari, et al., 1982, Velasco, et al., 1985). Предполагается, что

он связан с неспецифическим широко распределенным, кратковременным возбуждением, развивающимся в ответ на предъявления слухового стимула для увеличения сенсорной моторного ответа (Naatanen, Picton, 1987). Источник этого субкомпонента неизвестен. Но следует подчеркнуть, что были предложены другие разложения компонента N1, на субкомпоненты, в которых помимо височных генераторов, также выделяются источники, локализованные в лобной доле (Alcaini, et al., 1994, Giard, et al., 1994) и в передней части поясной извилины (Picton, et al., 1999). В исследованиях с использованием МЭГ основной источник компонента N1 был локализован в *planum temporale* (Lutkenhoner, Steinstrater, 1998).

Амплитуда компонента N1 увеличивается, если внимание направлено к стимулу (Hillyard, et al., 1973, Knight, et al., 1981, Ritter, et al., 1988). Но эти эффекты продолжают значительно дольше, чем сам компонент N1, что позволяет предположить существование дополнительного эндогенного процесса (Naatanen, 1975), названного «процессная негативность» (*processing negativity*). Подробнее этот феномен будет рассмотрен ниже в разделе 2.2.2.3.

Компонент N1 также наблюдается в ВП на кратковременные пробелы в потоке широкополосного шума (Harris, et al., 2012), выключение слухового стимула, изменение характеристик акустического потока, а также может быть выделен при исследовании свойств нелинейной суммации эффектов, вызываемых одновременным предъявлением нескольких звуков (см. Pratt, 2012 для обзора). В этих ситуациях в ВП наблюдаются несколько другие компоненты по сравнению с ВП на включение стимула. Так, например, в ВП на выключение стимула компонент N1 имеет два пика (Michalewski, et al., 2005, Pratt, et al., 2005, 2007). Первый пик (субкомпонент N100a) имеет латентность порядка 100 мс и более выражен в лобно-центральных областях левого полушария. Этот субкомпонент по многим характеристикам похож на компонент N1, наблюдаемый в ВП на включение стимула. Второй пик (субкомпонент N100b) с латентностью порядка 150 мс более выражен в правом полушарии и, как правило, такая волна не наблюдается в ВП на

включение стимула. Внимание не оказывает влияния на амплитуду субкомпонентов N100a и N100b, что может свидетельствовать в пользу того, что они функционально отличаются от компонента N1 на включение стимула. Источники генерации этих субкомпонент, по-видимому, находятся в слуховой коре (Pratt, et al., 2005).

2.2.2.2.3 Компонент P2.

Слуховой компонент P2, следующий за компонентом N1, имеет пиковую латентность порядка 150-250 мс и максимальную амплитуду в центральных областях. О его специфических свойствах известно относительно немного, поскольку наиболее интенсивно он изучался в 60-х – 70-х годах прошлого века, когда компоненты N1 и P2 рассматривались как единый комплекс N1-P2, и выполнялись измерения амплитуды и длительности от пика до пика. Но позже было показано различие этих компонентов, как по функциональным и топографическим свойствам, так и в ходе онтогенеза (Roth, et al., 1976, Ford, et al., 1976, 1999, Vaughan, et al., 1980, Oades, et al., 1997, Ponton, et al., 2000, Ross, Tremblay, 2009, см. Crowley, Colrain, 2004 для обзора).

Компонент P2 чувствителен к физическим параметрам стимулов, таким как высота тона и громкость, а также к межстимульному интервала. Например (Adler, Adler, 1989), при изменении звукового давления стимула в пределах от 30 до 70 дБ, амплитуда обоих компонентов N1 и P2 увеличивается с шагом примерно 0.6 мкВ на 10 дБ. При этом также уменьшается их пиковая латентность. При дальнейшем увеличении громкости (свыше 70 дБ), амплитуда компонента P2 продолжает увеличиваться, а компонента N1 – уменьшается. Но, в целом, результаты этих исследований противоречивы (подробнее см. Crowley, Colrain, 2004).

Если внимание направлено к стимулу, то амплитуда компонента N1 увеличивается, а компонента P2 – уменьшается (Naatanen, et al., 1978, Hansen, Hillyard, 1980). Конечно, не исключена возможность разнонаправленного влияния внимания на амплитуду компонентов N1 и P2. Но подобный эффект

может также наблюдаться, если амплитуда N1 селективно увеличивается, и N1 и P2 перекрываются во времени, или же если существует дополнительный процесс («процессная негативность»), накладывающийся на N1 и P2 и изменяющий их амплитуды в разных направлениях.

Локализация источников, выполненная с помощью МЭГ, указывает на то, что генераторы компонента P2, в основном, находятся билатерально в первичной и вторичной слуховой коре, или, возможно, в соседних прилежащих им зонах (Hari, et al., 1987, Sams, et al., 1985, Rif, et al., 1991, Pantev, et al., 1996a, 1996b, Lutkenhoner, Steinstrater, 1998, Zouridakis, et al., 1998, Godey, et al., 2000, Ross, Tremblay, 2009). Отметим также, что генераторы компонентов N1 и P2 находятся недалеко друг от друга, хотя источник P2 слегка сдвинут кпереди, по сравнению с N1. В исследованиях скальповых ВП также было показано, что пары билатерально расположенных эквивалентных диполей, соответствующих компонентам N1 и P2, находятся в верхней височной извилине на небольшом расстоянии друг от друга, но ориентация этих диполей различная (Mulert, et al., 2002, Sheehan, et al., 2005).

2.2.2.3 Семейство компонентов N2.

Компонентом N2 (N200), называют негативное отклонение потенциала с пиковой латентностью от 200 до 350 мс. Компонент N2 может наблюдаться как отдельная волна на графиках ПСС. Но также он выделяется в виде отклонения потенциала от изолинии на разностной кривой двух ПСС, записанных в различных условиях. Компонент N2 неоднороден, и состоит из компонентов. В частности, можно выделить субкомпоненты, названные N2a и N2b (Naatanen, Gaillard, 1983, Naatanen, Picton, 1986). Более ранний N2a, также называемый «негативностью рассогласования» (NP), или mismatch negativity (MMN), отражает автоматический процесс, не зависящий от внимания. Напротив, N2b возникает тогда, когда на стимул направлено внимание, и, обычно, наблюдается вместе с последующим компонентом P3a (компоненты P3 описаны в разделе 2.2.2.4). Но вместе с компонентом P3b также может наблюдаться компонент N2c (Ritter, et al., 1979, 1982).

Окончательно эта схема классификации была формализована в начале 1990-х (Pritchard, et al., 1991), согласно которой как в зрительной, так и в слуховой модальности компонент N2 может быть разделен на три субкомпонента: N2a, N2b и N2c. Субкомпоненты N2b и N2c отличаются от N2a тем, что для их появления необходимо, чтобы внимание было направлено к стимулам, и что они всегда наблюдаются вместе с компонентом P3. Субкомпоненты N2b и N2c также могут быть функционально разделены. Так, амплитуда субкомпонента N2b больше на стимулы, не являющиеся мишенями, то есть не вызывающие ответной реакции (no-go пробы). Он имеет центральное распределение по скальпу, независимо от модальности стимулов, и наблюдается вместе с компонентом P3a. Напротив, амплитуда субкомпонента N2c больше на стимул-мишень (go пробы), и максимальна в задних областях для зрительной модальности, и в лобно-центральных отделах – для слуховой. Но субкомпоненты N2b и N2c также можно разделить на составляющие (см. ниже), поэтому подобную классификацию можно принять только в качестве первого приближения.

В слуховой модальности эти субкомпоненты пространственно перекрываются на скальпе, поэтому влияние различных факторов на их амплитудно-временные характеристики бывает трудно разделить. В зрительной модальности субкомпоненты N2b и N2c пространственно разделены лучше, поэтому их также называют на передний (anterior) и задний (posterior) субкомпоненты с максимумами в лобно-центральных и теменно-затылочных областях соответственно (Folstein, van Petten, 2008).

2.2.2.3.1 Негативность рассогласования (Mismatch Negativity или MMN).

Негативность рассогласования (НР) или субкомпонент N2a (Naatanen, et al., 1978, Naatanen, Michie, 1979, Naatanen, 1979), представляет собой отрицательное отклонение потенциала после редких изменений в ряду последовательно предъявляемых стандартных стимулов. Ее пиковая латентность, обычно, составляет порядка 100-250 мс, а максимальная

амплитуда наблюдается в лобно-центральных областях. Для выделения НР используется oddball парадигма, в которой последовательно в случайном порядке предъявляются частые стандартные и редкие девиантные стимулы, как правило, с фиксированным межстимульным интервалом. Результаты многочисленных исследований свойств НР обобщены в подробных литературных обзорах (Наатанен, 1998, Naatanen, et al., 2007, 2012, Garrido, et al., 2009, Naatanen, Kreegipuu, 2012). Поэтому остановимся на них кратко.

НР может быть вызвана девиантным стимулом, отличающимся от стандартного какими-либо физическими характеристиками, такими как частота тона, его длительность, громкость, расположение в пространстве, изменение межстимульного интервала и другие. Существенным условием является то, что эти различия должны быть достаточно большими, чтобы они могли быть субъективно детектированы. Амплитуда НР уменьшается с увеличением межстимульного интервала, также как и при увеличении вероятности девиантного стимула. НР наблюдается при предъявлении различных слуховых стимулов, например, фонем, музыкальных звуков, абстрактных комбинаций тонов, и даже слов, спектральный состав которых различается (Alexandrov, et al., 2011). НР также наблюдается в ответ на изменение длительности короткой паузы на фоне непрерывной звуковой стимуляции (Евстигнеева, Александров, 2010). НР, по-видимому, является автоматическим процессом в том смысле, что его появление не зависит от внимания. Но его амплитуда может уменьшаться в случае сильной фокусировки на другом сенсорном потоке. Кроме того, его амплитуда уменьшается при сильном мышечном утомлении (Evstigneeva, et al., 2010).

Множество исследований, использующих моделирование ВП дипольными источниками, оценку плотности распределенных источников, оценки «плотности источника тока» (*current source density* – CSD), а также интракраниальную регистрацию (Kropotov, et al., 2000) и магнитоэнцефалографию, указывают на то, что источники генерации НР находятся билатерально в верхней височной извилине. Но их точное

расположение, по-видимому, зависит от характеристик стимулов. Имеются также данные, что дополнительные источники генерации НР могут находиться в лобных отделах, в том числе в нижней лобной извилине (подробнее см. Naatanen, et al., 2007, 2012).

Предполагается, что в НР отражается работа некоторого автоматического процесса, который сравнивает поступающие стимулы со следами в сенсорной памяти от предыдущих раздражителей (см. Naatanen, Kreegipuu, 2012 для обсуждения). Согласно альтернативной точке зрения, НР является результатом амплитудно-временной модуляции волны N1, которая, как предполагается, возникает в результате кратковременного снижения реактивности нервных клеток при повторной стимуляции (см. May, Tiitinen, 2010 для обсуждения). Но, опираясь на последнюю точку зрения, достаточно сложно объяснить результаты ряда исследований (Ford, Hillyard, 1981, Nordby, et al., 1988, Russeler, et al., 2001, Евстигнеева и др., 2008, Евстигнеева, Александров, 2010), в которых показано, НР наблюдается в ответ на сокращение межстимульного интервала, а также на изменение длительности короткой паузы на фоне непрерывной звуковой стимуляции.

В зрительной модальности, по-видимому, также существует НР с пиковой латентностью порядка 150-400 мс, которая возникает в ответ на изменение различных характеристик стимулов, таких как место расположения, направление движения, ориентация, пространственная частота, цвет, контраст, форма, размер, длительность, выражение лица и другие. Источники генерации этой волны, по-видимому, находятся в зрительной коре и прилежащих областях (см. Pazo-Alvarez, et al., 2007, Kimura, 2012 для детального обзора).

2.2.2.3.2 Задняя группа компонентов N2 (N2c).

Традиционно субкомпонент N2c исследуется в стандартной oddball парадигме, в которой в случайном порядке предъявляются частый стандартный и редкий девиантный стимулы. При предъявлении девиантных

стимулов испытуемый либо мысленно считает их количество, либо нажимает на кнопку. В зрительной модульности после предъявление девиантного стимула в ПСС наблюдается компонент N2с, максимально выраженный в теменных, височных и затылочных областях, и за ним следует мощный компонент P3 (Simson, et al., 1977, Ritter, et al., 1982, 1983). Латентность компонента N2с, также как и компонента P3, коррелирует со временем реакции (Ritter, et al., 1982, 1983), а его амплитуда, по-видимому, уменьшается при увеличении вероятности девиантного стимула (Luck, Hillyard, 1994a, Czigler, et al., 1996, Nieuwenhuis, et al., 2003), хотя надежность последнего вывода невысока. В слуховой модальности наблюдается аналогичный субкомпонент N2с, но имеет другое пространственное распределение (Simson, et al., 1977) с максимумом в лобно-центральных областях (см. Pritchard, et al., 1991 для детального обзора).

В многочисленных работах, посвященных исследованию влияния внимания к зрительным стимулам (или их отдельным характеристикам) на ПСС, было выявлено, по крайней мере, два феномена, наблюдаемые в теменно-височно-затылочных областях в виде негативного отклонения потенциала во временном диапазоне, соответствующем компоненту N2.

Во-первых, если внимание направлено к каким-либо непространственным характеристикам стимулов, таким как ориентация, пространственная частота, цвет, форма и другие, то в затылочных отведениях наблюдается отрицательный сдвиг потенциала, начинающийся, приблизительно, через 150-200 мс после включения стимула, и достигающий максимума, примерно, через 200-350 ms (Harter, Previc, 1978, Harter, Guido, 1980, Previc, Harter, 1982, Hillyard, Munte, 1984, Okita, et al., 1985, Wijers, et al., 1989, Kenemans, et al., 1993, Luck, Hillyard, 1994a, Smid, et al., 1996, 1997, 1999, Anllo-Vento, Hillyard, 1996, Eimer, 1997, Heslenfeld, et al., 1997, Anllo-Vento, et al., 1998, Hillyard, Anllo-Vento, 1998, van der Stelt, et al., 1998, Martin-Loeches, et al., 1999, Kasai, Morotomi, 2001, Martinez, et al., 2001, Talsma, Kok, 2001, Kenemans, et al., 2002, Jonkman, et al., 2004, Stoppel, et al., 2012).

Обычно, этот эффект называют «selection negativity» (SN) или «негативность выбора». В качестве примера (Anllo-Vento, et al., 1998), чтобы выделить этого компонента, использовалась oddball парадигма, в которой последовательно предъявляются паттерны шахматной доски красного или синего цвета. Стандартные стимулы (90%) имеют нормальную яркость, а девиантные (10%) – немного измененную. Испытуемому дается инструкция обращать внимание на стимулы одного цвета и нажимать на кнопку после предъявления паттерна с измененной яркостью. «Негативность выбора» выделяется на разностной кривой двух ВП, соответствующих предъявлению стандартных стимулов красного и синего цвета. «Негативность выбора» может быть выделена и для девиантных стимулов, но ее форма может быть искажена последующей более мощной волной РЗ.

«Негативность выбора» описывается двумя дипольными источниками, локализованными билатерально в поле Бродмана 19, на границе медиальной и латеральной затылочно-височной извилины (Anllo-Vento, et al., 1998, Hillyard, Anllo-Vento, 1998, Martinez, et al., 2001, Jonkman, et al., 2004).

Во-вторых, при выполнении задачи зрительного поиска («visual search task») может быть выделен другой субкомпонент (Luck, Hillyard, 1994a, 1994b, Eimer, 1996, Woodman, Luck, 1999, 2003, Hopf, et al., 2000, 2006, Conci, et al., 2006, Hickey, et al., 2006, 2009, Luck, et al., 2006, Schubo, et al., 2007, Kiss, et al., 2008, 2009, Lorenzo-Lopez, et al., 2008, Mazza, et al., 2009a, 2009b, Akyurek, et al., 2010, Kiss, Eimer, 2011, Zhao, et al., 2011, Corriveau, et al., 2012, Burra, Kerzel, 2013, McDonald, et al., 2013), который называется N2pc (N2-posterior-contralateral). Обычно в таких задачах одновременно предъявляются сразу несколько изображений каких-либо объектов, например, геометрических фигур, расположение которых в поле зрения изменяется случайным образом от пробы к пробе. При этом один из этих объектов (объект-мишень) отличается от остальных по одному или нескольким признакам, таким как цвет, размер, ориентация и других, а его положение в поле зрения также варьирует случайным образом. Задачей испытуемого

является поиск и выявление объектов-мишеней, и в ряде случаев, оценка их характеристик, например, особенности их формы. Компонент N2pc, представляющий собой отрицательное отклонение потенциала, обычно, в интервале 200-300 мс после включения стимула, выделяется на разностной кривой двух ВП, записанных для двух случаев: когда объект-мишень предъявляется в половине поля зрения, расположенной по отношению к электроду контралатерально, и когда – ипсилатерально. Его амплитуда наибольшая в теменно-затылочных областях (в частности, в положении электродов PO7 и PO8). Компонент N2pc может быть выявлен не только на предъявление объектов-мишеней. Он также наблюдается в том случае, когда среди предъявляемых объектов есть один, очень похожий на объект-мишень, но не являющийся им (Luck, Hillyard, 1994a, 1994b). Предполагается, что компонент N2pc отражает процесс фокусирования внимания на потенциальный объект-мишень (подробнее см. Luck, 2012, для обзора). Локализация источников компонента N2pc была выполнена для записей ЭЭГ и МЭГ (Hopf, et al., 2000, 2006), полученных одновременно, и показала, что они находятся билатерально в экстрастриарной коре в височно-затылочных и затылочных областях (в том числе в поле V4).

В исследованиях влияния внимания к слуховым стимулам на ПСС, по-видимому, наблюдаются аналогичные компоненты, но они имеют другие пространственно-временные характеристики.

Во-первых, при дихотическом прослушивании, когда внимание направлено на поток слуховых стимулов, подаваемых на одно из ушей, наблюдается увеличение компонента N1 (Hillyard, et al., 1973, Knight, et al., 1981, Ritter, et al., 1988) по сравнению со случаем, когда звуки, предъявляемые в другое ухо, игнорируются. Этот отрицательный сдвиг потенциала, имеющий лобно-центральное распределение на скальпе, продолжается значительно дольше, чем компонент N1, что позволяет предположить существование отдельного эндогенного процесса (Naatanen, 1975, Naatanen, et al., 1978, Naatanen, Michie, 1979), названного «процессная

негативность» (processing negativity). Данное предположение было неоднократно подтверждено в последующих исследованиях (см., например, Okita, 1979, 1981, Parasuraman, 1980, Hansen, Hillyard, 1980, Hillyard, 1981, Alho, et al., 1986, 1987, Giard, et al., 1988, Michie, et al., 1990, Teder, et al., 1993, Alcaini, et al., 1995). Обоснование этого предположения, основанное на анализе литературных данных, представлено в книге Ристо Наатанена (Наатанен, 1998). Другое название этого феномена: «негативная разностная волна», или «negative difference wave», или Nd (Hansen, Hillyard, 1980).

Компонент Nd состоит из двух субкомпонентов: «раннего» (с латентным периодом его начала около 100 мс), возможно, генерируемого в слуховой коре, и более «позднего» с источниками в лобных областях (Hansen, Hillyard, 1980, 1984, Naatanen, 1982, Giard, et al., 1987, 1988, Arthur, et al., 1991, Woldorff, Hillyard, 1991, Woods, et al., 1991, Alcaini, et al., 1995, Okita, 1983, Alho, et al., 1994). Латентный период Nd уменьшается при сокращении межстимульного интервала (Schwent, et al., 1976, Hansen, Hillyard, 1980, Parasuraman, 1980, Woods, Alain, 1992), а продолжительность увеличивается при предъявлении очень коротких звуков (Александров и др., 2003а, 2003б). Однако в ситуации, когда стимул-мишень сложно детектировать, и требуется большая концентрация внимания, на разностных кривых наблюдаются более ранние эффекты с латентностью порядка 20-50 мс (McCallum, et al., 1983, Donald, 1987, Woldorff, et al., 1987, Woldorff, Hillyard, 1991, Hansen, Woldorff, 1991, Woods, et al., 1991, Woldorff, et al., 1993). Наконец, продолжительность волны Nd увеличивается, когда стимул-мишень сложно различим, или же когда для дискриминации слуховых стимулов требуется использовать несколько характеристик, таких как локализация, высота тона и его длительность (Hansen, Hillyard, 1983, Woods, et al., 1994, Woods, Alain, 2001).

В ВП на слуховые стимулы, по-видимому, существует компонент (Gamble, Luck, 2011), аналогичный волне N2pc. Этот компонент, наблюдаемый в лобных областях в интервале 200-600 ms, был назван N2ac (N2-anterior-contralateral). Однако свойства этого явления пока мало изучены.

2.2.2.3.3 Передняя группа компонентов N2 (N2b).

Передний субкомпонент N2 (или N2b) сильнее выражен в лобно-центральных отделах, и в отличие от N2c, его амплитуда больше в по-go пробах, то есть когда стимулы не являются мишенями и не вызывают ответной реакции. Он может наблюдаться в oddball парадигме (Breton, et al., 1988, Nieuwenhuis, et al., 2003), в которой вероятность стандартного стимула больше, чем девятиатного, но при уменьшении этой вероятности его амплитуда значительно увеличивается (Pfefferbaum, et al., 1985, Eimer, 1993, Czigler, et al., 1996, Bruin, Wijers, 2002).

В GO/NOGO парадигме субкомпонент N2b наблюдается в виде отрицательного смещения потенциала в по-go-пробах в интервале 100-300 мс, по отношению к go-пробам (Pfefferbaum, et al., 1985, Kok, 1986, Jodo, Kayama, 1992, Eimer, 1993, Kopp, et al., 1996a). Данный эффект наблюдается в лобно-центральных областях вне зависимости от модальности стимулов (зрительной, слуховой и соматосенсорной) (Pfefferbaum, et al., 1985, Gemba, Sasaki, 1989, Jodo, Kayama, 1992, Thorpe, et al., 1996, Mathalon, et al., 2003, Miltner, et al., 2003, Nakata, et al., 2004, 2005, 2012). Этот эффект может быть выражен сильнее при выполнении более сложной задачи (Jodo, Kayama, 1992). В большинстве исследований результаты локализация источников субкомпонента N2b показывают, что они находятся в медиальной лобной и передней поясной извилинах (Nieuwenhuis, et al., 2003, Bekker, et al., 2005, Di Russo, et al., 2006, Jonkman, et al., 2007, Amodio, et al., 2008, Di Russo, Spinelli, 2010, Huster, et al., 2010, Enriquez-Geppert, et al., 2010, Pandey, et al., 2012). Но в других работах источники были локализованы в орбитофронтальной (Vokura, et al., 2001) и латеральной фронтальной коре (Lavric, et al., 2004).

Предполагает, что субкомпонента N2b связан с подавлением ответа (Gemba, Sasaki, 1989, Jodo, Kayama, 1992, Sasaki, Gemba, 1993) или с торможением и пересмотром программы действия перед двигательной реакцией (Falkenstein, et al., 1999, Smith, et al., 2007, 2008, Beste, et al., 2008, 2009, 2010a, 2010b, Sehlmeier, et al., 2010). Альтернативная гипотеза состоит

в том, что субкомпонент N2b отражает процесс мониторинга конфликта между конкурирующими процессами (Nieuwenhuis, et al., 2003, Yeung, et al., 2004, Donkers, van Boxtel, 2004, Yeung, Nieuwenhuis, 2009, Smith, et al., 2010).

Но компоненты N2, имеющие лобно-центральное распределение, наблюдаются не только в GO/NOGO парадигме. Многие из этих эффектов подробно рассмотрены в подробном обзоре Дж. Р. Фолстейна, С. Ван Петтена (Folstein, van Petten, 2008). Исходя из анализа свойств данных компонентов, авторы делают предположение, что эту группу компонентов можно разделить, по крайней мере, на две подгруппы. Первая из них связана с рассогласованием (mismatch) между ожидаемым и действительно предъявляемым стимулом, в условиях, когда на него направлено внимание. Вторая группа компонентов имеет отношение к процессам когнитивного контроля (cognitive control), таким как подавление ответа, обнаружение конфликтов, стратегический мониторинг производительности и другие. Кратко остановимся на некоторых результатах этих исследований.

С одной стороны, передний компонент N2 может увеличиваться и в go-пробах, если в качестве стимулов-мишеней используется не одно, а множество различных изображений, например, букв (Breton, et al., 1988).

Также, передний компонент N2 увеличивается по амплитуде, если в go-пробах предъявляются новые, необычные зрительные стимулы (Courchesne, et al., 1975, Thomas, Nelson, 1996, Comerchero, Polich, 1999, Daffner, et al., 2000, Suwazono, et al., 2000, Demiralp, et al., 2001, Polich, Comerchero, 2003, Czigler, Balazs, 2005, Folstein, et al., 2008, Ferrari, et al., 2010, Zheng, et al., 2010, Lawson, et al., 2012). Причем для эффективного увеличения переднего компонента N2, по-видимому, недостаточно, чтобы какой-либо новый стимул предъявлялся относительно редко. Этот стимул должен быть, действительно, необычным по сравнению с другими стандартными и девиантными стимулами.

Кроме того, передний компонент N2 наблюдается при выполнении задачи зрительного поиска (Luck, Hillyard, 1994a), в которой одновременно

предъявляются сразу несколько изображений каких-либо одинаковых пространственно расположенных случайным образом геометрических объектов, среди которых один из них иногда мог отличаться по какому-либо признаку: цвету, ориентации или форме. При таких условиях передний компонент N2 наблюдался, когда на изображении имелся геометрический объект, отличающийся по какому-либо признаку, по сравнению со случаем предъявления одинаковых изображений, вне зависимости от того, являлся ли он стимулом-мишенью или нет. При этом амплитуда переднего компонента N2 не зависела от вероятности предъявления стимула-мишени.

Наконец, передний компонент N2 наблюдается в задачах сравнения пары последовательно предъявляемых стимулов, которые могут различаться по одному или нескольким признакам (Wang, et al., 1998, 2000, 2001, 2002, 2003a, 2003b, 2004, Cui, et al., 2000, Kong, et al., 2000, Tian, et al., 2001, Zhang Y., et al., 2001, Yang, Wang, 2002, Zhang X., et al., 2005, Kimura, et al., 2006a, Mao, Wang, 2005, 2007, 2008, Gao, et al., 2010, Zhou, et al., 2011). При этом его амплитуда, как правило, больше, если не совпадают нескольких признаков. Подобный компонент, по-видимому, также наблюдается в парадигме Стернберга (Kramer, et al., 1991, Kotchoubey, et al., 1996, Zhang, et al., 2003) при предъявлении тестового стимула, который отсутствует в последовательности ранее предъявленных для запоминания объектов.

С другой стороны, лобно-центральный отрицательный компонент во временном диапазоне N2 наблюдается в других существенно отличающихся задачах. Так, передний субкомпонент N2 выявляется при выполнении фланговой задачи Ч. Эриксона (Eriksen, Eriksen, 1974), в которой от испытуемого требуется опознать расположенную в центре целевую букву и игнорировать примыкающие к ней отвлекающие буквы. И если целевая и отвлекающие буквы не совпадают, время реакции становится длиннее, а передний субкомпонент N2 увеличивается (Coles, et al., 1985, Gratton, et al., 1988, Gehring, et al., 1992, Kopp, et al., 1996b, Heil, et al., 2000, Yeung, Sanfey, 2004, Bartholow, et al., 2005, Johnstone, et al., 2009, 2010, Appelbaum, et al.,

2011, Johnstone, Galletta, 2013). Эквивалентный дипольный источник для данного эффекта был локализован в медиальной лобной и передней поясной извилинах (van Veen, Carter, 2002a, 2002b, Yeung, et al., 2004).

Аналогичное отрицательное смещение потенциала в лобно-центральных областях наблюдается и в тесте Струпа, когда цвет слов не совпадает с написанными словами (West, Alain, 1999, 2000, Liotti, et al., 2000, West, 2003, Markela-Lerenc, et al., 2004, Hanslmayr, et al., 2008, Huster, et al., 2008, Badzakova-Trajkov, et al., 2009, Szucs, et al., 2009, Bruchmann, et al., 2010, Szucs D., Soltesz, 2010, 2012, Tillman, Wiens, et al., 2011, Beste, et al., 2012, Caldas, et al., 2012), в том числе и для китайских иероглифов (Qiu, et al., 2006, Zhang, et al., 2012). Но латентность пика переднего субкомпонента N2 больше: порядка 450 мс. Результаты локализации источников компонента N450 являются достаточно противоречивыми. В некоторых исследованиях источники были локализованы в поясной извилине (Liotti, et al., 2000, Badzakova-Trajkov, et al., 2009, Beste, et al., 2012), в других – в префронтальной коре (Qiu, et al., 2006, Bruchmann, et al., 2010), наконец, в третьих – эквивалентные дипольные источники находились как в передней поясной извилине, так и префронтальной коре (Zhang, et al., 2012).

В парадигме «стоп-сигнал» также наблюдаются лобно-центральные компоненты N2 (Logan, et al., 1984, De Jong, et al., 1990, Pliszka et al., 2000, van Boxtel, et al., 2001, Band, et al., 2003, Kok, et al., 2004, Ramautar, et al., 2004, 2006, Schmajuk, et al., 2006, Dimoska, et al., 2006, Boucher, et al., 2007, Johnstone, et al., 2007, Liotti, et al., 2007, Dimoska, Johnstone, 2008, Enriquez-Geppert, et al., 2010, Huster, et al., 2010, Kramer, et al., 2013). В данной парадигме испытуемому сначала предъявляется первый стимул, определяющий последующую реакцию, после которого в некоторых пробах подается второй стимул – стоп-сигнал, отменяющий последующее действие. Интервал между первым и вторым стимулами выбирается либо фиксированным, либо варьирует от пробы к пробе. При предъявлении стоп-сигнала в лобно-центральных областях наблюдается компонент N2,

аналогичный тому, который наблюдается в GO/NOGO парадигме (Enriquez-Geppert, 2010). Амплитуда этого компонента увеличивается, если испытуемый должен нажимать на кнопку как можно быстрее, по сравнению со случаем, когда требуется сбалансировать скорость и точность (Band, et al., 2003). Амплитуда компонента N2 больше, а латентный период длиннее в случае редко предъявляемых стоп-сигналов (Ramautar, et al., 2004). При сравнении ВП для проб с предъявлением стоп-сигнала, в которые остановка ответа была выполнена успешно и неуспешно, в последнем случае наблюдалось увеличение латентного периода компонента N2 и его амплитуды, а его пространственного распределения немного смещалось в теменную область (Kok, et al., 2004, Ramautar, et al., 2004, 2006). Но это, возможно, объясняется суперпозицией компонента N2 и «связанной с ошибкой негативности» (см. ниже), которая наблюдается при неправильном выполнении задания. Билатеральные эквивалентные дипольные источники данного компонента (Ramautar, et al., 2004), а также максимумы плотности распределенных источников (Huster, et al., 2010, Enriquez-Geppert, 2010) были локализованы в медиальной лобной и передней поясной извилинах.

Лобно-центральная негативная волна с латентным периодом пика порядка 250 мс также наблюдается при выполнении задания, в каждой пробе которого сообщается об успешности ее выполнения или же дается положительное или отрицательное подкрепление. Этот компонент, названный «feedback-related negativity» (FRN), наблюдается после стимула обратной связи, и он по амплитуде больше в случае отрицательного по сравнению с положительным результатом (Miltner, et al., 1997, Badgaiyan, Posner, 1998, Gehring, Willoughby, 2002, Holroyd, Coles, 2002, Hajcak, et al., 2005, Yeung, et al., 2005). На величину компонента FRN влияют различных экспериментальные условия, таких как предсказуемость или неожиданность результата, величины выигрыша или проигрыша, и многие другие. Наиболее часто (около 80% исследований) наблюдалось положительное смещение потенциала при неожиданном выигрыше и отрицательное – при

неожиданном проигрыше, по сравнению с соответствующими ожидаемыми результатами. Но при этом чувствительность амплитуды компонента FRN к величине выигрыша или проигрыша была, как правило, низкой. Но если величина выигрыша или проигрыша не была известна заранее, и была неожиданной, такая зависимость могла наблюдаться. Кроме того, компонент FRN не обязательно связан с активным выполнением задания, а может наблюдаться и при пассивном наблюдении за предъявляемыми стимулами. Более подробный обзор этих результатов исследований может быть найден в статье Уолша и Андерсена (Walsh, Anderson, 2012). Результаты локализации компонента FRN достаточно противоречивы, но в большинстве случаев источники находились в районе передней поясной извилины (Miltner, et al., 1997, Badgaiyan, Posner, 1998, Gehring, Willoughby, 2002, Ruchsov, et al., 2002, Muller, et al., 2005, Nieuwenhuis, et al., 2005b, Hewig, et al., 2007, Martin, et al., 2009, Zhou, et al., 2010, Carlson, et al., 2011, Foti, et al., 2011)

Лобно-центральная негативная волна с латентным периодом порядка 50 мс относительно начала электромиографической реакции наблюдается в виде отрицательного смещения потенциала в случае совершения ошибки по сравнению с правильным ответом (Falkenstein, et al., 1991, Gehring, et al., 1990, 1993). Этот компонент, названный «негативностью, связанной с ошибкой» или error-related negativity (ERN), наблюдается в случаях предъявления стимулов различной модальности: зрительной (Falkenstein, et al., 1991, Gehring, et al., 1993), слуховой (Falkenstein, et al., 1991), соматосенсорной (Forster, Pavone, 2008) после моторного ответа, выполняемого с различной скоростью (Falkenstein, et al., 1995, Gehring, et al., 1995) одной рукой (Falkenstein, et al., 1991, Gehring, et al., 1993), двумя руками (Murata, Katayama, 2005), ногой (Holroyd, et al., 1998, Gehring, Fencsik, 2001, Forster, Pavone, 2008), глазами (Nieuwenhuis, et al., 2001, Endrass, et al., 2005) или голосом (Masaki, et al., 2001). Амплитуда ERN больше в том случае, когда дается инструкция выполнять задание как можно точнее, по сравнению со случаем, когда требуется скорость (см., например,

Gehring, et al., 1993, Falkenstein, et al., 1995, Hajcak, et al., 2003, Ganushchak, Schiller, 2006, Gentsch, et al., 2009). При большей мотивации испытуемого (большем денежном вознаграждении в случае успешного выполнения задания) амплитуда ERN увеличивается (см., например, Pailing, Segalowitz, 2004, Ganushchak, Schiller, 2008). Также, амплитуда ERN становится больше, если ошибка немедленно исправляется сразу после ее совершения (Falkenstein, et al., 1995, 1996, Gehring, et al., 1993, Rodriguez-Fornells, et al., 2002). Однако в целом, результаты исследований ERN допускают разнообразные интерпретации, и относительно функциональной роли этого феномена предлагаются различные гипотезы (см. Gehring, et al., 2012 для обзора). Источники компонента ERN были локализованы в районе медиальной лобной и передней поясной извилин (Gehring, et al., 1993, Dehaene, et al., 1994, Carter, et al., 2000, Menon, et al., 2001, van Veen, et al., 2001, van Veen, Carter, 2002a, Luu, et al., 2003, Stemmer, et al., 2003, Herrmann et al., 2004, Ridderinkhof, et al., 2004, Amodio, et al., 2007, O'Connell, et al., 2007, Taylor, et al., 2007), также как для компонента FRN.

Наконец, лобно-центральный компонент N2 (с пиком порядка 190 мс) наблюдается также в случае сознательной лжи, то есть сознательного выбора неправильного ответа (Киреев и др., 2007, 2008).

2.2.2.4 Семейство компонентов P3.

Компонент P3 или P300 впервые был описан в 1965 году (Sutton, et al., 1965). Дальнейшие исследования показали, что компонент P300 может быть разделен на субкомпоненты (Squires, et al., 1975): P3a и P3b. В последующие годы несколько тысяч работ, посвященных исследованию этого компонента, было опубликовано в научной литературе. Результаты этих исследований рассмотрены и теоретически обобщены в подробных обзорах (Pritchard, 1981, Donchin, 1981, Johnson, 1986, Donchin, Coles, 1988, Picton, 1992, Polich, Kok, 1995, Verleger, 1997, Kok, 2001, Polich, 2004, 2007, 2012, Nieuwenhuis, et al., 2005a, Nieuwenhuis, 2011).

Классический компонент P300 или P3b обычно выделяется при использовании oddball парадигмы, в которой испытуемый выполняет какое-либо действие в ответ на предъявление редкого стимула-мишени, и игнорирует частый стандартный стимул. Компонент P3b представляет собой волну положительной полярности, наблюдаемую в ВП на редкий стимул-мишень, с латентным периодом пика, находящемся в зависимости от условий в интервале 250-500 мс и более (см. Polich, 2012 для детального обзора), характеризуется диффузным топографическим распределением, и, обычно, имеет максимальную амплитуду в теменных областях (см., например, Polich, Comerchero, 2003). Но подобный компонент может также наблюдаться в ВП, когда предъявляются только стимулы-мишени с достаточно большими и случайными межстимульными интервалами (Polich, et al., 1994, Katayama, Polich, 1996, Mertens, Polich, 1997).

Амплитуда компонента P3b увеличивается при уменьшении вероятности предъявления стимулов-мишеней (Duncan-Johnson, Donchin, 1977). Причем, если стимулов-мишеней несколько, то это вероятность предъявления категории этих стимулов, а не каждого из них в отдельности. Более того, такая же зависимость наблюдается и от числа стандартных стимулов, предшествующих стимулу-мишени. По-видимому, основным фактором является не сама вероятность стимулов-мишеней, а интервал между ними (Polich, 1990, Gonsalvez, Polich, 2002). Но при интервалах между стимулами-мишенями, превышающих 6-10 секунд, амплитуда компонента P3b перестает увеличиваться, независимо от вероятности их предъявления.

Амплитуда компонента P3b увеличивается, если испытуемый может выделить больше ресурсов для выполнения задания. Например, при выполнении двух задач одновременно, в которых первая задача может быть любой, а вторая – oddball парадигма, амплитуда компонента P3b уменьшается, независимо от модальности стимулов и ответного действия (Isreal, et al., 1980, Wickens, et al., 1983). Причем, если первая задача более

простая, амплитуда компонента P3b будет больше, а латентный период – меньше, и наоборот (Kramer, et al., 1985).

На амплитуду компонента P3b также влияют многие другие факторы (см. Johnson, 1986, Kok, 2001 для обзора), такие как «сложность задания» (насколько много ресурсов необходимо для выполнения задания), «сложность стимула» (какое количество его характеристик необходимо обработать), «значимость стимула», (эмоциональная или мотивационная, например, в случае денежного вознаграждения). Амплитуду компонента P3b также связана с количеством информации, которое передается испытуемому при предъявлении стимула, то есть насколько уменьшилась неопределенность относительно последующего действия (например, когда стимул-мишень сложно отличить от стандартного стимула). При этом последний фактор также связан с уровнем концентрации внимания.

Латентность компонента P3b, по-видимому, зависит от того, сколько времени требуется для оценки и классификации стимулов (McCarthy, Donchin, 1981, Magliero, et al., 1984). Так, если зрительный стимул предъявляется вместе с дополнительным «шумом», латентность увеличивается с возрастанием уровня шума. Напротив, латентность практически не изменялась, если для выбора ответной реакции требовались дополнительные усилия (Duncan-Johnson, Kopell, 1981, McCarthy, Donchin, 1981, Magliero, et al., 1984, Ilan, Polich, 1999, West, Alain, 1999, Liotti, et al., 2000, Atkinson, et al., 2003, Rosenfeld, Skogsberg, 2006). Кроме того, корреляция времени реакции и латентности компонента P3b больше, если от испытуемого требовалось выполнять задание как можно точнее, и меньше, если как можно быстрее (Kutas, et al., 1977). Эти наблюдения указывают на то, что длительность периода, необходимого для выбора ответной реакции, практически, не влияет на латентность компонента P3b. Но некоторые авторы подвергают критике справедливость данного предположения (Verleger, 1997, Leuthold, Sommer, 1998), полагая, что в случае быстрого ответа латентность компонента P3b зависит от времени, которое необходимо

как для классификации стимула, так и для выбора ответа. При этом предполагается, что в компоненте P3b отражается протекание некоторого процесса, который обеспечивает взаимосвязь между восприятием стимула и началом ответного действия (Verleger, et al., 2005)

Считается, что модальность стимулов не оказывает существенного влияния на топографическое распределение амплитуды компонента P3b (Simson, et al., 1977, Picton, et al., 1984, Polich, et al., 1996, Mertens, Polich, 1997, Katayama, Polich, 1999, Polich, Corey-Bloom, 2005). Но справедливость этого вывода оспаривается некоторыми авторами (Johnson, 1989, 1993). Различий амплитуды и латентности компонента P3b на стимулы различной модальности выявлено во многих исследованиях (см., например, Simson, et al., 1977, Picton, et al., 1984, Polich, 1999). Но эти факты не доказывают специфичности влияния модальности на амплитуду и латентность компонента P3b, так как такие зависимости могут быть обусловлены другими, ранее перечисленными факторами.

Амплитуда и латентность компонента P3b также зависит от множества других факторов, характеризующих физиологическое состояние человека, его индивидуальные особенности и умственные способности (см. Polich, Kok, 1995, Polich, 2007, 2012 для обзора).

Компонент P3a наблюдается в oddball парадигме, когда от испытуемого, вообще, не требуется ответа (Squires, et al., 1975, Snyder, Hillyard, 1976), и представляет собой положительную волну с максимумом в центрально-теменных областях и относительно коротким латентным периодом пика. Для слуховых стимулов этот компонент хорошо выражен, примерно, у 10-15% молодых людей (Polich, 1988), и может быть выделен при пассивном наблюдении за зрительными стимулами (Jeon, Polich, 2001).

Компонент P3, по-видимому, подобный P3a, выделяется в трехстимульной oddball парадигме, в которой в случайном порядке последовательно предъявляются три стимула: частый стандартный стимул, редкий стимул-мишень и редкий, необычный, субъективно новый стимул.

Последний стимул не является мишенью и не вызывает ответной реакции. Компонент P3 на необычные стимулы (или «novelty P300»), имеет максимум амплитуды в лобно-центральных областях и относительно короткую латентность пика. Его амплитуда быстро уменьшается, если необычные стимулы предъявляются повторно. Подобный компонент наблюдается в зрительной (Courchesne, et al., 1975), слуховой (Knight, 1984) и соматосенсорной (Yamaguchi, Knight, 1991b) модальности.

В другом варианте трехстимульной oddball парадигмы все три категории стимулов предъявляются многократно, и они не являются «новыми» для испытуемого. При этом только стимул-мишень требует ответной реакции, тогда как другие стимулы: стандартный и отвлекающий (стимул-дистрактор) игнорируются. В этом случае в ВП на стимул-дистрактор наблюдается другой компонент P3, названный «no-go P300» (Kok, 1986, Pfefferbaum, et al., 1985) с максимумом в центрально-теменных областях (Katayama, Polich, 1996, Falkenstein, et al., 1999). Но этот максимум находится ближе к центральным областям по сравнению с компонентом P3b на стимул-мишень (Spencer, et al., 1999, Conroy, Polish, 2007). Более того корреляция времени реакции испытуемого с латентностью пика компонента «no-go P300» крайне мала, тогда как для компонента P3b она значительно больше. Считается, что этот компонент может быть связан с механизмами подавления ответа (Falkenstein, et al., 2000, Azizian, et al., 2006).

Напротив, при сопоставлении компонента P3a в двустимульной oddball парадигме и компонента «novelty P300» в трехстимульной oddball парадигме, различия не были выявлены (Simons, et al., 2001). В других исследованиях в трехстимульной oddball парадигме варьировалась степень похожести стандартного стимула и стимула-мишени, при этом в качестве стимулов-дистракторов использовались либо обычные, либо субъективно новые стимулы (Katayama, Polich, 1998, Comerchero, Polich, 1998, 1999, Polich, Comerchero, 2003, Dien, et al., 2004, Combs, Polich, 2006, Hagen, et al., 2006, Sawaki, Katayama, 2006). Было выявлено, по крайней мере, два эффекта,

которые наблюдались как в зрительной, так и слуховой модальности. Во-первых, амплитуда компонента P3 в ВП на стимул-дистрактор была больше, когда испытуемый выполнял «трудное» задание, то есть когда стимул-мишень было сложно отличить от стандартного стимула. Во-вторых, для «трудного» задания максимальная амплитуда наблюдалась в лобно-центральных областях подобно «novelty P300», а для «простого» - в центрально-теменных, аналогично «no-go P300». На основании этих наблюдений предполагается, что компоненты P3a, «no-go P300» и «novelty P300» являются одной и той же волной ВП, у которой топографическое распределение амплитуд зависит от внимания и задачи (Polich, 2012).

Для определения локализации генераторов компонентов P3a и P3b использовались различные подходы, при этом ПСС регистрировались как на поверхности головы (Potts, et al., 1996, 1998, Anderer, et al., 2003, Mulert, et al., 2004, Barry, Rushby, 2006, Volpe, et al., 2007, Wang, et al., 2010, Vocquillon, et al., 2011, 2012, Wronka, et al., 2012), так и с помощью интрацеребральных электродов (Halgren, et al., 1980, 1995a, 1995b, Yingling, Hosobuchi, 1984, Velasco, et al., 1986, Stapleton, Halgren, 1987, Kiss, et al., 1989, McCarthy, et al., 1989, Smith, et al., 1990, Kropotov, Ponomarev, 1991, Baudena, et al., 1995, Clarke, et al., 1999a, 1999b, Rektor, et al., 2003, Brazdil, et al., 2005). Кроме того, определялись соответствующие области активации мозга методом функциональной МРТ (McCarthy, et al., 1997, Kirino, et al., 2000, Marois, et al., 2000, Kiehl, et al., 2001, Downar, et al., 2002), проводился совместный анализ данных функциональной МРТ и ПСС, регистрируемых на скальпе (Menon, et al., 1997, Horovitz, et al., 2002, Bledowski, et al., 2004, Strobel, et al., 2008, Li, et al., 2009, Warbrick, et al., 2009, O'Connell, et al., 2012), и использовались другие методики нейровизуализации (см., например, Ebmeier, et al., 1995). В целом, результаты неоднозначные, хотя в ряде работ особо отмечают наиболее вероятные структуры, которые могли бы быть потенциальными источниками компонентов P3a и P3b. Например, обобщая результаты ряда исследований (Soltani, Knight, 2000), авторы выделяют три пространственно

разделенные зоны мозга, находящиеся в височно-теменной коре, в медиальных отделах височной области и латеральной префронтальной коре, в которых чаще наблюдались генераторы компонентов P3a и P3b. Но в целом, результаты других исследований показывают, что в генерации компонентов P3a и P3b участвует огромное число источников, расположенных в лобных, теменных и височных областях коры, а также в поясной извилине, гиппокампе и некоторых подкорковых структурах, таких как таламус и базальные ганглии. При этом четкого пространственного разделения источников компонентов P3a и P3b чаще всего не наблюдается, не считая того, что P3a они больше сосредоточены в лобно-центральных областях, а для P3b – в теменно-височных.

У пациентов с поражениями мозга в лобных областях наблюдается существенное уменьшение амплитуды компонента P3a (Knight, 1984, Yamaguchi, Knight, 1991a, Knight, et al., 1995, Knight, Scabini, 1998). Причем, при выполнении относительно простого задания компонент P3b у этих пациентов практически не изменяется, но его амплитуда уменьшается в случае более сложных задач (Soltani, Knight, 2000). Билатеральные повреждения гиппокампа могут приводить к уменьшению амплитуды компонента P3a (Knight, 1996), а также амплитуды компонента P3b (Polich, Squire, 1993), но в других исследованиях такой эффект не наблюдался (Rugg, et al., 1991, Onofrij, et al., 1992). При поражениях в теменно-височных областях наблюдается снижение амплитуды обоих компонентов: P3a и P3b (Knight, et al., 1989, Verleger, et al., 1994, Yamaguchi, Knight, 1991a, 1992).

В целом, эти результаты исследований позволяют предположить, что в генерации компонентов P3a и P3b участвуют различные области коры, и ключевым вопросом является то, каким же образом нейроны, расположенные на значительном расстоянии друг от друга, могли бы быть синхронизованы в достаточной степени, чтобы было возможно зарегистрировать на скальпе широко распространенные волны. Для объяснения этих фактов необходимо предположить существования какого-либо генератора, который мог бы

оказывать диффузное влияние на многие области коры и синхронизовать активность корковых нейронов. В частности, предполагается, что в генерации компонента P3 участвует норадреналинергическая система голубого пятна среднего мозга, которая фазически влияет на нейроны коры (Pineda, 1995, Braver, Cohen, 2002, Nieuwenhuis, et al., 2005a, Nieuwenhuis, 2011). С другой стороны, было показано, что при снижении эффективности работы дофаминергической системы наблюдается уменьшение амплитуды, прежде всего, компонента P3a, и в меньшей степени компонента P3b (Hansch, et al., 1982, Stanzione, et al., 1991, Takeshita, Ogura, 1994, Hansenne, et al., 1995, Hill, et al., 1998, Wang, et al., 2000, Hicks, et al., 2007). Эти данные позволяют предположить, что в генерации лобного компонента P3a участвует дофаминергическая система (Polich, Criado, 2006, Polich, 2012).

Сформулировано несколько гипотез относительно того, какие психические процессы отражаются в компонентах P3a и P3b. В частности, Дончин (Donchin, 1981, Donchin, Coles, 1988) предложил, так называемую, «модель обновления контекста» (context updating model). В соответствии с этой гипотезой компонент P3 возникает в том случае, когда мозг получает достаточно информации, чтобы обновить внутреннюю модель мира, то есть состояние рабочей памяти. Согласно другой точке зрения (Кок, 2001) в компоненте P3 отражаются процессы категоризации событий и принятия решения относительно того, соответствуют ли внешние стимулы некоторому внутреннему представлению о специфической категории стимулов. Также предполагается (Verleger, et al., 2005), что в компоненте P3 отражаются процессы, которые обеспечивают взаимосвязь между восприятием стимула и началом ответного действия. Наконец, считается (Polich, 2012), что компонент P3 может быть связан с механизмами нейронного торможения, необходимыми для подавления посторонней активности на некоторый короткий промежуток времени, в течение которого выполняется передача информации из лобных отделов (P3a) в теменные области (P3b) мозга.

Как следует из вышесказанного, единого мнения о том, какие нейронные и когнитивные процессы отражаются в компоненте РЗ, пока не существует. Возможно, это связано с тем, что в интервале времени, соответствующем компонент РЗ, разворачивается множество нейронных процессов, сигналы от которых накладываются друг на друга, и их очень сложно разделить, манипулируя условиями эксперимента (Luck, 2005).

2.2.2.5. Компонент N400.

Компонент N400 был открыт в 1980 году (Kutas, Hillyard, 1980a, 1980b, 1980c). В этих исследованиях последовательно предъявлялись слова и вместе составляли законченное предложение. Последнее слово было синтаксически подходящим, но по смыслу могло либо соответствовать (быть конгруэнтным), либо не соответствовать (быть неконгруэнтным) началу предложению. Оказалось что на предъявление конгруэнтных и неконгруэнтных слов ПСС не идентичны, и различие характеризуется большим негативным отклонением потенциала (с максимумом порядка 400 мс) во втором случаев. Причем величина этого различия зависела от степени неконгруэнтности слов. В последующие три десятилетия было выполнено множество исследований этого компонент, результаты которых рассмотрены и обобщены обзорах (Kutas, Van Petten, 1988, 1994, Kutas, 1993, Van Petten, 1993, Deacon, Shelley-Tremblay, 2000, Kutas, Federmeier, 2000, 2009, 2011, Van Petten, Luka, 2006, Federmeier, 2007, Kuperberg, 2007, Federmeier, et al., 2008, Lau, et al., 2008, van Berkum, 2009, Coulson, 2012, Swaab, et al., 2012).

Было показано, что компонент N400 может наблюдаться в различных ситуациях: Когда слово в предложении не подходит по смыслу предшествующему фрагменту (Kutas, Hillyard, 1980a, 1980b, 1980c). Когда слово соответствует смыслу предложения, но менее ожидаемо, чем другое (Kutas, Hillyard, 1984). Когда предъявляется только пара слов, и второе из них не подходит по смыслу первому (Bentin, et al., 1985). Наконец, когда слово

соответствует смыслу данного предложения, но не подходит контексту предыдущего небольшого рассказа (van Berkum, et al., 1999).

Фактически, компонент N400 наблюдается на предъявление любых лингвистических стимулов, в том числе написанных, произнесенных или показанных жестами¹⁰ слов, объектов, похожих на слова – произносимые псевдослова, и знакомые аббревиатуры (Kutas, Hillyard, 1980с, McCallum, et al., 1984, Bentin, et al., 1985, Kutas, et al., 1987, Holcomb, Neville, 1990, Laszlo, Federmeier, 2008, Марьина и др., 2010). Но также компонент N400 может быть выявлен при предъявлении осмысленных, но не лингвистических стимулов, например, звуков окружающей среды (Chao, et al., 1995, Van Petten, Rheinfelder, 1995), контурных рисунков или фотографий реальных сцен (Nigam, et al., 1992, Ganis, et al., 1996, Ganis, Kutas, 2003), лиц (Barrett, Rugg, 1989, Bobes, et al., 1994), кинофильмов (Sitnikova, et al., 2008), жестов (Kelly, et al., 2004, Wu, Coulson, 2005) и даже несимвольных, невербализуемых изображений (Каплан, Левичкина, 2007).

Компонент N400 представляет собой негативное смещение потенциала в интервале 200-600 мс с латентным периодом пика порядка 400 мс, которое широко распределено по скальпу (см., например, Kutas, Federmeier, 2011). На амплитуду компонента N400 влияют множество факторов. Так, его амплитуда зависит от частоты употребления слов в данной языково-культурной среде: чем чаще слово используется, тем меньше амплитуда (Rugg, 1990, Van Petten, Kutas, 1990). Его амплитуда больше в случае предъявления слов, близких по написанию (Holcomb, et al., 2002). Амплитуда компонента N400 уменьшается при повторном предъявлении слов (Rugg, 1985, Van Petten, et al., 1991, Besson, Kutas, 1993, Anderson, Holcomb, 1995, Swaab, et al., 2004, Holcomb, et al., 2005, Eddy, et al., 2006). При предъявлении пары стимулов амплитуда компонента N400 зависит от степени их несоответствия: чем больше несоответствие, тем больше амплитуда. Это несоответствие может быть как по физическим характеристикам, так и

¹⁰ В данном случае имеются в виду язык жестов для глухонемых.

функциональному или эмоциональному смыслу (Bentin, et al., 1985, Kellenbach, et al., 2000, Zhang, et al., 2006). При этом сами стимулы могут быть словами, предъявляемыми зрительно или вербально, изображениями объектов, жестами, и даже запахами (Barrett, Rugg, 1989, 1990a, 1990b, Holcomb, Neville, 1990, Pratarelli, 1994, Grigor, et al., 1999, McPherson, Holcomb, 1999, Sarfarazi, et al., 1999, Wu, Coulson, 2005). В случае предъявления предложений амплитуда компонента N400 отрицательно коррелирована с частотой употребления слова в данном контексте, характерной для данной языково-культурной среды (Kutas, Hillyard, 1984). По-видимому, в основе этого эффекта лежит ожидание продолжения предложения, которое зависит от различной информации, хранящейся в долговременной памяти, относительно лексико-семантической структуры языка (Federmeier, Kutas, 1999), знаний об окружающем мире (Hagoort, et al., 2004) и собеседнике (van Berkum, et al., 2008).

Зависимость компонента N400 от внимания достаточно сложная. С одной стороны, амплитуда компонента N400 уменьшается, если внимание не направлено на зрительные стимулы (Holcomb, 1988). А при дихотическом прослушивании компонент N400 практически не наблюдается на стимулы, подаваемые на игнорируемый канал (Bentin, et al., 1995). Но с другой стороны, компонент N400 наблюдается в случае маскировки стимулов (Deacon, et al., 2000, Kiefer, 2002, Misra, Holcomb, 2003), в парадигме с «миганием внимания» (attentional blink) (Vogel, et al., 1998) и во время некоторых стадий сна (Brualla, et al., 1998).

Топографическое распределение компонента N400 зависит от вида предъявляемых стимулов. Для зрительно предъявляемых слов максимум распределения находится в центрально-теменных областях с небольшим сдвигом в правую сторону (Kutas, Hillyard, 1982), а при звуковом предъявлении – в центральных (McCallum, et al., 1984, Holcomb, Anderson, 1993). Для конкретных слов топографическое распределение компонента N400 немного сдвинуто кпереди, по сравнению с абстрактными (Kounios,

Holcomb, 1994, West, Holcomb, 2000, Lee, Federmeier, 2008, Huang, et al., 2010). Наконец, для контурных рисунков, изображений объектов или сцен максимум распределения еще больше сдвинут кпереди (Holcomb, McPherson, 1994, Ganis, et al., 1996, McPherson, Holcomb, 1999, Hamm, et al., 2002).

Широкое топографическое распределение компонента N400 предполагает, что его источники также являются распределенными или расположены достаточно глубоко. Оценки плотности эквивалентных источников для записей ЭЭГ, МЭГ и оптических сигналов (event-related optical signal – EROS) показывают множество источников, которые расположены в верхней и средней височных извилинах, у границы височной и теменной долей, в медиальной височной доле, а также в некоторых лобных областях (Haan, et al., 1998, Helenius, et al., 1998, Halgren, et al., 2002, Silva-Pereyra, et al., 2003, D'Arcy, et al., 2005, Tse, et al., 2007). При интракраниальных записях активность, аналогичная компоненту N400, регистрируемой на скальпе, наблюдалась в верхней, средней и нижней височных извилинах, и префронтальных областях коры (Halgren, et al., 1994a, 1994b, Nobre, et al., 1994, Nobre, McCarthy, 1994, 1995, McCarthy, et al., 1995).

2.2.2.6. Компоненты ПСС, связанные с ответом.

При подготовке произвольного движения или ожидании стимула в ЭЭГ наблюдается медленное негативное смещение потенциала. Варьируя экспериментальные условия, может быть выделено, по крайней мере, три различных типа медленных волн: во-первых, «потенциал готовности» (ПГ), или «readiness potential» (RP), или Bereitschaftspotential (BP), во-вторых, «условное негативное отклонение» (УНО) или «contingent negative variation» (CNV), и, в-третьих, «предшествующая стимулу негативность» (ПСН) или «stimulus preceding negativity» (SPN). Эти волны предшествуют последующему действию, и, по-видимому, связаны с его подготовкой (см. Brunia, 1988, Brunia, van Boxtel, 2001, Jahanshahi, Hallett, 2003, van Boxtel,

Bocker, 2004, Shibasaki, Hallett, 2006, Brunia, et al., 2011, 2012, Smulders, Miller, 2012 для обзора).

2.2.2.6.1 Потенциал готовности (ПГ).

«Потенциал готовности» представляет собой медленную негативную волну, наблюдаемую при выполнении произвольных движений, и начинающуюся, примерно, за две секунды до начала ЭМГ ответа (Kornhuber, Deecke, 1964, 1965). Также в этих работах был описан второй компонент, который наблюдается после начала движения. Было показано, что оба эти компонента могут быть разделены на субкомпоненты в соответствии с их временной динамикой и топографическим распределением (Vaughan, et al., 1968, Deecke, et al., 1969, Shibasaki, et al., 1980, Dick, et al., 1989, Kristeva, et al., 1991, Lang, et al., 1991, Tarkka, Hallett, 1991, Cui, Deecke, 1999).

Ранняя составляющая ПГ (или «early BP») наблюдается, примерно, за 1500-2000 мс до начала движения, и представляет собой широко распределенное по скальпу, симметричное относительно медиальной линии отрицательное смещение потенциала, максимальное в центрально-теменных областях. Момент начала ПГ сильно варьирует от человека к человеку и зависит от интервала между последовательно выполняемыми движениями. Примерно за 400 мс до начала движения крутизна кривой, описывающей ПГ, резко увеличивается, причем ее топографическое распределение зависит от вида движения. Например, для движения рукой максимум распределения находится в центральной области контралатеральной стороны (электроды C1 или C2), а для движения ногой – в районе центральной медиальной области (электрод Cz). Приблизительно за 80 мс до начала движения рукой наблюдается кратковременное положительно-направленное отклонение потенциала – компонент «pre-motion positivity» (PMP) или P-50, который более выражен на ипсилатеральной. Но в настоящее время не известно, действительно ли компонент PMP отражает какой-либо специфический нейронный процесс, или же он является результатом суперпозиции двух

последовательных отрицательных компонентов (подробнее см. Shibasaki, Hallett, 2006, Brunia, et al., 2012). Непосредственно перед началом движения рукой наблюдается волна отрицательной полярности, названная «моторный потенциал» (МП), или motor potential (MP), или N-10 с максимумом в небольшой центральной области контралатеральной стороны. В интервале после начала движения пальцами также могут быть выделены несколько субкомпонентов (см. Shibasaki, Hallett, 2006): N+50 или «лобный пик моторного потенциала» или fpMP (frontal peak of motor potentials), имеющий максимум в лобных областях, P+90 и N+160, которые более выражены в теменных областях контралатеральной стороны, а также более поздняя волна – P+300 или «reafferente Potentiale» (Kornhuber, Deecke, 1964).

Время возникновения, амплитуда и топографическое распределение ранней и поздней составляющих ПГ по-разному зависят от вида движения (сгибание или разгибание конечностей и пальцев), его темпа, скорости, силы, точности или сложности моторного ответа, а также от тренировки, обучения и некоторых других параметров (см. Lang, 2003, Shibasaki, Hallett, 2006 для обзора). При этом, ранняя составляющая ПГ чувствительна к влиянию различных когнитивных факторов, таких как мотивация или степень вовлечения испытуемого в выполнение задания, уровень предварительной подготовки и необходимость выбора моторного ответа. Напротив, параметры поздней составляющей ПГ зависят от свойств самого движения, таких как его точность, сложность, сила и другие.

Локализации источников субкомпонентов ПГ определялась, используя различные методические подходы: регистрацию сигналов с помощью интрацеребральных электродов (Rektor, et al., 2001, Rektor, 2003, Paradiso, et al., 2004); запись кортикограммы с помощью субдуральных электродов (Neshige, et al., 1988, Ikeda, et al., 1992, 1993, Kunieda, et al., 2000, 2004, Yazawa, et al., 2000, Ikeda, Shibasaki, 2003); оценки «плотности источников тока» для ЭЭГ (Cui, Deecke, 1999, Cui, et al., 1999, 2000b), локализацию эквивалентных дипольных источников для записей ПГ, полученных при

регистрации ЭЭГ (Böcker, et al., 1994a, 1994b, Knösche, et al., 1996, Praamstra, et al., 1996, Gerloff, et al., 1998a, Ball, et al., 1999, Toma, et al., 2002, Deecke, Kornhuber, 2003) и МЭГ (Deecke, et al., 1982, Lang, et al., 1991, Nagamine, et al., 1996, Gerloff, et al., 1998b, Erdler, et al., 2000); функционального МРТ (Weilke, et al., 2001, Cunnington, et al., 2002, 2003); ПЭТ (Jahanshahi, et al., 1995, Jenkins, et al., 2000). И в результате, была предложена следующая модель распространения возбуждения при произвольных движениях (Shibasaki, Hallett, 2006, Brunia, et al., 2012). На первом этапе, соответствующем началу ранней составляющей ПГ, билатерально активируется дополнительная моторная кора. Активация ее ростральной части (pre-SMA), по-видимому, является неспецифической по отношению к виду движения. Напротив, паттерн активации ее каудальной части (SMP proper) зависит от вида движения и приблизительно соответствует ее соматотопической организации. Немного позже также билатерально активируется латеральная премоторная кора, причем на этом этапе паттерн активации также только приблизительно соответствует ее соматотопической организации. В дальнейшем, за 400 мс до начала движения, в период поздней составляющей ПГ, контралатерально, точно в соответствии с их соматотопической организацией активируются первичная моторная и премоторная кора. Наконец, источники генерации моторного потенциала (МП), по-видимому, находится в контралатеральной первичной моторной, а для субкомпонента frMP – в контралатеральной соматосенсорной коре.

2.2.2.6.2 Условное негативное отклонение (УНО).

Условное негативное отклонение (Walter, et al., 1964) наблюдается в интервале времени между предупреждающим стимулом (S1) и императивным стимулом (S2), после которого испытуемый выполняет какое-либо движение. УНО представляет собой отрицательное отклонение потенциала от изолинии, которое начинается значительно до S2 (сотни миллисекунд), постепенно увеличивается вплоть до самого начала S2, достигая амплитуды до 20 мкВ, и

зависит от «волевых усилий» (Low, et al., 1966), мотивации (Irwin, et al., 1966) и внимания (Тессе, Scheff, 1969). Было показано, что при использовании достаточно длительного интервал времени между стимулами S1 и S2 (3 секунды и более), в УНО можно выделить два субкомпонента, различающихся по временным характеристикам, топографическому распределению на скальпе и функциональные свойства (Connor, Lang, 1969, Järvillehto, Fruhstorfer, 1970, Weerts, Lang, 1973, Loveless, Sanford, 1974a, 1974b, Gaillard, 1976, Rohrbaugh, et al., 1976, Brunia, Vingerhoets, 1980, Ritter, et al., 1980, McCallum, Curry, 1981, Simons, et al., 1983). Более ранний компонент УНО или О-волна (O-wave или orienting wave), представляющий собой широко распределенное, симметричное относительно медиальной линии отрицательное смещение потенциала с максимумом в лобных областях, имеет пиковую латентность порядка 400-800 мс и чувствителен к сенсорной информации, например, модальности стимула S1. Более поздний компонент УНО или Е-волна (E-wave), также являющийся широко распределенным отрицательным смещением потенциала, но с максимумом в лобно-центральных областях, чувствителен к виду выполняемого движения, сложности задания, а также к мотивации и вниманию. Причем пространственные распределения этого позднего компонента УНО и ПГ не совпадают (Brunia, Vingerhoets, 1981).

С другой стороны, было показано, что медленная отрицательная волна наблюдается даже в том случае, когда не требуется выполнять никакого движения, а испытуемый просто ожидает стимул, в котором содержится существенная для него информация (Hillyard, 1973, Weinberg, 1973, Simons, et al., 1979, Klorman, Ryan, et al., 1980, Grünewald-Zuberbier, et al., 1981, Ruchkin, et al., 1986, Damen, Brunia, 1987, Brunia, Damen, 1988), и эта волна была названа «предшествующей стимулу негативностью» (ПСН). Причем пространственные распределения ПСН и ПГ также различаются (Brunia, Damen, 1988). Было сделано предположение, что поздний компонент УНО может состоять из ПГ и ПСН (Brunia, 1988), хотя, по-видимому, он не

является их простой суперпозицией (van Boxtel, et al., 1993, van Boxtel, Brunia, 1994, см. также Brunia, 2003, van Boxtel, Bocker, 2004).

Предпринимались неоднократные попытки локализации источников УНО, используя различные методические подходы, такие как ЭЭГ (Cui, et al., 2000a, Gómez, et al., 2001, 2003, Leuthold, Jentsch, 2009, Scheibe, et al., 2009), МЭГ (Hultin, et al., 1996), субдуральные электроды (Hamano, et al., 1997) и имплантированные электроды (Lamarche, et al., 1995, Rektor, et al., 2004, 2005, Vares, et al., 2007). В целом, результаты этих исследований крайне противоречивы, и, строго говоря, источники УНО пока неизвестны. Возможно, это связано с тем, что в УНО отражается протекание множества процессов, в реализацию которых вовлечены различные структуры мозга, причем их вклад в значительной степени зависит от задания, выполняемого испытуемым (см. Brunia, et al., 2012 для обсуждения).

2.2.2.6.3 Предшествующая стимулу негативность (ПСН).

Медленная негативная волна, которая наблюдается в период ожидания стимула, несущего существенную для испытуемого информацию, но не требующего ответной реакции, называется «предшествующая стимулу негативность» (ПСН) или «stimulus preceding negativity» (SPN). Топографическое распределение ПСН зависит от типа предъявляемых стимулов, то есть информации, которая в них содержится, и вида выполняемого задания. На основании обзора литературных данных было выделено (van Boxtel, Bocker, 2004) четыре типа стимулов, в период ожидания которых наблюдается ПСН:

Во-первых, *ПСН наблюдается в период ожидания стимула, который сообщает о правильности ранее выполненной двигательной реакции.* Такой тип стимулов в литературе называется стимулом обратной связи или «Knowledge of Results» или KR. Обычно, в этом случае испытуемый выполняет задание, в котором он произвольно или после предупреждающего стимула выполняет какое-либо движение, после которого, по прошествии

несколько секунд (например, 2-3 с) ему предъявляется КР стимул. В такой ситуации в интервале между движением и КР стимулом регистрируется ПСН, достигающая максимума (порядка 5 мкВ) непосредственно перед этим стимулом. Пространственное распределение ПСН имеет два максимума, расположенные в теменных областях, при этом правый выражен больше, независимо от того, какой конечностью (правой или левой) выполняется движение (Grünewald-Zuberbier, et al., 1981, Damen, Brunia, 1987, Chwilla, Brunia, 1991a, Brunia, Damen, 1988, Damen, Brunia, 1994). Пространственное распределение ПСН зависит от модальности КР стимула (Kotani, Aihara, 1999, Brunia, van Boxtel, 2004, Ohgami, et al., 2004). В частности, максимумы распределения ПСН для слуховых КР стимулов смещены кпереди, по сравнению со случаем, когда КР стимулы зрительные. Амплитуда ПСН возрастает при увеличении уровня мотивации испытуемого (Kotani, et al., 2003, Masaki, et al., 2006, Fuentemilla, et al., 2013) и при обучении (Morís, et al., 2013). Пространственное распределение ПСН меняется в зависимости от того, является ли КР стимул для испытуемого наказанием или поощрением (Chwilla, Brunia, 1991a, Kotani, et al., 2003, Ohgami, et al., 2004, 2006, Mattox, et al., 2006, Masaki, et al., 2010). Так, в частности (Ohgami, et al., 2006), если КР стимул является наказанием (денежным проигрышем), в пространственном распределении ПСН наблюдаются отчетливый максимум в латеральной центрально-теменной области справа и слабо выраженный максимум в латеральной лобно-центральной зоне слева. Но если КР стимул является вознаграждением (денежным выигрышем), то максимум слева становится более выраженным.

Источники ПСН данного типа мало изучены. Тем не менее, пространственное распределение ПСН удовлетворительно описывается двумя дипольными источниками, расположенными в лобно-теменной области, вблизи островковой доли (Bocker, et al., 1994c). В ПЭТ исследованиях (Brunia, et al., 2000) наблюдалась повышенная активность, связанная с ожиданием стимула обратной связи, в лобной области (поле

Бродмана 45), островковой доле и теменной коре. С помощью функционального МРТ было показано, что гемодинамический ответ, связанный с ожиданием КР стимула, наблюдался в островковой доле (Tsukamoto, et al., 2006, Kotani, et al., 2009), а также в таламусе и стриатуме (Tsukamoto, et al., 2006). Эти результаты исследований позволяют предполагать, что островковая доля может рассматриваться в качестве подходящего кандидата, ответственного за генерацию этой волны.

Во-вторых, *ПСН наблюдается в период ожидания инструктирующих стимулов*, передающих информацию о деталях последующего действия (McCallum, et al., 1988, Gaillard, Van Beijsterveldt, 1991, Van Boxtel, Brunia, 1994, Hillman, et al., 2000, Mnatsakanian, Tarkka, 2002). Данный вид ПСН имеет очень низкую амплитуду (порядка 1 мкВ), вследствие чего его свойства изучены относительно плохо. Он, по-видимому, максимален в теменных областях без выраженной асимметрии.

В-третьих, *ПСН наблюдается в период ожидания стимулов, содержащих информацию, с которой необходимо сравнить результаты предыдущего действия*, например, в случае выполнения арифметических операций (Ruchkin, et al., 1988, Chwilla, Brunia, 1991b, 1992). Данный вид ПСН имеет максимальную амплитуду в теменных областях слева, которая увеличивается при усложнении арифметической задачи.

Наконец, *ПСН наблюдается в период ожидания эмоционально значимых стимулов*, например, болевых стимулов (Irwin, et al., 1966, Böcker, et al., 2001), эротических изображений лиц противоположного пола (Simons, et al., 1979, Howard, et al., 1992) и неприятных картин, которые вызывают отвращение или страх (Klorman, Ryan, 1980, Regan, Howard, 1995). ПСН этого вида имеют максимальную амплитуду в лобных областях, при этом распределение величины потенциала асимметрично и больше выражено справа. Источники такой ПСН, вероятно, находится в медиальной фронтальной области, возможно, в поясной извилине (Bocker, et al., 1994, см. также Brunia, et al., 2012).

2.2.2.7. Латерализованные компоненты ПСС.

Известно, что полушария мозга контролируют сенсорную и моторную сферы в основном контралатерально. Используя это свойство, был разработан методический прием для выделения, так называемых, «латерализованных» компонент ПСС (см. Gratton, 1998, для обсуждения).

Используя тот факт, что поздняя составляющая ПГ имеет асимметричное распределение на скальпе при выполнении движения одной рукой, может быть выделен, так называемый, «латерализованного потенциала готовности» или lateralized readiness potential или LRP (Coles, et al., 1988, De Jong, et al., 1988, Gratton, et al., 1988, Coles, 1989). Для этого используется задания, в которых в случайном порядке, в зависимости от предъявляемого стимула (или стимулов), испытуемый выполняет движение либо правой, либо левой рукой. Далее вычисляются разницы потенциалов для симметрично расположенных электродов отдельно для движений правой и левой рукой и усредняются с противоположным знаком (Coles, 1989):

$$LRP(t) = [(V_{C3}(t) - V_{C4}(t))_{\text{правая рука}} - (V_{C3}(t) - V_{C4}(t))_{\text{левая рука}}] / 2,$$

где $V_{C3}(t)$ и $V_{C4}(t)$, потенциалы, регистрируемые в точках C3 и C4. Но этот метод вычислений LRP основан на предположении о симметрии локализации и мощности реакций источников в двух полушариях, которое не всегда выполняется, и его необходимо проверять (Oostenveld, et al., 2003).

Компонент LRP широко используется в исследованиях механизмов управления движениями и других психических функций (см. Smulders, Miller, 2012 для обсуждения). Считается, что его начало может достаточно точно характеризовать момент времени, когда мозг начинает готовиться непосредственно к выполнению движения (см. Praamstra, 2007, Smulders, Miller, 2012 для обсуждения). Источники эффектов, наблюдаемые в LRP до и после начала движения были локализованы в теменной коре и в передней части первичной моторной коры (Leuthold, Jentsch, 2002), и в первичной моторной и соматосенсорной коре (Praamstra, et al., 1996, Leuthold, Jentsch, 2001, 2002, Pope, et al., 2007) соответственно.

Но данный методический прием также используется для выделения других латерализованных компонент, в частности, компонент N2pc и N2ac, которые были рассмотрены ранее в разделе 2.2.2.3.2. Другие латерализованные компоненты ПСС описаны ниже.

При выполнении задачи зрительного поиска в ПСС может быть выделен не только компонент N2pc, но и более поздняя негативная волна, так называемая, «sustained posterior contralateral negativity» (SPCN) или «длительная задняя контралатеральная негативность» (Dell'Acqua, et al., 2006, Mazza, et al., 2007), амплитуда которой увеличивается при усложнении дискриминации стимулов (Mazza, et al., 2007, Prime, Jolicoeur, 2010). Волна SPCN, по-видимому, аналогична другому компоненту: «contralateral delay activity» (CDA) или «контралатеральная отсроченная активность», которая наблюдается, если из всего набора предъявленных зрительных стимулов испытуемый должен запомнить только те, которые находятся в одной из половин поля зрения (Klaver, et al., 1999, Vogel, Machizawa, 2004, см. также, Perez, Vogel, 2012 для обзора). Показано, что амплитуда волны CDA зависит от объема запоминаемой информации (Vogel, Machizawa, 2004, McCollough, et al., 2007) и от сложности задания (Woodman, Vogel, 2008).

Волна SPCN (или CDA) наиболее выражена в височно-затылочной области, начинается примерно через 275-300 мс после начала предъявления стимула и может продолжаться в течение нескольких сотен миллисекунд. Показано, что волна SPCN и компонент N2pc различаются функционально (Jolicoeur, et al., 2008). Пространственное распределение амплитуд этих компонентов, по-видимому, также не совпадает (McCollough, et al., 2007, Jolicoeur, et al., 2008, Perron, et al., 2009, Robitaille, et al., 2009). Топографическое распределение амплитуды волны SPCN немного сдвинуто в дорсальном направлении по сравнению с компонентом N2pc, хотя они существенно перекрываются, но данный вопрос еще дискутируется, поскольку эти различия трудно определить (Eimer, Kiss, 2010). Согласно

результатам МРТ исследований предполагаемые источники волны SPCN находятся в теменно-височно-затылочных областях (Xu, Chun, 2006).

Выделен еще один латерализованный компонент, который был назван N2cc или «N2-central-contralateral» (Praamstra, Plat, 2001, Praamstra, Oostenveld, 2003, Praamstra, 2006, 2007). Этот компонент наблюдается при выполнении задания, в котором два стимула (например, буквы «А» и «В») последовательно случайным образом предъявляются в правой или левой половине поля зрения. Одновременно со значимым стимулом в противоположной половине зрения предъявляется незначимое изображение (например, три горизонтальные линии), обеспечивающее приблизительную пространственную симметрию стимуляции. После предъявления одного из стимулов (например, «А») испытуемый нажимает на правую кнопку правой рукой, а после второго («В») – на левую кнопку левой рукой, независимо от того, в какой половине поля зрения они были предъявлены. При выполнении такого задания время реакции короче, когда кнопка и стимул расположены с той же стороны¹¹. При этих условиях в ПСС наблюдается отрицательное смещение потенциала с максимумом в интервале 240-250 мс в случае, когда стимул предъявляется с контралатеральной стороны, по сравнению с ипсилатеральной, независимо от того, какой рукой выполнялось движение. Форма данной волны подобна компоненту N2pc, наблюдаемой при выполнении задачи зрительного поиска, однако пространственное распределение амплитуд этого эффекта значительно шире в направлении от затылка ко лбу. Используя оценки «плотности источников тока» (CSD), было выделено два пространственных максимума. Первый из них, локализованный в височно-затылочной области (PO7/PO8), соответствовал компоненту N2pc. Второй максимум, локализованный в центральных областях (C3/C4), был назван компонентом N2cc. В отличие от компонента N2pc, который, как считается, связан с процессами фокусировки внимания на стимул (Luck,

¹¹ Этот эффект имеет название «Simon effect» по имени автора, его открывшего (Simon, Wolf, 1963, Simon, Rudell, 1967, Simon, 1969)

2012), предполагается, что компонент N2cc отражает процесс автоматической подготовки ипсилатеральной руки, а его источники находятся в латеральной премоторной зоне мозга (Praagstra, 2006).

Латерализованные компоненты ПСС выделены в исследованиях, в которых предъявление стимула изменяло направление фокусировки пространственного внимания. В этом типе заданий в каждой пробе стимулы предъявлялись парами с интервалом порядка одной секунды, и первый из них (S1) информировал испытуемого о направлении (справа или слева), в котором появится стимул-мишень. Анализировалась зависимость ПСС в интервале между S1 и S2 от этого направления. При этом наблюдаются, по крайней мере, три латерализованных компонента ПСС, с различными временными характеристиками и пространственным распределением: «anterior directing-attention negativity» (ADAN) – «передняя направляющая внимание негативность», «late directing-attention positivity» (LDAP) – «поздняя направляющая внимание позитивность», и «early directing-attention negativity» (EDAN) – «ранняя направляющая внимание негативность» (Harter, et al., 1989, Eimer, 1993, Yamaguchi, et al., 1994, Wauschkuhn, et al., 1997, Hopf, Mangun, 2000, Nobre, et al., 2000, Verleger, et al., 2000, Eimer, et al., 2002, van Velzen, Eimer, 2003, Praamstra, et al., 2005, 2009, Green, et al., 2005, 2008, 2011, Talsma, et al., 2005, Van der Lubbe, et al., 2005, 2006, Green, McDonald, 2006, 2008, 2010, Mathews, et al., 2006, Van der Stigchel, et al., 2006, Gherri, et al., 2007, 2009, Grent-'t-Jong, Woldorff, 2007, McDonald, Green, 2008, Kranczioch, et al., 2009, Praamstra, Kourtis, 2010).

Компонент ADAN имеет латентный период пика в интервале 400-500 мс и максимальную амплитуду в латеральных префронтальных областях. Генераторы этого компонента локализуются в латеральной премоторной коре, возможно, во фронтальных глазных полях (frontal eye fields – FEF) (Macaluso, et al., 2003, Praamstra, et al., 2005, Mathews, et al., 2006, Green, 2008, McDonald, Green, 2008, Kranczioch, et al., 2009, Praamstra, Kourtis, 2010, Szczepanski, et al., 2010).

Пик компонента LDAP наблюдается в интервале 500-700 мс и имеет максимум пространственного распределения в височно-затылочных областях. Генераторы этого компонента локализованы в височно-затылочной коре (Praamstra, et al., 2005, Mathews, et al., 2006, McDonald, Green, 2008, Kranczioch, et al., 2009, Praamstra, Kourtis, 2010).

Компонент EDAN имеет латентность пика в интервале 200-300 мс и пространственное распределение с максимумом в теменно-затылочной области, но его положение варьирует в зависимости от условий эксперимента, и он может наблюдаться в теменных (Hopf, Mangun, 2000, Talsma, et al., 2005, Van der Lubbe, et al., 2005, Praamstra, Kourtis, 2010), или в затылочных зонах (Wauschkuhn, et al., 1997, Nobre, et al., 2000, Van der Lubbe, et al., 2005, Van der Stigchel, et al., 2006). Генератор этого компонента, возможно, находится в теменной коре (Praamstra, Kourtis, 2010).

2.2.2.8. Компоненты ПСС, связанные с речью, памятью и эмоциями.

Ряд компонентов ВП был выделен в исследованиях механизмов восприятия речи, памяти и эмоций.

В исследованиях механизмов восприятия речи (см. Swaab, et al., 2012) помимо компонента N400 наблюдаются другие волны. Так, при восприятии синтаксически неправильно построенных предложений наблюдается компонент P600, представляющий собой медленное позитивное смещение потенциала, начинающееся примерно через 500 мс после начала предъявления стимула, с латентным периодом пика около 600 мс и с широким топографическим распределением, сдвинутым кзади. Также при синтаксических ошибках может наблюдаться более ранний негативный компонент LAN (ELAN) – “left anterior negativity”, начинающийся через 100-300 мс после начала предъявления стимула, с латентным периодом пика порядка 400 мс и с максимумом топографического распределения в лобных областях.

В исследованиях механизмов памяти (см. Wilding, Ranganath, 2012) также было идентифицировано несколько компонентов. Во-первых, это компонент CDA (см. раздел. 2.2.2.7), связанный с рабочей памятью (см. Perez, Vogel, 2012 для обзора). Во-вторых, были выделены компоненты, связанный с долговременной памятью. Так называемый, Dm эффект (difference due to memory) наблюдается при запоминании последовательности стимулов, и их дальнейшем воспоминании (извлечении из памяти). Он представляет собой положительное смещение потенциала в интервале 400-800 мс в случае успешного воспоминания, которое широко распределено по скальпу с максимумом в центрально-теменных областях. Также было выделено два компонента в исследованиях, в которых предъявляемые стимулы сравнивались с заранее запомненным списком. На разностных потенциалах, соответствующих случаям предъявления стимулов, которые были в списке для запоминания и которые не были, наблюдается позитивное смещение потенциала в интервале 400-800 мс, имеющее максимум топографического распределения в левой теменной области (left-parietal old-new effect), и более раннее положительное смещение потенциала в интервале 300-500 мс максимумом в лобных областях (mid-frontal old-new effect).

Предъявление эмоционально значимых стимулов отражается во многих компонентах ВП. Например, компоненты P1, N1, N170, N2 и P3 имеют большую амплитуду в случае предъявления эмоционально значимых стимулов, по сравнению с нейтральными. Однако особое внимание в исследованиях уделяется двум эффектам, так называемым, «ранней задней негативности» («early posterior negativity») и «позднему позитивному потенциалу» («late positive potential»). Первый наблюдается в затылочных областях с такой же латентностью, как и компонент N2. Второй начинается примерно через 300 мс, может продолжаться несколько сотен миллисекунд и имеет топографическое распределение, подобное компоненту P3. Подробнее эти компоненты описаны в недавно вышедшем обзоре (Найсак, et al., 2012).

2.3 Проблема локализации источников.

Преимуществом ЭЭГ и МЭГ является возможность неинвазивного измерения электрической активности нейронных ансамблей с высоким временным разрешением. Но пространственное разрешение этих методов ограничено. В основе этого ограничения лежат фундаментальные законы электродинамики, в частности, принцип суперпозиции полей, в соответствии с которым сигналы, регистрируемые с помощью датчиков, расположенных на поверхности скальпа, представляют собой суперпозицию активности множества нейронных ансамблей, находящихся друг от друга на значительном расстоянии (см. Malmivuo, Plonsey, 1995, Гнездицкий, 2004, Nunez, Srinivasan, 2006). Как следствие, эти сигналы не отражают напрямую локализацию или распределение активных нейронов мозга. Чтобы определить локализацию источников ЭЭГ или МЭГ феноменов, необходимо решить, так называемую, обратную задачу. При этом количество датчиков значительно меньше числа потенциальных источников сигналов (см. Гнездицкий, 2004). Такая задача не имеет единственного решения, и чтобы его получить, было предложено множество методов, в основе которых лежат различные дополнительные предположения (см. Baillet, Garnero, 1997, Mosher, et al., 1999, Pascual-Marqui, 1999, Baillet, et al., 2001, Michel, et al., 2004, Hallel, et al., 2007, Grech, et al., 2008, Ramirez, 2008, Quraan, 2011, Pascarella, Sorrentino, 2011, для обзора).

2.3.1 Формулировка задачи.

В основе методов локализации источников ЭЭГ и МЭГ лежит предположение о том (см. Baillet, et al., 2001, Гнездицкий, 2004, Nunez, Srinivasan, 2006, Hallel, et al., 2007), что группа близко расположенных синхронно активированных пирамидных клеток может быть описана эквивалентным токовым диполем. Иными словами, в первом приближении, небольшой участок мозга, расположенный в точке с координатами \vec{r}_{dip} ,

может рассматриваться как токовый диполь с дипольным моментом $\vec{d} = (d_x, d_y, d_z) = d\vec{e}$, где d_x, d_y, d_z – проекции вектора дипольного момента, $d = |\vec{d}|$ – модуль вектора дипольного момента, а \vec{e} – единичный вектор, определяющий направление дипольного момента. Иногда предполагаются мультипольные конфигурации источников (Jerbi, et al., 2002, 2004).

Обозначим электрический потенциал в точке с координатами \vec{r} , соответствующей расположению электрода, от дипольного источника с моментом \vec{d} , расположенного в точке координатами \vec{r}_{dip} , как $g(\vec{r}, \vec{r}_{dip}, \vec{d})$. Тогда в случае нескольких источников потенциал электрода будет равен

$$X(\vec{r}) = \sum_i g(\vec{r}, \vec{r}_{dip_i}, \vec{d}_i). \quad (12)$$

В соответствии с принципом суперпозиции, используя скалярное произведение векторов, это выражение может быть записано в виде

$$X(\vec{r}) = \sum_i \vec{g}(\vec{r}, \vec{r}_{dip_i}) \cdot \vec{d}_i = \sum_i \vec{g}(\vec{r}, \vec{r}_{dip_i}) \cdot d_i \vec{e}_i, \quad (13)$$

где $\vec{g}(\vec{r}, \vec{r}_{dip_i})$ представляет собой вектор, имеющий три компоненты, соответствующие компонентам дипольного момента d_x, d_y и d_z .

Если предположить, направления и модули дипольных моментов неизвестны, то для N электродов, T отсчетов времени и P диполей последнее выражение может быть записано в матричной форме:

$$\begin{bmatrix} X(\vec{r}_1, t_1) & \cdots & X(\vec{r}_1, t_T) \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ X(\vec{r}_N, t_1) & \cdots & X(\vec{r}_N, t_T) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \vec{g}(\vec{r}_1, \vec{r}_{dip_1}) & \cdots & \vec{g}(\vec{r}_1, \vec{r}_{dip_P}) \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \vec{g}(\vec{r}_N, \vec{r}_{dip_1}) & \cdots & \vec{g}(\vec{r}_N, \vec{r}_{dip_P}) \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} \vec{d}_{1,t_1} & \cdots & \vec{d}_{1,t_T} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \vec{d}_{P,t_1} & \cdots & \vec{d}_{P,t_T} \end{bmatrix} \text{ или}$$

$$X = G(\{\vec{r}_i, \vec{r}_{dip_j}\})D, \quad i = 1, \dots, N, \quad j = 1, \dots, P, \quad (14)$$

где X – матрица сигналов порядка $N \times T$, $G(\{\vec{r}_i, \vec{r}_{dip_j}\})$ – передаточная матрица порядка $N \times 3P$, D – матрица дипольных моментов порядка $3P \times T$. Если же предположить, что ориентации дипольных моментов постоянна и направлены перпендикулярно поверхности коры (Baillet, et al., 2001), то

$$\begin{bmatrix} X(\vec{r}_1, t_1) & \cdots & X(\vec{r}_1, t_T) \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ X(\vec{r}_N, t_1) & \cdots & X(\vec{r}_N, t_T) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \vec{g}(\vec{r}_1, \vec{r}_{dip_1}) \cdot \vec{e}_1 & \cdots & \vec{g}(\vec{r}_1, \vec{r}_{dip_P}) \cdot \vec{e}_P \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \vec{g}(\vec{r}_N, \vec{r}_{dip_1}) \cdot \vec{e}_1 & \cdots & \vec{g}(\vec{r}_N, \vec{r}_{dip_P}) \cdot \vec{e}_P \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} d_{1,t_1} & \cdots & d_{1,t_T} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ d_{P,t_1} & \cdots & d_{P,t_T} \end{bmatrix} \text{ или}$$

$$X = G(\{\vec{r}_i, \vec{r}_{dip_j}, \vec{e}_j\})D, \quad i = 1, \dots, N, \quad j = 1, \dots, P, \quad (15)$$

где $G(\{\vec{r}_i, \vec{r}_{dip_j}, \vec{e}_j\})$ – передаточная матрица порядка $N \times P$, D – матрица модулей дипольных моментов порядка $P \times T$.

В окончательном виде в выражение (14) или (15) также добавляется матрица случайного шума n порядка $N \times T$:

$$X = GD + n. \quad (16)$$

Поскольку элементы матрицы G не зависят ни от потенциалов, регистрируемых на скальпе, ни от времени, задача локализации источников распадается на две независимые подзадачи. Первая – «прямая задача» – это построение модели головы, то есть вычисление элементов матрицы G . Вторая – «обратная задача» – это оценка элементов матрицы дипольных моментов на основании имеющихся измерений потенциалов на скальпе. И вполне справедливыми являются сформулированные требования к методам локализации источников (Baillet S, Garnero, 1997), согласно которым их пространственная и временная точность не должны быть хуже 5 мм и 5 мс соответственно. Причем на точность этой оценки влияют такие факторы, как число электродов, погрешности модели головы, а также шум ЭЭГ или МЭГ, как аппаратный, так и биологический (Whittingstall, et al., 2003).

2.3.2 Прямая задача.

Решение прямой задачи заключается в поиске эффективного метода расчета элементов матрицы G , и для этого предлагаются различные подходы (см. Mosher, et al., 1999, Baillet, et al., 2001, Hallez, et al., 2007 для обзора).

Электромагнитное поле в вакууме или в сплошной среде описывается уравнениями Максвелла. Решение этой системы уравнений в общем случае

является очень сложной задачей. Но если учесть, что ЭЭГ и МЭГ – это медленные процессы, с характерными частотами в диапазоне от 0.1 до 100 Гц, а на клеточном уровне, электрические явления характеризуются колебаниями с частотой, как правило, менее 1 кГц, то для таких процессов справедлива квазистационарная аппроксимация уравнений Максвелла (Namalainen, et al., 1993). Тогда связь между вектором плотности тока $\vec{j}(\vec{r})$ и вектором напряженности электрического поля $\vec{E}(\vec{r})$ для среды, не содержащей источников, описывается законом Ома:

$$\vec{j}(\vec{r}) = \sigma(\vec{r})\vec{E}(\vec{r}), \quad (17)$$

где $\sigma(\vec{r})$ – удельная проводимость, которая для анизотропной среды представляет собой тензор ранга (1, 1).

Если в среде имеются источники тока, то

$$\vec{j}(\vec{r}) = \vec{j}^P(\vec{r}) + \sigma(\vec{r})\vec{E}(\vec{r}), \quad (18)$$

где $\vec{j}^P(\vec{r})$ – вектор плотности тока первичных источников, происхождение которых является следствием активности нейронов.

Для квазистационарной аппроксимации можно пренебречь распространением электромагнитных волн и электрической емкостью среды. Тогда напряженность электрического поля \vec{E} равна отрицательному градиенту потенциала электрического поля φ : $\vec{E}(\vec{r}) = -\nabla\varphi(\vec{r})$, и

$$\vec{j}(\vec{r}) = \vec{j}^P(\vec{r}) - \sigma(\vec{r})\nabla\varphi(\vec{r}). \quad (19)$$

Кроме того, дивергенция плотности токов равна нулю: $\nabla \cdot \vec{j}(\vec{r}) = 0$. Тогда

$$\nabla \cdot \sigma(\vec{r})\nabla\varphi(\vec{r}) = \nabla \cdot \vec{j}^P(\vec{r}) \text{ или } \nabla \cdot \sigma(\vec{r})\nabla\varphi(\vec{r}) = -I_m(\vec{r}), \quad (20)$$

где $I_m(\vec{r}) = -\nabla \cdot \vec{j}^P(\vec{r})$ называется «плотностью источника тока».

Если источником тока является точечный токовый диполь, расположенный в точке с координатами \vec{r}_0 , $I_m(\vec{r}_0)$ может быть определено как

$$I_m(\vec{r}_0) = I\delta(\vec{r}_0 - \vec{r}_2) - I\delta(\vec{r}_0 - \vec{r}_1), \quad (21)$$

где \vec{r}_1 и \vec{r}_2 – координаты истока и стока, а $\delta(\vec{r})$ – функция Дирака.

Определив граничные условия для уравнения (20), можно рассчитать электрический потенциал для заданной плотности источника тока $I_m(\vec{r}_0)$.

Наконец, вектор магнитной индукции $\vec{B}(\vec{r})$ в квазистационарном случае можно вычислить, используя закон Био-Савара для распределенных токов:

$$\vec{B}(\vec{r}) = \frac{\mu_0}{4\pi} \int \frac{\vec{j}(\vec{r}') \times (\vec{r} - \vec{r}')}{|\vec{r} - \vec{r}'|^3} dr', \quad (22)$$

где $\vec{j}(\vec{r}')$ – вектор плотности токов (19), а интегрирование производится по всему объему, где $\vec{j}(\vec{r}') \neq 0$.

Чтобы решить уравнение (20) или выполнить вычисления по формуле (22) необходимо определить удельную проводимость $\sigma(\vec{r})$ и граничные условия. Возможность измерения проводимости различных областей головы подробно обсуждается в литературе (Baillet, et al., 2001, Hallel, et al., 2007).

Предложены различные модели головы: однородная изолированная сферическая модель, многослойная (от 3 до 8 слоев) изолированная сферическая модель или реалистическая форма головы. Для многослойных моделей предполагается, что голова состоит из нескольких областей. Наиболее часто используются либо трехслойная модель, состоящая из скальпа, черепа и мозга, либо четырехслойная – в которой также имеется слой цереброспинальной жидкости, либо пятислойная – в которой мозг разделяется на серое и белое вещество (Geselowitz, 1967, Ary, et al., 1981, de Munck, Peters, 1993, Berg, Scherg, 1994, Zhang, 1995). В восьмислойной модели интервал между скальпом и мозгом разделяется на верхнюю костную пластинку, ячеистый слой кости, нижнюю костную пластинку, твердую мозговую оболочку, цереброспинальную жидкость и мягкую мозговую оболочку (Коптелов, Гнездицкий, 1989).

2.3.2.1 Сферическая модель.

Для сферической модели головы, состоящей из нескольких концентрических слоев с однородной и изотропной удельной проводимостью

$\sigma(\vec{r})$, формулы для расчета $\varphi(\vec{r})$ и $\vec{B}(\vec{r})$ можно получить аналитическим способом. Так, потенциал электрического поля вычисляется по формуле:

$$\varphi(\vec{r}) = \frac{d}{4\pi\sigma_M r^2} \sum_{n=1}^{\infty} \frac{2n+1}{n} \left(\frac{r_{dip}}{r} \right)^{n-1} f_n (n \cos\alpha P_n(\cos\gamma) + \cos\beta \sin\alpha P_n^1(\cos\gamma)) \quad (23)$$

где P_n – многочлен Лежандра, и P_n^1 – присоединенный многочлен Лежандра, α – угол между \vec{d} и \vec{r}_{dip} , γ – угол между \vec{r} и \vec{r}_{dip} , и β – угол между плоскостями, образуемыми векторами \vec{d} и \vec{r}_{dip} , и векторами \vec{r} и \vec{r}_{dip} ,

$$f_n = \frac{n}{nm_{22} + (1+n)m_{21}}. \quad (24)$$

Коэффициенты m_{22} и m_{21} являются элементами следующей матрицы

$$\begin{bmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{bmatrix} = \frac{1}{(2n+1)^{M-1}} \prod_{k=1}^{M-1} \begin{bmatrix} n + \frac{(n+1)\sigma_k}{\sigma_{k+1}} & (n+1) \left(\frac{\sigma_k}{\sigma_{k+1}} - 1 \right) \left(\frac{r_{dip}}{r_k} \right)^{2n+1} \\ n \left(\frac{\sigma_k}{\sigma_{k+1}} - 1 \right) \left(\frac{r_k}{r_{dip}} \right)^{2n+1} & (n+1) + \frac{n\sigma_k}{\sigma_{k+1}} \end{bmatrix}, \quad (25)$$

где $r_1 < \dots < r_M$ – радиусы сфер, разделяющих слои, $\sigma_1, \dots, \sigma_M$ – соответствующие этим слоям удельные проводимости и M – число слоев.

Обычно, бесконечная сумма в формуле (23) вычисляется приблизительно по первым N слагаемых, причем N выбирается достаточно большим, например, $N = 300$. Также предложен приближенный метод расчета $\varphi(\vec{r})$ (см. Berg, Scherg, 1994, Zhang, 1995).

Наконец, радиальная компонента вектора магнитной индукции вычисляется по формуле:

$$B_r(\vec{r}) \equiv \frac{\vec{r}}{r} \cdot \vec{B}(\vec{r}) = \frac{\mu_0}{4\pi} \frac{\vec{r} \times (\vec{r} - \vec{r}_{dip}) \cdot \vec{d}}{r |\vec{r} - \vec{r}_{dip}|^3}. \quad (26)$$

2.3.2.2 Реалистическая модель.

Сферическая модель является относительно грубым приближением, и необходимо учитывать реальную форму головы, а также толщину и кривизну

костей черепа (Cuffin, 1993, Roth, et al., 1993, 1997, Leahy, et al., 1998, Huiskamp, et al., 1999, Chauveau, et al., 2003, Ставцев и др., 2007). Чтобы получить реалистическую модель, можно использовать результаты магнитно-резонансной (МРТ) или рентгеновской компьютерной (КТ) томографии и описать форму головы или ее областей с помощью небольших элементов. При этом используются три различных метода: метод граничных элементов, метод конечных элементов и метод конечных разностей.

В методе граничных элементов предполагается (He, et al., 1987), что голова состоит из областей, в пределах которых удельная проводимость $\sigma(\vec{r})$ однородна и изотропна. При этом форма этих областей описывается с помощью поверхностей, которые их разделяют. Иными словами, предположим, что с помощью M поверхностей S_i весь объем разделен на $M+1$ областей с удельной проводимостью σ_i ($i=1, \dots, M+1$), тогда потенциал электрического поля в пределах объемного проводника может быть вычислен путем решения следующего интегрального уравнения (Geselowitz, 1967, Barnard, et al., 1967a, Sarvas, 1987)

$$\varphi(\vec{r}) = \frac{2\sigma_0}{\sigma_k^- + \sigma_k^+} \varphi_0(\vec{r}) + \frac{1}{2\pi} \sum_{i=1}^M \frac{\sigma_i^- - \sigma_i^+}{\sigma_k^- + \sigma_k^+} \int_{S_i} \varphi(\vec{r}') n_i(\vec{r}') \cdot \frac{\vec{r}' - \vec{r}}{|\vec{r}' - \vec{r}|^3} d\vec{r}', \quad \vec{r}' \in S_i, \quad (27)$$

а вектор магнитной индукции $\vec{B}(\vec{r})$ вычисляется как

$$\vec{B}(\vec{r}) = \vec{B}_0(\vec{r}) - \frac{\mu_0}{2\pi} \sum_{i=1}^M (\sigma_i^- - \sigma_i^+) \int_{S_i} \varphi(\vec{r}') n_i(\vec{r}') \times \frac{\vec{r}' - \vec{r}}{|\vec{r}' - \vec{r}|^3} d\vec{r}', \quad \vec{r}' \in S_i \quad (29)$$

где $\varphi_0(\vec{r})$ – электрический потенциал источника в бесконечной среде с удельной проводимостью σ_0 , $\vec{B}_0(\vec{r})$ – вектор магнитной индукции источника, σ_i^- и σ_i^+ – удельная проводимость среды внутри и снаружи поверхности S_i , $\vec{n}_i(\vec{r}')$ – единичный вектор, перпендикулярный поверхности S_i в каждой ее точке и направленный наружу. В общем случае $\varphi_0(\vec{r})$ и $\vec{B}_0(\vec{r})$ вычисляются следующим образом

$$\varphi_0(\vec{r}) = \frac{1}{4\pi\sigma_0} \int \frac{\vec{j}^p(\vec{r}') \cdot (\vec{r} - \vec{r}')}{|\vec{r} - \vec{r}'|^3} dV' \quad \text{и} \quad \vec{B}_0(\vec{r}) = \frac{\mu_0}{4\pi} \int \frac{\vec{j}^p(\vec{r}') \times (\vec{r} - \vec{r}')}{|\vec{r} - \vec{r}'|^3} dV', \quad (29)$$

а для точечного токового диполя как

$$\varphi_0(\vec{r}) = \frac{d \cdot (\vec{r} - \vec{r}_{dip})}{4\pi\sigma_0 |\vec{r} - \vec{r}_{dip}|^3} \quad \text{и} \quad \vec{B}_0(\vec{r}) = \frac{\mu_0 d \cdot (\vec{r} - \vec{r}_{dip})}{4\pi |\vec{r} - \vec{r}_{dip}|^3} \quad (30)$$

Разобьем поверхности S_i на N_{S_i} треугольных элементов $\Delta_{j,i}$, и представим поверхностные интегралы в формуле (27) в виде суммы интегралов по ним. Представим функции $\varphi(\vec{r})$ в виде $\varphi(\vec{r}) = \sum_k^{S_i} V_k^i h_k(\vec{r})$, где V_k^i – неизвестные коэффициенты, а $h_k(r)$ – некоторые известные базисных функций $h_k(r)$. Причем базисные функции выбираются таким образом, что $h_k(r) \neq 0$ для \vec{r} , находящихся в пределах k -го треугольного элемента, и $h_k(r) = 0$ для остальных \vec{r} . Тогда уравнение (27) преобразуется к виду

$$\varphi(\vec{r}) = \frac{2\sigma_0}{\sigma_k^- + \sigma_k^+} \varphi_0(\vec{r}) + \frac{1}{2\pi} \sum_{i=1}^M \frac{\sigma_i^- - \sigma_i^+}{\sigma_k^- + \sigma_k^+} \sum_{j=1}^{N_{S_i}} \sum_{k=1}^{N_{S_i}} V_k^i \int_{\Delta_{j,i}} h_k(\vec{r}') \frac{\vec{r}' - \vec{r}}{|\vec{r}' - \vec{r}|^3} d\vec{r}'. \quad (31)$$

Интегралы в уравнении (31) могут быть вычислены аналитическим способом, а оно само преобразуется в систему линейных алгебраических уравнений с неизвестными V_k^i . Тем самым, задача сводится к выбору оптимального числа треугольных элементов для каждой поверхности, определению наиболее подходящих базисных функций $h_k(r)$ и нахождению эффективного метода решения большой системы линейных уравнений (подробнее см., Barnard, et al., 1967b, He, et al., 1987, Hamainen, Sarvas, 1989, Meijs, et al., 1989, de Munck, 1992, Fuchs, et al., 1998, Gencer, Tanzer, 1999, Frijns, et al., 2000, Ermer, et al., 2001, Akalin-Acar, Gencer, 2004, Gencer, Akalin-Acar, 2005, Ткаченко и др., 2008).

В методе граничных элементов предполагается, что удельная проводимость однородна и изотропна в пределах одной области мозга. Но анизотропия удельной проводимости может быть присуща как для белого

вещества мозга, в котором аксоны расположены параллельно друг другу (по крайней мере, в пределах небольшой области), так и для пазух и утолщений черепа. Метод конечных элементов и метод конечных разностей позволяют учитывать возможную анизотропию удельной проводимости.

В методе конечных элементов численным способом решается дифференциальное уравнение (20). При этом все пространство головы разбивается на небольшие объемные элементы, например, тетраэдры, прилежащие друг к другу. Считается, что на плоскостях соприкосновения элементов выполняются следующие граничные условия:

1) Вытекающий из одного элемента ток равен току, втекающему в прилежащий элемент: $\vec{j}_1 \cdot \vec{e}_n = \vec{j}_2 \cdot \vec{e}_n$ или $(\sigma_1 \nabla \varphi_1) \cdot \vec{e}_n = (\sigma_2 \nabla \varphi_2) \cdot \vec{e}_n$, где e_n – единичный вектор, перпендикулярный поверхности соприкосновения.

2) На границе головы считается, что $\vec{j}_1 \cdot \vec{e}_n = 0$ или $(\sigma_1 \nabla \varphi_1) \cdot \vec{e}_n = 0$.

3) Потенциал на границе областей не имеет разрыва: $\varphi_1 = \varphi_2$.

Точные формулы для вычисления могут быть найдены в литературе (He, et al., 2002, Schimpf, et al., 2002, Wolters, et al., 2002, 2004). Однако необходимо отметить, что подобно методу граничных элементов решение сводится к системе линейных алгебраических уравнений.

В методе конечных разностей (Marino, et al., 1993, Laarne, et al., 1995, 2000a, 2000b, Lemieux, et al., 1996, Saleheen, Kwong, 1997, Neilson, et al., 2005, Hallez, et al., 2005), частные производные в уравнении (20) заменяются разностными схемами. В этом случае на пространство головы накладывається сетка, затем для каждого узла сетки записывается разностное уравнение в соответствии с уравнением (20), далее учитываются граничные условия, в результате получается система линейных алгебраических уравнений, решая которую, в ответе получают приближенные значения решений в узлах.

Недостатком двух последних методов является то, число линейных алгебраических уравнений в системах очень большое, и для их решения требуются значительные вычислительные мощности и временные затраты.

2.3.3 Обратная задача.

Для решения обратной задачи, обычно, используются два основных подхода: параметрический и непараметрический.

2.3.3.1 Параметрические методы.

В параметрическом подходе предполагается, что пространственное распределение потенциалов на скальпе приблизительно описывается с помощью небольшого числа локальных дипольных источников. Но необходимо сразу подчеркнуть, что такое приближение неадекватно, если одновременно активируется большая сеть нейронов, охватывающая значительную область пространства мозга.

Предположим, что существует несколько локальных дипольных источников с неизвестными дипольными моментами \vec{d}_i и координатами \vec{r}_{dip_i} . В этом случае уравнение (16) представляет собой систему нелинейных уравнений. Ее решение может быть найдено **методом наименьших квадратов**, в котором для всех возможных значений параметров \vec{r}_{dip_i} и \vec{d}_i отыскивается минимум следующей целевой функции:

$$J(\{\vec{r}_{dip_i}, \vec{d}_i\}) = \sum (X - G(\{\vec{r}_i, \vec{r}_{dip_j}\})D)^2 \equiv \|X - GD\|_F^2. \quad (32)$$

Поиск минимума целевой функции может быть выполнен методами градиентного спуска или симплекс-методом (Васильев, 2002).

Можно построить, по крайней мере, две различные модели дипольных источников. В простейшем случае параметры одного или нескольких дипольных источников определяют для каждого момента времени в отдельности. Такие модели называются «моделями движущихся диполей», поскольку их оптимальная локализация ничем не ограничена и может изменяться при переходе от одного момента времени к другому (Гнездицкий, и др., 1981а, 1981б., Wood, 1982). Несмотря на простоту подобных моделей, они широко используются для локализации источников различных мозговых сигналов (см., например, Фролов и др., 1998, 2005, Шевелев и др., 2002, 2008,

Барк и др., 2005, Верхлютов и др., 2006, Михайлова и др., 2006, 2007). Возможности и ограничения этого подхода подробно рассмотрены в книге В.В Гнездицкого (Гнездицкий, 2004). Альтернативным способом является оценка параметров моделей одновременно для всего интервала, так называемый, пространственно-временной подход. В нем предполагается, что пространственное положение дипольных источников \vec{r}_{dip_i} сохраняется во времени, а изменяются модули векторов дипольных моментов d_i , и, возможно, их направления \vec{e}_i (Scherg, Von Cramon, 1985, 1986a, Scherg, 1990, Scherg, Picton, 1991, Scherg, Ebersole, 1993, Scherg, Berg, 1996, Scherg, et al., 1999, Scherg, et al., 2002). Этот вид моделей, получивший название Brain Electrical Source Analysis (BESA), стал весьма популярен и часто используется для локализации источников в исследованиях ВП.

Непосредственное использование метода наименьших квадратов может приводить к ряду серьезных проблем, так как при определении параметров модели, состоящей из нескольких диполей, а также при значительном уровне шума в записи ЭЭГ или ВП, целевая функция $J(\{\vec{r}_{dip_i}, \vec{d}_i\})$ может иметь несколько локальных минимумов. Поэтому алгоритмы направленного поиска экстремумов (например, градиентного спуска) могут останавливаться при нахождении какого-либо локального минимума и не достигать оптимального решения. Чтобы исключить такую возможность, обычно, выполняется многократный поиск оптимальных параметров с различными начальными условиями, или используются алгоритмы прямого поиска глобального минимума во всем диапазоне возможных параметров. Но даже в этом случае при наличии шума глобальный минимум целевой функции может не соответствовать истинной локализации и ориентации дипольных источников.

Другим серьезным недостатком является необходимость определить число источников в модели, которое, как в большинстве случаев заранее неизвестно. Поэтому при практическом применении этого метода число

источников в модели варьируется и подбирается, исходя из критерия точности моделирования пространственного распределения потенциалов.

Для решения указанных выше проблем были предложены другие алгоритмы оценки параметров дипольных источников, такие как, MUSIC – Multiple Signal Classification (Moshier, et al., 1992), и его последующие модификации: R-MUSIC – recursive MUSIC (Moshier, Leahy, 1998) и RAP-MUSIC – recursively applied and projected MUSIC (Moshier, Leahy, 1999), ставшие, по-видимому, наиболее известными параметрическими методами локализации источников МЭГ. Также был предложен ряд модификаций этого алгоритма, позволяющих учесть пространственную корреляцию фоновой активности мозга (Sekihara, et al., 1997, Sekihara, et al., 1999a), точнее локализовать близко расположенные (Xu, et al., 2004) или сильно коррелированные (Zhang, et al., 2013) источники, определить источники для выбранного диапазона частот (Sekihara, et al., 1999b, 2000) или выявить источники, которые были неактивны при контрольных условиях, но активизируются при выполнении задания (Ermer, et al., 2000).

Другая группа методов локализации источников, объединенная общим названием **«формирование диаграммы направленности»** или «beamforming», базируется на принципиально другом подходе (Fuchs, 2007, Quraan, 2011). В этом подходе подбирается пространственный фильтр (матрицу $W(\vec{r}_s)$ порядка $3 \times N$, если ориентация дипольного момента источника неизвестна), применяя который к наблюдаемым сигналам $X(t)$, можно наилучшим образом выделить активность, генерируемую в некоторой области мозга с координатами \vec{r}_s . Тогда сигналы от источника, находящегося в интересующей области, могут быть вычислены как

$$\vec{S}(t) = W^T(\vec{r}_s)X(t). \quad (33)$$

В идеальном случае пространственный фильтр должен с единичным усилением пропускать сигналы от мозговых источников, находящихся в небольшой окрестности δ точки с координатами \vec{r}_s , и полностью подавлять

другую активность. То есть такой фильтр должен удовлетворять следующим условиям (van Veen, et al., 1997):

$$W^T(\vec{r}_s)G(\vec{r}) = I, \quad |\vec{r}_s - \vec{r}| \leq \delta, \quad (34)$$

$$W^T(\vec{r}_s)G(\vec{r}) = 0, \quad |\vec{r}_s - \vec{r}| > \delta, \quad (35)$$

где $G(\vec{r}) = G(\vec{r}_i, \vec{r}_s)$ – передаточная матрица порядка $N \times 3$, а I – единичная матрица порядка 3×3 .

В реальности невозможно построить фильтр, который удовлетворял бы условиям (34-35). Поэтому подбираются фильтры, которые приблизительно удовлетворяют этому условию. Одним из способов формирования такого фильтра является метод «минимальной дисперсии с линейными ограничениями» (van Veen, et al., 1997), или «linearly constrained minimum varians», или LCMV, который минимизирует дисперсию на выходе фильтра. Иными словами, выбирается такая матрица $W(\vec{r}_s)$, при которой дисперсия $\vec{S}(t)$ будет минимальной:

$$\min_W tr(W^T(\vec{r}_s)C_x W(\vec{r}_s)), \quad (36)$$

где C_x – матрица ковариации наблюдаемых сигналов, а $tr()$ – след матрицы, а на матрицу $W(\vec{r}_s)$ накладываются дополнительные ограничения, например, условие, при котором сохраняется единичное усиление для сигнала, генерируемого в области интереса с координатами \vec{r}_s (van Veen, et al., 1997):

$$W^T(\vec{r}_s)G(\vec{r}_s) = I. \quad (37)$$

Решение задачи минимизации (36) при условии (37) приводит к следующему выражению:

$$W(\vec{r}_s) = [G^T(\vec{r}_s)C_x^{-1}G(\vec{r}_s)]^{-1} G^T(\vec{r}_s)C_x^{-1}. \quad (38)$$

Тогда для каждого момента времени, в соответствии с формулой (33), можно оценить сигнал источника с координатами \vec{r}_s и его мощность как

$$\text{var}(\vec{r}_s) = tr\left([W^T(\vec{r}_s)C_x^{-1}W(\vec{r}_s)]^{-1}\right). \quad (39)$$

Повторив эти вычисления для различных \vec{r}_s , получим пространственное распределение мощности сигналов, на котором максимумы будут соответствовать положению источников. В последующем было показано, что для локализации источников при наличии шума в записи сигналов лучше использовать отношение мощности источников к мощности шума (Robinson, Vrba, 1999, Vrba, Robinson, 2001)

$$\text{var}(\vec{r}_s) = \text{tr}\left(\left[W^T(\vec{r}_s)C_x^{-1}W(\vec{r}_s)\right]^{-1}\right) / \text{tr}\left(\left[W^T(\vec{r}_s)C_n^{-1}W(\vec{r}_s)\right]^{-1}\right), \quad (40)$$

где C_n – матрица ковариации шума. Хотя, по-видимому, могут быть предложены и более эффективные оценки (Huang, et al., 2004). Кроме того, показало, что эффективность этого метода может быть улучшена, если наблюдаемые сигналы $X(t)$ спроецировать на подпространство собственных векторов матрицы C_x (Sekihara, et al., 2001, 2002); или если вместо ограничений, накладываемых на матрицу $W(\vec{r}_s)$ в соответствии с формулой (37), использовать другие предположения (Greenblatt, et al., 2005, Sekihara, et al., 2005, Sekihara, Nagarajan, 2008).

К сожалению, этот подход имеет ряд ограничений. Во-первых, если источники сильно коррелированы во времени, то точность оценки их сигналов и локализации значительно уменьшается (см. Quraan, 2011 для обзора). Чтобы улучшить точность этих оценок, было предложено несколько модификаций данного метода (Herdman, et al., 2003, Huang, et al., 2004, Dalal, et al., 2006, Brookes, et al., 2007, Popescu, et al., 2008, Quraan, Cheyne, 2010, Zhang, Yao, 2010). Однако эти модификации в значительной степени зависят от предварительной информации о локализации коррелированных источников и вряд ли могут рассматриваться в качестве общего решения проблемы. Во-вторых, ограничением данного метода является то, что он не способен точно локализовать маломощный источник, если одновременно существует еще один значительно более мощный, даже в том случае, когда они некоррелированы (Quraan, 2011).

Исследовалась возможность использования искусственных нейронных сетей для решения задачи локализации источников (Abeyratne, et al., 1991, 2001, Kinouchi, et al., 1991, Sun, Sciabassi, 2000, Tun, et al., 2000, Van Hoey, et al., 2000, Sciabassi, et al., 2001, Robert, et al., 2002). Достоинством этого подхода является то, что после однократного обучения искусственной нейронной сети, используя синтезированные сигналы и модель их распространения в мозге, последующее использование данной сети для локализации источников не требует итеративных процедур. Но чтобы локализация источников выполнялась с приемлемой точностью, необходимо, чтобы модель мозга, и, соответственно, нейронная сеть, состояла из огромного числа объемных элементов, что может привести к значительным вычислительным проблемам.

Недавно предложен еще один перспективный подход (Somersalo, et al., 2003, Campi, et al., 2008, Mohseni, et al., 2008, 2009a, 2009b, Sorrentino, et al., 2009, Sorrentino, 2010, Pascarella, et al., 2010, Georgieva, et al., 2012, Sorrentino, et al., 2013), в основе которого лежит метод «частичного фильтра» (particle filter), известный также как последовательный метод Монте-Карло, используя который, оценивается апостериорная плотность вероятности параметров дипольных источников. Подробно данный подход изложен в ряде недавно вышедших статей (Sorrentino, 2010, Pascarella, Sorrentino, 2011, Sorrentino, et al., 2013). В сравнительном анализе эффективности данной группы методов и ряда других подходов, таких как RAP-MUSIC, beamforming и другие, было показано (Pascarella, et al., 2010, Sorrentino, et al., 2013), что первые имеют некоторые преимущества и в ряде случаев позволяют более точно определить локализацию источников. Но окончательную оценку эффективности и ограничений этого подхода, по-видимому, еще предстоит сделать.

2.3.3.2 Модели распределенных источников.

В непараметрическом подходе предполагается модель распределенных источников с фиксированными пространственными координатами, и, решая

соответствующие системы линейных уравнений (14) или (15), определяются дипольные моменты источников или их модули. Но чтобы определить локализации источников с приемлемой точностью, необходимо описать всю область мозга достаточно большим количеством пространственных элементов (несколько тысяч). Это количество, как правило, превосходит число датчиков ($P \gg N$), и такие системы линейных уравнений не имеют единственного решения. Чтобы его получить, необходимо определить дополнительные предположения относительно свойств источников и их пространственного распределения и переформулировать задачу.

Приблизительное решение систем линейных уравнениями (14) или (15) может быть получено с помощью метода Бекуса-Гильберта (см. Pascual-Marqui, 1999) или более общего метода WROP – Weighted Resolution Optimization (De Peralta-Menendez, et al., 1997). Но данное решение является приблизительным и, строго говоря, не удовлетворяет уравнению (14). Более того, если использовать эти методы в их первоначальной математической формулировке, ошибка локализации глубоко расположенных источников оказывается достаточно большой (Pascual-Marqui, 1999). Также предложены, по крайней мере, две модификации метода WROP, так называемый, метод LAURA – Local autoregressive average (Grave de Peralta Menenedez, Gonzalez Andino, 1998, 2002, Grave de Peralta Menenedez, et al., 2004), и метод EPI-FOCUS (Grave de Peralta Menendez, et al., 2001, Lantz, et al., 2001). Последний из них предназначен для локализации единичного источника. Преимуществом этих методов является то, что используемые ими дополнительные ограничения основаны на физических законах распространения электромагнитных полей.

Другое решение некорректно поставленной задачи данного вида можно получить, если использовать Байесов подход. Согласно Байесовскому решающему правилу, наилучшей оценкой для D будет та, которая наиболее вероятна, при условии, что имеются экспериментальные данные X . То есть

$$\hat{D} = \arg \max_D (P(D | X)) \quad (41)$$

где $P(D | X)$ – вероятности D при условии, что имеются данные X .

В соответствии с теоремой Байеса.

$$P(D | X) = \frac{P(X | D)P(D)}{P(X)}, \quad (42)$$

где $P(X | D)$ – вероятность данных X при условии, что имеется D , $P(D)$ – априорная вероятность D , которая определяется предварительными знаниями о его свойствах, $P(X)$ – вероятность данных X . Отметим, что знаменатель не зависит от D . Тогда

$$\hat{D} = \arg \max_D (P(X | D)P(D)) = \arg \max_D (\ln P(X | D) + \ln P(D)). \quad (43)$$

$P(X | D)$ является функцией правдоподобия, и если предположить, что данные ЭЭГ и МЭГ представляют собой сигналы мозга с аддитивным белым Гауссовым шумом, то она с точностью до нормирующего множителя может быть представлена в виде:

$$P(X | D) = \exp\left(-\frac{1}{2\sigma^2} \|X - GD\|_F^2\right) = \exp\left(-\frac{1}{2\sigma^2} \sum (X - GD)^2\right). \quad (44)$$

Можно предположить, что априорные знания о статистических свойствах D описываются экспоненциальной функцией, которая с точностью до нормирующего множителя может быть представлена в виде:

$$P(D) = \exp(-\alpha L(D)). \quad (45)$$

Тогда, объединяя формулы (43), (44) и (45), получим

$$\hat{D} = \arg \min_D \left(\|X - GD\|_F^2 + \lambda L(D) \right), \quad (46)$$

где $\lambda = 2\alpha\sigma^2$ – малый положительный параметр регуляризации, для оценки которого могут быть использованы различные методы (см., например, Grech, et al., 2008, Воскобойников, Мицель, 2012, для обзора).

Выбирая конкретный вид функции $L(D)$ в уравнении (46), который заранее неизвестен, можно получить различные решения обратной задачи. Рассмотрим кратко наиболее популярные.

«Решение минимальной нормы» («minimum norm solution» или MNE) может быть получено в том случае, когда используется регуляризация Тихонова или L_2 регуляризация (Тихонов, Арсенин, 1979), при которой

$$L(D) = \|D\|_F^2 = tr(DD^T). \quad (47)$$

Тогда решение уравнения (46) имеет вид

$$\hat{D}_{MNE} = G^T (GG^T + \lambda I)^{-1} X. \quad (48)$$

Но оказалось, что «Решение минимальной нормы» не является удовлетворительным, поскольку получаемые результаты локализации достаточно размытые и наблюдается смещение локализации глубоко расположенных источников в направлении к поверхности мозга (Jeffs, et al., 1987, Ahlfors, et al., 1992, Wang, et al., 1992, Gencer, Williamson, 1998).

«Взвешенное решение минимальной нормы» («weighted minimum norm solution» или WMNE) позволяет частично компенсировать описанные недостатки «решение минимальной нормы». В этом случае

$$L(D) = \|WD\|_F^2, \quad (49)$$

где W – матрица весов порядка $3P \times 3P$. Тогда решение имеет вид

$$\hat{D}_{WMNE} = (W^T W)^{-1} G^T (G(W^T W)^{-1} G^T + \lambda I)^{-1} X = W_a W_a^T G^T (G W_a W_a^T G^T + \lambda I)^{-1} X, \quad (50)$$

где $W_a = W^{-1}$.

Матрица весов W_a может быть выбрана на основе различных априорных предположений (Ioannides, et al., 1990, Fuchs, et al., 1999), например, $W_a = \Omega^{-1} \otimes I_3$, где \otimes – произведение Кронекера, I_3 – единичная матрица порядка 3, и Ω – диагональная матрица с элементами

$$\Omega_{j,j} = \sqrt{\sum_{i=1}^N \bar{g}(\vec{r}_i, \vec{r}_{dip_j}) \cdot \bar{g}^T(\vec{r}_i, \vec{r}_{dip_j})} \text{ для } j = 1, \dots, P.$$

Если наиболее предпочтительным будет пространственно сглаженное «решение минимальной нормы», то можно выбрать W как

$$W = B(\Omega \otimes I_3) \quad (51)$$

где B – дискретный оператор Лапласа. Данный алгоритм решения обратной задачи был назван LORETA – low resolution brain electromagnetic tomography (Pascual-Marqui, et al., 1994). Оценка \hat{D}_{LOR} вычисляется в соответствии с формулами (50) и (51). Но такое решение не подходит для определения координат локальных источников, поскольку результаты получаются размытыми (Grech, et al., 2008).

Алгоритм VARETA – variable resolution electrical tomography (Bosch-Bayard, et al., 2001) – это еще одно «взвешенное решение минимальной нормы». VARETA аналогичен LORETA, но отличается тем, параметр регуляризации λ зависит от пространственных координат элементов объема, то есть представляет собой диагональную матрицу Λ . Проверка алгоритма VARETA показала, что результаты локализации размыты, а для описания мозга требуется подробная сетка пространственных элементов (Fernandez-Bouzas, et al., 1999, Fernandez, et al., 2000, Bosch-Bayard, et al., 2001).

Наконец, пространственно гладкое решение можно получить, если матрица W – оператор градиента (Wang, et al., 1993), или если $L(D)$ – нелинейная функция от градиента D (Baillet, Garnero, 1997).

Сглаженное решение может быть неприемлемым, если для локализации источников требуется хорошее пространственное разрешение. Менее сглаженное решение обратной задачи можно получить, если использовать L_1 регуляризацию (Matsuura, Okabe, 1995, Uutela, et al., 1999, Fuchs, et al., 1999, Lin, et al., 2006). Решение уравнения (46) находится методами линейного программирования. Но практическое использование такого подхода ограничено, вследствие длительных вычислительных процедур.

Теперь предположим, что предпочтительным является решение, при котором распределение потенциалов на скальпе объясняется активностью

небольшого числа локальных источников. Иными словами, предположим, что матрица D разреженная, то есть большинство ее элементов равны нулю. Для получения такого решения был предложен итеративный алгоритм, названный FOCUSS – Focal underdetermined system solution (Gorodnitsky, et al., 1995, Gorodnitsky, Rao, 1997, Rao, Kreutz-Delgado, 1999, Rao, et al., 2003, Cotter, et al., 2005), в котором на каждом шаге k обновляются оценки матрицы $D(k)$ и $W(k)$ в соответствие с формулами (52) и (53)

$$\hat{D}(k) = W(k)W^T(k)G^T(GW(k)W^T(k)G^T + \lambda I)^{-1}X, \quad (52)$$

$$W(k) = W_a \text{diag} \left\{ \left\| \hat{D}_{i\cdot}(k-1) \right\|_2^{1-\frac{p}{2}} \right\}, \quad (53)$$

где $p \in [0,2]$, и $\left\| \hat{D}_{i\cdot}(k-1) \right\|_2 = \sqrt{\sum_{t=1}^T \hat{D}_{it}^2}$.

Алгоритм FOCUSS приводит к решению, эквивалентному использованию L_l регуляризации для $l \leq 1$ (Rao, Kreutz-Delgado, 1999), и он, по-видимому, работает оптимально при $p = 1$ (Ramirez, 2008), но, к сожалению, очень чувствителен к шумам (Ou, et al., 2009).

Также предложен алгоритм, объединяющий «Решение минимальной нормы» и алгоритм FOCUSS (Liu, et al., 2004). В этом случае на k -й итерации $W(k)$ вычисляется в соответствии с формулой

$$W(k) = W_a W(k-1) \text{diag} \{ D_i(k-1) \}, \quad (54)$$

а в качестве начального приближения используется $W(0) = \text{diag} \{ \hat{D}_{MNE} \}$. Аналогично можно объединить алгоритмы LORETA и FOCUSS (Xin, et al., 2002, Liu, et al., 2004) с начальным приближением $W(0) = \text{diag} \{ \hat{D}_{LOR} \}$.

Дальнейшая оптимизация этих алгоритмов может быть выполнена с помощью, так называемого, метода «сжатия» (shrinking method), в котором в ходе итеративной процедуры исключаются элементы объема, содержащие маломощные источники (Xin, et al., 2002, Liu, et al., 2004).

Ранее предполагалось, что ЭЭГ и МЭГ представляют собой сигналы мозга с аддитивным белым Гауссовым шумом. Теперь предположим, что Гауссов шум окрашен, то есть имеет автоковариацию, описываемую матрицей Σ_n . Тогда функцию правдоподобия можно представить в виде:

$$P(X | D) = \exp\left(-\frac{1}{2}\|X - GD\|_{\Sigma_n^{-1}}^2\right), \quad (55)$$

где $\|X - GD\|_{\Sigma_n^{-1}}^2 = \text{tr}((X - GD)^T \Sigma_n^{-1} (X - GD))$. Также предположим, что величины дипольных источников D имеют нормальное распределение с нулевым средним и ковариационной матрицей Γ , то

$$P(D) = \exp\left(-\frac{1}{2}\text{tr}(D^T \Gamma^{-1} D)\right). \quad (56)$$

Подставляя выражения (55) и (56) в формулу (47), получим

$$\hat{D} = \arg \min_D \left(\text{tr}((X - GD)^T \Sigma_n^{-1} (X - GD)) + \text{tr}(D^T \Gamma^{-1} D) \right). \quad (57)$$

Если Γ и Σ_n известны, то (см., например, Dale, Sereno, 1993) решение уравнения (57) имеет следующий вид:

$$\hat{D} = \Gamma G^T (G \Gamma G^T + \Sigma_n)^{-1} X = TX, \quad (58)$$

где

$$T = \Gamma G^T (G \Gamma G^T + \Sigma_n)^{-1}. \quad (59)$$

Если $\Gamma = I$ и $\Sigma_n = \lambda I$, уравнения (58) и (59) эквивалентны «решению минимальной нормы» (формула(48)).

Подставляя выражение (15) в формулу (58), получим:

$$\hat{D} = \Gamma G^T (G \Gamma G^T + \Sigma_n)^{-1} GD = RD, \quad (60)$$

где

$$R = TG = \Gamma G^T (G \Gamma G^T + \Sigma_n)^{-1} G. \quad (61)$$

В идеальном случае матрица $R = I$. Но, фактически, $R \neq I$, так как система уравнений (15) представляет собой некорректную поставленную задачу. Более того, матрица R является вырожденной, и для нее не

существует обратной матрицы. Поэтому точное преобразование оценки \hat{D} в истинное пространственное распределение источников D невозможно. Предлагаются следующие приближительные оценки матрицы обратной R .

В методе dSPM – dynamic statistic parametrical mapping (Dale, et al., 2000) предполагается, что $R^{-1} \approx \text{diag}\{v_1, v_2, \dots, v_{3p}\}$, где $v_i = 1/\sqrt{T_i C_n T_i^T}$, и C_n – оценка матрицы ковариации шума, которую можно получить, используя результаты измерений в отсутствии сигналов. Тогда D оцениваются как

$$\hat{D}_{dSPM} = \text{diag}\{v_1, v_2, \dots, v_{3p}\}TX. \quad (62)$$

То есть, предлагается для локализации источников использовать оценки их дипольных моментов, нормированные на шум. При этом, задавая матрицу ковариации сигналов Γ , имеется возможность учитывать априорные знания об источниках D (Dale, et al., 2000). Но оценки локализации источников, полученные этим методом, имеют систематическую ошибку, даже при очень низком шуме (Pascual-Marqui, et al., 2002).

В методе sLORETA – standardized low resolution brain electromagnetic tomography (Pascual-Marqui, 2002), во-первых, предполагается, что сигналы D и шум n независимы, $\Gamma = I$ и $\Sigma_n = \lambda H$, где H – оператор преобразования к среднему референту для ЭЭГ или $H = I$ для МЭГ. Тогда

$$\hat{D} = TX, \text{ где } T = G^T (GG^T + \lambda H)^{-1} \quad (63)$$

$$R = G^T (GG^T + \lambda H)^{-1} G. \quad (64)$$

Во-вторых, предполагается, что R является блочно-диагональной матрицей, у которой по диагонали для каждого l -го объемного элемента расположена матрица R_l порядка 3×3 , $l = 1, \dots, P$. Тогда для l -го объемного элемента мощность плотности токов рассчитывается в соответствие с формулой

$$\hat{D}_{sLOR,l} = \hat{D}_l^T R_l^{-1} \hat{D}_l, \quad (65)$$

где \hat{D}_l – вектор, элементами которого являются оценки трех проекций вектора дипольного момента для l -го объемного элемента.

Тестирование метода sLORETA показало, что для единичного источника, его локализация оценивается без смещения, и максимум мощности плотности токов с хорошей точностью соответствует пространственным координатам генератора сигнала (Pascual-Marqui, 2002, Grech, et al., 2008). Но если выполняется локализация нескольких источников одновременно, решение может получаться размытым (Liu, et al., 2005, Wipf, et al., 2010, Owen, et al., 2012a, 2012b), и положение максимума мощности плотности токов может не соответствовать ни одному из них.

Предложено несколько алгоритмов, чтобы хотя бы частично преодолеть это ограничение. SSLOFO – Standardized Shrinking LORETA-FOCUSS (Liu, et al., 2005) объединяет алгоритмы sLORETA, FOCUSS и метод «сжатия». ALF – Adaptive standardized LORETA/FOCUSS (Schimpf, et al., 2005) аналогичен SSLOFO, но, дополнительно, выполняет итеративный подбор оптимальных размеров объемных элементов для каждого из возможных источников. Наконец, eLORETA (Pascual-Marqui, 2007, Pascual-Marqui, et al., 2011), представляющий собой модификацию sLORETA. Он, аналогично WMNE, находит «взвешенное решение», причем оценка матрицы W вычисляется с помощью итеративного алгоритма.

Теперь рассмотрим случай, когда параметры Γ и Σ_n в уравнении (57) неизвестны, и необходимо получить их оценки, используя результаты измерений. Найти решение подобной задачи в общем виде достаточно сложно, поэтому параметры Γ и Σ_n оцениваются независимо. Обычно предполагается, что ковариационная матрица шума Σ_n известна и постоянна, и задача сводится к оценке ковариационной матрицы сигналов Γ .

Предлагаются различные способы решения данной задачи, основанные на эмпирических Байесовских оценках (Sahani, Nagarajan, 2004, Phillips, et al., 2002, 2005, Mattout, et al., 2006, Nummenmaa, et al., 2007, Zumer, et al., 2007, Friston, et al., 2008, Kiebel, et al., 2008). Детальное обсуждение особенностей этих подходов можно найти в обзорах (Wipf, et al., 2007, Wipf, Nagarajan,

2009). Для упрощения задачи предполагается, что ковариационная матрица сигналов Γ в уравнении (56) может быть представлена в виде.

$$\Gamma = \sum_{i=1}^{d_\gamma} \gamma_i C_i, \quad (66)$$

где C_i – базовые матричные компоненты, которые известны, в $\gamma = [\gamma_1, \dots, \gamma_{d_\gamma}]'$ – вектор неизвестных неотрицательных параметров. Тогда задача сводится к оценке величины параметров γ_i . Такая форма представления ковариационной матрицы сигналов Γ очень гибкая и охватывает широкое множество разнообразных моделей источников. Предлагаются различные варианты выбора множества матричных компонент $\{C_1, \dots, C_{d_\gamma}\}$, либо основываясь на априорных предположениях относительно свойств источников, либо исходя из общих математических соображений (Friston, et al., 2002, 2008, Phillips, et al., 2002, 2005, Mattout, et al., 2006, Henson, 2010). Но оптимальный выбор этих матричных компонент, по-видимому, зависит от специфики конкретной задачи и представляет собой компромисс между слишком упрощенным и избыточно подробным описанием матрицы Γ (см. Wipf, et al., 2007, Wipf, Nagarajan, 2009 для обсуждения).

Байесовская оценка γ может быть получена, решая уравнение

$$\hat{\gamma} = \arg \max_{\lambda} (P(\gamma | X)) = \arg \max_{\lambda} (P(X | \gamma)P(\gamma)). \quad (67)$$

Функция правдоподобия $P(X | \gamma)$, может быть записана в виде

$$P(X | \gamma) = \int P(X | D)P(D | \gamma)dD \sim \exp\left(-\frac{1}{2} X^T \Sigma_b X\right), \quad (68)$$

где

$$\Sigma_b = \Sigma_n + G\Gamma G^T = \Sigma_n + G \sum_{i=1}^{d_\gamma} \gamma_i C_i G^T = \Sigma_n + \sum_{i=1}^{d_\gamma} \gamma_i \tilde{G}_i \tilde{G}_i^T, \quad (69)$$

где $\tilde{G}_i \tilde{G}_i^T = G C_i G^T$ имеет ранг $r_i \leq N$.

Тогда задача оценки параметров γ сводится к нахождению минимума целевой функции $J(\gamma)$, которая может быть записана в виде

$$J(\gamma) = -2 \ln P(X | \lambda) = \ln |\Sigma_b| + \text{tr}(X^T \Sigma_b^{-1} X). \quad (70)$$

Используя различные подходы к решению этой задачи (см. Maskay, 1992, Tipping, 2001, Sato, et al., 2004, Wipf, et al., 2007, Wipf, Nagarajan, 2009), предложен ряд итеративных алгоритмов для оценки параметров γ :

$$1. \gamma_i^{(k+1)} = \frac{1}{r_i T} \left\| \gamma_i^{(k)} \tilde{G}_i^T (\Sigma_b^{(k)})^{-1} X \right\|_F^2 + \frac{1}{r_i} \text{tr} \left[\gamma_i^{(k)} I - \gamma_i^{(k)} \tilde{G}_i^T (\Sigma_b^{(k)})^{-1} \tilde{G}_i \gamma_i^{(k)} \right], \quad (71)$$

$$2. \gamma_i^{(k+1)} = \frac{\gamma_i^{(k)}}{T} \left\| \tilde{G}_i^T (\Sigma_b^{(k)})^{-1} X \right\|_F^2 \left(\text{tr} \left[\tilde{G}_i^T (\Sigma_b^{(k)})^{-1} \tilde{G}_i \right] \right)^{-1}, \quad (72)$$

$$3. \gamma_i^{(k+1)} = \frac{\gamma_i^{(k)}}{\sqrt{T}} \left\| \tilde{G}_i^T (\Sigma_b^{(k)})^{-1} X \right\|_F^2 \left(\text{tr} \left[\tilde{G}_i^T (\Sigma_b^{(k)})^{-1} \tilde{G}_i \right] \right)^{-1/2}. \quad (73)$$

где $\| \cdot \|_F$ – норма Фробениуса, $\|Z\|_F = \sqrt{\text{tr}(Z^T Z)}$.

Последующее тестирование этих алгоритмов показало, что они имеют плохую сходимость, и недостаточно эффективны, если необходимо получить оценки локализации источников, имеющих сложную конфигурацию корреляционных связей, неизвестную ориентацию, и на активность которых наложен дополнительный шум (Phillips, et al., 2005, Mattout, et al., 2006, Wipf, Nagarajan, 2008, Wipf, et al., 2009, 2010).

Недавно разработан алгоритм *Champagne*, позволяющий, как утверждают авторы, получить более надежное решение задачи локализации источников (Wipf, et al., 2009, 2010). Предполагается, что ковариационная матрица сигналов Γ представляет собой блочную диагональную матрицу, у которой по диагонали для каждого объемного элемента мозга расположена матрица Γ_i порядка 3×3 , $i = 1, \dots, P$. Иными словами, предполагается, что источники взаимно некоррелированы. Но авторы подчеркивают, что алгоритм *Champagne* мало чувствителен к нарушению данного предположения и гарантированно отыскивает минимум целевой функции даже в случай коррелированных источников. Кратко рассмотрим алгоритм *Champagne* (подробнее см. Wipf, et al., 2010).

Целевая функция (70) записывается в эквивалентной форме

$$J(\gamma) = -2 \ln P(X | \lambda) = \ln |\Sigma_b| + \text{tr}(C_x \Sigma_b^{-1}), \quad (74)$$

где $C_x = XX^T / T$ – ковариационная матрица регистрируемых сигналов, $\Sigma_b = \Sigma_n + GG^T$. Считается, что Σ_n является известной и постоянной. Ее оценка может быть получена, используя результаты измерений, в которых отсутствовали сигналы от источников, например, в записи ВП в интервале перед стимулом (Nagarajan, et al., 2007, Zumer, et al., 2007, Wipf, et al., 2010, Song, et al., 2011). Поиск минимума функции $J(\gamma)$ относительно параметров Γ_i выполняется с помощью итеративной процедуры, на $k+1$ -м шаге которой вычисляется $\Gamma_i(k+1)$ в соответствие с формулой:

$$\Gamma_i(k+1) = Z_i^{-1/2} (Z_i^{1/2} Y_i Y_i^T Z_i^{1/2})^{1/2} Z_i^{-1/2}, \quad (75)$$

где $Y_i = \Gamma_i(k) G_i^T \Sigma_b^{-1} X$, $Z_i = G_i^T \Sigma_b^{-1} G_i$, и $\Sigma_b = \Sigma_n + G\Gamma(k)G^T$.

Тестирование алгоритма *Champagne* показало (Wipf, et al., 2010, Song, et al., 2011, Owen, et al., 2012a, 2012b), что он, действительно, позволяет успешно определить пространственное положение небольшого числа (до 10) локальных источников, независимо от того, являются они коррелированными или нет. Но точность локализации снижалась при увеличении числа источников, уменьшении количество датчиков (электродов), ухудшении соотношения сигнал-шум, и если источники были распределенными или находились в глубине мозга. В целом, эти результаты показали, что алгоритм *Champagne* более эффективен по сравнению с рядом других аналогичных методов, но его точность, по-видимому, может считаться приемлемой только при локализации небольшого числа источников: от 1 до 3.

В описанных выше непараметрических методах накладываются ограничения только на свойства пространственного распределения источников, такие как гладкость или разреженность, и в этих случаях восстановленная динамика активации источников в значительной степени зашумлена (см., например, Owen, et al., 2012b). Рядом автором предлагается использовать дополнительные ограничения на свойства динамики активации

источников (Sato, et al., 2004, Nummenmaa, et al., 2007, Trujillo-Barreto, et al., 2008, Bolstad, et al., 2009, Ou, et al., 2009, Tian, Li, 2011, Tian, et al., 2012, 2013), чтобы получать более гладкие решения. В частности, предлагается использовать L_1 регуляризацию пространственного распределения D для получения решений, состоящих из относительно локальных источников, тогда как динамика их активации сглаживается с помощью L_2 регуляризации во временной области (Ou, et al., 2009, Tian, Li, 2011, Tian, et al., 2012, 2013). Как правило, одновременное использование L_1 и L_2 регуляризации, приводит к значительным вычислительным трудностям. Тем не менее, недавно был опубликован относительно эффективный алгоритм (Tian, et al., 2012, 2013), названный TWR – «Two-Ways Regularization», способный удовлетворительно определять локализацию и восстанавливать динамику их активации. К сожалению, тестирования алгоритма TWR выполнено только для синтезированных данных с небольшим числом локальных источников (от 1 до 4). По-видимому, необходимо провести дополнительное тестирование, используя более сложные пространственные конфигурации источников и реальные данные.

2.3.4 Другие приближенные решения.

Несмотря на значительный прогресс в области разработки методов локализации источников, окончательное решение, по-видимому, еще не получено. Большинство рассмотренных выше методов имеет существенные ограничения. Некоторые авторы полагают, что если учитывать конкретную специфику задачи, то можно подобрать подходящий метод локализации источников (см., например, Michel, et al., 2004, Ramirez, 2008). Тем не менее, другие исследователи полагают, что точность имеющихся методов недостаточна, и предлагают другие приближенные решения этой проблемы.

Одним из популярных методов является оценка, так называемой, «плотности источника тока» – «current source density» или CSD.

Первоначально данный метод был предложен для исследования активности нервных клеток с помощью микроэлектродной техники (см. Chen, et al., 2011 для обзора), и в дальнейшем был адаптирован для ЭЭГ (Hjorth, 1975, 1980). Физические принципы, лежащие в основе метода оценки «плотности источника тока» подробно рассматриваются в работах Николсона (Nicholson, 1973, Nicholson, Freeman, 1975). Согласно уравнению (20) (см. выше) плотность тока источника описывается формулой $\nabla \cdot \sigma(\vec{r})\nabla\varphi(\vec{r}) = \nabla \cdot \vec{j}^P(\vec{r})$, где $\vec{j}^P(\vec{r})$ – вектор плотности тока первичных источников. Если предположить, что удельная проводимость $\sigma(\vec{r})$ однородна и изотропна, то

$$\nabla \cdot \vec{j}^P(\vec{r}) = \sigma\Delta\varphi(\vec{r}), \quad (76)$$

где Δ – оператор Лапласа. Поскольку первичных источников тока внутри кожи головы и черепа не существует, то $\nabla \cdot \vec{j}^P(\vec{r}) = 0$. Выберем ортогональную систему координат (x, y, z) в точке на поверхности головы с координатами \vec{r} так, что ось z направлена перпендикулярно к поверхности головы. Тогда составляющую тока, текущего от мозговых источников через кожу и кость, можно оценить (Nunez, Srinivasan, 2006) как

$$I_{CSD}(\vec{r}) \equiv \frac{\partial \vec{j}_z^P(\vec{r})}{\partial z} = -\left(\frac{\partial \vec{j}_x^P(\vec{r})}{\partial x} + \frac{\partial \vec{j}_y^P(\vec{r})}{\partial y} \right) = -\sigma \left(\frac{\partial^2 \varphi(\vec{r})}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 \varphi(\vec{r})}{\partial y^2} \right), \quad (77)$$

где $I_{CSD}(\vec{r})$ – плотности источника тока, или CSD. Иными словами, считается, что плотность источника тока равна поверхностному Лапласиану пространственного распределения потенциала на скальпе.

Предложен ряд методов для оценки CSD, в основе которых лежат алгоритмы интерполяции пространственного распределения потенциалов на скальпе, и используется либо сферическая (Perrin, et al., 1989, 1990, Yao, 2002a, 2002b), либо реалистическая формы головы (Perrin, et al., 1987, Babiloni, et al., 1996, He, et al., 2001). Оценка эффективности данного метода показала, что пространственное распределение CSD более локальное, по сравнению с распределением потенциалов на скальпе (Tenke, Kayser, 2005,

Ferree, 2006, Nunez, Srinivasan, 2006). Причем достаточно точные оценки CSD могут быть получены даже в случае относительно небольшого числа электродов (Kayser, Tenke, 2006a, 2006b). Важным свойством CSD является его независимость от электрической активности, регистрируемой референтным электродом. Но также были предложены альтернативные подходы для компенсации влияния активности референта (Yao, 2001, Zhai, Yao, 2004, Yao, et al., 2005, 2007, Ranta, et al., 2010). Ограничением метода оценки CSD является то, что такое преобразование регистрируемых на скальпе потенциалов приводит к подавлению медленно изменяющихся пространственных составляющих сигнала (Hjorth, 1980).

С другой стороны, хорошо известно, что при распространении мозговых сигналов от их источников через кости черепа и другие ткани головы происходит значительное искажение (размытие) исходной картины пространственного распределения электрической активности клеток мозга. Для устранения этого эффекта был предложен, так называемый, «метод устранения размытости» («deblurring technique»), позволяющий восстановить исходное пространственное распределение электрического потенциала на верхнелатеральной поверхности коры головного мозга, используя записи ЭЭГ (Gevins, et al., 1991, 1994, 1999, Le, Gevins, 1993, Gevins, 1998). Данный метод основан на решении дифференциального уравнения (20), используемого для описания распространения потенциалов через кость и кожу головы. Поскольку ток не распространяется за пределы головы, граничные условия на поверхности скальпа выбираются следующими:

$$\sigma(\vec{r})\nabla\varphi(\vec{r})\cdot\vec{n} = 0, \quad (78)$$

где \vec{n} – единичный вектор, перпендикулярный поверхности головы. А со стороны внутренней поверхности костей свода черепа считается, что

$$\varphi(\vec{r}) = G(\vec{r}), \quad (79)$$

где $G(\vec{r})$ – функция распределения потенциалов на верхнелатеральной поверхности коры головного мозга, которая оценивается, с помощью метода

конечных элементов. При этом используется реалистическая модель головы, состоящая из слоев кости и кожи, построенная с помощью данных МРТ.

Исходя из постановки задачи, очевидно, что «метод устранения размытости» адекватен и, по-видимому, эффективен для локализации источников ЭЭГ, находящихся в пределах коры головного мозга, прилегающей к внутренней поверхности костей свода черепа. Однако с его помощью невозможно определить пространственные координаты источников, расположенных в глубине мозга.

2.3.5 В поисках упрощенного решения задачи локализации источников.

Как видно из представленного выше обзора методов решения обратной задачи, наибольшие проблемы возникают тогда, когда необходимо определить локализацию множества одновременно активирующихся и коррелированных источников. Было высказано предположение (Zhukov, et al., 2000), что данная задача может быть упрощена, если исходные данные ЭЭГ или МЭГ представить в виде множества независимых компонент. Тогда локализация источников может быть выполнена для каждой из компонент в отдельности. При этом могут быть использованы более простые модели эквивалентных источников, например, модель единичного точечного диполя. Это предположение было успешно подтверждено в задаче локализации источников эпилептиформной активности (Kobayashi, et al., 2002a, 2002b) и в дальнейшем данный подход оказался весьма популярным среди исследователей (см. Makeig, Onton, 2012). Но прежде чем приступить к обсуждению возможностей и ограничений данного подхода, необходимо более подробно рассмотреть математические основы методов разложения исходных данных на компоненты.

2.4 Слепое разделение источников.

Для сбора информации о физическом мире используются датчики для измерений и обнаружения сигналов. Очень часто датчики расположены на значительном расстоянии от источников сигналов. При этом если в окружающей среде существует сразу несколько источников одновременно, то их сигналы будут распространяться и интерферировать. В результате датчики будут регистрировать смесь сигналов от разных источников. Эта ситуация характерна для исследований с регистрацией ЭЭГ, в которых электроды, расположенные на скальпе, регистрируют взвешенную сумму электрической активности различных областей мозга. При этом фундаментальной задачей научных исследований является регистрация и анализ сигналов исследуемых источников, которые в таких условиях непосредственно не наблюдаются. И это, в свою очередь, приводит к проблеме разделения сигналов.

В последние десятилетия широкое развитие получили методы слепого разделения сигналов (Blind signal separation) или слепого разделения источников (Blind source separation). Задачей этих методов является восстановление непосредственно ненаблюдаемых сигналов от источников, используя только регистрируемые с помощью датчиков смеси сигналов. При этом физическая модель смешивания сигналов считается неизвестной, а о механизмах смешивания и о свойствах сигналов делаются минимальные предположения. Иными словами, имеется множество зарегистрированных с помощью датчиков сигналов $x(t) = \{x_1(t), \dots, x_N(t)\}^T$, при этом сигналы $x(t)$ представляют собой смесь непосредственно не регистрируемых сигналов $s(t) = \{s_1(t), \dots, s_M(t)\}^T$ в соответствии с формулой

$$x(t) = A(s(t)), \quad (80)$$

где A – некоторое неизвестное отображение $s(t)$ в $x(t)$, а t – время. Задача состоит в том, чтобы определить сигналы $s(t)$.

В общем случае такая задача является некорректно поставленной, и для ее решения необходимо сделать дополнительные предположения относительно A и $s(t)$. Рассматриваются различные модели смешивания сигналов, такие как линейные мгновенные смеси, линейные конволютивные смеси и нелинейные модели. Относительно сигналов $s(t)$ также делаются дополнительные предположения. Принципы и математические основы этих методов детально рассматриваются в подробных обзорах и монографиях (Hyvarinen, 1999, Hyvarinen, Oja, 2000, Hyvarinen, et al., 2001, Cichocki, Amari, 2004, Stone, 2004, Choi, et al., 2005, Cichocki, et al., 2009, Comon, Jutten, 2010, Naik, Kumar, 2011, Choi, 2012, Hyvarinen, 2013). Рассмотрим кратко некоторые из этих методов. Причем основной акцент будет сделан на их практическом применении для анализа ЭЭГ и МЭГ.

2.4.1 Линейная модель мгновенного смешивания.

В простейшем случае предполагается, что измеряемые величины $x(t) = \{x_1(t), \dots, x_N(t)\}^T$ представляют собой линейные комбинации неизвестных входных сигналов $s(t) = \{s_1(t), \dots, s_M(t)\}^T$, то есть

$$x_i(t) = \sum_{j=1}^M A_{ij} s_j(t), \quad (81)$$

где $i = 1, \dots, N$, N – число измеряемых сигналов, $j = 1, \dots, M$, M – число источников, и $t = 1, \dots, T$, T – размер выборки или длина временного ряда.

Альтернативные формулы, использующие матричную алгебру, следующие

$$x(t) = As(t) \quad (82)$$

$$X = AS, \quad (83)$$

где X – матрица исходных сигналов порядка $N \times T$, S – матрица неизвестных входных сигналов порядка $M \times T$, A – матрица смешивания порядка $N \times M$, элементы которой также считаются неизвестными. Столбцы матрицы смешивания A принято называть *топографиями компонент*.

Если $x_i(t)$ представляют собой сумму линейных комбинаций входных сигналов $s_j(t)$ с аддитивным шумом, то модель имеет вид

$$X = AS + n, \quad (84)$$

где n – матрица случайного шума порядка $N \times T$.

В общем случае число источников M считается неизвестным. Если $M < N$, модель называется переопределенной, а если $M > N$ – недоопределенной. Недоопределенные модели довольно часто встречаются в практике, и для них разработаны специальные методы слепого разделения источников (см. Comon, Lathauwer, 2010 для обзора). Но они не будут рассматриваться в дальнейшем, так как, по-видимому, они не являются адекватными для анализа ЭЭГ и МЭГ. Ниже будут рассматриваться только те модели, для которых $M \leq N$.

Следует отметить, что модели (83) и (84) подобны уравнениям (15) и (16), используемым при решении обратной задачи (см. раздел 2.3). Иными словами, модель линейного мгновенного смешивания, по крайней мере, в первом приближении, адекватно описывает процессы распространения электрических и магнитных полей в головном мозге. Но есть одно существенное различие. При решении обратной задачи предполагается, что передаточная матрица G известна, и надо определить только сигналы D . Напротив, в случае слепого разделения источников считается, что A и $s_j(t)$ неизвестны, и необходимо их оценить. К сожалению, такая задача не имеет единственного решения, и чтобы его получить сделать дополнительные предположения относительно сигналов $s_j(t)$, такие как их статистическая независимость, некоррелированность и ряд других (см. Comon, Jutten, 2010).

Обычно, предполагается, что сигналы $s_j(t)$ являются *стационарными случайными процессами с нулевым средним*. Также часто предполагается, что сигналы $s_j(t)$ представляют собой *последовательность независимых одинаково распределенных случайных величин*. Иными словами, наличие

автокорреляции у сигналов $s_j(t)$ просто игнорируется. В методе анализа независимых компонент (independent component analysis), также делаются следующие предположения:

- (1) Сигналы $s_j(t)$ взаимно статистически независимы. Другими словами, плотность совместного распределения случайных величин $s_1(t), \dots, s_M(t)$ равна произведению плотностей их распределения, то есть

$$f_s(s_1, \dots, s_M) = \prod_{j=1}^M f_{s_j}(s_j) \quad (85)$$

- (2) Плотности распределения случайных величин $s_j(t)$ не являются Гауссовыми (не нормальными).
- (3) Матрица смешивания A является квадратной (т.е. $M = N$) и обратимой. Иными словами, существует *матрица разделения* $B = A^{-1}$. Тогда оценки сигналов могут быть вычислены, используя формулу

$$Y = BX. \quad (86)$$

Если эти предположения выполняются, то параметры модели, описываемой уравнением (83), могут быть определены (Comon, 1994, Eriksson, Koivunen, 2004), но матрицу смешивания A и сигналы $s_j(t)$, независимо от используемого алгоритма, можно оценить только с точностью до довольно тривиальных неопределенностей: порядка компонент, их знаков и масштабирующих коэффициентов. Иными словами, условие независимости сигналов $s_j(t)$ приводит к оценке матрицы разделения B , которая удовлетворяет равенству $BA = PD$, где P – произвольная матрица перестановки и D – произвольная диагональная матрица (Comon, 1994).

Адекватность модели независимых компонент для ЭЭГ и МЭГ критически рассматривалась во многих работах (James, Hesse, 2005, Onton, et al., 2006, Onton, Makeig, 2006, Congedo, et al., 2008, Makeig S., Onton, 2012). Кратко это может быть суммировано следующим образом:

Предположение о том, что ЭЭГ или МЭГ являются стационарными случайными процессами, безусловно, является приближением (см. раздел 2.1). Оно справедливо только в том случае, когда оцениваются какие-либо постоянные или медленно меняющиеся характеристики этих сигналов и игнорируются относительно быстрые переходные процессы. По-видимому, данное предположение может считаться приемлемым, если длительность записи достаточно велика, то есть, размер выборки T достаточно большой.

Предположение о том, что стационарный случайный процесс имеет нулевое среднее, можно считать справедливым, поскольку при записи ЭЭГ и МЭГ, как правило, используются фильтры высоких частот (ФВЧ), которые подавляют низкочастотные составляющие сигналов.

Предположение о том, сигналы $s_j(t)$ представляют собой *последовательность независимых одинаково распределенных случайных величин*, совершенно определено, не выполняется, поскольку последовательные значения ЭЭГ и МЭГ зависимы, и для этих процессов характерна автокорреляция очень высокого порядка. Фактически, если записи сигналов достаточно длинные, то нарушение данного предположения не является принципиальным. Но при небольшом размере выборки наличие автокорреляции может оказывать существенное влияние на точность оценки матрицы смешивания A и сигналов $s_j(t)$ (Sarela, Vigarito, 2003).

Предположение о том, что сигналы $s_j(t)$ взаимно статистически независимы, может быть принято только в первом приближении, и только в том смысле, что все многообразие феноменов, наблюдаемых в ЭЭГ или МЭГ, может быть смоделировано, по крайней мере, частично с помощью конечного и относительно небольшого числа независимых процессов.

Является ли плотность распределения случайных величин $s_j(t)$ не Гауссовой, априорно неизвестно. Но поскольку электрические процессы мозга имеют осцилляторные свойства, это вполне вероятно.

Последнее предположение о том, что матрица смешивания A является квадратной ($M = N$) и обратимой, кажется сомнительным. С одной стороны, источники сигналов ЭЭГ, по-видимому, пространственно разделены. Тогда вполне вероятно, что столбцы матрицы A (топографии компонент) являются линейно независимыми и она обратима. Но то, что эффективное число независимых источников обязательно должно быть равно числу электродов на скальпе, является маловероятным. Отсюда появляется необходимость оценки оптимального числа источников (см. раздел 2.4.4).

2.4.2. Предварительные преобразования данных.

Рассмотрим традиционно используемые этапы предварительной обработки данных, существующие во многих алгоритмах оценки матрицы A .

Во-первых, выполняется приведение данных к нулевому среднему значению. Выборочные средние значения определяются в виде

$$\bar{x}_i = \frac{1}{T} \sum_{t=1}^T x_i(t), \quad (87)$$

где $i = 1, \dots, N$. В случае стационарного и эргодического процесса величины \bar{x}_i представляют собой несмещенные оценки средних значений. Тогда, исходные последовательности отсчетов $x_i(t)$ удобно преобразовать в новые последовательности $\tilde{x}_i(t)$:

$$\tilde{x}_i(t) = x_i(t) - \bar{x}_i, \quad (88)$$

которые в дальнейшем используются для оценки матрицы смешивания A . Такое преобразование значительно упрощает алгоритмы оценки матрицы A . Но это не означает, что средние значения сигналов будут полностью потеряны, поскольку они могут быть оценены (с точностью до масштабирующих множителей) как $A^{-1} \bar{x}_i$.

Во-вторых, в случае переопределенной модели ($M < N$) исходные сигналы $x_i(t)$, $i = 1, \dots, N$ могут быть преобразованы к линейной комбинации

этих сигналов $z_i(t)$, $i = 1, \dots, M$ меньшей размерности. Для этого, используя сингулярное разложение, исходная матрица сигналов X порядка $N \times T$ может быть представлена как $X = U \Sigma V^T$, где U – ортогональная матрица порядка N , Σ – диагональная матрица порядка $N \times T$ с неотрицательными вещественными числами по диагонали, и V – ортогональная матрица порядка T . Предположим, что M первых собственных векторов матрицы U , соответствующих наибольшему сингулярному числу Σ_{ii} , имеют отношение к сигналам, а оставшиеся $N - M$ собственных векторов описывают шум. Тогда размерность исходных данных может быть уменьшена следующим способом. Выберем M собственных векторов матрицы U и образуем из них новую матрицу $\tilde{U} = \{U_1, \dots, U_M\}$ порядка $N \times M$. Тогда $z_i(t)$ могут быть вычислены как

$$Z = \tilde{U}^T X. \quad (92)$$

Полученные Z могут быть использованы для оценки матрицы смешивания \hat{A} порядка $M \times M$. Тогда для исходных сигналов X матрица смешивания A вычисляется как $A = \tilde{U} \hat{A}$, а матрица разделения B – как $B = \hat{A}^{-1} \tilde{U}^T = A^+$, где A^+ – псевдообратная матрица по Муру-Пенроузу для A .

При правильном выборе M , такое преобразование не только снижает размерность задачи без искажения исходных данных и уменьшает количество оцениваемых параметров, но и радикально улучшает соотношение сигнал-шум (подробнее см. Нуваринен, et al., 2001, Сичоски, Амари, 2004, Стоун, 2004). Но такой способ снижения размерности исходных данных будет эффективен только в том случае, если шум некоррелирован с сигналами, и соотношение сигнал-шум достаточно велико. Кроме того, когда число сигналов M априорно неизвестно, его выбор может оказаться нетривиальной проблемой (см. раздел 2.4.4).

В-третьих, для корректной работы ряда алгоритмов (см. раздел 2.4.3) необходимо выполнить, так называемое, «пространственное обеление»

(«spatial whitening») данных. В англоязычной литературе также широко используются термины «whitening», «prewhitening» или «sphering». Задача пространственного обеления исходного сигнала $x(t)$ заключается в том, чтобы найти *матрицу обеления* W такую, чтобы у сигналов $z(t)$, вычисленных по формуле

$$z(t) = Wx(t), \quad (90)$$

матрица их взаимной ковариации была бы единичной матрицей, то есть компоненты вектора $z(t)$ были бы некоррелированы и имели единичную дисперсию. Если выполнить такое преобразование, тогда исходное выражение (82) может быть записано в виде

$$z(t) = Qs(t), \quad (91)$$

где Q – унитарная матрица порядка N , которая по определению будет ортогональной (то есть $Q^{-1} = Q^T$), если все ее элементы вещественные.

Пространственное обеление исходных данных необходимо для алгоритмов, которые используют предположение, что матрица смешивания A является унитарной. Но данное преобразование также полезно для других алгоритмов, поскольку вычислительные процедуры становятся более эффективными и устойчивыми.

Оценка матрицы W может быть выполнена следующим образом. Пусть C_x – матрица взаимной ковариации сигналов $x(t)$, то есть

$$C_x = E[XX^T]. \quad (92)$$

Матрица взаимной ковариации сигналов симметричная и может быть приведена к виду $C_x = U\Lambda U^T$, где U – ортогональная матрица, столбцы которой содержат собственные векторы матрицы C_x , а Λ – диагональная матрица с собственными значениями матрицы C_x по диагонали. Тогда

матрица $W = \Lambda^{-\frac{1}{2}}U^T$, где $\Lambda^{-\frac{1}{2}} = \text{diag}\left\{\Lambda_{11}^{-\frac{1}{2}}, \dots, \Lambda_{nn}^{-\frac{1}{2}}\right\}$. Матрица W также

может быть вычислена с помощью сингулярного разложения исходной матрицы сигналов X :

$$W = \Sigma^+ U^T \quad (93)$$

где Σ^+ – псевдообратная матрица для матрицы Σ .

Если на сигналы накладывается аддитивный шум n , и ковариационная матрица шума C_n известна, то его влияние может быть устранено заменой ковариационной матрицы C_x на матрицу $C_x - C_n$. Но очень часто C_n неизвестна, поэтому шум может оказывать существенное влияние на алгоритмы, требующие пространственного обеления сигнала.

Наконец, в ряде случаев для оценки матрицы смешивания A используются не исходные данные $x(t)$, а результаты их преобразования. Используются различные формы частотно-временного представления исходных данных, такие как вейвлет-преобразование (Anemuller, et al., 2003), «локальное» преобразования Фурье (Nyvarinen, et al., 2010) и другие (см. Thirion-Moreau, Amin, для обзора). Также предлагается использовать сигналы, пропущенные через набор полосовых фильтров (Choi, et al., 2005).

2.4.3. Оценка матрицы смешивания

Для оценки матрицы смешивания A предложены различные алгоритмы. Теоретические предпосылки, лежащие в основе этих методов, подробно рассматриваются в работах ряда ведущих специалистов в области слепого разделения источников (Cardoso, 2010, Moreau, Comon, 2010, Pham, 2010, см. также Mohammad-Djafari, Knuth, 2010). Детальный анализ особенностей этих алгоритмов также представлен в недавно вышедших обзорах (Gribonval, Zibulevsky, 2010, Lathauwer, 2010, Thirion-Moreau, Amin, 2010, Yeredor, 2010, Zarzps, Nyvarinen, 2010). Рассмотрим кратко некоторые алгоритмы, которые часто обсуждаются в литературе и используются для анализа ЭЭГ и МЭГ.

2.4.3.1 Итеративные методы.

Во многих методах для оценки матрицы смешивания A используется итеративный алгоритм, с помощью которого ищется максимум или минимум некоторой целевой функции. Используются различные целевые функции, но все они относятся к одному классу, так называемых, *контрастов* (подробнее см. Moreau, Comon, 2010). Рассмотрим некоторые целевые функции.

Одним из широко используемых подходов является метод наибольшего правдоподобия. Для модели без шума, описываемой уравнением (83), логарифм функции правдоподобия T наблюдений вектора $x(t)$, $t = 1, \dots, T$ имеет следующий вид:

$$L(x | A) = \frac{1}{T} \sum_{t=1}^T \ln(f_s(A^{-1}x(t))) - \ln \|A\|, \quad (94)$$

где f_s – плотность совместного распределения случайных величин $s_1(t), \dots, s_M(t)$ и $\|A\|$ – модуль определителя матрицы A . Причем предполагается, что источники независимы, а, следовательно,

$$f_s(s_1, \dots, s_M) = \prod_{i=1}^M f_{s_i}(s_i), \text{ где } f_{s_i} \text{ – плотность вероятности источника } s_i(t).$$

Логарифм функции правдоподобия также может быть записан в виде:

$$L(x | B) = \frac{1}{T} \sum_{t=1}^T \ln(f_s(y(t))) + \ln \|B\|, \quad (95)$$

где $\|B\|$ – модуль определителя матрицы B . Тогда оценка матрицы B может быть получена, решая следующее уравнение

$$\hat{B} = \arg \max_B \left(\frac{1}{T} \sum_{t=1}^T \ln(f_s(y(t))) + \ln \|B\| \right). \quad (96)$$

Известно, что

$$\lim_{T \rightarrow \infty} (L(x | A)) = -D_{KL}(f_y | f_s) + C, \quad (97)$$

где C – константа, а $D_{KL}(f_y | f_s)$ – дивергенция Кульвака-Лейблера, и

$$D_{KL}(f_y | f_s) = \int f_y(u) \ln \frac{f_y(u)}{f_s(u)} du, \quad (98)$$

где f_y – плотность вероятности $y(t) = Bx(t)$. Тогда оценка B может быть получена путем отыскания минимума функции $D_{KL}(f_y | f_s)$.

Основываясь на принципе Infomax, была предложена (Bell, Sejnowski, 1995) еще одна целевая функция

$$J_{IM}(B) = H(r(Bx)) = H(r(y)), \quad (99)$$

где $r(y) = \{r_1(y_1), \dots, r_M(y_M)\}^T$ и $r_i(y_i)$ – некоторая нелинейная скалярная функция, а $H(y)$ – энтропия Шеннона

$$H(y) = - \int f_y(u) \ln f_y(u) du. \quad (100)$$

В дальнейшем была показана эквивалентность данного подхода и оценки максимального правдоподобия (Cardoso, 1997).

Можно показать (см., например, Comon, 1994, Choi, 2012), что если источники независимы, то оценка максимального правдоподобия эквивалентна минимизации взаимной информации $I(f_y)$ для величин $y(t) = Bx(t)$. Тогда целевая функция может быть следующей:

$$I(f_y) = D_{KL}\left(f_y \mid \prod_{i=1}^M f_{y_i}\right) = \int f_y(u) \ln \left[\frac{f_y(u)}{\prod_{i=1}^M f_{y_i}(u)} \right] du \quad (101)$$

или

$$I(f_y) = -H(y) + \sum_{i=1}^M H(y_i). \quad (102)$$

Предположим, что матрица взаимной ковариации C_x равна единичной матрице: $C_x = I$, то есть выполнено пространственное обеление входных данных. Тогда первый член уравнения (102) является константой по отношению к ортогональным вращениям, и можно показать (см., например, Comon, 1994, Choi, 2012), что

$$I^o(f_y) = -\sum_{i=1}^M J(y_i) + C, \quad (103)$$

где индекс « o » означает, что пространственное обеление входных данных является обязательным условием (в литературе такие целевые функции иногда называют «*ортогональными контрастами*»), C – константа, а $J(y)$ – так называемая, отрицательная энтропия («*negentropy*»), характеризующая степень отличия распределения случайной переменной от нормального распределения с нулевым средним и единичной дисперсией:

$$J(y) = H(y^G) - H(y). \quad (104)$$

Теперь рассмотрим некоторые итеративные алгоритмы, предложенные для получения оценки матрицы смешивания A или матрицы разделения B .

Используя принцип Infomax и решая уравнение

$$\hat{B} = \arg \max_B (J_{IM}(B)) = \arg \max_B (H(r(Bx))), \quad (105)$$

был получен следующий итеративный алгоритм (Bell, Sejnowski, 1995), который в литературе обычно называют «*Infomax*»

$$B(k+1) = B(k) + \mu \left\{ \varphi_{IM}(y)x^T + (B^T(k))^{-1} \right\}, \quad (106)$$

где $\varphi_{IM}(y) = \{ \varphi_{IM_1}(y_1), \dots, \varphi_{IM_M}(y_M) \}^T$ и

$$\varphi_{IM_i}(y_i) = (\ln r'_i(y_i))'. \quad (107)$$

Первоначально предлагалось в качестве $r_i(y_i)$ использовать логистическую функцию

$$r_i(y_i) = \frac{1}{1 + e^{-y_i}}. \quad (108)$$

В данной реализации алгоритма требуется вычисление обратной матрицы на каждом шаге итерации, что может являться существенной проблемой в случае большого числа источников M , поскольку, вследствие погрешностей вычислений и наличия шумов в исходных сигналах, определитель матрицы $B(k)$ может оказаться близким к нулю. Кроме того,

эффективность данного алгоритма также зависит от того, насколько хорошо функции $r'_i(y_i)$ соответствуют плотностям вероятности источников.

Эквивалентный, но более эффективный алгоритм был получен при решении уравнения (96), который в англоязычной литературе обычно называется «*natural gradient*» или «*relative gradient*» (Amari, et al., 1996, Amari, 1998). В этом случае оценка максимального правдоподобия матрицы B может быть вычислена с помощью следующей итеративной процедуры

$$B(k+1) = B(k) + \mu \{I + \varphi(y)y^T\} B(k), \quad (109)$$

где $\varphi(y) = \{\varphi_1(y_1), \dots, \varphi_M(y_M)\}^T$ и

$$\varphi_i(y_i) = \left(\ln f_{s_i}(y)\right)' = \frac{f'_{s_i}(y)}{f_{s_i}(y)}, \quad i = 1, \dots, M. \quad (110)$$

Легко увидеть, что формулы (107) и (110) эквивалентны, если функция $r'_i(y_i)$ хорошо описывает плотность вероятности источника $f_{s_i}(y)$.

Оптимальный вид функции $\varphi_i(y_i)$ задается уравнением (110). Но для этого необходимо знать плотность вероятности источника, которая априорно неизвестна. Поэтому используются различные функции $\varphi_i(y_i)$, которые, как предполагается, приблизительно соответствуют плотности вероятности источников (см. Нуваринен, et al., 2001, для обзора). Например, для плотности вероятности источников с положительными эксцессами в качестве функции $\varphi_i(y_i)$ может быть использован гиперболический тангенс: $\varphi_i(y_i) = \tanh(y_i)$. Если же эксцессы отрицательные, то в качестве функции $\varphi_i(y_i)$ может быть выбрана, например, кубическая функция: $\varphi_i(y_i) = y_i^3$. Если плотности вероятности источников могут иметь как положительные, так и отрицательные эксцессы, то функции $\varphi_i(y_i)$ могут быть выбраны в соответствии с полученной для него оценкой (Lee, et al., 1999).

Был предложен другой подход, в котором вместо функций $\varphi_i(y_i)$ используются их аппроксимации линейными комбинациями каких-либо

базовых функций известного вида (Pham, Garat, 1997). Для этого на каждом шаге итерации выполняются аппроксимации плотностей вероятности величин $y_i(t)$, где $y(t) = B(k)x(t)$, и вычисляются функции $\varphi_i(y_i)$ в соответствие с формулой (110). Используя разные базовые функции, было разработано несколько модификаций итерационных алгоритмов для оценки матрицы разделения B (Choi, et al., 2000, Karvanen, Koivunen, 2002, Zhang, et al., 2004, Chen, Bickel, 2006, Koldovský, et al., 2006, Palmer, et al., 2008). Однако при относительно небольшом размере выборки T , точность оценки плотности вероятности сигналов $s_i(t)$ будет низкой, что может приводить к значительной погрешности оценки матрицы B .

Другие методы используют целевую функцию $I^o(f_y)$, определенную формулой (103). Это означает, что пространственное обеление должно быть выполнено обязательно. В формуле (103) используется отрицательная энтропия $J(y)$, определенная с помощью формулы (104). Но оценить отрицательную энтропию $J(y)$ достаточно сложно, поэтому в практике может быть использована ее аппроксимация (Hyvärinen, 1998):

$$J(y_i) \approx c(E\{G_i(y_i)\} - E\{G_i(v)\})^2, \quad (111)$$

где v – случайная величина имеющая нормальное распределение с нулевым средним и единичной дисперсией, c – константа, $G_i(y_i)$ – некоторые не квадратичные функции (см. Hyvarinen, et al., 2001, Zarzoso, Nyvarinen, 2010), например:

$$G_i(y) = y^4 \quad (112)$$

$$G_i(y) = -\log \cosh(y) \quad (113)$$

$$G_i(y) = -\exp(-y^2/2) \quad (114)$$

Для аппроксимации $J(y)$, описываемой уравнением (111), целевая функция $I^o(f_y)$ будет иметь следующий вид (Hyvärinen, 1999a):

$$I_G^o(Q) = \sum_{i=1}^M \left(E\{G(q_i^T z)\} - E\{G(v)\} \right)^2, \quad (115)$$

где q_i^T – строка матрицы $Q^T = Q^{-1}$. Можно показать (Zarzoso, Nyvarinen, 2010, Nyvarinen, 2013), что $I_G^o(Q)$ эквивалентна целевой функции $L_G^o(Q)$

$$L_G^o(Q) = \sum_{i=1}^M \sum_{t=1}^T G(q_i^T z(t)). \quad (116)$$

Тогда оценка матрицы Q может быть получена, при решении уравнения

$$\hat{Q} = \arg \max_Q (L_G^o(Q)). \quad (117)$$

Для решения уравнения (117) предложен итеративный алгоритм, названный «Fast ICA» – «Fast fixed-point algorithm for independent component analysis» (Hyvärinen, Oja, 1997, 2000, Hyvärinen, 1999a, Zarzoso, Nyvarinen, 2010), на каждом шаге которого выполняются следующие вычисления

$$Q^T(k+1) = Q^T(k) + \mu \text{diag}(\alpha_i) (\text{diag}(\beta_i + E\{g(y)y^T\})) Q^T(k), \quad (118)$$

где μ , $0 < \mu < 1$ – величина шага итерации, $y = Q^T z$, $g_i(y) = G'_i(y)$, $g(y) = \{g_1(y_1), \dots, g_M(y_M)\}^T$, $\beta_i = -E\{y_i g_i(y_i)\}$ и $\alpha_i = -1/(\beta_i + E\{g'_i(y_i)\})$.

Причем на каждом шаге итераций также необходимо выполнять ортогонализацию матрицы Q в соответствии с формулой

$$Q = (QQ^T)^{-1/2} Q. \quad (119)$$

Величина μ обычно выбирается произвольно, основываясь на некоторых общих предположениях (см. Zarzoso, Nyvarinen, 2010), и представляет собой компромиссное решение, обеспечивающее баланс между скоростью сходимости алгоритма и его стабильностью. Также предложена модификация алгоритма «Fast ICA», названная «RobustICA» (Zarzoso, Comon, 2010, см. также Zarzoso, Nyvarinen, 2010), в которой, в частности, стабилизация сходимости алгоритма осуществляется с помощью автоматического выбора величины шага итерации μ .

Для корректной работы алгоритма «*Fast ICA*» необходимо, чтобы матрица Q была ортогональной, то есть пространственное обеление данных должно быть выполнено. Но при наличии шума с неизвестными свойствами, или же когда размер выборки T относительно небольшой, пространственное обеление данных выполняется с погрешностью, что может приводить к снижению эффективности алгоритма и к значительной погрешности оценки матрицы Q . Как утверждают авторы (Zarzoso, Comon, 2010), в алгоритме «*RobustICA*» данное ограничение алгоритма «*Fast ICA*» было преодолено. Но алгоритм «*RobustICA*» при вычислениях использует кумулянты (см. Малахов, 1978) четвертого порядка и поэтому он чувствителен к выбросам.

Наконец, были предложены подходы для оценки матрицы смешивания A , основанные на алгебраических методах, например, алгоритма «*JADE*» - «*Joint Approximate Diagonalization of Eigen-matrices*» (Cardoso, Souloumiac, 1993, Cardoso, 1999). Подробное описание этих алгоритмов можно найти в обзоре (Lathauwer, 2010). Но эти подходы имеет ряд недостатков. Во-первых, используются кумулянты высокого порядка, и, следовательно, эти методы чувствительны к выбросам. Во-вторых, пространственное обеление сигналов является необходимым. В-третьих, в данных методах используются не все кумулянты случайной величины, а только их ограниченный набор, который только приблизительно описывает функцию правдоподобия (см. Cardoso, 1999), поэтому оценка матрицы смешивания A может оказаться смещенной. Наконец, при большом числе сигналов M , тензоры кумулянт высокого порядка имеют огромное количество элементов (например, для кумулянт четвертого порядка – M^4), что будет приводить к значительным вычислительным сложностям.

2.4.3.2 Статистики второго порядка.

В предыдущих разделах рассматривалась классическая модель независимых компонент, одним из основополагающих предположений которой было то, что сигналы $s_j(t)$ представляют собой *последовательность*

независимых одинаково распределенных случайных величин. При этом для разделения сигналов источников было необходимо сделать дополнительное предположение о том, что плотность распределения случайных величин $s_j(t)$ является не Гауссовой. Но во многих практических задачах для сигналов $s_j(t)$ характерно наличие автокорреляция высокого порядка. И если использовать ее свойства, то можно предложить другой подход к решению задачи разделения источников. Причем предположение о ненормальности распределения случайных величин $s_j(t)$ становится необязательным, и достаточно использовать только статистики второго порядка.

Предположим, что регистрируемые сигналы описываются моделью линейного мгновенного смешивания, в соответствии с уравнением (82), и матрица смешивания A является квадратной и обратимой. Также предположим, что сигналы $s_j(t)$, являются *стационарными в широком смысле и эргодическими по отношению к статистикам второго порядка процессами с нулевым средним.* Наконец, предположим, что сигналы $s_j(t)$ *взаимно некоррелированы*, то есть их матрицы взаимной ковариации для любого сдвига времени τ являются диагональными:

$$R_s(\tau) = E\{s(t+\tau)s^T(t)\} = \text{diag}\{R_{11}(\tau), R_{22}(\tau), \dots, R_{MM}(\tau)\}. \quad (120)$$

Тогда, для регистрируемых сигналов $x_j(t)$ матрицы взаимной ковариации имеют следующий вид:

$$R_x(\tau) = E\{x(t+\tau)x^T(t)\} = AR_s(\tau)A^T. \quad (121)$$

Как видно из выражения (121), матрица A не зависит от величины τ , но при наличии шумов и ограниченном объеме выборки это может оказаться несправедливо. Поэтому чтобы найти оценку матрицы A , можно найти обратимую матрицу B , использование которой для преобразования вида

$$\tilde{R}_x(\tau) = BR_x(\tau)B^T, \quad (122)$$

будет приводить к множеству матриц $\{\tilde{R}_x(\tau)\}$, которые будут близки к диагональным матрицам, например, в смысле наименьших квадратов настолько, насколько это возможно. Иными словами, необходимо найти матрицу B , которая в результате преобразования, определенного формулой (122), выполняла бы *приблизительную совместную диагонализацию* (Approximate Joint Diagonalization) множества матриц $\{R_x(\tau)\}$. Тогда в качестве оценки матрицы смешивания A используется матрица B^{-1} .

Также как и ранее (см. раздел 2.4.1), компоненты могут быть определены с точностью до следующих фундаментальных неопределенностей: порядка, знака и масштабирующего фактора. Но есть еще одно существенное ограничение: в методах, основанных на статистиках второго порядка, матрица смешивания A может быть определена только тогда, когда *автокорреляционные функции* сигналов $s_j(t)$ или, что эквивалентно, их спектры мощности *попарно линейно независимы* (Yeredor, 2010). Иными словами, сигналы, имеющие подобные (пропорциональные) спектры, не разделяются. Поэтому при этих методах использовании для анализа ЭЭГ или МЭГ вместо истинных или, по крайней мере, правдоподобных сигналов от симметричных зон мозга, наблюдаются их произвольные линейные комбинации (Hyvarinen, et al., 2010).

Было предложено множество различных алгоритмов оценки матрицы смешивания A , обзор которых может быть найден в ряде опубликованных работ (Choi, et al., 2005, Yeredor, 2010). Большинство этих методов основано на *приблизительной совместной диагонализации* матриц. Однако также предлагаются альтернативные подходы, основанные на методе максимального правдоподобия (см. Yeredor, 2010).

Рассмотрим в качестве примера один из популярных и широко известных методов – алгоритм «*SOBI*» – «Second Order Blind Identification» (Belouchrani, et al., 1997), который состоит из следующих шагов:

1) Выполняется пространственное обеление сигналов $x(t)$ в соответствии с формулой (93), и получаются сигналы $z(t)$.

2) Рассчитывается множество матриц взаимной ковариации $\{R_z(\tau)\}$ для сигналов $z(t)$ для различных временных сдвигов $\tau \neq 0$.

3) Выполняется приближительная совместная диагонализация множества матриц $\{R_z(\tau)\}$ как $\tilde{R}_z(\tau) = UR_z(\tau)U^T$, где U – ортогональная матрица.

4) Рассчитываются оценки матрицы смешивания как $\hat{A} = W^+U$, и сигналов $s_j(t)$ – как $y(t) = U^TWx(t)$.

Этот алгоритм робастен к шумам, если число различных временных сдвигов τ достаточно большое (обычно больше 100), но имеет недостаток: для его работы необходимо пространственное обеление данных. Последнее ограничение, по-видимому, может быть преодолено, если использовать процедуру приближительной совместной диагонализации множества матриц, в которой матрица U может быть неортогональной.

В дальнейшем была предложена модификация этого метода: алгоритм WASOBI (Yeredor, 2000), в котором при совместной диагонализации матрицы $R_x(\tau)$ используются с различными весами, оптимальные значения которых определяются с помощью итеративной процедуры.

2.4.3.3 Приближительная совместная диагонализация.

Приближительная совместная диагонализация множества матриц – это группа алгебраических методов, часто используемая в задачах слепого разделения источников. Задача этого матричного преобразования формулируется следующим образом.

Пусть имеется множество матриц $\{C^i\}$ одинакового порядка $N \times N$. Предположим также, что может быть найдена матрица V такая, что в результате выполнения умножения каждой матрицы C^i , $i = 1, \dots, L$ на матрицу V в соответствии с формулой

$$\tilde{C}^i = VC^iV^T \quad (123)$$

будут получены матрицы \tilde{C}^i , которые являются диагональными или близким к диагональным настолько, насколько это возможно. Задача заключается в том, чтобы найти матрицу V .

Одним из таких подходов к решению данной задачи является метод наименьших квадратов, для которого целевая функция имеет вид

$$J_{AJD}(V) = \arg \min \sum_{i=1}^L \sum_{j=1, i \neq j}^N |\tilde{C}_{j,k}^i|^2. \quad (124)$$

Иными словами, ищется такая матрица V , для которой сумма квадратов всех недиагональных элементов всех матриц \tilde{C}^i была бы минимальной. Предложены различные алгоритмы решения данной задачи. Список некоторых наиболее популярных алгоритмов представлен в Таблице 1. Но, необходимо подчеркнуть, что оптимальное решение данной задачи, по-видимому, еще не найдено, и его поиск является актуальной проблемой. Тем не менее, многие из этих алгоритмов успешно используются в задачах слепого разделения источников. Детальное рассмотрение алгоритмов приближенной совместной диагонализации множества матриц не входит в задачу данного обзора. Однако необходимо обратить внимание на некоторые особенности алгоритмов.

Во-первых, алгоритмы различаются в зависимости от свойств матриц C^i , и при практическом использовании это необходимо учитывать.

Во-вторых, делаются различные предположения относительно матрицы V . Если предполагается, что матрица V ортогональная, то алгоритмы получаются очень эффективными в вычислительном плане и стабильными. Но в практических задачах такое предположение не всегда справедливо, а также требуется пространственное обеление исходных сигналов. Напротив, если предполагается, что матрица V неортогональная, вычислительные процедуры становятся громоздкими и требуют значительного времени, особенно для матриц C^i большого порядка. Более того, некоторые

алгоритмы в результате ошибок округления теряют устойчивость, особенно при большом числе матриц L .

Таблица 1. Список алгоритмов приближительной совместной диагонализации множества матриц.

Название	Свойства матриц		Особенности метода	Источник
	C^i	V		
-	1. Действительные 2. Комплексные	Действительная ортогональная	Поворот Гивенса	Cardoso, Souloumiac, 1996
-	Комплексные эрмитовы положительно определенные	Действительная ортогональная	Метод максимального правдоподобия. Повороты строк	Pham, 2001
AC-DC	1. Комплексные эрмитовы 2. Комплексные симметричные	Комплексная неортогональная	Итеративный алгоритм	Yeredor, 2002
FAJD	Действительные	Действительная неортогональная	МНК, Штрафные функции	Li, Zhang, 2007
FFDIAG	Действительные симметричные	Действительная неортогональная	МНК	Ziehe, et al., 2004
QRJ2D	Действительные симметричные	Действительная неортогональная	LU или QR разложение	Afsari, 2006
QDIAG	Действительные	Действительная неортогональная	МНК	Vollgraf, Obermayer, 2006
WEDGE	Действительные симметричные	Действительная неортогональная	МНК	Tichavský, et al., 2009
-	Комплексные эрмитовы положительно определенные	Действительная неортогональная	МНК	Joho, 2008
LSDIC	Действительные симметричные	Действительная неортогональная	МНК	Pham, Congedo, 2009
J-DI	Действительные	Действительная неортогональная	Повороты Гивенса и гиперболический	Souloumiac, 2009
J-DI+	Действительные	Действительная неортогональная	Повороты Гивенса и гиперболический	Souloumiac, 2011
CJDI	Комплексные	Комплексная неортогональная	Сдвиг и поворот Гивенса	Mesloub, et al., 2013

В-третьих, некоторые алгоритмов использует метод градиентного спуска (в таблице они отмечены как «МНК») для поиска минимума целевой функции $J_{AJD}(V)$. Недостатком этих алгоритмов является то, что

итеративная процедура может останавливаться при достижении какого-либо локального минимума целевой функции $J_{AJD}(V)$.

По-видимому, оптимальными алгоритмами являются те, которые используют различные методы поворотов (Cardoso, Souloumiac, 1996, Souloumiac, 2009, Souloumiac, 2011, Mesloub, et al., 2013) или LU и QR разложение (Afsari, 2006). Но устойчивость этих алгоритмов необходимо тестировать в условиях каждой конкретной задачи.

2.4.4 Выбор оптимальной модели.

Один из часто используемых способов определения числа источников M основан на анализе величин собственных значений матрицы взаимной ковариации исходных сигналов C_x , рассчитанной в соответствии формулой (92). При этом собственные значения (λ_i) матрицы C_x сортируются в порядке их убывания: $\lambda_1 \geq \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_N$, и вычисляются их суммы

$$S_\lambda(M) = \sum_{i=1}^M \lambda_i. \quad (125)$$

Тогда для оценки числа источников M используется следующий критерий

$$M = \arg \max_M \left(\frac{S_\lambda(M)}{S_\lambda(N)} \leq \varepsilon \right), \quad (126)$$

где ε – некоторый порог, который традиционно выбирается равным 0.05. То есть, фактически, очень часто значение порога ε выбирается произвольно и такой способ является в значительной степени субъективным.

Для объективизации оценки числа источников M предлагаются другие подходы, такие как информационные критерии и Байесов подход. Но сразу необходимо отметить, что все они являются приблизительными.

2.4.4.1 Информационные критерии.

Классический подход к оценке оптимального числа источников основан на информационных критериях, таких как информационный критерий

Акаике: AIC (Akaike, 1974), информационный критерий Кульбака-Лейблера: KIC (Cavanaugh, 1999) и принцип минимальной длины описания (minimum description length): MDL (Rissanen, 1978). Рассмотрим кратко эти методы.

Пусть имеется выборка из T наблюдений случайной величины $x(t) = \{x_1(t), \dots, x_N(t)\}^T$. Допустим также, что имеется семейство моделей, для которых $L(X | \Theta)$ является функцией максимального правдоподобия, и Θ – вектор параметров модели. Требуется найти модель, которая наилучшим образом описывает данные. Для решения этой задачи были предложены целевые функции AIC (Akaike, 1974), KIC (Cavanaugh, 1999) и MDL (Rissanen, 1978), которые могут быть записаны в следующем виде:

$$AIC = -2 \ln L(X | \hat{\Theta}) + 2G(\Theta), \quad (127)$$

$$KIC = -2 \ln L(X | \hat{\Theta}) + 3G(\Theta), \quad (128)$$

$$MDL = -\ln L(X | \hat{\Theta}) + \frac{1}{2} G(\Theta) \ln(T), \quad (129)$$

где $\hat{\Theta}$ – оценка максимального правдоподобия вектора параметров Θ , $G(\Theta)$ – число свободных параметров в Θ .

Конкретный вид функций $L(X | \hat{\Theta})$ и $G(\Theta)$ можно получить, если предположить (Wax, Kailath, 1985), что

1. Сигналы $s(t) = \{s_1(t), \dots, s_M(t)\}^T$ – стационарные, эргодические, случайные Гауссовы процессы с нулевыми средними.

2. Шум $n(t)$ – однородный, стационарный, эргодический Гауссов шум с нулевым средним и ковариационной матрицей $\sigma^2 I$, независимый от $s(t)$.

3. M наибольших собственных значений взаимной ковариации C_x для случайных величин $x(t)$ (формула 92) соответствуют сигналам, а $N - M$ наименьших собственных значений – шуму, и $\lambda_{M+1} = \lambda_{M+2} = \dots = \lambda_N = \sigma^2$.

Тогда для действительных процессов $x(t)$ (Li, et al., 2007)

$$\ln L(X | \hat{\Theta}) = \frac{T}{2} \ln \left(\prod_{i=M+1}^N \lambda_i^{1/(N-M)} / \frac{1}{N-M} \sum_{i=M+1}^M \lambda_i \right)^{(N-M)} \quad (130)$$

$$G(\Theta) = 1 + NM - \frac{1}{2} M(M-1), \quad (131)$$

а оптимальное число сигналов M будет соответствовать минимуму одной из функций $AIC(M)$, $KIC(M)$ или $MDL(M)$

Формулы (130) и (131) получены в рамках предположения о том, что сигналы $s(t)$ представляют собой последовательность независимых, одинаково распределенных случайных величин. Если же сигналы $s(t)$ не удовлетворяют этому предположению, в формуле (130) вместо реального объема выборки T используется эффективное число независимых отсчетов T^{eff} (Li, et al., 2007), приближительная оценка которого может быть получена при анализе автокорреляционной функции $x(t)$.

Был предложен ряд других более сложных и, по-видимому, более точных критериев оценки оптимального числа источников (Minka, 2001, Valaee, Kabal, 2004, Valaee, Shahbazpanahi, 2008, He, et al., 2009, 2010, Kazianka, Pilz, 2009, Cong, et al., 2011, 2012, 2013). Но все эти методы также основаны на анализе собственных значений и собственных векторов матрицы взаимной ковариации C_x . А поскольку подмножество собственных векторов матрицы C_x может отличаться от матрицы смешивания A , эти критерии могут давать смещенные оценки числа источников M .

Учитывая это, были предложен ряд других методов оценки числа источников, основанных на анализе распределения мощности сигнала между независимыми компонентами (Sawada, et al., 2004, Kopriva, Wasylkiwskyj, 2005) или на стабильности выделения компонент в зависимости от различных начальных условий (Ruckay, et al., 2007). Но, по-видимому, наиболее перспективным является Байесов подход для решения данной проблемы, который рассматривается в следующем разделе.

2.4.4.2 Байесов подход.

Возможное решение задачи оценки числа источников было предложено в работах (Hansen, et al., 2001, Kolenda, et al., 2001, Rasmussen, et al., 2008), в которых предлагается использовать Байесовское решающее правило. Допустим, что имеется несколько моделей m_i исходных сигналов. Тогда в соответствии с Байесовским решающим правилом предпочтение отдается той модели m_{opt} , правдоподобие которой наибольшее:

$$m_{opt} = \arg \max_i (P(m_i | X)) \quad (132)$$

где $P(m_i | X)$ – правдоподобие модели m_i при условии, что имеются данные X . В соответствии с теоремой Байеса.

$$P(m_i | X) = \frac{P(X | m_i)P(m_i)}{P(X)}, \quad (133)$$

В формуле (133) $P(X | m_i)$ – вероятность получения данных X при условии, что модель m_i справедлива. $P(m_i)$ – априорная вероятность модели m_i , которая является константой, если заранее неизвестно, какая модель более предпочтительна. $P(X)$ – вероятность данных X , которая не зависит от m_i .

Обычно модель имеет параметры Θ , которые также оцениваются, используя данные X . Предположим, что модель m_i верна. Тогда согласно теореме Байеса апостериорная вероятность параметров Θ равна

$$P(\Theta | X, m_i) = \frac{P(X | \Theta, m_i)P(\Theta | m_i)}{P(X | m_i)}, \quad (134)$$

где $P(X | \Theta, m_i)$ – функция правдоподобия для модели m_i с параметрами Θ . Вероятность $P(\Theta | m_i)$ определяется исходя из априорных предположений относительно параметров Θ для модели m_i , и является константой, если неизвестно, какие параметры Θ предпочтительны. Наконец, $P(X | m_i)$ не зависит от параметров Θ .

Предположим, что $P(X | \Theta, m_i)$ имеет ярко выраженный пик в окрестности наиболее вероятных значений параметром Θ_{MP} . Тогда можно показать (MacKay, 1992b), что

$$P(X | m_i) \approx P(X | \Theta_{MP}, m_i) P(\Theta_{MP} | m_i) (2\pi)^{\frac{k}{2}} \det^{-\frac{1}{2}}(H), \quad (135)$$

где k – размерность вектора параметров Θ , $H = -\nabla^2 \ln P(\Theta | X, m_i)$ – матрица Гесса, вычисленная в точке Θ_{MP} . И можно показать (Hansen, et al., 2001, Kolenda, et al., 2001), что для линейной модели мгновенного смешивания:

$$P(X | m_i) \approx P(X | \Theta_{MP}, m_i) P(\Theta_{MP} | m_i) \left(\frac{2\pi}{T} \right)^{\frac{k}{2}}, \quad (136)$$

где T – объем выборки. Таким образом, задача оценка правдоподобия $P(m_i | X)$ для модели m_i , используемой в уравнении (133), сводится к задаче оценки максимума функции правдоподобия $P(X | \Theta_{MP}, m_i)$.

Предположим, что данные описываются линейной моделью мгновенного смешивания с числом сигналов M в соответствии с уравнением (84), шумы независимы от сигналов, и получена оценка максимального правдоподобия для матрицы смешивания A . Предположим, что шум изотропный с нулевым

средним и ковариационной матрицей $\sigma_n^2 I$, где $\sigma_n^2 = \frac{1}{N-M} \sum_{i=M+1}^N \Sigma_{ii}^2$, и Σ_{ii} –

сингулярные числа матрицы исходных данных X . Тогда

$$P(X | \Theta_{MP}, m_i) = P(Y | A, M) P(n | \sigma_n^2). \quad (137)$$

и можно показать (Kolenda, et al., 2001, Minka, 2001), что

$$P(n | \sigma_n^2) = (2\pi\sigma_n^2)^{-\frac{T(N-M)}{2}} \exp\left(-\frac{T(N-M)}{2}\right). \quad (138)$$

Предположим, что сигналы $s_i(t)$ – взаимно статистически независимые, стационарные случайные процессы с нулевыми средними, обладающие автоковариацией и нормально распределенные, то (Hansen, et al., 2001)

$$P(Y | A, M) = \left(\frac{1}{\|A\|} \right)^T \prod_{i=1}^M \frac{1}{(2\pi)^{T/2} \sqrt{|\Sigma_{s_i}|}} \exp \left(-\frac{1}{2} \sum_{t,t'=1}^T s_i(t) (\Sigma_{s_i}^{-1})_{tt'} s_i(t') \right) \quad (139)$$

где $\|A\|$ – абсолютное значение определителя матрицы смешивания A , Σ_{s_i} – ковариационная матрица сигнала $s_i(t)$, которая представляет собой матрицу Теплица, у которой по диагоналям стоят оценки автоковариации $\gamma_{s_i}(m)$, $m = 1, \dots, T$, вычисляемые как $\gamma_{s_i}(m) = \sum_{t=1}^{T-m} s_i(t) s_i(t+m)$. Но при оценке $P(Y | A, M)$ в соответствии с формулой (139) необходимо вычислить определитель и обратную матрицу для матрицы Σ_{s_i} размера $T \times T$, что при больших значениях T является нетривиальной проблемой. Поэтому было предложено (Rasmussen, et al., 2008) весь интервал записи сигналов размера T разбить на не перекрывающиеся эпохи размера T_e и случайным образом разделить все множество эпох на два подмножества исходных данных D_{train} и D_{test} одинакового объема. Для подмножества данных D_{train} оценить матрицу смешивания A и ковариационную матрицу $\Sigma_{s_i,train}$, а для подмножества данных D_{test} – ковариационную матрицу $\Sigma_{s_i,test}$. При этом автоковариации $\gamma_{s_i}(m)$ рассчитываются для каждой эпохи, и вычисляются усредненные оценки $\bar{\gamma}_{s_i}(m)$ для каждого из подмножеств данных D_{train} или D_{test} .

Объединив формулы (136-139) и взяв отрицательный логарифм, после несложных преобразований получим окончательную формулу для целевой функции Байесовского информационного критерия $BIC(M)$.

$$BIC(M) \approx -\ln P(X | \Theta, M) = \frac{NM}{2} (\ln(T) - \ln(2\pi)) + \frac{T_e(N-M)}{2} (\ln(2\pi) + \ln(\sigma_n^2) + 1) + \\ + T_e \ln(\|A\|) + \frac{1}{2} T_e M \ln(2\pi) + \frac{1}{2} \sum_{i=1}^M \ln(|\Sigma_{s_i,train}|) + \frac{1}{2} \sum_{i=1}^M tr(\Sigma_{s_i,test} \Sigma_{s_i,train}^{-1}), \quad (140)$$

где $tr()$ – след матрицы.

Выполнив описанные выше расчеты несколько раз для различных подмножеств D_{train} или D_{test} , можно вычислить средние значения и среднеквадратичные отклонения для критерия $BIC(M)$. Наконец, если справедливы перечисленные выше предположения, оценка M_{opt} может быть получена в соответствии с критерием $M_{opt} = \arg \min_M (BIC(M))$,

2.4.5 Тестирование модели.

Важным вопросом, который подробно рассматривается во многих работах (Meinecke, et al., 2002a, 2002b, Himberg, Hyvarinen, 2003, Himberg, et al., 2004, Choi, et al., 2005, Esposito, et al., 2005, Mutihac, Mutihac, 2007, Groppe, et al., 2009, Hyvärinen, 2011, 2013, Hyvärinen, Ramkumar, 2013), является оценка надежности получаемых моделей. Подходы к оценке надежности моделей, как правило, основаны на анализе повторяемости матрицы смешивания и сигналов при многократном анализе исходных данных. Один из подходов (Meinecke, et al., 2002a, 2002b, Himberg, Hyvarinen, 2003, Himberg, et al., 2004) заключается в том, что из исходных данных X формируется множество искусственных выборок $\{\tilde{X}^1, \tilde{X}^2, \dots, \tilde{X}^L\}$, путем случайного выбора отсчетов, используя, например, так называемый, метод «складного ножа» или «бутстреп» процедуру (см. Шитиков, Розенберг, 2013). Далее, для каждой из искусственных выборок \tilde{X}^l в отдельности оценивается матрица смешивания \tilde{A}^l , а соответствующие сигналы оцениваются как $\tilde{S}^l = (\tilde{A}^l)^+ X$. В другом подходе (Esposito, et al., 2005, Groppe, et al., 2009, Hyvärinen, 2011, Hyvärinen, Ramkumar, 2013) используются исходные данные $\{X^1, X^2, \dots, X^L\}$, полученные в различных экспериментальных сессиях или у различных субъектов. Наконец, учитывая то, что используются итеративные алгоритмы, предлагается многократно выполнить оценку матрицы A , используя различные начальные приближения. В результате одной из выше

перечисленных процедур получают множество оценок матриц смешивания $\{\tilde{A}^1, \tilde{A}^2, \dots, \tilde{A}^L\}$ и множество оценок сигналов $\{\tilde{S}^1, \tilde{S}^2, \dots, \tilde{S}^L\}$.

Для сравнения матриц смешивания может быть использован показатель *BPI* (blind performance index), или «индекс качества Амари» – «Amari's performance index» (Yang, Amari, 1997), который вычисляется как

$$BPI = \frac{1}{M} \sum_{j=1}^M \left(\frac{\sum_{i=1}^M |g_{ij}|^2}{\max_i |g_{ij}|^2} - 1 \right) + \frac{1}{M} \sum_{i=1}^M \left(\frac{\sum_{j=1}^M |g_{ij}|^2}{\max_j |g_{ij}|^2} - 1 \right), \quad (141)$$

где g_{ij} – элементы матрицы $G_{pq} = \tilde{A}^p (\tilde{A}^q)^+$, $p \neq q$. Для сравнения топографий отдельных компонент предлагаются следующие показатели

$$BPI_i = \sum_{j=1}^M \left(\frac{\sum_{i=1}^M |g_{ij}|^2}{\max_i |g_{ij}|^2} - 1 \right), \quad (\text{Choi, et al., 2005}) \quad (142)$$

$$E_{ij} = \arccos \left(\frac{(A_{\bullet i}^p)^T A_{\bullet j}^q}{|A_{\bullet i}^p| |A_{\bullet j}^q|} \right), \quad (\text{Meinecke, et al., 2002a, 2002b}) \quad (143)$$

$$dist_{topo}(i, j) = 1 - \frac{(A_{\bullet i}^p)^T A_{\bullet j}^q}{|A_{\bullet i}^p| |A_{\bullet j}^q|} \quad (\text{Groppe, et al., 2009}) \quad (144)$$

Наконец, для сравнения сигналов использует коэффициент корреляций

$$R_{ij} = \frac{E \left\{ (S_{i\bullet}^p)^T S_{j\bullet}^q \right\}}{\sqrt{E \left\{ (S_{i\bullet}^p)^T S_{i\bullet}^p \right\} E \left\{ (S_{j\bullet}^q)^T S_{j\bullet}^q \right\}}} \quad (145)$$

или сумма квадратов отклонений (Groppe, et al., 2009) сигналов, вычисляемую по формуле

$$dist_{act}(i, j) = \max(f(i, j), f(j, i)), \quad (146)$$

где $f(i, j) = \sum_{t=1}^T \left(s_i^p(t) |A_{i\bullet}^p| \text{sign} \left((A_{i\bullet}^p)^T A_{j\bullet}^q \right) - s_j^q(t) |A_{i\bullet}^p| \right)^2 / \sum_{t=1}^T \left(s_i^p(t) |A_{i\bullet}^p| \right)^2$.

Чтобы решить проблему неопределенности порядка компонент, может быть выполнена процедура формирования пар (Groppe, et al., 2009), в

которой используется один из индексов, вычисляемых в соответствии с формулами (142), (143) или (144). Сама же процедура представляет собой последовательный выбор и исключение пар наиболее похожих компонент из списка всех возможных. Другим подходом является кластерный анализ (Esposito, et al., 2005, Groppe, et al., 2009, Hyvärinen, 2011, Hyvärinen, Ramkumar, 2013), используемый для формирования кластеров подобных компонент. Наконец, по всем возможным парам элементов множества данных $\{\tilde{X}^1, \tilde{X}^2, \dots, \tilde{X}^L\}$ или $\{X^1, X^2, \dots, X^L\}$ вычисляются оценки средних значений индексов и их среднеквадратичные отклонения.

2.4.6 Применение для исследования ЭЭГ и МЭГ.

Метод независимых компонент был впервые применен для анализа ЭЭГ в середине 90-х годов прошлого века (Makeig, et al., 1996, Vigario, 1997). В использование методов слепого разделения источников в исследованиях ЭЭГ, МЭГ и ПСС стало весьма популярным для решения следующих задач.

1) *Выделение из исходной ЭЭГ или МЭГ сигналов, представляющие интерес* (Makeig, et al., 1996, 1997, 2002, 2004, Vigario, et al., 1999, 2000, 2003, Tang, et al., 2002b, Delorme, Makeig, 2004, Muller, et al., 2004, Ossadtchi, et al., 2004, Onton, et al., 2005, 2006, Onton, Makeig, 2006, Poree, et al., 2006, Delorme, et al., 2007b, 2011, 2012, Kachenoura, et al., 2008, Vigario, Oja, 2008, Congedo, et al., 2008, Schimpf, et al., 2008, Milanese, et al., 2009, Onton, Makeig, 2009, Gramann, et al., 2010, Roger, et al., 2010, Tang, et al., 2010, Cong, et al., 2011a, 2011b, 2011c, 2012, Makeig, Onton, 2012, Lio, Boulinguez, 2013), в том числе ВП в единичных пробах (Jung, et al., 2001, Delorme, et al., 2002, Tang, et al., 2002a, 2006, Konno, et al., 2003, Hoang, et al., 2004, Makeig, et al., 2004, Debener, et al., 2005, Lemm, et al., 2005, 2006, Tsai, et al., 2006, Iyer, Zouridakis, 2007, Jervis, et al., 2007, Khan, et al., 2009, 2012, Li, et al., 2009, Cong, et al., 2010, Hu, et al., 2011, Vahabi, et al., 2011, Lee, et al., 2013).

2) *Выделение, идентификация и удаление артефактов* (Vigario, 1997, Vigario, et al., 1998, Jung, et al., 2000a, 2000b, 2001, Tang, et al., 2002b, Iriarte, et al., 2003, James, et al., 2003, Joyce, et al., 2004, Ossadtchi, et al., 2004, Wallstrom, et al., 2004, Flexer, et al., 2005, Krishnaveni, et al., 2005, LeVan, et al., 2006, Poree, et al., 2006, Astolfi, et al., 2007, Delorme, et al., 2007a, Hu, et al., 2007, Nazarpour, et al., 2007, Schlögl, et al., 2007, Crespo-Garcia, et al., 2008, Hoffmann, Falkenstein, 2008, Romero, et al., 2008, Терещенко, и др. 2009, Hallez, et al., 2009, Schöloegl, et al., 2009, Viola, et al., 2009, Bartels, et al., 2010, Gao, et al., 2010, Gwin, et al., 2010, Lindsen, Bhattacharya, 2010, McMenamin, et al., 2010, 2011, Mennes, et al., 2010, Miljkovic, et al., 2010, Ma, et al., 2011, Winkler, et al., 2011, Ghaderi, et al., 2014).

3) *Разделение усредненные ПСС на компоненты* (Makeig, et al., 1996, 1997, Pritchard, et al., 1999, Vigario, et al., 2000, Jung, et al., 2000b, 2001, Olbrich, et al., 2002, Konno, et al., 2003, Jentzsch, 2004, Klein, Feige, 2005).

Традиционный подход, используемый при решении первых двух задач, подробно описанный в обзоре С. Макейга и Дж. Онтон (Makeig, Onton, 2012), и состоит в следующем. Предполагается, что конфигурация внутримозговых источников сигналов и их расположение относительно датчиков может быть индивидуальным (см. Makeig, Onton, 2012 для обсуждения), поэтому оценки матрицы смешивания и сигналов выполняются отдельно для каждой многоканальной записи ЭЭГ или МЭГ, полученной у различных испытуемых. При этом записи могут быть как непрерывными, так и состоять из эпох, в которых наиболее выражены исследуемые сигналы, например ВП. Если предполагается провести сравнение сигналов при выполнении человеком различной деятельности, соответствующие записи объединяются, чтобы решить проблему неопределенности масштабов. Далее вычисляются различные характеристики сигналов источников, например, спектры мощности. На основании анализа формы топографий и свойств сигналов, делается вывод, что некоторые источники не отражают активности мозга, а являются артефактам и их исключают из анализа. Для оставшихся

источников исследуют зависимость их сигналов от состояния испытуемого и выполняемого им задания, используя разнообразные общепринятые методы анализа биоэлектрической активности. Для локализации источников используются стандартные методы решения обратной задачи (см. раздел 2.3), для которых в качестве входных данных используют их топографии компонент. При этом часто предполагается, что источники являются локальными, и модель точечного дипольного источника является достаточно точным приближением (см., например, Onton, et al., 2005, Onton, Makeig, 2006, Delorme, et al., 2012, Makeig, Onton, 2012).

Преимущество такого подхода, по сравнению с традиционным анализом ЭЭГ и ПСС, заключается в том, что при этом имеется возможность улучшить соотношение сигнал-шум, эффективно исключить артефакты, связанные с движением глаз, мышечной активностью и др., и, возможно, точнее локализовать источники активности, связанные с выполнением деятельности. Но такой подход также имеет ряд недостатков и ограничений.

Во-первых, для классификации сигналов на артефакты и не артефакты требуются экспертные оценки (см. Albera, et al., 2010 для обсуждения), которые могут быть в значительной степени субъективными.

Во-вторых, сигналы, которые относятся к артефактам, не обязательно выделяются в «чистом виде», и могут включать в себя составляющую, относящуюся к активности мозга. Вследствие этого, при их удалении также частично снижается амплитуда мозговой активности, регистрируемой с помощью ЭЭГ, особенно для электродов, расположенных вблизи источников артефактов (см., например, Терещенко, и др. 2009, Ghaderi, et al., 2014).

В-третьих, точность оценки матрицы смешивания и сигналов для индивидуальных записей ЭЭГ может оказаться низкой, поскольку длина временного ряда, используемого для анализа, как правило, ограничена.

В-четвертых, для обобщения результатов исследований, проведенных у нескольких испытуемых, применяются различные методы кластерного анализа (Esposito, et al., 2005, Onton, et al., 2005, 2006, Onton, Makeig, 2006, de

Martino, et al., 2009, Pockett, et al., 2007, Ven, et al., 2008, Milne, et al., 2009, Пономарев, и др., 2010, Makeig, Onton, 2012). При этом входными данными для кластерного анализа являются топографии компонент или координаты эквивалентных дипольных источников, а также какие-либо оценки параметров сигналов. Но при таком подходе невозможно выполнить количественное сравнение параметров сигналов внутри группы или между группами испытуемых вследствие проблемы неопределенности масштабов.

Гораздо реже метод анализа независимых компонент используется для разложения усредненных ВП на составляющие. Это, по-видимому, объясняется тем, что компоненты ВП это переходные процессы, для которых модель независимых компонент может быть неадекватна.

2.4.7 Групповые модели.

В исследованиях ЭЭГ, МЭГ и ВП исходные величины $x(t) = \{x_1(t), \dots, x_N(t)\}^T$ измеряются в нескольких экспериментальных сессиях при различных условиях или у разных испытуемых. В этом случае исходные данные представляют собой трехмерную матрицу или тензор $x_{i,k}(t)$, где $i = 1, \dots, N$ – индекс измеряемых сигналов, $t = 1, \dots, T$ – индекс отсчетов (времени) и $k = 1, \dots, K$ – индекс испытуемых или условий. При этом также предполагается, что измеряемые величины $x_{i,k}(t)$ представляют собой линейные комбинации скрытых от непосредственного наблюдения сигналов $s_{j,k}(t)$, где $j = 1, \dots, M$ – индекс сигнала, и их необходимо оценить. Подобную задачу обычно называют проблемой «групповых независимых компонент» (см. Calhoun, et al., 2009). Были предложены различные подходы к решению данной проблемы. Один из них был рассмотрен в предыдущем разделе, в котором для каждого значения индекса k выполняется оценка матрицы смешивания A_k и сигналов $s_{j,k}(t)$ в отдельности, а обобщение результатов анализа для всей группы наблюдений выполняется с помощью кластерного

анализа. Но, с другой стороны, если сделать дополнительные предположения относительно A_k и $s_{j,k}(t)$, то исходная трехмерная матрица измерений $x_{i,k}(t)$ может быть приведена к двумерной.

Обозначим как X_k двумерную матрицу измеряемых данных, полученную при k -м условии (или у k -го испытуемого), и предположим, что данные X_k описывается моделями $X_k = A_k S_k$.

Предположим, что матрицы смешивания A_k одинаковы для всех индексов k : $A_1 = A_2 = \dots = A_K = A$. Тогда исходные данные X_k можно объединить в двумерную матрицу $X' = \{X_1, X_2, \dots, X_K\}$ порядка $N \times KT$, которая может быть использована для оценки A , причем

$$X' = \{X_1, X_2, \dots, X_K\} = A \{S_1, S_2, \dots, S_K\}. \quad (147)$$

Такая модель используется для анализа ЭЭГ, записанной при различных условиях у одного испытуемого (см., Makeig, Onton, 2012). Но она также может быть адекватной в качестве приближения для множества записей ЭЭГ у различных испытуемых (Congedo, et al., 2010a, Grin-Yatsenko, et al., 2010).

Теперь предположим, что для всех индексов k сигналы S_k одинаковы, а матрицы A_k разные. Тогда групповая модель сигналов будет иметь вид:

$$X'' = \left\{ \begin{matrix} X_1 \\ X_2 \\ \vdots \\ X_k \end{matrix} \right\} = \left\{ \begin{matrix} A_1 \\ A_2 \\ \vdots \\ A_k \end{matrix} \right\} S, \quad (148)$$

где X'' – двумерная матрица порядка $NK \times T$. При этом показано, что размерность X'' , можно уменьшить до $M \times T$ (Calhoun, et al., 2001, 2009, Eichele, et al., 2011, Erhardt, et al., 2011, Du, Fan, 2013), и могут быть использованы стандартные методы оценки сигнала S .

Наконец, предложены модели, в которых матрицы A_k и сигналы S_k разные, но последние слабо изменяются от человека к человеку (Varoquaux,

et al., 2011), или для всех испытуемых существует некоторое подмножество подобных источников (Guo, Pagnoni, 2008, Guo, 2011).

В общем случае исходные данные X_k , $k=1, \dots, K$ представляют собой трехмерную матрицу или тензор X_{ik} . Этот тензор X_{ik} может быть представлен в виде разложения Таккера (Tucker, 1966) или канонического разложения (CP, CANDECOMP или PARAFAC) (Harshman, 1970).

В случае разложения Таккера тензор исходных данных X_{ik} приблизительно описывается моделью вида:

$$X_{ik} \approx \sum_{p=1}^P \sum_{q=1}^Q \sum_{r=1}^R g_{pqr} a_{ip} b_{iq} c_{kr}, \quad (149)$$

где P , Q и R – ранги разложения Таккера, тензор коэффициентов $G = [g_{pqr}]$ называется ядром разложения, а матрицы $A = [a_{ip}]$, $B = [b_{iq}]$, $C = [c_{kr}]$ – матрицами разложения Таккера.

В случае канонического разложения данные описывается моделью вида:

$$X_{ik} \approx \sum_{r=1}^R a_{ir} b_{ir} c_{kr}, \quad (150)$$

Каноническое разложение тензора X_{ik} может быть применено, когда сигналы X_k – это единичные пробы в исследованиях ПСС, либо ПСС у различных испытуемых, либо связанные с событиями изменения спектральной плотности (Mørup, et al., 2006, 2007a). В этих случаях матрица $A = [a_{ir}]$ описывает топографии сигналов, $B = [b_{ir}]$ – сигналы и $C = [c_{kr}]$ – веса сигналов в каждой пробе или у каждого испытуемого.

Также существует ряд других разложений (см. Smilde, et al., 2004, Kroonenberg, 2008, Acar, Yener, 2009, Cichocki, et al., 2009, Comon, et al., 2009, Kolda, Vader, 2009, Plumley, et al., 2010, Mørup, 2011), которые могут быть применены для анализа ЭЭГ, МЭГ и ПСС. Например, так называемое, разложение Shifted CP (Hong, Harshman, 2003, Knuth, et al., 2006, Mørup, et al., 2007b, 2008, 2011a), в котором данные X_{ik} описывается моделью вида:

$$X_{ik} \approx \sum_{r=1}^R a_{ir} b_{(t-\tau_{kr})r} c_{kr} . \quad (151)$$

Здесь матрица $B = [b_{ir}]$ также описывает сигналы, но их положение на оси времени может изменяться от случая к случаю, то есть зависеть от индекса k . Причем τ_{kr} описывает величину этого сдвига. Иными словами, в данной модели допускается возможность изменения латентности компонент ПСС от пробы к пробе или от испытуемого к испытуемому. Другой пример, так называемое, разложение Convolutional CP (Morup, et al., 2011b), в котором тензор исходных данных X_{ik} описывается моделью вида:

$$X_{ik} \approx \sum_{r=1}^R \sum_{s=1}^S a_{ir} b_{(t-s)r} c_{krs} , \quad (152)$$

где $A = [a_{ir}]$ – топографии сигналов, $B = [b_{ir}]$ – сигналы, индекс s – временной сдвиг, и c_{krs} – соответствующие веса. Такая модель применима в том случае, когда в зависимости от индекса k изменяется как латентность, так и форма сигналов. Оптимальный порядок таких моделей можно выбрать, используя метод, основанный на Байесовских оценках (Mørup, Hansen, 2009).

Наконец, предположим, что величина сигналов зависит от условий или испытуемых, тогда как форма остается постоянной, тогда для каждого значения индекса k сигналы X_k описываются моделью вида

$$X_k = AD_k S , \quad (153)$$

где D_k – диагональные матрицы. Если также предположить, что сигналы $s_{j,k}(t)$ независимые, тогда параметры такой модели можно оценить, используя комбинацию методов анализа независимых компонент и канонического разложения (Beckmann, Smith, 2005).

К сожалению, описанные в этом разделе модели сигналов предложены относительно недавно, и на основании малочисленных литературных источников трудно оценить эффективность их использования для анализа биоэлектрических сигналов.

2.5 Выводы и предположения.

2.5.1 Модели скрытых источников ЭЭГ.

Согласно литературным источникам (см. Раздел 2.4.6) метод анализа независимых компонент широко используется в исследованиях ЭЭГ. Наиболее популярным является традиционный подход, при котором предполагается, что конфигурация внутримозговых источников сигналов и их расположение относительно датчиков индивидуальны, и анализ выполняется для каждой записи ЭЭГ в отдельности. Такой подход имеет, по крайней мере, два существенных ограничения. Во-первых, для анализа, как правило, используются относительно короткие записи ЭЭГ, поэтому точность оценки матрицы смешивания и сигналов может оказаться низкой. Во-вторых, невозможно провести количественное сравнение параметров сигналов внутри группы или между группами испытуемых вследствие неопределенности масштаба сигналов (см. Раздел 2.4.1).

Эти ограничения можно преодолеть с помощью групповых моделей, в которых для анализа используются все записи ЭЭГ одновременно (см. Раздел 2.4.7). Но тогда необходимо предположить, сигналы или матрицы смешивания идентичны. Предположение об идентичности сигналов совершенно определено, не выполняется, поскольку ЭЭГ, записанная в отсутствие афферентных раздражителей у различных испытуемых взаимно некоррелирована. Строго говоря, второе предположение относительно идентичности матриц смешивания у различных испытуемых тоже несправедливо. Но возможно, что число источников сигналов у различных испытуемых одинаковое, а их положение относительно электродов варьирует в небольшой степени, поэтому последний фактор относительно слабо влияет на ЭЭГ, регистрируемую на поверхности головы. Тогда можно предположить, что в первом приближении *матрицы смешивания у различных испытуемых являются идентичными*. Но это заранее неизвестно, поэтому необходимо выполнить проверку этого предположения.

2.5.2 Критерий симметрии модели *g/CA*.

Варьируя параметры предварительной обработки ЭЭГ, такие как АЧХ полосовых фильтров, методики удаления и коррекции артефактов и другие, можно получить множество различных групповых моделей скрытых источников ЭЭГ. Некоторые из них могут удовлетворительно описывать свойства сигналов источников, тогда как другие модели будут плохо соответствовать природе мозговых электрических процессов. Поэтому необходимы какие-либо дополнительные критерии отбора моделей. Такие критерии могли бы быть сформулированы на основе имеющейся априорной информации относительно механизмов генерации электрических сигналов мозга, а также свойств этих процессов. Но, как показал обзор литературы (см. Раздел 2.1), в настоящее время такой информации недостаточно, чтобы сделать однозначный выбор. Тем не менее, имеется возможность сформулировать ряд простых критериев.

Исходя из того, что мозг состоит из двух полушарий, которые приблизительно симметричны относительно срединной линии, модель скрытых источников ЭЭГ также должна обладать подобной симметрией. Иными словами, модель должна содержать источники, у которых топографии либо сами по себе симметричны относительно срединной линии головного мозга, либо образуют симметричные пары топографий. Примеры приблизительно симметричных топографий источников представлены на Рис. 1 А.–В., а симметричные пары топографий – на Рис. 1 Г.–Е. Но следует отметить, что существование симметричных топографий источников, имеющих два или три локальных максимума, так как это показано на Рис. 1 Б. и В., означает, что существует нейронный механизм, который обеспечивает синхронность колебаний электрического потенциала в областях мозга, расположенных далеко друг от друга. Теоретически наличие такого механизма не является противоречивым, но фактическое его существование маловероятно, что подтверждается экспериментальными исследованиями (Delorme, et al., 2012), в которых показано, что топографии

источников ЭЭГ с хорошей точностью описываются локальными точечными диполями.

Согласно предложенному критерию приблизительной симметрии, источники с несимметричными топографиями должны образовывать пары, как это показано на Рис 1 Г.–Е. Но если в модели существуют непарные источники с несимметричными топографиями, например, как показано на Рис. 1 Ж., то это считается неприемлемым, и следует считать, что в результате некорректной работы алгоритма оценки параметров модели, один источник из пары был потерян.

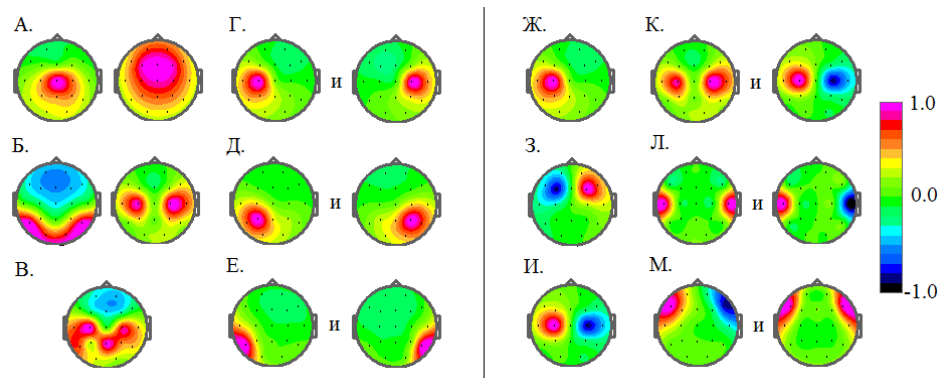


Рис. 1. Примеры топографий источников, удовлетворяющих (А.–Е.) и не удовлетворяющих (Ж.–М.) критерию симметрии относительно срединной линии головного мозга. (Пояснения в тексте).

Также, согласно этому критерию, считается неприемлемым наличие источников с антисимметричными топографиями (Рис. 1 З.–М.), поскольку их существование, по-видимому, не может быть объяснено на основании известных свойств мозга. Так, если предположить возможность существования источника с антисимметричной топографией, это означало бы, что его электрическая активность вызывает противофазные отклонение потенциалов электродов, расположенных симметрично на поверхности головы. Такое было бы возможно в следующих случаях: во-первых, если существует мозговой нейронный механизм, работающий подобно инвертору полярности сигнала и противофазно модулирующий активность пирамидных

клеток коры двух локальных областей коры симметрично расположенных в разных полушариях. Во-вторых, если подобный источник расположен на медиальной поверхности коры больших полушарий мозга, он является относительно локальным, и у всех испытуемых он в большей степени активен в одном из полушарий, по сравнению с другим. Оба эти предположения маловероятны, и появление подобных источников, по-видимому, связано с неадекватностью модели или некорректной работой алгоритма оценки ее параметров.

2.5.3 Ограничения метода независимых компонент для анализа ПСС.

С теоретической точки зрения применение метода анализа независимых компонент для выделения сигналов скрытых источников ПСС является необоснованным. В частности, в методе анализа независимых компонент, предполагается, что сигналы являются *стационарными случайными процессами с нулевым средним* и представляют собой *последовательность независимых одинаково распределенных случайных величин*. Но для сигналов ПСС все эти предположений несправедливы. Во-первых, ПСС являются переходными процессами, а не стационарными. Во-вторых, у ПСС средние по времени значения, как правило, не равны нулю. В-третьих, ПСС не являются последовательностью независимых случайных величин, поскольку для переходных процессов характерно наличие автокорреляции. Наконец, для каждого момента времени относительно начала стимула, ПСС имеют различные средние значения и дисперсии, то есть эти случайные величины имеют различные распределения. Конечно, возможно, что эти несоответствия будут слабо влиять на конечные результаты анализа. Но это заранее неизвестно, и справедливость такого предположения требует экспериментального подтверждения. Но, забегая вперед, это не подтвердилось (см. Раздел 4.3.2). Поэтому возникла необходимость разработки метода оценки топографий и сигналов скрытых источников ПСС.

2.5.4 Локализация источников.

Далеко не все методы решения обратной задачи, рассмотренные в Разделе 2.3, пригодны для локализации скрытых источников ЭЭГ и ПСС. Многие из этих методов в качестве входных данных используют двумерные массивы данных $N \times T$, где N – число электродов, а T – число отсчетов времени, в которых были выполнены измерения электрического потенциала. Но в случае локализации скрытых источников ЭЭГ и ПСС такие двумерные данные недоступны. И в качестве входных данных могут быть использованы только топографии источников, то есть одномерные массивы данных размера N . Это обстоятельство существенно сужает список методов решения обратной задачи, которые могут быть использованы.

Для решения обратной задачи, обычно, используются два основных подхода: параметрический и непараметрический. Оба эти подхода могут использоваться и для локализации скрытых источников ЭЭГ и ПСС.

В параметрическом подходе предполагается, что пространственное распределения потенциалов на скальпе может быть приблизительно описано с помощью небольшого числа дипольных источников. Наиболее популярной является модель единичного точечного диполя (см. Makeig, Onton, 2012). Также иногда используются модели, содержащие несколько точечных диполей, когда имеется априорная информация относительно их числа.

В непараметрическом подходе исходно предполагается модель распределенных источников с фиксированными пространственными координатами, и определяются их дипольные моменты или модули дипольных моментов. В этом случае могут быть использованы только те методы, которые способны восстановить распределение источников, используя только одномерные массивы данных, такие как «Решение минимальной нормы», «Взвешенное решение минимальной нормы», LORETA, VARETA, sLORETA, eLORETA и другие. По-видимому, наилучшим из этих методов является sLORETA, поскольку в случае локального единичного источника, его пространственное положение

оценивается без смещения (Pascual-Marqui, 2002, Grech, et al., 2008). Но следует иметь в виду, что если источников несколько, то решение может получаться размытым (Liu, et al., 2005, Wipf, et al., 2010, Owen, et al., 2012a, 2012b), и положение максимума мощности плотности токов может не соответствовать ни одному из источников.

К сожалению, заранее неизвестно, какой из этих подходов будет более эффективным. Поэтому необходимо выполнить дополнительные проверки.

2.5.5 Взаимная зависимость сигналов ЭЭГ

В последние десятилетия наблюдается повышенный интерес к исследованию пространственной синхронизации сигналов ЭЭГ и МЭГ, и было опубликовано огромное число работ, посвященных этой проблеме, как российскими (Ivanitsky, et al., 2001, Nikolaev, et al., 2001, Иваницкий и др., 2002, Данько и др., 2003б, 2005б, 2009а, 2010, Вольф и др., 2004, 2009, Панасевич, Цицерошин, 2004, Разумникова 2004б, 2005, 2009, Цапарина, Шеповальников, 2004, Шеповальников, Цицерошин, 2004, Разумникова, Ларина, 2005, Шеповальников, и др., 2005, 2012, Данько, 2006, Разумникова, Вольф, 2006, Костандов и др., 2006, 2007, 2008а, 2008б, 2010а, 2010б, 2011а, 2011б, 2012а, 2012б, Бехтерева, Нагорнова, 2007, Мачинская и др., 2007, Цапарина и др., 2007, 2008, Шемякина, Данько, 2007, Шемякина и др., 2007, Шеповальников, Цицерошин, 2007, Разумникова и др., 2009, Данько, Бойцова, 2010, Костандов, 2010, Костандов, Черемушкин, 2010, 2012, 2013а, 2013б, Кошельков, Мачинская, 2010, Курганский, 2010, Тарасова и др., 2010, Цицерошин и др., 2010, 2012, Курганский, Мачинская, 2012, Мачинская, Курганский, 2012, 2013, Цицерошин, Гальперина, 2012, Фарбер и др., 2014а, 2014б, Сороко и др. 2015б), так и зарубежными учеными (см., например, Thatcher, et al., 1987, 2005, 2007, Gevins, et al., 1994, 1997, Leocani, et al., 1997, Nunez, et al., 1997, 1999, Florian, et al., 1998, Manganotti, et al., 1998, Andrew, Pfurtscheller, 1999, Anokhin, et al., 1999, Pfurtscheller, Andrew, 1999, Srinivasan, 1999, Mima, et al., 2000, Ginter, et al., 2001, Barry, et al., 2002, 2004, Gerloff,

Andres, 2002, Stam, 2004, 2010, Stam, de Bruin, 2004, Nunez, Srinivasan, 2006, Stam, et al., 2006, 2007a, 2007b, 2009, Murias, et al., 2007, Ferri, et al., 2008, Smit, et al., 2008, Beudel, et al., 2014, см. также Раздел 2.1.6). Рост интереса к проведению подобных исследований связан с тем, что многие ученые полагают, что данный методологический подход позволит охарактеризовать функциональные взаимодействия различных зон мозга. Но показатели пространственной синхронизации ЭЭГ, такие как корреляция и когерентность, являются смещенными оценками величины функциональной взаимосвязи областей коры, вследствие существования объемной проводимости мозга и влияния сигнала референтного электрода (Nunez, et al., 1997, Nolte, et al., 2004, Nunez, Srinivasan, 2006, Marzetti, et al., 2007, Курганский, 2010). Причем влияние указанных факторов может приводить к тому, что при относительном перераспределении мощности различных источников электрической активности будет изменяться величина когерентности сигналов, регистрируемых на скальпе, даже в том случае, когда никакой функциональной взаимосвязи не существует (см. Nunez, Srinivasan, 2006, Pascual-Marqui, 2007).

Решение данной проблемы могло бы быть получено, если бы была возможность, используя сигналы ЭЭГ, получить оценки электрической активности множества локальных областей коры. Но это также является нетривиальной проблемой (см. Раздел 2.3). Поэтому был предложен ряд приближенных решений. В частности, наиболее популярным способом снижения влияния объемной проводимости мозга и сигнала референтного электрода является пространственная фильтрация исходной ЭЭГ (Srinivasan, Nunez, 1998), которая выполняется при оценке плотности источников тока (CSD) путем вычисления поверхностного Лапласиана (Hjorth, 1975, Perrin, et al., 1989, 1990, Babiloni, et al., 1996, He, et al., 2001, Yao, 2002a, 2002b, Tenke, Kayser, 2005, Nunez, Srinivasan, 2006). Другими возможностями являются оценка электрической активности источников с помощью, так называемого, «метода устранения размытости» (Gevins, et al., 1991, 1994, 1999) или

преобразование исходных данных к нейтральному референту (Yao, 2001, Yao, et al., 2005, 2007, Marzetti, et al., 2007, Kayser, Tenke, 2010, Qin, et al., 2010), которые являются эквивалентными преобразованиями (Nunez, 2010). Также предлагается использовать оценки активности источников, которые могут быть получены с помощью решения обратной задачи методами sLORETA и eLORETA (Pascual-Marqui, 2007, Pascual-Marqui, et al., 2011) или с помощью метода «формирования диаграммы направленности» (Muthuraman, et al., 2014). К сожалению, точность таких оценок сигналов может оказаться недостаточной в случае использования редкой сетки электродов (Nunez, Srinivasan, 2006, Nunez, et al., 2014).

С другой стороны, предлагается использовать такие показатели взаимной зависимости сигналов, на величину которых не влияет свойство объемной проводимости мозга. В частности, для оценки величины функциональной взаимосвязи областей коры предлагается использовать «мнимую составляющую когерентности» (Nolte, et al., 2004, Marzetti, et al., 2007, Курганский, 2010) или «когерентность с ненулевой задержкой» (Pascual-Marqui, 2007, Pascual-Marqui, et al., 2011). Это предложение основано на том, что влияние электрической емкости мозга на фазу колебаний электрического потенциала на частотах, характерных для ЭЭГ, пренебрежимо мало, и что скорость распространения потенциалов действия по аксонам относительно небольшая. Но необходимо подчеркнуть, что использование «мнимой составляющей когерентности» или «когерентности с ненулевой задержкой» позволяет оценить величину только той функциональной взаимосвязи областей коры, которая обладает достаточно большой задержкой. Также предлагается использовать, так называемые, «индекс отставания фазы» – «phase lag index» (Stam, et al., 2007b) и «перенормированную частную направленную когерентность» – «renormalized partial directed coherence» (Schelter, et al., 2009, Muthuraman, et al., 2014).

Наконец, было предположено, что более надежные результаты могут быть получены, если выделить сигналы от мозговых источников с помощью независимых компонент ЭЭГ (Курганский, 2010, Congedo, et al., 2010b).

Выводы, которые следуют из этого краткого анализа литературы, весьма пессимистичны. Во-первых, исследователи используют различную методологию для анализа пространственной синхронизации сигналов ЭЭГ. Более того, в одних исследованиях предпринимаются различные попытки учета влияния объемной проводимости мозга и сигнала референтного электрода, а в других – нет. Такое разнообразие используемой методологии значительно осложняет сопоставление результатов исследований, и, как следствие, не позволяет объединить усилия для изучения функциональной взаимосвязи зон мозга. Во-вторых, в настоящее время не существует общепринятых методов анализа электрических потенциалов, регистрируемых на поверхности головы, которые могли бы предоставить надежные и несмещенные оценки величины функциональной взаимосвязи каких-либо зон мозга. Поэтому разработка такой методики является актуальной проблемой.

Одним из подходов являются методы слепого разделения источников. Можно предположить, что влияние объемной проводимости мозга и сигнала референтного электрода, по крайней мере, частично моделируется с помощью матрицы смешивания A . В этом случае, преобразование исходной ЭЭГ в сигналы скрытых источников ЭЭГ может в значительной степени снизить влияние этих факторов. И, как следствие, оценки взаимной зависимости этих сигналов могли бы точнее характеризовать величину функциональной взаимосвязи соответствующих зон мозга по сравнению с другими традиционно используемыми методами. Но это предположение необходимо тщательно проверить.

3 Методы исследования.

3.1 Испытуемые и пациенты.

В исследованиях использовалось несколько выборок записей ЭЭГ у взрослых здоровых испытуемых и у больных с симптомами СНВГ.

Здоровые испытуемые являлись участниками проекта по созданию референтной базы данных ЭЭГ и ПСС. Оценка здоровья испытуемых осуществлялась на основании анкеты. Критериями включения испытуемого в группу здоровых являлись: перинатальный период без патологии; отсутствие неврологических и психиатрических заболеваний, травм головы, судорожной и пароксизмальной активности в анамнезе; отсутствие хронических заболеваний, нормальное или скорректированное зрение, нормальный слух; нормальное умственное и физическое развитие; для учащихся – хорошая или отличная успеваемость. Все испытуемые на момент исследования не принимали никаких медицинских препаратов. Работа проводилась в соответствии с Хельсинской декларацией о проведении исследований с участием добровольцев. Все испытуемые дали письменное согласие на участие в исследовании после ознакомления с сущностью процедуры.

Пациенты с симптомами СНВГ отбирались в соответствии с критериями, сформулированными в Руководстве по диагностике и статистике психических расстройств DSM-IV (American Psychiatric Association, 1994). Поскольку в данную группу входили взрослые испытуемые, критерии DSM-IV были немного модифицированы в соответствии с рекомендациями Бекрли с соавторами (Barkley, et al., 2008). В частности, в соответствии с DSM-IV, для того чтобы диагностировать СНВГ, необходимо, чтобы у обследуемого испытуемого наблюдалось, по крайней мере, 6 из 9 перечисленных симптомов невнимательности или 6 из 9 симптомов гиперактивности/импульсивности. Однако в данной работе использовался менее строгий критерий. В «Группу СНВГ» были включены испытуемые, если у них в каждом из обследований, которые выполнялись независимыми

психиатрами в детстве (в возрасте 5-12 лет), в последние шесть месяцев перед началом исследований и непосредственно перед регистрацией ЭЭГ, наблюдалось, по крайней мере, 4 симптома невнимательности или 4 симптома гиперактивности/импульсивности. Большинство пациентов не принимали лекарств. Те же их них, которые ранее принимали метилфенидат, не употребляли его в течение 24 часов до начала обследования. В исследованиях не принимали участие пациенты, страдающие от неврологических или психических заболеваний, а также испытуемые, принимающие психотропные вещества и которые когда-либо пострадали от черепно-мозговой травмы с последующей потерей сознания.

Результаты исследований, описанные ниже в Разделах 4.1 и 4.2, получены для ЭЭГ, записанной у здоровых испытуемых в возрасте 20-50 лет. Использовались записи ЭЭГ, выполненные как без предъявления афферентных раздражителей (фоновая запись) при закрытых (ГЗ) и открытых (ГО) глазах – 376 испытуемых (167 мужчин и 209 женщин), так и при выполнении GO/NOGO теста («Тест 1», описание см. Раздел 3.3) – 329 человек (145 мужчин и 184 женщины).

В исследованиях, описанных в Разделе 4.2, использовались записи фоновой ЭЭГ при закрытых и открытых глазах у 96 взрослых с симптомами СНВГ в возрасте 20-50 лет (52 пациента – мужчины, и 44 - женщины). По результатам психиатрических обследований 63-м испытуемым был поставлен диагноз СНВГ в соответствии с критериями DSM-IV, а 33 пациента удовлетворяли описанному выше менее строгому критерию и были отнесены к субклинической подгруппе. Также, в соответствии с менее строгим критерием, все испытуемые были классифицированы по типам: 23 – с преимущественным нарушением внимания, 7 – с преобладанием гиперактивности/импульсивности, и 66 – объединенный тип, сочетающий нарушения внимания и гиперактивности/импульсивности.

Результаты исследований, представленные в Разделе 4.3, получены для записей ПСС в GO/NOGO тесте («Тест 1», описание см. Раздел 3.3) у 597

здоровых испытуемых (242 мужчин и 355 женщин) в возрасте от 17 до 84 лет. Кроме того, использовались 96 записей ПСС в GO/NOGO тесте («Тест 1») у взрослых испытуемых с симптомами СНВГ, полученных у тех же самых пациентов, описанных выше. Наконец, использовались записи ПСС у 77 здоровых испытуемых в возрасте от 17 до 30 лет, выполнявших различные модификации GO/NOGO теста (описание см. Раздел 3.3): «Тест 2» – 17 (6 мужчин, 11 женщин), «Тест 3» – 27 (4 мужчины, 23 женщины), «Тест 4» – 33 (12 мужчин, 21 женщина). Все перечисленные записи ПСС были отобраны в соответствии с критериями, сформулированными в Разделе 3.8.

Записи ЭЭГ и ПСС были выполнены Е.П.Терещенко, Е.А.Яковенко, И.С.Никишена (ИМЧ РАН, Санкт-Петербург), A.Mueller, G.Candrian (Brain and Trauma foundation, Chur, Switzerland), S.Hollup (Norwegian University of Science and Technology, Trondheim, Norway).

3.2 Регистрация ЭЭГ и ПСС.

ЭЭГ регистрировали с помощью компьютерного электроэнцефалографа «Мицар-ЭЭГ». Electroды располагались в соответствии с международной системой 10-20 в точках Fp1, Fp2, F7, F3, Fz, F4, F8, T3, C3, Cz, C4, T4, T5, P3, Pz, P4, T6, O1, O2, референт – использовались объединенные Electroды, расположенные на мочках ушей, заземляющий – в отведении Fpz. Сопротивление Electroдов не превышало 5 кОм. Частота квантования сигналов – 250 Гц. Полоса пропускания усилителей 0.53 ($\tau = 0.3$ с) – 50 Гц. Для подавления сетевой электромагнитной помехи использовался цифровой режекторный фильтр с полосой не пропускания 45-55 Гц.

Исследование проводилось в слегка затененной комнате в спокойной обстановке при отсутствии отвлекающих стимулов. Испытуемый сидел в удобном кресле с подлокотниками. 17-ти дюймовый экран монитора компьютера и динамики располагались перед испытуемым на расстоянии полутора метров. Запись ЭЭГ производилась либо без предъявления

афферентных раздражителей (фоновая запись), либо в ходе выполнения испытуемым психологических тестов. Фоновая запись выполнялась при закрытых (ГЗ) и открытых (ГО) глазах, как минимум, в течение 3 минут для каждого условия. При выполнении психологических тестов зрительные стимулы предъявлялись на мониторе, а слуховые – через динамики. Для контроля правильности выполнения теста и измерения времени реакции регистрировался сигнал от кнопки.

Запись ЭЭГ в память ЭВМ производилась непрерывно и хранилась на компьютерном диске в цифровой форме. Весь последующий анализ проводился в OFF-LINE режиме. Для количественной обработки данных использовалась программа WinEEG, разработанная автором данной работы.

3.3 Психологические тесты.

Для регистрации ПСС использовались 4 модификации GO/NOGO теста («Тест 1», «Тест 2», «Тест 3», «Тест 4»), сходные по структуре. В этих тестах предъявлялись три категории зрительных стимулов: изображения животных (Ж), растений (Р) и людей (Ч). В каждую категорию входило по 20 различных изображений. Изображения предъявлялись в центре экрана на белом фоне и имели приблизительно одинаковые угловые размеры: порядка 3.8°. Примеры изображений представлены на Рис. 2. В тестах «Тест 1», «Тест 3» и «Тест 4» одновременно с изображением человека предъявлялись звуки – случайные последовательности быстро сменяющихся тонов длительностью 20 мс, частотами 500, 1000, 1500, 2000 и 2500 Гц и звуковым давлением порядка 70 дБ. В тесте «Тест 2» звуки не предъявлялись.

Каждый тест состоял из 400 проб, общая длительность теста – 21 минута. В каждой пробе стимулы предъявлялись парами. Длительность предъявления стимулов – 100 мс. Интервал между стимулами в паре – 1000 мс, а интервал между началами пар стимулов – 3100 мс. В интервалах между стимулами на экране монитора предъявлялся белый фон. Предъявление

стимулов не сопровождалось миганием всего экрана монитора. Во всех тестах пары стимулов предъявлялись в квазислучайном порядке. Тесты были разбиты на блоки по 100 проб. В каждом блоке проб предъявлялись 15 различных зрительных стимулов: по 5 каждой категории, из которых были составлены 20 пар стимулов. Зрительные стимулы в различных блоках не повторялись. Для предъявления стимулов использовалась программа Psytask, разработанная автором данной работы.

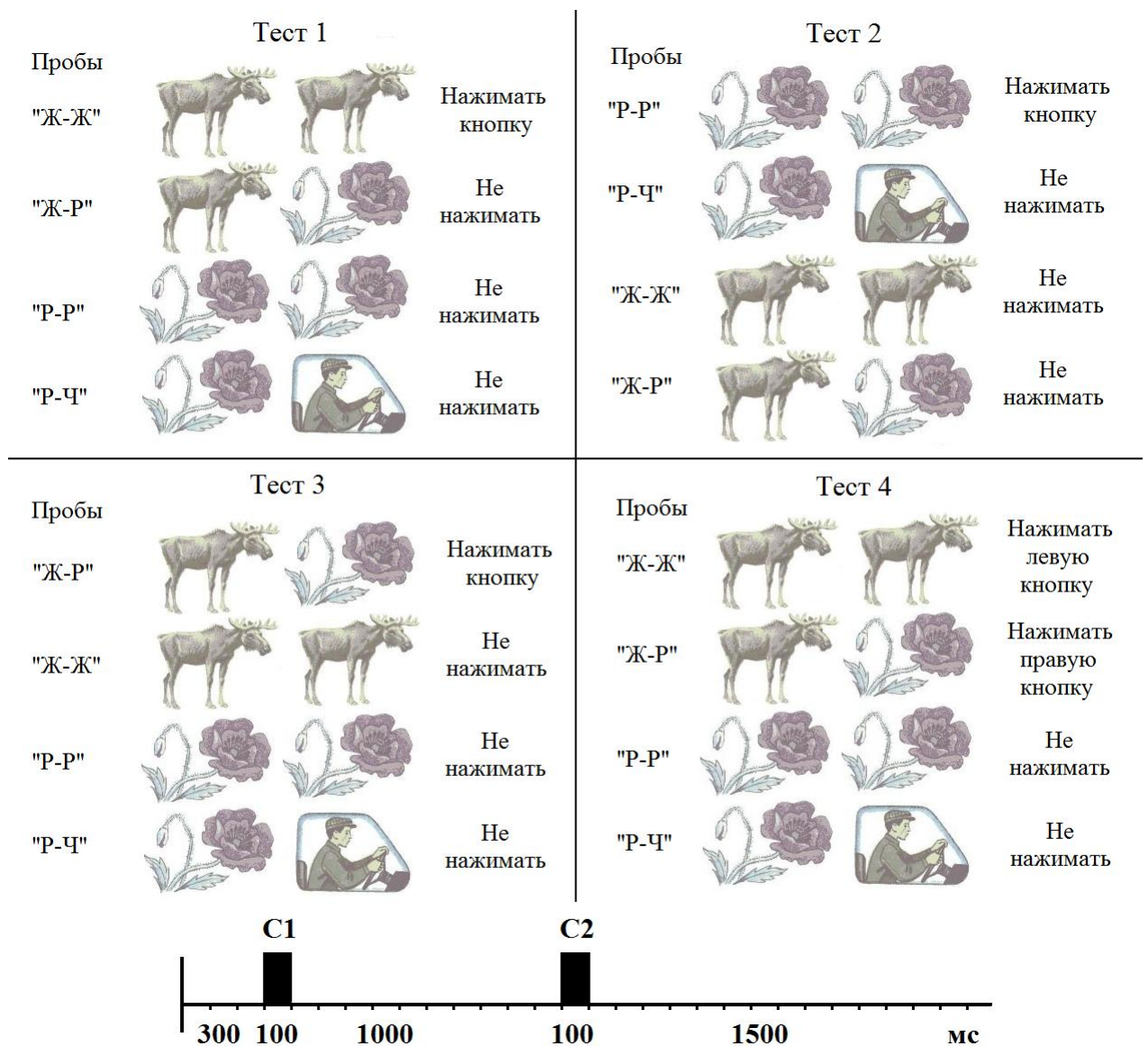


Рис. 2. Примеры пар зрительных стимулов и соответствующих ответных реакции испытуемого в четырех модификациях GO/NOGO тестах.

Сверху – используемые в тестах комбинации пар стимулов и ответных реакций. Снизу – временная структура проб.

В зависимости от теста испытуемый выполнял различное задание (см. Рис. 2). В тесте «Тест 1» испытуемый нажимал на кнопку правой рукой в ответ на предъявление пары стимулов «Ж-Ж», в тесте «Тест 2» – на «Р-Р», и в тесте «Тест 3» – на «Ж-Р». Наконец, в тесте «Тест 4» испытуемый нажимал на две кнопки различными руками: левой – на пары стимулов «Ж-Ж» и правой – «Ж-Р». Испытуемому давалось задание нажать на кнопку как можно точнее и быстрее. Перед началом теста испытуемый выполнял несколько десятков проб для тренировки. В ходе выполнения теста делались одна или несколько кратковременных пауз (длительностью 1-2 минуты) для отдыха испытуемого. Каждый испытуемый выполнял только один тест.

3.4 Коррекция и удаление артефактов ЭЭГ.

Коррекция артефактов моргания проводилась путем обнуления независимых компонент ЭЭГ, соответствующих морганию глаз (Vigário, 1997, Jung, et al., 2000). Использовалась следующая процедура (She, et al., 2002, Терещенко и др., 2009). Выбирался отрезок записи ЭЭГ, содержащий хорошо выраженные артефакты морганий, длительностью не менее 60 секунд и раскладывался на независимые компоненты. В ряде случаев выбиралась вся запись. Визуально или автоматически определялась компонента ЭЭГ, у которой сигнал и топография соответствовали морганию глаз. Для этой компоненты строился пространственный фильтр, подавляющий этот сигнал, в соответствии с формулой:

$$F = AE^i A^{-1}, \quad (154)$$

где A – матрица смешивания в модели независимых компонент порядка $N \times N$, в которой число источников равно числу измеряемых сигналов, E^i – диагональная матрица, $E^i = \text{diag}(e_j)$, $e_j = 1$ для $j \neq i$ и $e_j = 0$ для $j = i$, а i – индекс компоненты, соответствующей артефакту. Следует отметить, что такая процедура может приводить к значительным искажениям сигналов от лобных электродов (Терещенко и др., 2009). Кроме того, обнуление одной из

независимых компонент эквивалентно снижению эффективной размерности исходного сигнала на 1, что в ряде случаев может оказаться неприемлемым. Поэтому в ряде случаев она не проводилась.

Также из дальнейшего анализа исключались эпохи, содержащие артефакты. Считалось, что эпоха содержит артефакты, если в ней наблюдаются: (1) потенциалы более 50 мкВ для электродов Fp1 и Fp2 и более 100 мкВ для остальных электродов; (2) медленные волны в диапазоне от 0.53 до 1 Гц, с амплитудой более 50 мкВ; (3) быстрые колебания сигнала в интервале частот от 20 до 35 Гц, с амплитудой более 35 мкВ. Эти пороговые значения были подобраны эмпирически, путем многократного выполнения обработки с различными параметрами и последующего визуального анализа результатов. Первый тест эффективно исключал артефакты, связанные с движением глаз, но оставлял, практически, все сигналы ЭЭГ. Второй тест выявлял артефакты, связанные с медленными движениями головы и тела. Третий тест детектировал миографические артефакты, связанные с напряжением мышц, сжатием зубов, глотанием и др.

3.5 Средний референт и плотность источников тока (CSD).

В ряде случаев перед последующей обработкой ЭЭГ преобразовывалась к среднему референту. Также в ряде случаев исходная ЭЭГ или ПСС преобразовывались в, так называемую, «плотность источников тока» – «current source density» (CSD). Для этого использовался следующий алгоритм (Perrin, et al., 1989, 1990):

Пусть $\varphi(\vec{r}_i)$ это электрический потенциал, регистрируемый на поверхности головы в точке \vec{r}_i , $i = 1, \dots, N$. Предполагая сферическую модель головы и интерполяцию, использующую сферические сплайны, потенциал в произвольной точке \vec{r} на скальпе может быть вычислен как:

$$\varphi(\vec{r}) = c_0 + \sum_{i=1}^N c_i g_m(\cos(\vec{r}, \vec{r}_i)), \quad (155)$$

где $\cos(\vec{r}, \vec{r}_i)$ – косинус угла между векторами \vec{r} и \vec{r}_i , а функция $g_m(x)$ определена как сумма следующего ряда:

$$g_m(x) = \frac{1}{4\pi} \sum_{n=1}^{\infty} \frac{2n+1}{n^m(n+1)^m} P_n(x), \quad (156)$$

где P_n – многочлен Лежандра, и $m > 1$ – константа. Коэффициенты c_i в формуле (155) могут быть определены, решая систему уравнений

$$\begin{cases} GC + Tc_0 = \Phi \\ T^T C = 0 \end{cases}, \quad (157)$$

где $T = \{1, \dots, 1\}^T$ – вектор столбец порядка N с элементами равными 1, $C = \{c_1, \dots, c_N\}^T$, $\Phi = \{\varphi_1, \dots, \varphi_N\}^T$, $G = \{g_{ij}\} = \{g_m(\cos(\vec{r}_i, \vec{r}_j))\}$. К диагональным элементам матрицы G может быть добавлена небольшая константа λ для сглаживания. Тогда плотность источника тока $I_{CSD}(\vec{r})$, которая равна поверхностному Лапласиану пространственного распределения потенциала на скальпе (см. Раздел 2.3.4), вычисляется как:

$$I_{CSD}(\vec{r}) = -\frac{1}{r^2} \sum_{i=1}^N c_i g_{m-1}(\cos(\vec{r}, \vec{r}_i)) \quad (158)$$

Было принято, что $m = 4$, $\lambda = 10^{-5}$, а число суммируемых членов ряда в формуле (156) равно 50 (Kayser, Tenke, 2006a, 2006b).

3.6 Фильтрация ЭЭГ.

При исследовании скрытых источников ЭЭГ перед оценкой матрицы смешивания выполнялась цифровая фильтрация исходных сигналов. Для этого использовались цифровые полосовые фильтры Кайзера с конечной импульсной характеристикой (см., например, Рабинер, Гоулд, 1978). Использовались полосовые фильтры высокого порядка с полосой пропускания 1.5-40 Гц, 4-40 Гц, 8-40 Гц, 1.5-13 Гц, 8-13 Гц и 13-30 Гц. Примеры амплитудно-частотных характеристик таких фильтров представлены на Рис. 3.

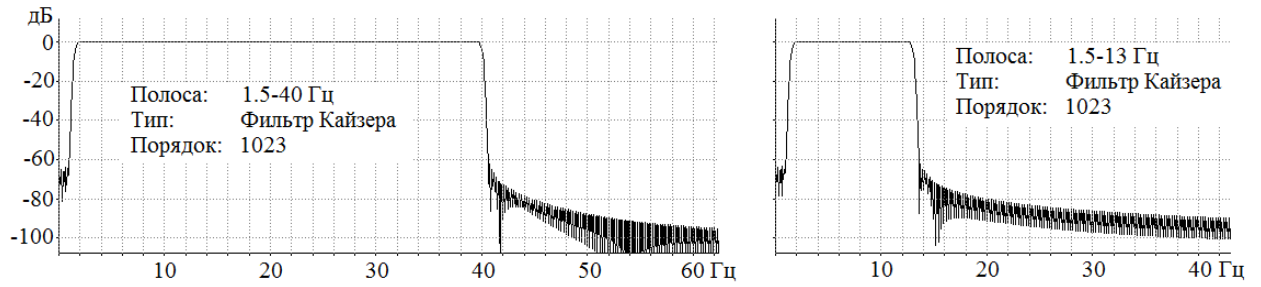


Рис. 3. Амплитудно-частотные характеристики полосовых фильтров.

3.7 Спектры и когерентность фоновой ЭЭГ.

Для оценки спектров мощности и когерентности ЭЭГ использовалось преобразование Фурье. Пусть $x_i(t)$, $i = 1, \dots, N$ – исходные сигналы. Непрерывное преобразование Фурье для сигналов $x_i(t)$ может быть представлено в виде

$$X_i(f) = \int_{-\infty}^{\infty} x_i(t) \exp(-i 2\pi ft) dt. \quad (159)$$

Тогда спектральная плотность сигнала $x_i(t)$ имеет вид

$$S_{ii}(f) = |X_i(f)|^2 = (\text{Re } X_i(f))^2 + (\text{Im } X_i(f))^2, \quad (160)$$

а взаимная спектральная плотность сигналов $x_i(t)$ и $x_j(t)$ определяется как

$$S_{ij}(f) = X_i^*(f) X_j(f). \quad (161)$$

Оценка спектральной плотности и взаимной спектральной плотности выполнялась аналогично для исходной ЭЭГ, плотности источника тока и сигналов скрытых источников ЭЭГ с помощью дискретного преобразования Фурье. Методика оценки спектральной плотности и взаимной спектральной плотности для стационарных случайных процессов подробно описана в книге Бендат и Пирсол (Бендат, Пирсол, 1989). При расчете спектральной плотности весь анализируемый интервал разбивался на эпохи длительностью 4 секунды, перекрывающиеся на 50%. Для подавления просачивания энергии через боковые максимумы каждый отрезок сглаживался временным окном Ханна. Используя «быстрое преобразование Фурье», отдельно вычислялись

оценки спектральной плотности для каждого канала и оценки взаимной спектральной плотности для каждой пары каналов, и усреднялись по всем эпохам. Если, в результате исключения артефактов, число усредненных эпох было меньше 10, такие оценки спектральной плотности и взаимной спектральной плотности исключались из дальнейшего анализа.

При расчете взаимной спектральной плотности длительность эпохи была равной 2 секундам для того, чтобы увеличить их количество для усреднения. Кроме того, известно, что оценки когерентности являются смещенными, и величина этого смещения зависит от числа усредненных эпох (Бендат, Пирсол, 1989). Поэтому при вычислении оценок взаимной спектральной плотности использовались не все эпохи, не содержащие артефакты, а только первые 30. Подобное выравнивание числа эпох было необходимо, чтобы избежать систематических ошибок, связанных с обработкой. Записи ЭЭГ, в которых не было найдено 30-ти эпох, не содержащих артефактов, исключались их последующего анализа.

Функция обычной когерентности вычислялась следующим образом:

$$\gamma_{ij}^2(f) = \frac{|\overline{S_{ij}}(f)|^2}{\overline{S_{ii}}(f)\overline{S_{jj}}(f)}. \quad (162)$$

Также вычислялись, так называемая, «мгновенная когерентность» – «instantaneous coherence» (Pascual-Marqui, 2007, Pascual-Marqui, et al, 2011)

$$\gamma_{Instij}^2(f) = \frac{[\text{Re } \overline{S_{ij}}(f)]^2}{\overline{S_{ii}}(f)\overline{S_{jj}}(f)}, \quad (163)$$

и «когерентность с ненулевой задержкой» – «lagged coherence»

$$\gamma_{Lagij}^2(f) = \frac{[\text{Im } \overline{S_{ij}}(f)]^2}{\overline{S_{ii}}(f)\overline{S_{jj}}(f) - [\text{Re } \overline{S_{ij}}(f)]^2}. \quad (164)$$

Оценки спектральной плотности и когерентности вычислялись для каждого испытуемого и каждого условия, например, ГЗ и ГО в отдельности. Для дальнейшего анализа рассчитывалась суммарная мощность в диапазонах δ (1.5–4 Гц), θ (4–8 Гц), α (8–13 Гц), β_1 (13–20 Гц) и β_2 (20–30 Гц) для

каждого электрода, каждого условия и каждого испытуемого отдельно и логарифмировалась для нормализации их распределений. Аналогично, в этих же диапазонах для каждой пары каналов рассчитывались средние показатели когерентности, которые преобразовывались с помощью функции вида $\ln(x/(1-x))$ для нормализации. Наконец, для каждой группы испытуемых, каждого условия и каждого электрода или пары электродов в отдельности вычислялись усредненные оценки спектральной плотности или когерентности соответственно.

Статистическая значимость эффектов, наблюдаемых в мощности в каждом из диапазонов в отдельности, оценивалась с помощью двухфакторного дисперсионного анализа с повторными измерениями, в котором межгрупповым фактором было состояние человека или группа испытуемых, а внутригрупповым фактором – локализация электродов. Состояние человека считалось межгрупповым фактором, поскольку в ряде случаев в результате удаления артефактов некоторые записи ЭЭГ для одного из условий регистрации были полностью исключены из анализа. Оценка статистической значимости взаимодействия факторов «состояние» x «локализация» (или «группа испытуемых» x «локализация») выполнялась с учетом поправки Гринхауза-Гейсера (Greenhouse – Geisser).

Также, статистическая значимость эффектов оценивалась с помощью t -критерия Стьюдента для канала или сигнала источника ЭЭГ, и каждого диапазона в отдельности. Для устранения ложно позитивных ошибок при множественных сравнениях использовалась коррекция Бонферрони. Также вычислялся размер эффекта Коэна: $d = (\bar{x}_1 - \bar{x}_2) / S$, используемый в качестве количественной мерой выраженности различий.

3.8 Потенциалы, связанные с событиями (ПСС).

ПСС на второй стимул вычислялись в соответствии с формулой (4) (см. Раздел 2.2.1), для каждого испытуемого, каждого электрода и каждой группы

проб (условия в тексте) отдельно. В дальнейшем они будут обозначаться в соответствии с названием групп проб (см. Раздел 3.3). Для вычисления ПСС на первый стимул использовались пробы, в которых предъявлялись изображения, принадлежащие одной категории, поскольку только этот фактор влияет на последовательность протекающих психических процессов в соответствии с заданием в тесте. Эти ПСС будут обозначаться «Ж+» и «Р-» для тестов «Тест 1», «Тест 3» и «Тест 4» и «Р+» и «Ж-» – для «Тест 2». Из усреднения исключались пробы, содержащие артефакты, и в которых испытуемый выполнял задание с ошибкой. ПСС, при вычислении которых усреднялось менее 30 проб для каждого из условий, исключались из дальнейшего анализа. Также вычислялись разностные кривые ПСС для пар условий, по три пары для каждого теста. Для тестов «Тест 1», «Тест 2», «Тест 3» и «Тест 4» вычислялись разностные кривые «Ж-Ж»-«Ж-Р», «Р-Р»-«Р-Ч» и «Ж+»-«Р-», для теста «Тест 2» – «Р-Р»-«Р-Ч», «Ж-Ж»-«Ж-Р», и «Р+»-«Ж-». Наконец, вычислялись ПСС, усредненные по группе испытуемых.

Для оценки статистической значимости различий компонентов ПСС на каждой усредненной разностной кривой визуально находился локальный экстремум, от которого справа и слева определялись границы интервала, соответствующие половине его амплитуды. Для этого выбранного интервала времени в каждом индивидуальном ПСС и в каждом из соответствующих условий вычислялись средние значения потенциалов. Полученные две выборки, соответствующие разным условиям, сравнивались с помощью *t*-критерия Стьюдента для зависимых выборок. Процедура повторялась, если на кривой наблюдалось несколько экстремумов. При множественных сравнениях для величины статистической значимости *p* выполнялась поправка Бонферрони.

Также, оценки статистической значимости различий выполнялись для каждой пары условий и для каждого момента времени *t* в отдельности, используя тот же *t*-критерий Стьюдента. В этом случае выполняется огромное количество статистических сравнений (несколько десятков тысяч),

и чтобы исключить возможность ложно позитивных ошибок, необходимо сделать поправку статистической значимости. Поскольку значения исследуемых показателей в соседних временных отсчетах сильно коррелированы, использование поправки Бонферрони приводит к излишне консервативным оценкам статистической значимости. Поэтому порог статистической значимости был выбран эмпирически. Исследования показали, что в случае большого объема выборки ($N > 400$) не наблюдается никаких статистически значимых различий на уровне значимости $p < 10^{-4}$ в интервале, предшествующем предъявлению первого стимула. Аналогично, статистически значимых различий ($p < 10^{-4}$) в интервале между первым и вторым стимулами при сравнении условий «Ж-Ж» и «Ж-Р» или «Р-Р» и «Р-Ч», то есть в тех случаях, когда сигналы записываются в идентичных условиях. Тем не менее, был выбран более высокий уровень статистической значимости $p < 10^{-5}$, ниже которого наблюдаемые эффекты не рассматривались, чтобы еще больше снизить вероятность ложно позитивных ошибок. Для малых объемов выборки ($N \sim 20-40$) использовался более низкий уровень статистической значимости $p < 10^{-4}$.

3.9 Связанные с событиями изменения мощности и когерентности ЭЭГ.

Для расчета связанных с событиями изменений мощности и когерентности ЭЭГ использовалось вейвлет преобразование исходных сигналов ЭЭГ. Для этого вычислялась свертка исходного сигнала $x_i(t)$, $i = 1, \dots, N$ с вейвлетом Морле как

$$w_i(f, t) = \int_{-\infty}^{\infty} x_i(t') \psi(t'-t) dt', \quad (165)$$

где $\psi(t) = C_\sigma \exp(-i2\pi f_0 t) \exp\left(-\frac{t^2}{2\sigma^2}\right)$ (166)

и C_σ – нормирующий множитель, который выбирался равным $(\sigma\sqrt{\pi})^{-\frac{1}{2}}$ (Tallon-Baudry, et al., 1999). В частотной области вейвлет Морле имеет форму Гауссова окна

$$\Psi(f) \sim \exp(-2\pi^2\sigma^2(f-f_0)^2) \quad (167)$$

с центральной частотой f_0 и шириной $\sigma_f = 1/2\pi\sigma$. Особенность вейвлет преобразования заключается в том, что величина параметра σ выбирается таким образом, что отношение f_0/σ_f является константой, на практике, большей или равной 5. Если $f_0/\sigma_f = 5$, то $\sigma_f = 2$ Гц и $\sigma = 79.6$ мс для $f_0 = 10$ Гц, и $\sigma_f = 6$ Гц и $\sigma = 26.5$ мс для $f_0 = 30$ Гц.

Вейвлет преобразование вычислялось для различных центральных частот f_0 в диапазоне от 2 до 30 Гц с шагом 1 Гц. Локальные во временной области оценки спектральной плотности и взаимной спектральной плотности вычислялись аналогично формулам (160) и (161)

$$S_{ii}(f, t) = |w_i(f, t)|^2 = (\text{Re } w_i(f, t))^2 + (\text{Im } w_i(f, t))^2 \quad (168)$$

$$S_{ij}(f, t) = w_i^*(f, t) w_j(f, t) \quad (169)$$

и усреднялись по пробам, принадлежащим одной группе, аналогично тому, как это описано в Разделе 3.8. В результате вычислялись усредненные по группам проб оценки спектральной плотности и взаимной спектральной плотности для каждого испытуемого, каждого электрода (или пары электродов) и каждой группы проб (условия в тексте) в отдельности.

Для оценки фазовой синхронизации осцилляций, связанной с предъявлением стимулов, вычислялся, так называемый «индекс межпробной фазовой когерентности» – «inter-trial phase coherence» или ИТС (Jervis, et al, 1983, Tallon-Baudry, et al, 1996, 1997). Для этого, для каждой пробы в отдельности вейвлет преобразование исходного сигнала нормировалось

$$P_{ii}(f, t) = w_i(f, t) / |w_i(f, t)| \quad (170)$$

и вычислялся «индекс межпробной фазовой когерентности» как

$$ITC_{ii}(f, t) = |E[P_{ii}(f, t)]|, \quad (171)$$

где $E[x]$ – среднее значение x по пробам одной группы. Этот индекс принимает значения в пределах от 0 до 1, и равен 0 для не синхронизованных по фазе осцилляций, и 1 – для строго синхронизованных.

Оценки обычной когерентности, «мгновенной когерентности» и «когерентности с ненулевой задержкой» вычислялись аналогично формулам (162), (163) и (164).

$$\gamma_{ij}^2(f, t) = \frac{|\bar{S}_{ij}(f, t)|^2}{\bar{S}_{ii}(f, t)\bar{S}_{jj}(f, t)}, \quad (172)$$

$$\gamma_{Instij}^2(f, t) = \frac{[\text{Re} \bar{S}_{ij}(f, t)]^2}{\bar{S}_{ii}(f, t)\bar{S}_{jj}(f, t)}, \quad (173)$$

$$\gamma_{Lagij}^2(f, t) = \frac{[\text{Im} \bar{S}_{ij}(f, t)]^2}{\bar{S}_{ii}(f, t)\bar{S}_{jj}(f, t) - [\text{Re}(\bar{S}_{ij}(f, t))]^2}. \quad (174)$$

Также вычислялся, так называемый, «индекс взаимной фазовой синхронизации» – «phase locking value» или PLV (Lachaux, et al, 1999, см. также Rosenblum, et al, 1996, 2001, Mormann, et al, 2000). Для этого, для каждого момента времени, для каждой центральной частоты f_0 и для каждой пары электродов i, j оценивалась разность фаз осцилляций

$$\varphi_{ij}(f, t) = \varphi_i(f, t) - \varphi_j(f, t), \quad (175)$$

где $\varphi_i(f, t) = \arctg\left(\frac{\text{Im} w_i(f, t)}{\text{Re} w_i(f, t)}\right)$ и $\varphi_j(f, t) = \arctg\left(\frac{\text{Im} w_j(f, t)}{\text{Re} w_j(f, t)}\right)$, и

вычислялась средняя оценка «индекса взаимной фазовой синхронизации»

$$PLV_{ij}(f, t) = \sqrt{E[\cos^2 \varphi_{ij}(f, t)] + E[\sin^2 \varphi_{ij}(f, t)]}, \quad (176)$$

где $E[x]$ – среднее значение x по пробам одной группы.

Аналогично ПСС, оценки спектральной плотности, «индекса межпробной фазовой когерентности», обычной когерентности, «мгновенной когерентности», «когерентности с ненулевой задержкой» и «индекса

взаимной фазовой синхронизации», при вычислении которых усреднялось менее 30 проб для каждого из условий, исключались из дальнейшего анализа. Наконец, оценки выше перечисленных показателей усреднялись по группе испытуемых. Эти оценки вычислялись аналогично для исходной ЭЭГ, плотности источников тока и сигналов скрытых источников ЭЭГ.

При вычислении выше перечисленных показателей, усредненные по группе проб ПСС вычитались из каждой соответствующей индивидуальной пробы перед выполнением вейвлет преобразования. Например, из каждой пробы, принадлежащей группе проб «Ж-Ж» вычитались соответствующие ПСС, полученные в результате их усреднения. Тем самым, по крайней мере, частично подавлялось влияние ВП на показатели связанных с событиями перестроек ЭЭГ. Аналогичные оценки также выполнялись без вычитания ПСС, чтобы оценить величину влияния этого фактора.

При представлении результатов анализа в графическом виде для улучшения наглядности выполнялась коррекция изолинии. Эта процедура выполнялась для всех выше перечисленных показателей для каждой центральной частоты f_0 отдельно. При этом вычислялось среднее значение показателя по интервалу, предшествующему предъявлению первого стимула. В дальнейшем это среднее значение вычиталось из величины показателя для всех t , например,

$$\overline{PLV}_{ij}(f, t) = \overline{PLV}_{ij}(f, t) - \overline{PLV}_{ij}^{BG}(f), \quad (177)$$

где индекс « BG » означает усреднение по интервалу, предшествующему стимулу. Для оценки спектральной плотности, обычно, также выполнялась нормировка ее величины, путем деления на среднее значение мощности в интервале, предшествующем стимулу, то есть

$$\bar{S}_{ii}(f, t) = \frac{\bar{S}_{ii}(f, t) - \bar{S}_{ii}^{BG}(f)}{\bar{S}_{ii}^{BG}(f)}. \quad (178)$$

Для оценки статистической значимости различий использовался t-критерий Стьюдента для зависимых выборок. При анализе спектральной

плотности для каждого испытуемого в отдельности значения $S_{ii}(f, t)$ логарифмировались для нормализации. Для остальных показателей $ITC_{ii}(f, t)$, $\gamma_{ij}^2(f, t)$, $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f, t)$, $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f, t)$ и $PLV_{ij}(f, t)$ нормирующее преобразование выполнялось с помощью функции вида $\ln(x/(1-x))$. Оценки статистической значимости различий выполнялись для пары условий, каждого сигнала (или пары сигналов), каждой центральной частоты вейвлета f_0 и каждого момента времени t в отдельности. Порог статистической значимости $p < 10^{-5}$ (а для малых выборок – $p < 10^{-4}$) был выбран эмпирически, аналогично тому, как это было описано в Разделе 3.8.

3.10 Разделение сигналов скрытых источников ЭЭГ.

Для анализа использовались записи ЭЭГ, зарегистрированной относительно объединенных ушных электродов. Анализ проводился как для каждой индивидуальной записи отдельно, так и одновременно для всех записей ЭЭГ, объединенных в единый временной ряд. В первом случае (модели *iICA*) для каждой индивидуальной записи ЭЭГ матрицы смешивания A_k оценивались отдельно. Во втором случае (модели *gICA*) предполагалось, что матрицы A_k идентичны для всех испытуемых, и матрица A смешивания для всех записей ЭЭГ одновременно.

3.10.1 Оценка матрицы смешивания и оценка сигналов.

Для оценки матрицы смешивания A использовался итеративный алгоритм, называемый в литературе «*natural gradient*» (Amari, et al., 1996, Amari, 1998), описанный в Разделе 2.2.3.1, формула (109), в котором в качестве функции $\varphi_i(y_i)$ использовалась функция $\varphi_{IM_i}(y_i)$, определяемая формулами (107) и (108). В литературе такую модификацию алгоритма часто называют «*Infomax*» алгоритмом. Использовалась реализация данного алгоритма на языке программирования C++, встроенная в программу

WinEEG, которая была практически полностью идентична процедуре *runica()*, входящей в состав пакета программного обеспечения EEGLAB (Delorme, Makeig, 2004), за исключением двух незначительных изменений. В частности, величина минимального изменения оцениваемых параметров, при котором происходит остановка алгоритма, задавалась равной 10^{-7} , тогда как в процедуре *runica()* эта величина по умолчанию была установлена как 10^{-6} . Такое изменение позволяло получать более точные оценки матрицы смешивания A . Второе изменение заключалось в том, что максимальное число шагов итеративной процедуры было увеличено с 512 до 5000. В результате этих изменений алгоритм стал работать значительно стабильней при обработке записей ЭЭГ различной длительности, которая варьировала в широком диапазоне от 60 секунд до нескольких часов.

Оценки сигналов выполнялись, используя формулу

$$S = BX, \quad (179)$$

где $B = A^+$ – псевдообратная матрица по Муру-Пенроузу для матрицы A . Необходимо отметить, что если число источников равно числу измеряемых сигналов, то матрица A является квадратной и обратимой, $B = A^{-1}$, и преобразование исходных сигналов в соответствии с формулой (179) также обратимо. Иными словами, это преобразование не приводит к потере данных.

3.10.2 Оценка числа источников.

Для оценки оптимального числа источников использовались теоретические информационные критерии AIC (Akaike, 1974), KIC (Cavanaugh, 1999) и MDL (Rissanen, 1978). Также в ряде случаев использовался Байесовский информационный критерий BIC (Hansen, et al., 2001, Kolenda, et al., 2001, Rasmussen, et al., 2008). Более подробно эти критерии описаны в Разделах 2.4.4.1 и 2.4.4.2. Поскольку в основе критериев AIC, KIC и MDL лежит предположение о том, что сигналы представляют собой последовательность независимых, одинаково распределенных

случайных величин (Wax and Kailath, 1985), оценки оптимального порядка выполнялись многократно с различной степенью прореживания данных.

К сожалению, все эти критерии являются приблизительными, и оценки оптимального порядка модели могут оказаться неточными. Поэтому также рассматривались модели скрытых источников ЭЭГ, в которых их число выбиралось в пределах от 4 до 19. Для этого использовалась процедура снижения размерности, описанная в Разделе 2.4.2.

3.10.3 Сравнение моделей скрытых источников ЭЭГ.

Сравнение моделей скрытых источников ЭЭГ, полученных для различных исходных данных, выполнялось только путем оценки степени похожести матриц смешивания. При этом использовались такие показатели, которые позволяли в целом оценить степень похожести двух матрицы смешивания, а не отдельных топографий источников. Необходимость использования таких показателей определялась тем, что при расчете сигналов в соответствие с формулой (179) оценки сигналов зависит от точности оценки каждого элемента матрицы A .

Пусть имеются две матрицы смешивания A^1 и A^2 . В качестве индекса подобия двух топографий источников выберем модуль нормированного скалярного произведения столбцов матриц смешивания:

$$r_{ij}^{12} = \left| \left(A_{\bullet i}^1 \right)^T A_{\bullet j}^2 \right| / \left(\left| A_{\bullet i}^1 \right| \left| A_{\bullet j}^2 \right| \right). \quad (180)$$

Индекс r_{ij}^{12} аналогичен индексу $dist_{topo}$, определенному в Разделе 2.4.5, формула (144). Он инвариантен по отношению к масштабу, равен 1 для эквивалентных топографий источников и 0 – для ортогональных.

Используя этот индекс, изменялся порядок столбцов в матрицах A^1 и A^2 таким образом, что максимальные значения r_{ij}^{12} располагались на диагонали матрицы $R = \{r_{ij}^{12}\}$. Процедура изменения порядка столбцов представляет собой последовательный выбор и исключение пар наиболее

похожих топографий источников из списка всех возможных (Groppe, et al., 2009). После этого рассчитывался индекса подобия двух матриц A^1 и A^2 как среднее значение диагональных элементов матрицы R

$$\hat{r} = \sum r_{ii}^{12} / N. \quad (181)$$

Индекс \hat{r} равен 1 для эквивалентных матриц A^1 и A^2 , и приблизительно равен 0.42, если элементы матриц смешивания являются случайными нормально распределенными величинами.

Поскольку на практике при анализе реальных сигналов индекс \hat{r} редко достигает 1, необходимо определить, насколько точно будут оцениваться сигналы S , если оценка матрицы A получена с погрешностью. Интуитивно понятно, что если топография какого-либо источника определена неточно, и если мощность этого источника велика, то точность оценки сигналов других источников тоже будет низкой. Соответственно, процент мощности источников, для которых топографии были определены достаточно точно, может быть использован в качестве приблизительного показателя точности оценки сигналов, который рассчитывался в соответствии с формулой

$$P_r = \sum_i (Var_i^1 + Var_i^2) H(r_{ii}^{12} - r) / \sum_i (Var_i^1 + Var_i^2) \times 100 \% , \quad (182)$$

где Var_i – мощность i -го источника,

$$Var_i = \frac{1}{NT} \sum_{j=1}^N \sum_{t=1}^T (A_{ji} s_i(t))^2 , \quad (183)$$

$H(x) = 0$ при $x < 0$ и $H(x) = 1$ при $x \geq 0$, и r – пороговое значение в диапазоне от 0 до 1. r должно быть близким к 1, если необходимо получить точные оценки матрицы A и сигналов $s_j(t)$. Оно было выбрано равным 0.95, и вычислялся индекс $P_{0.95}$.

3.10.4 Оценка надежности моделей.

Для оценки надежности моделей использовалось 5 различных тестов.

Тест «НК1», описанный в работе (Groppe et al., 2008), использовался только для оценки надежности моделей *iICA*. Индивидуальная запись ЭЭГ разделялась на две равные половины, и для каждой из половин оценивались матрицы смешивания A^1 и A^2 , для которых вычислялись индексы \hat{r} и $P_{0.95}$. Далее для всего множества записей ЭЭГ вычислялись средние значения индексов $\bar{\hat{r}}$ и $\overline{P_{0.95}}$, и их стандартные отклонения σ_r и σ_p .

Другие тесты использовались для оценки надежности моделей *gICA*.

Тест «НК2» был аналогичен тесту «НК1». Для анализа из каждой индивидуальной записи ЭЭГ случайным образом выбирались две не перекрывающиеся эпохи длительностью TI , которые помещались в две группы соответственно. Для каждой группы в отдельности, множество принадлежащих ей эпох объединялось в один временной ряд, который использовался для оценки матрицы смешивания. Тем самым получались две оценки матрицы смешивания A^1 и A^2 для двух групп соответственно, для которых вычислялись индексы \hat{r} и $P_{0.95}$. Процедура повторялась 100 раз с фиксированной длительностью эпохи TI , и вычислялись средние значения индексов $\bar{\hat{r}}$ и $\overline{P_{0.95}}$, и их стандартные отклонения σ_r и σ_p .

Тест «НК3» основан на случайном выборе подмножества отсчетов (Müller et al., 2004). Индивидуальные записи ЭЭГ объединялись в один временной ряд. Из этого временного ряда дважды случайным образом выбирались отсчеты с вероятностью p , для этих выборок оценивались матрицы A^1 и A^2 , и вычислялись индексы \hat{r} и $P_{0.95}$. Процедура повторялась 100 раз с фиксированной вероятностью p , и вычислялись средние значения индексов $\bar{\hat{r}}$ и $\overline{P_{0.95}}$, и их стандартные отклонения σ_r и σ_p .

Тест «НК4» основан на случайном разбиении всего множества записей ЭЭГ пополам (Congedo, et al., 2010). Множество индивидуальных записей ЭЭГ случайным образом разделялось на два подмножества. Далее для каждого подмножества в отдельности индивидуальные записи ЭЭГ

объединялись в один временной ряд, оценивались матрицы A^1 и A^2 соответственно, и вычислялись индексы \hat{r} и $P_{0.95}$. Процедура повторялась 100 раз, и вычислялись средние значения индексов $\bar{\hat{r}}$ и $\overline{P_{0.95}}$, и их стандартные отклонения σ_r и σ_P .

Тест «НК5» аналогичен тесту «НК4», но позволяет получить оценку надежности для топографии каждого источника. Матрица A^1 вычислялась для всего множества записей ЭЭГ, а матрица A^2 – для подмножества случайно выбранной половины записей. Используя индекс r_{ij}^{12} , для каждого столбца матрицы A^1 находился наиболее подходящий столбец матрицы A^2 без повторений. В результате получались индексы подобия топографий r_{ij}^{12} . Процедура повторялась 100 раз, и вычислялись средние значения индексов $\overline{r_{ii}^{12}}$, и их стандартные отклонения σ_{ii} . Рассчитывалось также среднее

значение индекса $\overline{r_{ii}^{12}}$ по всем источникам: $\langle \overline{r^{12}} \rangle = \sum_{i=1}^M r_{ii}^{12} / M$.

3.10.5 Оценка остаточной зависимости.

Для оценки степени того, насколько имеющаяся матрица смешивания, полученная в результате анализа одного массива данных, адекватно описывает свойства другого, использовался следующий подход. Поскольку целью анализа независимых компонент является моделирование наблюдаемых данных с помощью скрытых статистически взаимно независимых процессов, естественной мерой того, насколько хорошо модель подходит для данных, является, так называемая, величина остаточной зависимости сигналов. Оценки остаточной зависимости сигналов могут быть выполнены, используя статистики второго и четвертого порядка (Anemüller et al, 2003). Одним из показателей является среднее значение модулей коэффициентов корреляции сигналов для всех пар источников

$$\rho = \frac{1}{n(n-1)} \sum_{i \neq j} |\rho_{ij}|, \quad (184)$$

где $\rho_{ij} = \frac{\langle s_i(t)s_j(t) \rangle_T - \mu_i \mu_j}{\sigma_i \sigma_j}$ – коэффициент корреляции Пирсона,

$\mu_i = \langle s_i(t) \rangle_T$ – среднее значение, и $\sigma_i = \sqrt{\langle (s_i(t) - \mu_i)^2 \rangle_T}$ – среднее

квадратичное отклонение. Другой показатель, учитывающий зависимости более высокого порядка, рассчитывается аналогично:

$$\rho' = \frac{1}{n(n-1)} \sum_{i \neq j} |\rho'_{ij}|, \quad (185)$$

где $\rho'_{ij} = \frac{\langle s_i^2(t)s_j^2(t) \rangle_T - \mu'_i \mu'_j}{\sigma'_i \sigma'_j}$, $\mu'_i = \langle s_i^2(t) \rangle_T$, и $\sigma'_i = \sqrt{\langle (s_i^2(t) - \mu'_i)^2 \rangle_T}$.

Показатель ρ' равен нулю для независимых сигналов, больше нуля для сигналов, у которых флуктуации мощности сигналов коррелированы, и равен единице для сигналов, у которых изменение мощности сигналов во времени взаимно пропорционально.

Оба показателя ρ и ρ' являются смещенными оценками, причем величина ошибки зависит от объема выборки. Точно оценить величину ошибки достаточно сложно, однако могут быть получены приблизительные оценки нижней границы этих показателей ρ и ρ' для различных объемов выборки, используя синтезированные независимые случайные процессы, имеющие такие же автокорреляционные функции, как у сигналов ЭЭГ. Такие случайные процессы были синтезированы с помощью модели авторегрессии 100-го порядка, параметры которой оценивались (Akaike, 1969), используя записи исходной ЭЭГ.

3.11 Разделение сигналов скрытых источников ПСС.

Известно, что форма ПСС обладает значительной межиндивидуальной вариабельностью. Такая изменчивость формы ПСС, по-видимому, связана с

тем, что, в соответствии с общепринятым мнением, источники различных компонентов ПСС пространственно разделены, и реактивность различных зон мозга может варьировать от человека к человеку. Можно предположить, что электрические потенциалы, регистрируемые на поверхности головы, представляют собой линейную комбинацию сигналов от непосредственно ненаблюдаемых источников, и что вариабельность реактивности различных зон мозга может быть приблизительно описана небольшим числом факторов – *сигналов скрытых источников ПСС*. Тогда, основываясь на этих предположениях, может быть предложен следующий метод их оценки.

3.11.1 Оценка матрицы смешивания и сигналов.

Пусть X^k – сигналы ПСС, записанные у k -го испытуемого, $k = 1, \dots, P$. X^k – матрица порядка $N \times T$ с элементами $X_i^k(t)$, $i = 1, \dots, N$ – электроды, $t = 1, \dots, T$ – отсчеты времени. Пусть \bar{X} – ПСС, усредненные по группе испытуемых.

$$\bar{X}_i(t) = \frac{1}{P} \sum_{k=1}^P X_i^k(t), \text{ или } \bar{X} = \frac{1}{P} \sum_{k=1}^P X^k. \quad (186)$$

Предположим, что ПСС, регистрируемые на скальпе, представляют собой линейную комбинацию сигналов $S_j^k(t)$, $j = 1, \dots, M$.

$$X_i^k(t) = \sum_{j=1}^M A_{ij} S_j^k(t) + \varepsilon_i^k(t), \text{ или } X^k = AS^k + \varepsilon^k, \quad (187)$$

где A – матрица смешивания, ε^k – аддитивный шум. Иными словами, предполагается, что процесс смешивания линейный, мгновенный, стационарный и одинаковый у всех испытуемых. Также предполагается, что шум $\varepsilon_i^k(t)$ является аддитивным, стационарным, изотропным и независимым от сигналов $S_j^k(t)$.

Если $M < N$, то $X_i^k(t)$ могут быть преобразованы к линейной комбинации этих сигналов меньшей размерности $Y_j^k(t)$, $j = 1, \dots, M$. С

помощью сингулярного разложение исходная матрица сигналов $X = \{X^1(t), \dots, X^P(t)\}$ порядка $N \times TP$ может быть представлена как $X = U \Sigma V^T$, где U – ортогональная матрица порядка N , Σ – диагональная матрица порядка $N \times TP$, с неотрицательными вещественными числами по диагонали, и V – ортогональная матрица порядка TP . Предположим, что M первых собственных векторов матрицы U , соответствующих наибольшим сингулярным числам Σ_{ii} , имеют отношение к сигналам, а оставшиеся $N - M$ собственных векторов описывают шум. Выберем в качестве нового базиса первые M собственных векторов матрицы U , соответствующие наибольшим собственным числам $\lambda_i = \Sigma_{ii}^2$, и образуем из них новую матрицу $\tilde{U} = \{U_1, \dots, U_M\}$ порядка $N \times M$. Тогда размерность пространства сигналов может быть уменьшена в соответствии с формулами $Y = \tilde{U}^T X$, или $Y^k = \tilde{U}^T X^k$ и $\bar{Y} = \tilde{U}^T \bar{X}$.

Предположим, что

$$Y_i^k(t) = \sum_{j=1}^M \tilde{A}_{i,j} S_j^k(t) \text{ или } Y^k = \tilde{A} S^k, \quad (188)$$

где \tilde{A} – матрица смешивания, соответствующая новому пространству сигналов Y . Причем матрица смешивания для исходного пространства сигналов X может быть вычислена как $A = \tilde{U} \tilde{A}$.

Обозначим матрицу взаимной ковариации сигналов $Y_j^k(t)$ для двух моментов времени t_1 и t_2 как $C(t_1, t_2)$.

$$C_{i_1, i_2}(t_1, t_2) = \frac{1}{P} \sum_{k=1}^P (Y_{i_1}^k(t_1) - \bar{Y}_{i_1}(t_1)) \cdot (Y_{i_2}^k(t_2) - \bar{Y}_{i_2}(t_2)), \quad (189)$$

где $i_1, i_2 = 1, \dots, M$. Или

$$C(t_1, t_2) = \frac{1}{P} \tilde{Y}(t_1) \tilde{Y}^T(t_2), \quad (190)$$

где $\tilde{Y}(t)$ – матрица порядка $M \times P$ с элементами $\tilde{Y}_{jk}(t) = Y_j^k(t) - \bar{Y}_j(t)$.

Объединяя формулы (188) и (190), получим

$$C(t_1, t_2) = \tilde{A} \frac{1}{P} \tilde{S}(t_1) \tilde{S}^T(t_2) \tilde{A}^T, \quad (191)$$

где $\tilde{S}(t)$ – матрица порядка $M \times P$ с элементами, $\tilde{S}_{jk}(t) = S_j^k(t) - \bar{S}_j(t)$, и

$$\bar{S}_j(t) = \frac{1}{P} \sum_{k=1}^P S_j^k(t).$$

Предположим, что отклонения сигналов $S_j^k(t)$ от их средних значений представляют собой взаимно некоррелированные или слабо коррелированные процессы. Тогда матрицы $D(t_1, t_2) = \frac{1}{P} \tilde{S}(t_1) \tilde{S}^T(t_2)$ для всех t_1 и t_2 будут диагональными или приблизительно диагональными. Тогда возможно найти такую матрицу W , выполняющую *приблизительную совместную диагонализацию* множества ковариационных матриц $\{C(t_1, t_2)\}$, так что для всех t_1 и t_2 матрицы $D(t_1, t_2) = WC(t_1, t_2)W'$ будут близки к диагональным настолько насколько это возможно. Тогда $\tilde{A} = W^{-1}$, $A = \tilde{U} \tilde{A}$, $A^+ = B^{-1} \tilde{U}^T$ и оценки сигналов могут быть вычислены в соответствии с формулой $S^k = A^+ X^k$. Для оценки матрицы W использован алгоритм «J-DI» (Souloumiac, 2009). Наконец, мощность источника оценивалась как

$$P_j = \frac{1}{NT} \sum_{i=1}^N \sum_{t=1}^T (A_{ij} \bar{S}_j(t))^2.$$

ПСС для нескольких условий объединялись в одну последовательность, чтобы решить проблему неопределенности масштабов. При этом ковариационные матрицы рассчитывались для всех возможных пар t_1 и t_2 , независимо принадлежали они одному условию или нет. Такой способ, по-видимому, позволяет точнее оценивать компоненты, общие для всех условий, но при недостаточном числе электродов может приводить к искажению топографий и сигналов источников, характерных только для одного из них.

При выборе интервал времени для анализа рассчитывалась суммарная дисперсия ПСС как $D(t) = \frac{1}{NP} \sum_{i=1}^N \sum_{k=1}^P (X_i^k(t) - \bar{X}_i(t))^2$, и выбиралась эпоха, в которой величина $D(t)$ была наибольшей.

3.11.2 Оценки числа источников.

Для оценки оптимального числа источников M использовался Байесовский информационный критерий (BIC). В качестве прототипа использовался критерий для стационарных сигналов (Hansen, et al., 2001, Kolenda, et al., 2001, Rasmussen, et al., 2008), который подробно описан в разделе 2.4.4.2. Этот критерий был адаптирован для переходных процессов.

Пусть справедлива линейная модель мгновенного смешивания, описываемая формулой (187), и шум ε независим от сигналов S , тогда аналогично (137)

$$P(X | \Theta_{MP}, m_i) = P(Y | \tilde{A}, \mu_s, \Sigma_s, M) P(\varepsilon | \Sigma_\varepsilon), \quad (192)$$

где μ_s, Σ_s – математическое ожидание и ковариационная матрица сигналов, Σ_ε – ковариационная матрица шума.

Предположим, что сигналы $S_j(t)$, $j = 1, \dots, M$, $t = 1, \dots, T$ взаимно независимы и имеют нормальное распределение, то их функция правдоподобия (Андерсен, 1963) имеет вид

$$P(Y | \tilde{A}, \mu_s, \Sigma_\varepsilon, M) = \left(\frac{1}{\|\tilde{A}\|} \right)^T \prod_{j=1}^M \frac{1}{(2\pi)^{T/2} \sqrt{|\Sigma_{s_j}|}} \times \\ \times \exp \left(-\frac{1}{2} \sum_{t_1, t_2=1}^T (S_{j,t_1}^k - \mu_{s_j,t_1}) (\Sigma_{s_j}^{-1})_{t_1,t_2} (S_{j,t_2}^k - \mu_{s_j,t_2}) \right), \quad (193)$$

где $\|\tilde{A}\|$ – модуль определителя матрицы \tilde{A} .

Допустим, что независимые составляющие шума ε_j соответствуют $N - M$ собственным векторам матрицы U (см. предыдущие раздел) с наименьшим собственным числом $\lambda_j = \Sigma_{jj}^2$, $j = M + 1, \dots, N$. Предположим,

что составляющие шума ε_j являются стационарным, нормально распределенным, случайными процессами с нулевыми средними и автоковариационными матрицами вида $\Sigma_{\varepsilon_j} = \lambda_j \Sigma_t$, где Σ_t – матрица Теплица, у которой по диагоналям, параллельным главной, стоят значения автокорреляционной функции шума $R(\tau)$. Тогда функция правдоподобия для шума имеет вид:

$$P(\varepsilon | \Sigma_\varepsilon) = \prod_{j=M+1}^N \frac{1}{(2\pi)^{T/2} \sqrt{|\Sigma_\varepsilon|}} \exp\left(-\frac{1}{2} \sum_{t_1, t_2=1}^T \varepsilon_{t_1}^k (\Sigma_{\varepsilon_j}^{-1})_{t_1, t_2} \varepsilon_{t_2}^k\right). \quad (194)$$

Для оценки μ_{s_j} и Σ_{s_j} использовался метод, описанный в разделе 2.4.4.2 (Rasmussen, et al., 2008). Так как множество данных состоит их большого количества ПСС, зарегистрированных у различных испытуемых, имеется возможность разделить его на два подмножества: «*train*» и «*test*». Тогда подмножество «*train*» используется для оценки параметров \tilde{A} , μ_{s_j} и Σ_{s_j} в формуле (193), а подмножество «*test*» – для оценки $P(Y | \tilde{A}, \mu_s, \Sigma_\varepsilon)$.

Объединив формулы 136, 192, 193 и 194 и взяв отрицательный логарифм и отбрасывая члены, не зависящих от числа источников M , после несложных преобразований получим следующую формулу для целевой функции Байесовского информационного критерия $BIC(M)$:

$$BIC(M) \approx -\frac{\ln(P(Y | \tilde{A}, \mu_s, \Sigma_s))}{TP} - \frac{\ln(P(\varepsilon | \Sigma_\varepsilon))}{TP} + \frac{NM(\ln(TP) - \ln(2\pi))}{2TP}, \quad (195)$$

где

$$\begin{aligned} -\frac{\ln(P(Y | \tilde{A}, \mu_s, \Sigma_s))}{TP} &= \ln(\|\tilde{A}\|) + \frac{M}{2} \ln(2\pi) \\ &+ \frac{1}{2T} \left(\sum_{j=1}^M \ln(|\hat{\Sigma}_{s_j, train}|) + \sum_{j=1}^M \text{tr}(\hat{\Sigma}_{s_j, train}^{-1} \hat{\Sigma}_{s_j, test}) \right. \\ &\left. + \sum_{j=1}^M (\hat{\mu}_{s_j, test} - \hat{\mu}_{s_j, train})^T \hat{\Sigma}_{s_j, train}^{-1} (\hat{\mu}_{s_j, test} - \hat{\mu}_{s_j, train}) \right), \end{aligned} \quad (196)$$

$$-\frac{\ln(P(\varepsilon|\Sigma_\varepsilon))}{TP} = \frac{N-M}{2} \ln(2\pi) + \frac{1}{2T} \left(\sum_{j=M+1}^N \ln(|\Sigma_{\varepsilon_j}|) + \sum_{j=M+1}^N \text{tr}(\hat{\Sigma}_{\varepsilon_j} \Sigma_{\varepsilon_j}^{-1}) \right), \quad (197)$$

$\text{tr}()$ – след матрицы, $\hat{\mu}_{s_j}(t) = \frac{1}{P} \sum_{k=1}^P \hat{S}_j^k(t)$, $\hat{\Sigma}_{s_j}(t_1, t_2) = \frac{1}{P} \sum_{k=1}^P \hat{S}_j^k(t_1) \hat{S}_j^k(t_2)$ и $\hat{\Sigma}_{\varepsilon_j}(t_1, t_2) = \frac{1}{P} \sum_{k=1}^P \varepsilon_j^k(t_1) \varepsilon_j^k(t_2)$.

$R(\tau)$ оценивалась как функция автокорреляции исходной ЭЭГ, усредненная по всем каналам и всем записям ЭЭГ. \tilde{A} , $\hat{\mu}_{s_j, \text{train}}$ и $\hat{\Sigma}_{s_j, \text{train}}$ оцениваются, используя подмножество «train», $\hat{\mu}_{s_j, \text{test}}$ и $\hat{\Sigma}_{s_j, \text{test}}$ – подмножество «test», а $\hat{\Sigma}_{\varepsilon_j}$ – все множество ПСС. Случайное разделение множества записей ПСС на подмножества и вычисление функции $BIC(M)$ повторялось 100 раз и выполнялось усреднение. Оптимальное число источников M_{opt} соответствует минимуму $BIC(M)$.

3.11.3 Оценка надежности модели скрытых источников ПСС.

Для оценки надежности модели скрытых источников ПСС использовался тест, аналогичный тесту «НК5», описанному в Разделе 3.10.4. При этом использовались оценки матриц смешивания A и A^* и сигналов \bar{S} и \bar{S}^* полученные для всей совокупности и для половины случайно выбранных записей ПСС соответственно. Вычислялся показатель подобия топографий $r_T = \left| (A_{\bullet i})^T A_{\bullet j}^* \right| / \left| A_{\bullet i} \right| \left| A_{\bullet j}^* \right|$, и выполнялась процедура формирования пар соответствующих источников (Groppe, et al., 2009). Наконец, вычислялся показатель подобия сигналов $r_{ERP} = \left| \sum_{t=1}^T \bar{S}_i(t) * \bar{S}_i^*(t) \right| / \sqrt{\sum_{t=1}^T (\bar{S}_i(t))^2 \sum_{t=1}^T (\bar{S}_i^*(t))^2}$. Процедура повторялась 1000 раз, и оценивались средние значения \hat{r}_T и \hat{r}_{ERP} , а также их среднеквадратичные отклонения.

3.11.4 Оценка соответствия модели и данных.

Для оценки точности соответствия модели и данных использовалась нормированная среднеквадратичная ошибка (SSE), которая вычислялась для множества индивидуальных ПСС как

$$SSE_I = \frac{\sum_{k=1}^P \sum_{i=1}^N \sum_{t=1}^T (X_i^k(t) - \hat{X}_i^k(t))^2}{\sum_{k=1}^P \sum_{i=1}^N \sum_{t=1}^T (X_i^k(t))^2}, \quad (198)$$

а для ПСС, усредненных по группе испытуемых как

$$SSE_{GA} = \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{t=1}^T (\bar{X}_i(t) - \hat{\bar{X}}_i(t))^2}{\sum_{i=1}^N \sum_{t=1}^T (\bar{X}_i(t))^2}. \quad (199)$$

3.12 Локализация источников.

Локализация источников выполнялась как для скрытых источников ЭЭГ, так и для скрытых источников ПСС. Данными для локализации источников являлись их топографии. Локализация источников выполнялась двумя методами. В первом методе определялись пространственные координаты эквивалентного точечного диполя. Для этого использовалась четырехслойная сферическая модель головы (Sun, 1997). Во втором методе использовалась модель распределенных источников, а локализация источников выполнялась с помощью метода sLORETA (Pascual-Marqui, 2002). В конкретной реализации этого метода (Pascual-Marqui, 2002) использовалась трехслойная сферическая модель головы, подогнанная по размеру к реальному мозгу из атласа Талейрака (Talairach, Tournoux, 1998).

4 Результаты исследования.

4.1 Групповые модели скрытых источников ЭЭГ (gICA).

4.1.1 Некоторые свойства сигналов ЭЭГ.

Рассмотрим свойства сигналов ЭЭГ, которые могут оказывать критическое влияние на результаты дальнейшего анализа. Оценки выполнены для ЭЭГ, записанной у здоровых испытуемых в возрасте 20-50 лет, референт – объединенные ушные электроды. ЭЭГ регистрировалась как без предъявления афферентных раздражителей (фоновая запись) при закрытых (ГЗ) и открытых (ГО) глазах – 376 испытуемых, так и при выполнении GO/NOGO теста – 329 человек. Подробнее смотри Разделы 3.1-3.3. Артефакты ЭЭГ удалялись с помощью пороговых критериев, описанных в Разделе 3.4, коррекция артефактов морганий не проводилась.

На Рис. 4 представлены спектры мощности ЭЭГ.

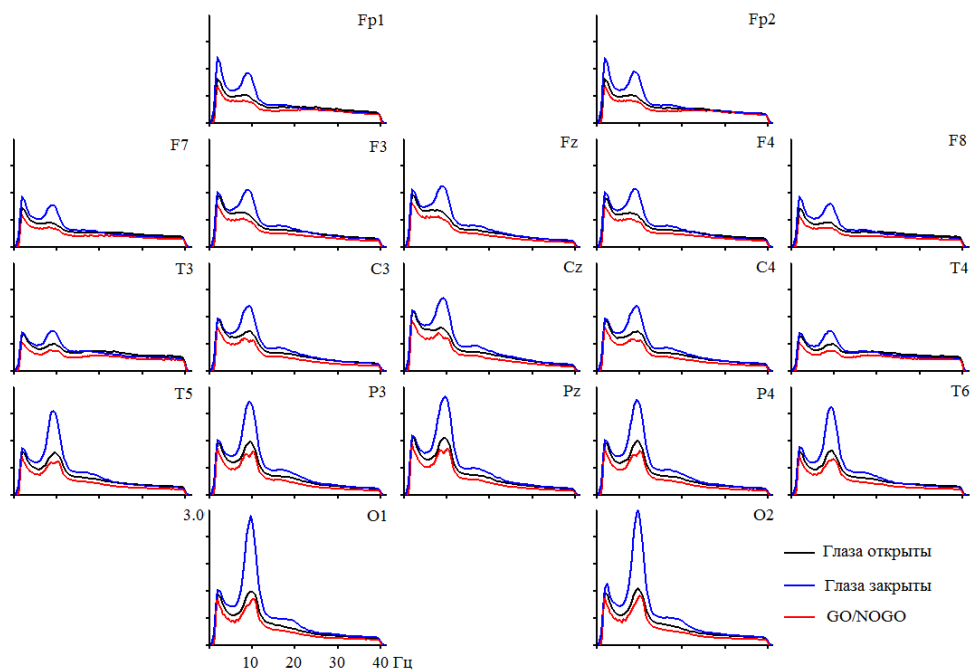


Рис. 4. Спектры мощности ЭЭГ, усредненные по группе испытуемых.

Линии черного цвета – «ГЗ», синего – «ГО» и красного – GO/NOGO тест. По оси абсцисс – частота в Гц, по оси ординат – квадратный корень из мощности в мкВ.

Как видно, на каждом из спектров мощности сигналов ЭЭГ, приблизительно, в точке $f = 13$ Гц наблюдается резкое уменьшение скорости убывания мощности сигналов независимо от локализации электродов. Этот факт позволяет определить граничную точку на частоте $f = 13$ между низкочастотной и высокочастотной составляющими сигналов ЭЭГ, и, в дальнейшем, выделить эти составляющие с помощью полосовых фильтров.

Анализ автокорреляционных функций сигналов ЭЭГ показал (см. Рис. 5), что последовательные наблюдения величины потенциалов являются зависимыми. Причем, величина сдвига, при которой наблюдается значительная зависимость последовательных наблюдений, может достигать нескольких сотен миллисекунд, и варьирует в зависимости от положения электрода на поверхности головы и от диапазона частот.

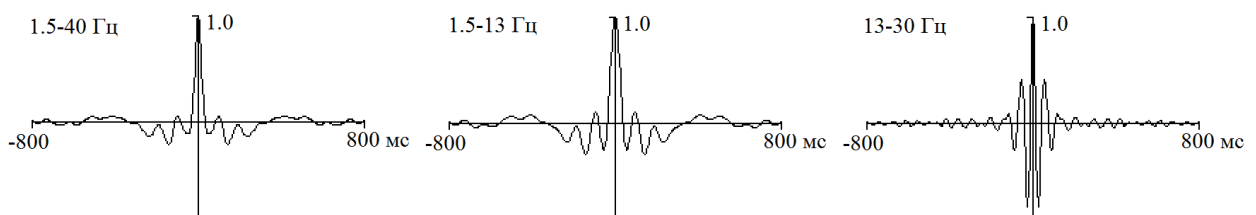


Рис. 5. Автокорреляционные функции сигналов ЭЭГ в состоянии «ГО» для электрода Pz.

По оси абсцисс – величина сдвига. По оси ординат – величина автокорреляции.

Ненормальность распределения электрических потенциалов сигналов ЭЭГ является важным свойством для эффективной работы алгоритмов анализа независимых компонент (см. Раздел 2.4.1). Оценки показали, что плотность распределения электрических потенциалов сигналов ЭЭГ, усредненных по группе испытуемых, в соответствии с критерием Колмогорова-Смирнова, статистически значимо ($p < 0.001$) отличалась от нормального распределения. Примеры гистограмм распределений электрических потенциалов представлены на Рис. 6.

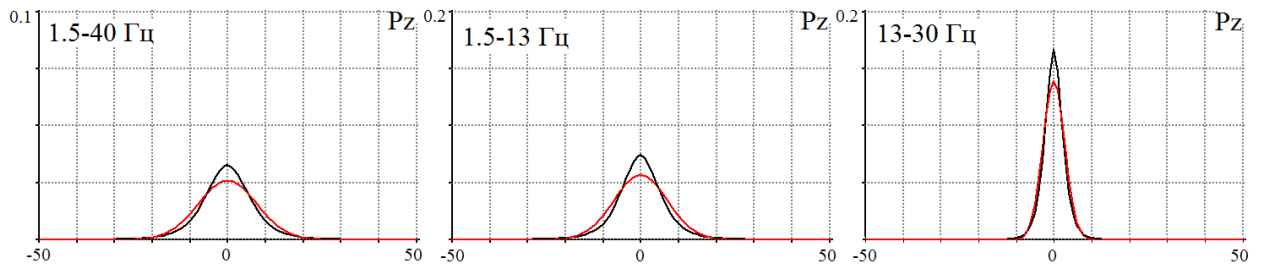


Рис. 6. Гистограммы распределения электрических потенциалов сигналов ЭЭГ, усредненные по группе здоровых испытуемых.

Линиями черного цвета – гистограммы распределения электрических потенциалов, красного – теоретические нормальные распределения с нулевым средним и среднеквадратичным отклонением, оценка которого получена для исследуемого сигнала. По оси абсцисс величина потенциала в мкВ, по оси ординат – вероятность наблюдения потенциала в заданном интервале величин. Шаг гистограммы – 1 мкВ.

Были получены оценки среднего значения, среднеквадратичного отклонения, коэффициента асимметрии и коэффициента эксцесса распределения. Среднее значение и коэффициент асимметрии были близки к нулю независимо от положения электродов, состояния человека и диапазона частот. Величина среднеквадратичного отклонения варьировала в зависимости от перечисленных выше факторов. Величина коэффициента эксцесса распределения существенно отличалась от нуля и была положительной для каждого электрода, условия и диапазона частот. В среднем она была больше для задних электродов, и меньше – для передних. В то же время, эти результаты исследований не гарантируют того, что каждый непосредственно нерегистрируемый сигнал $s_i(t)$ от скрытого источника будет также иметь ненормальную плотность распределения.

При вычислении представленных на Рис. 6 гистограмм случаи, в которых величина потенциала выходила за пределы ± 50 мкВ, объединены в крайних столбцах. Поскольку на краях гистограмм не наблюдается хорошо выраженных пиков, это означает, что данные, практически, не содержат выбросов.

4.1.2 Некоторые свойства взаимной зависимости сигналов ЭЭГ.

Для данных, описанных в Разделе 4.1.1, были изучены особенности взаимной зависимости сигналов ЭЭГ. Для этого использовались как показатели ρ_{ij} и ρ'_{ij} (см. Раздел 3.10.5). Типичная картина, наблюдаемая в этих исследованиях, представлена на Рис. 7.

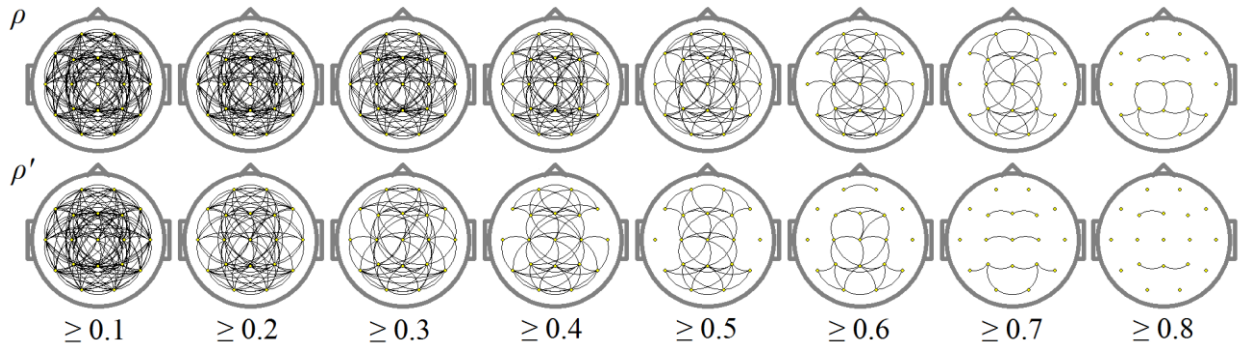


Рис. 7. Диаграммы пространственного распределения взаимной зависимости сигналов ЭЭГ у группы здоровых испытуемых для состояния «ГО» в диапазоне 1.5-40 Гц.

На каждой из диаграмм большие круги обозначают голову, маленькие круги – электроды. Линии, соединяющие электроды, обозначают наличие зависимости сигналов с величиной ρ_{ij} или ρ'_{ij} , превышающей порог. Значения порогов показаны под диаграммами.

Пространственная структура взаимной зависимости сигналов мало зависела от состояния человека. В среднем, величина взаимной зависимости сигналов ЭЭГ несколько меньше в диапазоне 13-30 Гц по сравнению с другими. Небольшая зависимость сигналов ЭЭГ наблюдается для каждой пары электродов, и она характеризуется величинами показателей $\rho_{ij} \approx 0.2$ и $\rho'_{ij} \approx 0.1$. Более сильная зависимость наблюдается для многих, но не для всех пар электродов. Наконец, очень сильная зависимость ($\rho_{ij} > 0.8$ и $\rho'_{ij} > 0.7$), наблюдается только для некоторых пар соседних электродов. Пространственное распределение взаимной зависимости сигналов приблизительно симметрично относительно срединной линии мозга.

4.1.3 Оценка числа источников в моделях gICA.

Оценка числа скрытых источников ЭЭГ была выполнена с помощью теоретических информационных критериев AIC, KIC и MDL (см. Разделы 2.4.4.1 и 3.10.2), и Байесовского информационного критерия BIC (см. Разделы 2.4.4.2 и 3.10.2). Оценки выполнялись отдельно для ЭЭГ, записанной у здоровых испытуемых при открытых и закрытых глазах, а также при выполнении GO/NOGO теста. Референт – объединенные ушные электроды. Оценки выполнялись как для исходной ЭЭГ, так и для ЭЭГ, пропущенной через полосовые фильтры с граничными частотами 1.5-40 Гц, 4-40 Гц, 8-40 Гц, 1.5-13 Гц, 8-13 Гц и 13-30 Гц. Для каждого из состояний человека в отдельности все записи ЭЭГ объединялись в единый временной ряд.

Для критериев AIC, KIC и MDL оценки выполнялись многократно с различной степенью прореживания данных, варьирующей в пределах от 5:1 до 1000:1. Для состояния «ГО» и выполнения GO/NOGO теста все критерии представляли собой монотонно убывающие функции от числа источников, независимо от степени прореживания данных, а для состояния «ГЗ» – при степени прореживания в пределах от 5:1 до 100:1. В редких случаях при большей степени прореживания данных для состояния «ГЗ» эти функции имели локальный минимум.

Прореживания исходных данных уменьшает точность оценки матрицы взаимной ковариации сигналов. Поэтому в альтернативном подходе матрица взаимной ковариации сигналов вычисляется по всему объему данных, но при расчете критериев в качестве параметра T – объема выборки, используется некоторая величина T_{eff} , которая, предположительно, соответствует эффективному числу независимых отсчетов. Типичная зависимость критериев AIC и MDL от T_{eff} показана на Рис 8. Видно, что локальные минимумы на кривых наблюдаются только в случае достаточно маленького $T_{eff} < 2000$, что, приблизительно, соответствует, 6-ти наблюдениям мгновенного значения электрического потенциала на одну запись ЭЭГ.

Аналогичные результаты были получены для всех состояний человека и диапазонов частот.

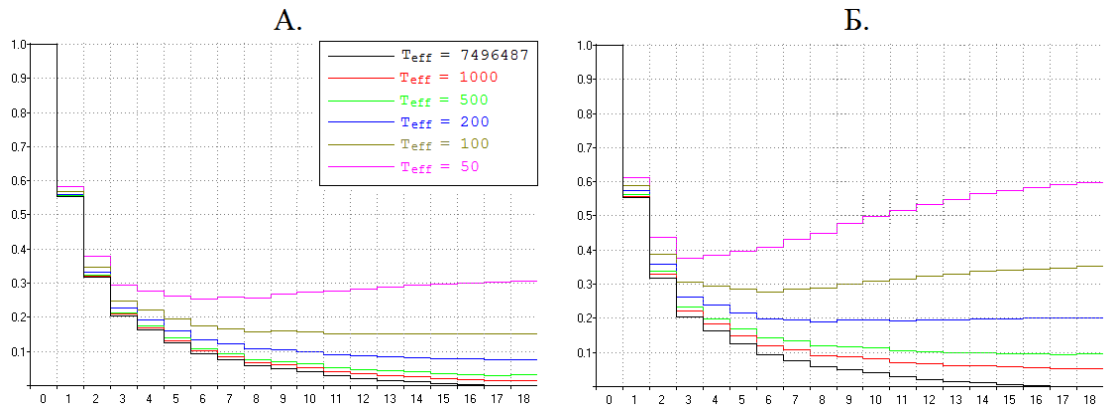


Рис. 8. Графики теоретических информационных критериев.

А. – Графики AIC. Б. – Графики MDL. По оси абсцисс – число источников, по оси ординат – величина критерия. Цвета линий соответствуют различной величине T_{eff} . Черный цвет соответствует реальному объему выборки. ЭЭГ записана в диапазоне 1.5-40 Гц у здоровых испытуемых в состоянии «ГО».

Графики BIC также представляли собой монотонно убывающие функции от числа источников и не имели локальных минимумов. Пример представлен на Рис. 9.

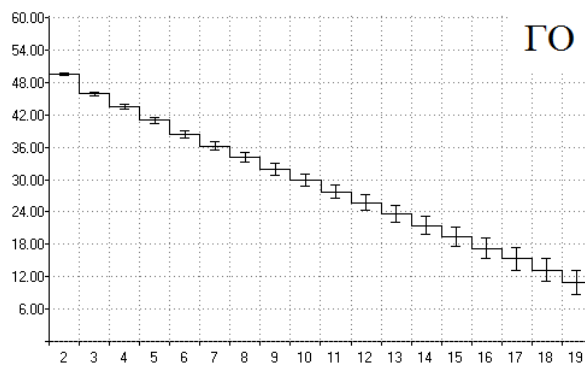


Рис. 9. График Байесовского информационного критерия BIC.

Графики построены для ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц, записанной у здоровых испытуемых в состояниях «ГО». По оси абсцисс – число источников, по оси ординат – величина критерия.

Эти результаты показывают, что оптимальное число источников больше или равно 19. Но поскольку в модели $gICA$ число источников не может превышать число датчиков, было принято, что оно равно 19.

4.1.4 Топографии источников в моделях *gICA*.

Для данных, описанных в предыдущем разделе, были получены оценки матриц смешивания *A* для групповых моделей скрытых источников ЭЭГ (*gICA*). Мощность источников в процентах и их топографии представлены в Таблицах 2., 3. и 4, и на Рис. 10., 11. и 12 соответственно. Мощность источников вычислялась в соответствии с формулой (183) (см. Раздел 3.10.3).

Таблица 2. Мощность источников ЭЭГ в состоянии «ГО».

№	0.5-40 Гц	1.5-40 Гц	4-40 Гц	8-40 Гц	1.5-13 Гц	8-13 Гц	13-30 Гц
1	2.18**	1.71	1.79	2.19	22.77	22.11	3.58
2	2.67*	1.54	1.56	1.91	1.18	0.50	2.94
3	2.50**	1.87	2.00	2.27	1.05	1.13	3.56
4	1.09	0.97**	1.01	1.09	1.03*	0.69**	1.84
5	50.28	38.49	33.63	28.48	19.31	5.37	21.71
6	1.14	1.16**	1.28	1.41	1.74*	0.79*	2.29
7	2.46**	1.73	1.86	2.19	0.81*	0.91	3.46
8	2.52	2.27	2.80	3.62	1.79	1.91	5.53
9	1.75	2.85	2.89	3.01	3.08	2.90	5.04
10	2.62**	5.37	4.36	2.94	5.79	4.31	4.27
11	1.60	2.11	2.32	2.51	1.87	2.69	3.89
12	2.34	2.11	2.63	3.36	1.65	1.56	5.44
13	2.66	2.43	2.45	2.45	4.10	3.42*	2.68
14	1.08	2.09	3.70	4.68	1.59	8.53	3.48
15	8.49	11.84	11.57	12.53	12.15	11.93	7.58
16	1.41**	4.57	5.93	5.76	4.47*	7.20	7.91
17	2.35	1.91	2.13	2.04	1.96	2.97	2.07
18	1.40**	12.98	12.46	12.06	12.22	14.24	6.97
19	9.47	2.02***	3.64***	5.50*	1.44	6.84	5.76

Примечание: Для каждой модели *gICA* на Рис. 10 номер источника определяется в порядке слева-направо, сверху-вниз, начиная с левой верхней топограммы. Жирным шрифтом выделены наиболее мощные источники. Символами «*», «**» и «***» отмечены источники с относительно низкой степенью надежности оценок их топографий в соответствии с тестом «НК5»: «*» – $0.9 \leq \overline{r_{ii}^{12}} < 0.95$, «**» – $0.8 \leq \overline{r_{ii}^{12}} < 0.9$ и «***» – $\overline{r_{ii}^{12}} < 0.8$.

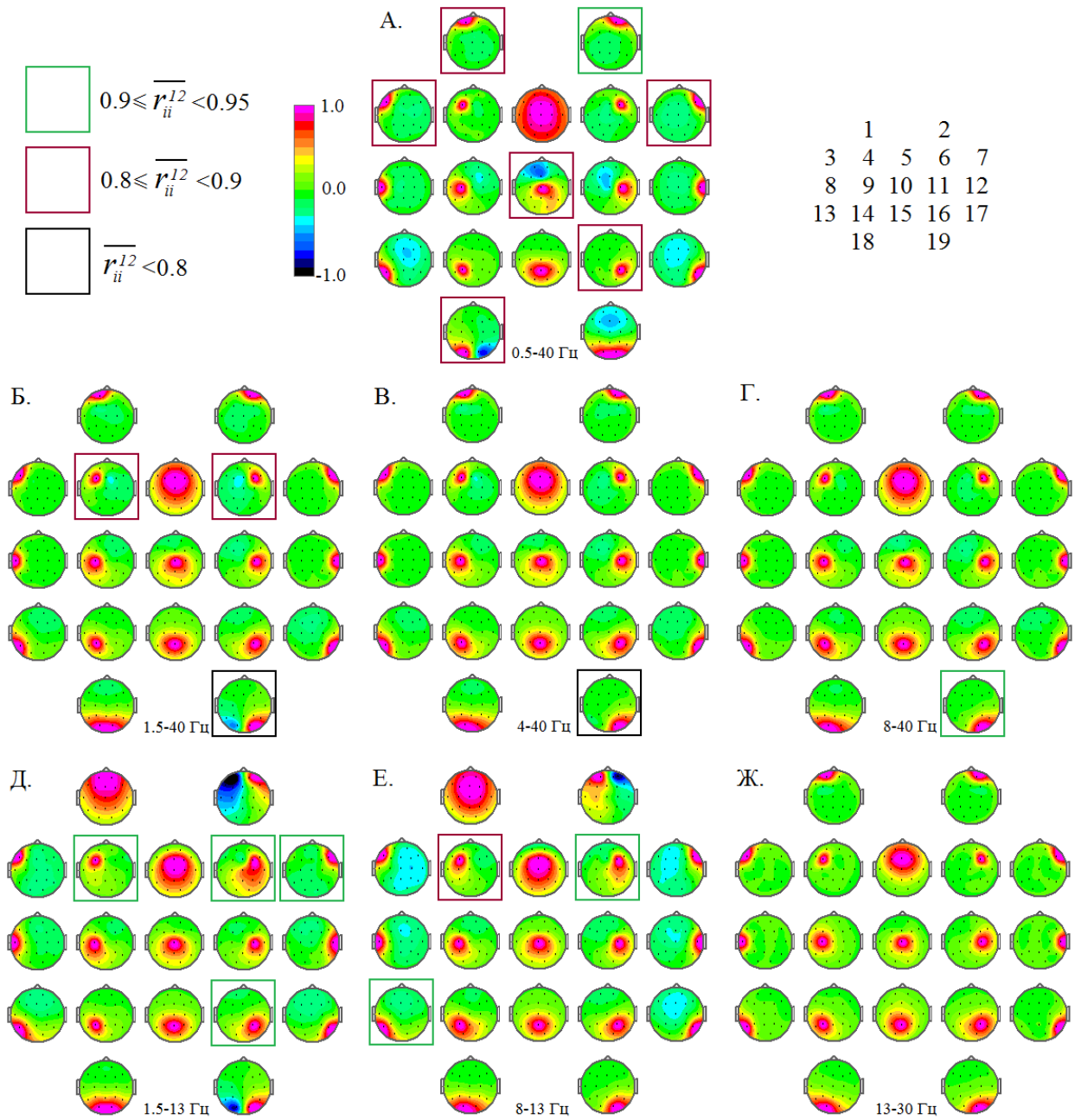


Рис. 10. Топографии источников в моделях *gICA* для состояния «ГО».

Для каждого диапазона частот представлено 19 топографий источников в виде топограмм: по одной для каждого источника. Границы диапазонов указаны под топограммами. Порядок нумерации источников показан в правой верхней области рисунка. Цвет, которым топограммы очерчены с помощью квадратов, кодирует степень надежности оценки топографии – величину параметра $\overline{r_{ii}^{12}}$: зеленый – $0.9 \leq \overline{r_{ii}^{12}} < 0.95$, красный – $0.8 \leq \overline{r_{ii}^{12}} < 0.9$, черный – $\overline{r_{ii}^{12}} < 0.8$, не очерчены – $\overline{r_{ii}^{12}} > 0.95$.

Таблица 3. Мощность источников ЭЭГ в состоянии «ГЗ».

№	0.5-40 Гц	1.5-40 Гц	4-40 Гц	8-40 Гц	1.5-13 Гц	8-13 Гц	13-30 Гц
1	6.78	3.66	0.52*	0.73	3.16	0.97**	1.67
2	0.82	0.55*	1.56**	1.17*	0.39***	0.56***	2.18*
3	1.67*	1.36	1.28	1.21	1.12	0.62	2.37
4	0.53	0.54	0.43	0.42	0.93**	0.27**	1.01
5	42.23	37.73	36.59	33.07	23.08	26.70	38.09
6	0.62	0.57**	0.54***	0.51***	12.69*	1.06*	1.03***
7	5.89	1.19*	1.02	0.96	0.54***	1.26	1.90*
8	1.45	1.11	1.14	1.30	1.57	1.68	2.97
9	1.20	1.86	1.71	1.58	2.03	1.51	2.72
10	1.40**	1.30**	1.24**	1.27**	2.47	2.02	2.15***
11	0.91	1.53	1.65	1.63	1.88	2.11	2.22**
12	1.33	1.08	1.09	1.26	1.71*	1.68	2.86
13	4.14	5.11	5.51	5.11	5.22	5.38	3.68
14	1.05*	1.23**	1.49***	1.48***	1.33**	15.74	2.63
15	12.44	16.67	17.23	17.78	16.66	0.86***	10.66
16	1.03**	1.62**	1.76***	2.09**	1.31***	5.36*	5.04*
17	4.53	5.43	5.53	5.75	5.52	6.62	3.01
18	9.48	14.19	15.77	17.97	15.26	21.21	6.69
19	2.51**	3.26*	3.94*	4.72**	3.12*	4.40*	7.10

Примечание: Обозначения те же, что в Таблице 2.

Таблица 4. Мощность источников ЭЭГ при выполнении GO/NOGO теста.

№	0.5-40 Гц	1.5-40 Гц	4-40 Гц	8-40 Гц	1.5-13 Гц	8-13 Гц	13-30 Гц
1	2.43	1.64	1.89	2.52	13.81	0.41*	4.40
2	2.92	1.55	1.77	2.28	0.65*	23.98	3.92
3	2.10	1.54	1.73	2.22	1.14	1.16	3.49
4	1.03	0.56***	0.68***	0.95**	0.81*	2.57	1.99**
5	49.88	33.22	29.98	27.85	28.78	0.43***	19.19
6	1.03	1.71**	1.44*	1.23	0.71**	0.88**	2.19
7	2.14	1.24	1.68	1.92	0.88**	0.92	3.08
8	2.16	2.41	2.94	3.88	1.76	1.64	6.01
9	1.68	3.72	3.42	2.75	3.45	3.60	5.10**
10	2.96*	7.51	4.95	2.82	6.05	3.26	3.22
11	1.59	2.83	3.41	3.06	2.24	4.09	4.80
12	2.19	2.49	3.17	4.15	1.75*	1.31	6.42
13	1.96	3.30	2.64	2.63	4.60	4.56	2.90
14	0.78	1.81	3.63	5.31	1.00	7.48	2.87
15	9.28	9.92	10.47	9.52	9.85	10.27	10.00
16	1.19*	7.32*	7.35*	7.58*	6.89*	9.50	6.36
17	1.93	2.01	2.08	2.23	2.33	3.57	2.10
18	11.38	1.84***	14.09	11.53	1.66***	13.19	6.09
19	1.39**	13.39	2.67***	5.56**	11.64	7.20*	5.87

Примечание: Обозначения те же, что в Таблице 2.

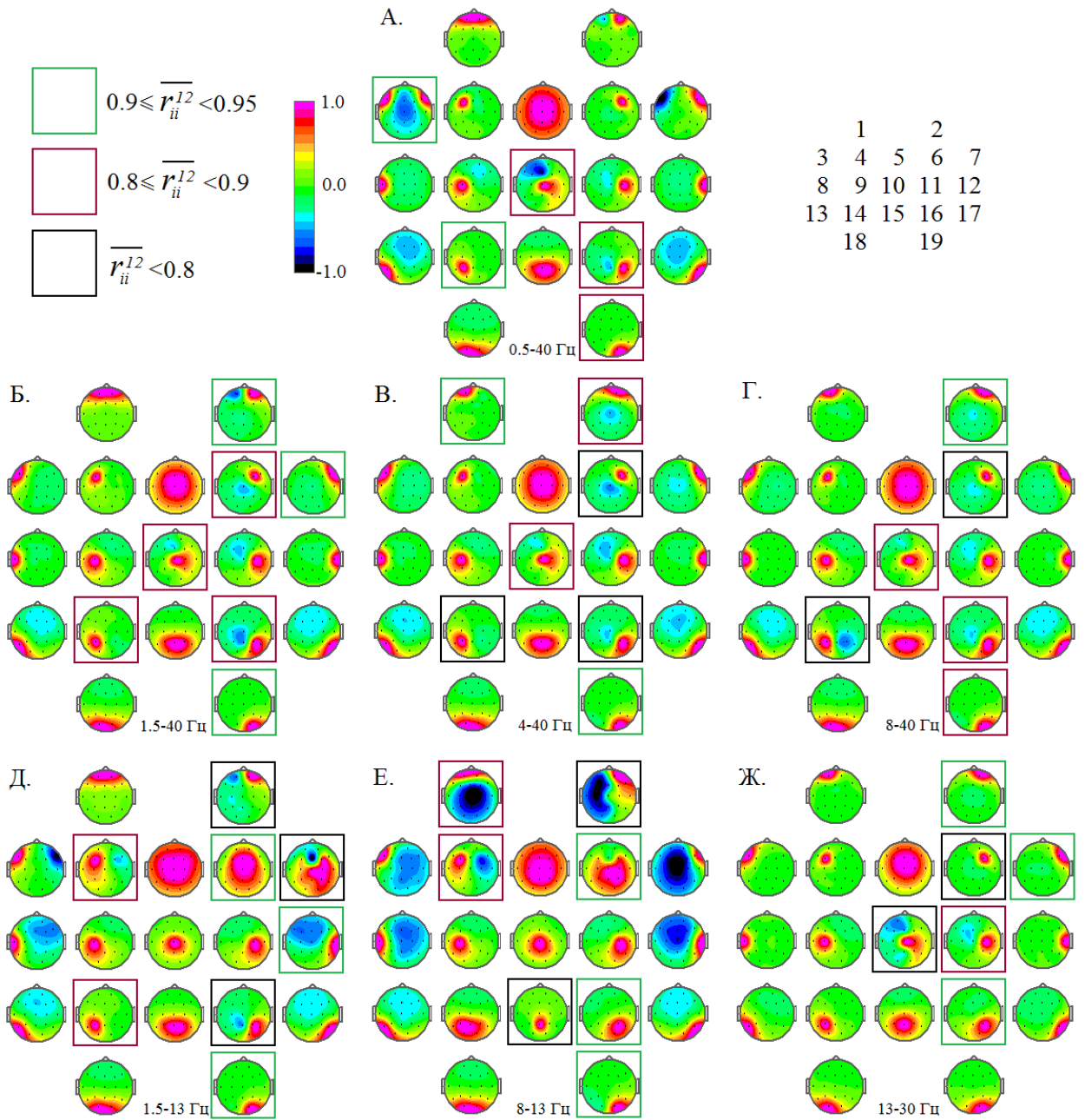


Рис. 11. Топографии источников в моделях *gICA* для состояния для состояния «ГЗ». Обозначения те же, что на Рис. 12.

Большинство моделей *gICA* характеризуются тем, что топографии источников имеют единственный доминирующий локальный максимум. У большинства моделей *gICA*, таких как Рис. 10 А., Б., В., Г., Ж., Рис. 11 А., Б., В., Г., Ж., и Рис. 12 А., Б., В., Г., Д., Е., Ж., один наиболее мощный источник имеет широко распределенную топографию. Другие менее мощные источники имеют более локальные топографии, у которых максимум, как правило, находится вблизи от одного из электродов. В меньшем числе

случаев, таких как Рис. 10 Д., Е., и Рис. 11 Д., Е., два или несколько источников имеют широко распределенные топографии.

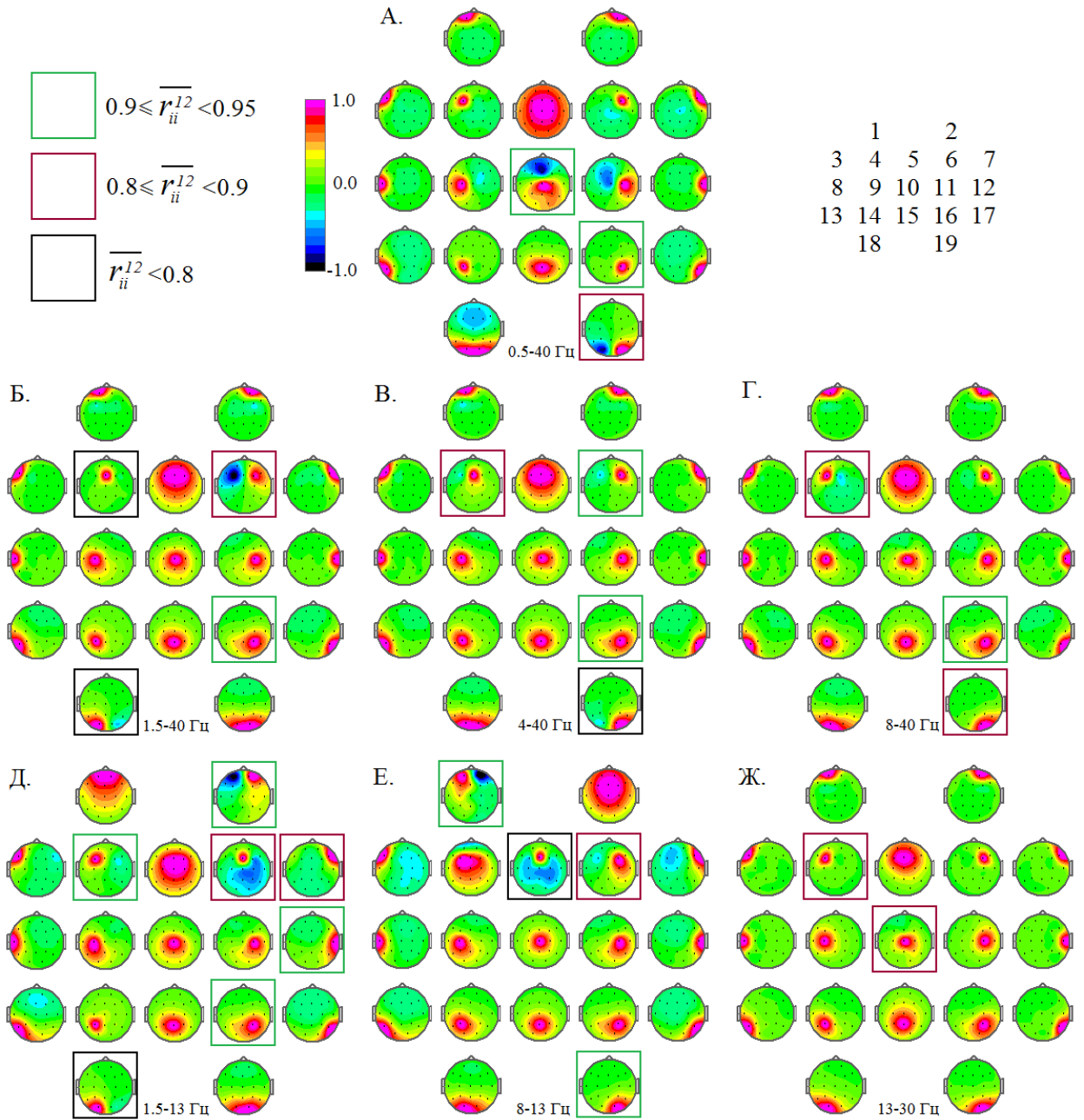


Рис. 12. Топографии источников в моделях *gICA* для ЭЭГ, записанной при выполнении GO/NOGO теста. Обозначения те же, что на Рис. 12.

В Таблице 5 представлены результаты сравнения моделей *gICA* для ЭЭГ в различных диапазонах частот для каждого из состояний человека в отдельности. Многие модели *gICA*, соответствующие различным диапазонам частот, значительно отличаются друг от друга. Но для некоторых пар

диапазонов, для которых соответствующие ячейки в таблицах выделены жирным шрифтом, модели *gICA* являются подобными.

Таблица 5. Сравнение моделей *gICA*.

Диапазоны Гц	ГО		ГЗ		GO/NOGO	
	\hat{r}	$P_{0.95}$	\hat{r}	$P_{0.95}$	\hat{r}	$P_{0.95}$
0.5-40 vs. 1.5-40	0.924	62.4	0.927	90.5	0.822	53.2
0.5-40 vs. 4-40	0.899	57.3	0.893	86.5	0.852	9.9
0.5-40 vs. 8-40	0.887	56.7	0.889	83.0	0.889	49.3
0.5-40 vs. 1.5-13	0.799	48.2	0.850	82.9	0.788	50.4
0.5-40 vs. 8-13	0.791	49.1	0.714	72.1	0.753	46.7
0.5-40 vs. 13-30	0.819	4.3	0.838	55.9	0.803	0.0
1.5-40 vs. 4-40	0.992	97.2	0.948	95.7	0.956	95.6
1.5-40 vs. 8-40	0.981	96.2	0.951	95.1	0.888	94.1
1.5-40 vs. 1.5-13	0.856	75.8	0.866	84.2	0.854	69.1
1.5-40 vs. 8-13	0.833	79.5	0.752	82.9	0.809	77.5
1.5-40 vs. 13-30	0.938	74.1	0.893	75.5	0.885	67.4
4-40 vs. 8-40	0.995	100.0	0.988	98.5	0.968	93.7
4-40 vs. 1.5-13	0.827	68.3	0.837	81.5	0.785	63.8
4-40 vs. 8-13	0.834	80.6	0.790	83.9	0.842	76.3
4-40 vs. 13-30	0.963	82.9	0.932	61.3	0.919	74.1
8-40 vs. 1.5-13	0.804	61.4	0.808	78.3	0.796	62.6
8-40 vs. 8-13	0.823	75.5	0.749	83.8	0.809	73.1
8-40 vs. 13-30	0.974	85.9	0.938	64.9	0.966	90.7
1.5-13 vs. 8-13	0.956	93.4	0.845	83.8	0.878	78.2
1.5-13 vs. 13-30	0.792	45.9	0.734	46.2	0.788	41.8
8-13 vs. 13-30	0.788	66.4	0.657	50.8	0.782	61.0

В Таблице 6 представлены результаты сравнения моделей *gICA* для ЭЭГ в различных состояниях человека для каждого диапазона частот в отдельности. Обращает на себя внимание тот факт, что модели *gICA* для ЭЭГ, записанной при открытых глазах и при выполнении GO/NOGO теста, оказываются в значительной степени подобными, хотя и не идентичными, но при этом отличаются от моделей *gICA* для ЭЭГ, зарегистрированной при закрытых глазах.

Только некоторые модели *gICA* удовлетворяют критерию симметрии, сформулированному в Разделе 2.5.2. К их числу относятся модели *gICA*, представленные на Рис. 10 В., Г., Ж. и Рис. 12 Г., Ж.. В меньшей степени этому критерию симметрии соответствуют модели *gICA*, представленные на

Рис. 10 Б., Е., Рис. 11 Б., В., Г., Ж. и Рис. 12 А., В, Е. Наконец, чем больше пары моделей *gICA* удовлетворяют критерию симметрии, тем в большей степени подобны топографии их источников.

Таблица 6. Сравнение моделей *gICA* для ЭЭГ, записанной при различных состояниях человека.

Диапазон Гц	ГО vs. ГЗ		ГО vs. GO/NOGO		ГЗ vs. GO/NOGO	
	\hat{r}	$P_{0.95}$	\hat{r}	$P_{0.95}$	\hat{r}	$P_{0.95}$
0.5-40	0.867	69.4	0.984	98.9	0.848	61.7
1.5-40	0.886	76.6	0.912	93.4	0.777	52.8
4-40	0.905	74.7	0.957	94.9	0.832	53.6
8-40	0.909	62.2	0.990	99.0	0.893	59.3
1.5-13	0.858	80.0	0.949	94.1	0.827	66.0
8-13	0.890	69.2	0.944	95.2	0.873	60.9
13-30	0.924	66.0	0.995	100.0	0.924	66.6

Для оценки надежности моделей *gICA* использовались тесты «НК2», «НК3», «НК4» и «НК5» (см. Раздел 3.10.4).

«НК2» показал, что во всех случаях оценка матрицы смешивания может быть получена с высокой надежностью ($\bar{r} > 0.99$ и $\overline{P_{0.95}} > 99\%$), только если длительность объединенного временного ряда достаточно большая. Так, например (см. Таблицу 7), для ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц, записанной у здоровых испытуемых в состоянии «ГО» $T \geq NS_e \times N \times M = 1263500$, что соответствует длительности записи ЭЭГ более 5000 секунд. Для состояния «ГО» $T \geq 2815800$, что составляет более 11000 секунд.

Фактически, результаты теста «НК2» показали, что необходимо использовать записи ЭЭГ большой длительности, чтобы получить оценки матрицы смешивания с высокой надежностью. Это существенно ограничивает возможность использование метода анализа независимых компонент для индивидуальных ЭЭГ, поскольку получение длительных, свободных от артефактов записей ЭЭГ в одном функциональном состоянии человека сопряжено со значительными методическими сложностями. Кроме

того, выполнение обработки больших массивов данных может потребовать значительных вычислительных мощностей.

Таблица 7. Надежность оценок матриц смешивания для модели *gICA*.

	ГО			ГЗ		
Тест «НК2»: Случайные выбор не перекрывающихся эпох длительностью TI из каждой индивидуальной записи ЭЭГ						
TI	$\bar{r} \pm \sigma_r$	$\overline{P}_{0.95} \pm \sigma_P$	NS_e	$\bar{r} \pm \sigma_r$	$\overline{P}_{0.95} \pm \sigma_P$	NS_e
2 s	0.950 ± 0.022	85.4 ± 8.0	415	0.926 ± 0.034	82.7 ± 10.9	440
5 s	0.960 ± 0.021	91.8 ± 6.2	1000	0.961 ± 0.024	92.6 ± 8.5	1100
10 s	0.980 ± 0.016	96.9 ± 3.6	1800	0.966 ± 0.023	94.8 ± 5.6	2100
20 s	0.993 ± 0.0025	99.7 ± 0.7	3500	0.975 ± 0.024	97.3 ± 3.5	4100
40 s	0.995 ± 0.0024	99.8 ± 0.7	6400	0.994 ± 0.0033	99.4 ± 0.6	7800
60 s	0.995 ± 0.0014	100.0 ± 0	9300	0.994 ± 0.0032	99.5 ± 0.6	11600
Тест «НК3»: Случайный выбор подмножества отсчетов с вероятностью p (Δt – средняя длительность интервала времени между отсчетами).						
$p, (\Delta t \text{ s})$	$\bar{r} \pm \sigma_r$	$\overline{P}_{0.95} \pm \sigma_P$	NS_e	$\bar{r} \pm \sigma_r$	$\overline{P}_{0.95} \pm \sigma_P$	NS_e
0.2, (0.02)	0.999 ± 0.001	99.9 ± 0.2	3100	0.999 ± 0.0001	100.0 ± 0	4200
0.04, (0.1)	0.995 ± 0.005	99.3 ± 0.9	630	0.998 ± 0.0007	100.0 ± 0	840
0.02, (0.2)	0.986 ± 0.010	98.1 ± 2.9	300	0.996 ± 0.0014	99.9 ± 0.5	420
0.01, (0.4)	0.971 ± 0.022	94.5 ± 6.9	150	0.993 ± 0.0025	99.5 ± 1.6	210
0.004, (1)	0.965 ± 0.022	88.5 ± 11.0	63	0.977 ± 0.021	96.4 ± 5.2	82
0.002, (2)	0.963 ± 0.022	87.2 ± 10.9	31	0.954 ± 0.022	88.6 ± 8.7	41
0.001, (4)	0.954 ± 0.027	82.3 ± 11.9	16	0.909 ± 0.036	77.5 ± 11.9	20

Примечание: Оценки получены для ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц. $\bar{r} \pm \sigma_r$ – среднее значение индекса подобия двух матриц смешивания и его стандартное отклонение. $\overline{P}_{0.95} \pm \sigma_P$ – среднее значение процента мощности источников, для которых $r \geq 0.95$, и его стандартное отклонение. NS_e – число отсчетов на один элемент матрицы смешивания. Жирным шрифтом отмечены случаи, когда степень надежности оценки матрицы смешивания была высокой.

Тест «НК3» показал, что с высокой надежностью оценки матрицы смешивания могут быть получены, если использовать не все отсчеты временного ряда, а только небольшую часть, что позволяет увеличить эффективность вычислительных процедур. Так, для ЭЭГ, записанной в состоянии «ГО», достаточно использовать для обработки каждый 25-й, в состоянии «ГЗ» – каждый 100-й (см. Таблицу 7), и при выполнении GO/NOGO теста – каждый 100-й отсчет (см. Рис. 13). Причем, топографии

источников в моделях *gICA* практически идентичны независимо от значения параметра p , если результаты теста «НК3» показали, что оценки матриц смешивания получены с высокой надежностью.

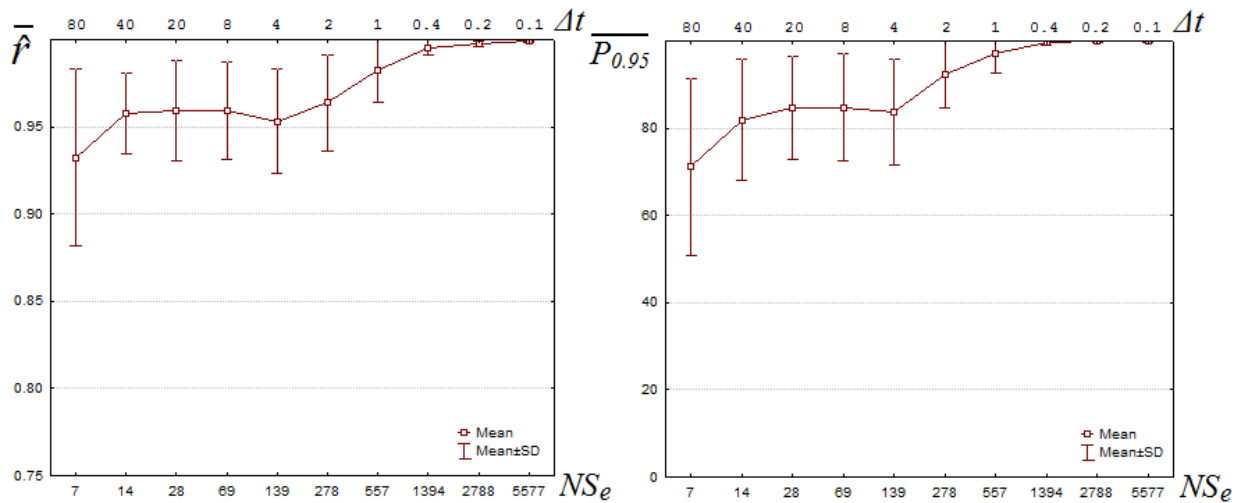


Рис. 13. Зависимость показателей надежности оценки матрицы смешивания для модели *gICA* от степени прореживания исходных данных.

Оценки получены для ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц, записанной в ходе выполнения GO/NOGO теста. \bar{f} – среднее значение индекса подобия двух матриц смешивания. $\overline{P_{0.95}}$ – среднее значение процента мощности источников, для которых $r \geq 0.95$. Δt – средняя длительность интервала времени между отсчетами. NS_e – число отсчетов на один элемент матрицы смешивания.

Тесты «НК4» и «НК5» использовались для того, чтобы оценить вариабельность оценок матриц смешивания при использовании различных подмножеств записей ЭЭГ. Результаты этих исследований представлены в Таблице 8.

Видно, что в тесте «НК4» показатели надежности \bar{f} и $\overline{P_{0.95}}$ значительно меньше, по сравнению с теми, что представлены в Таблице 7. Однако необходимо отметить, что в тесте «НК4» все множество записей ЭЭГ разбивается на два не перекрывающихся подмножества. Следовательно, для оценки каждой матрицы смешивания используется подмножество записей ЭЭГ половинного объема. Поэтому оценки, полученные в тесте «НК4», по-видимому, являются слишком консервативными. Тест «НК5» показал более

высокую надежность оценки матриц смешивания в соответствии со значениями показателя $\langle r^{12} \rangle$ (см. Таблицу 8). Но в этом случае для оценки одной из матриц смешивания использовалось все множество записей ЭЭГ, а для другой – подмножество записей ЭЭГ половинного объема, извлеченное из того же самого множества. Поэтому оценки, полученные в тесте «НК5», могут оказаться излишне оптимистичными.

Таблица 8. Надежности оценок матриц смешивания для моделей *gICA*.

Диапазон Гц	Тест «НК4»		Тест «НК5»
	$\bar{r} \pm \sigma_r$	$\overline{P}_{0.95} \pm \sigma_P$	$\langle r^{12} \rangle$
ГО			
0.5-40	0.901 ± 0.031	74.5 ± 9.7	0.939
1.5-40	0.921 ± 0.024	87.9 ± 5.4	0.966
4-40	0.945 ± 0.021	90.4 ± 5.7	0.978
8-40	0.958 ± 0.014	90.1 ± 6.7	0.989
1.5-13	0.896 ± 0.030	84.4 ± 6.6	0.960
8-13	0.882 ± 0.027	84.7 ± 7.9	0.969
13-30	0.943 ± 0.016	84.8 ± 8.7	0.989
ГЗ			
0.5-40	0.897 ± 0.041	81.0 ± 7.9	0.952
1.5-40	0.901 ± 0.020	83.6 ± 6.9	0.943
4-40	0.897 ± 0.023	84.9 ± 6.0	0.922
8-40	0.896 ± 0.019	82.0 ± 6.1	0.933
1.5-13	0.877 ± 0.025	82.2 ± 6.4	0.927
8-13	0.857 ± 0.022	79.4 ± 8.8	0.929
13-30	0.890 ± 0.026	60.2 ± 21.2	0.936
GO/NOGO			
0.5-40	0.890 ± 0.039	73.7 ± 9.3	0.966
1.5-40	0.876 ± 0.044	72.8 ± 13.4	0.947
4-40	0.893 ± 0.027	74.6 ± 11.4	0.958
8-40	0.916 ± 0.032	74.4 ± 11.3	0.969
1.5-13	0.849 ± 0.036	67.8 ± 13.3	0.942
8-13	0.891 ± 0.031	73.2 ± 12.8	0.956
13-30	0.928 ± 0.029	65.2 ± 17.5	0.973

Примечание: $\bar{r} \pm \sigma_r$ – среднее значение индекса подобия двух матриц смешивания и его стандартное отклонение. $\overline{P}_{0.95} \pm \sigma_P$ – среднее значение процента мощности источников, для которых $r \geq 0.95$, и его стандартное отклонение. $\langle r^{12} \rangle$ – среднее значение индекса r_{ii}^{12} по всем источникам, полученное в тесте «НК5» (см. Раздел 3.10.4).

В целом, результаты тестов «НК4» и «НК5» не позволяют сделать однозначного вывода, что полученные оценки матриц смешивания для моделей *gICA*, представленные на Рис. 10, 11 и 12, будут соответствовать любому произвольному множеству записей ЭЭГ с высокой степенью точности ($\bar{r} > 0.99$ и $\overline{P_{0.95}} > 99\%$), и чтобы их получить, необходимо использовать большее число записей ЭЭГ. Поэтому полученные оценки матриц смешивания следует считать приблизительными.

Используя тест «НК5» также были получены оценки надежности топографий для каждого источника в отдельности. На Рис. 10, 11 и 12 выделены топографии источников, вариабельность которых была относительно высокой, и, следовательно, надежность их оценок – относительно низкой. Также, эти источники отмечены звездочками в Таблицах 2, 3 и 4. В целом, оценки топографий большинства источников варьируют относительно мало ($\overline{r_{ii}^{12}} \geq 0.95$). Но при этом необходимо отметить следующие особенности. Во-первых, модели *gICA*, для которых надежность оценки топографий источников выше, в большей степени соответствуют критерию симметрии. Во-вторых, надежность оценки топографий наиболее мощных источников, как правило, более высокая, но бывают исключения. В-третьих, существует ряд источников, имеющих похожие топографии в различных моделях *gICA*, для которых надежность их оценок, в среднем, ниже, чем у других. К их числу относятся источники № 4, № 6, № 14, № 16 и, особенно, № 19, с максимумами на топографиях вблизи электродов F3, F4, P3, P4 и O2 соответственно.

4.1.5 Эффекты снижения размерности.

Теоретические информационные критерии и Байесовский информационный критерий показали, что оптимальное число источников равно 19. Чтобы подтвердить справедливость этих выводов, а также изучить особенности работы алгоритма разложения на компоненты в случае недоопределенной модели $M > N$, были исследованы эффекты, связанные со

снижением размерности исходных данных. Для этого оценивались матрицы смешивания для моделей *gICA* с различным числом источников M , которое варьировало в пределах от 4 до 19. Этот анализа выявил несколько однотипных эффектов, иллюстрация которых представлена на Рис. 14.

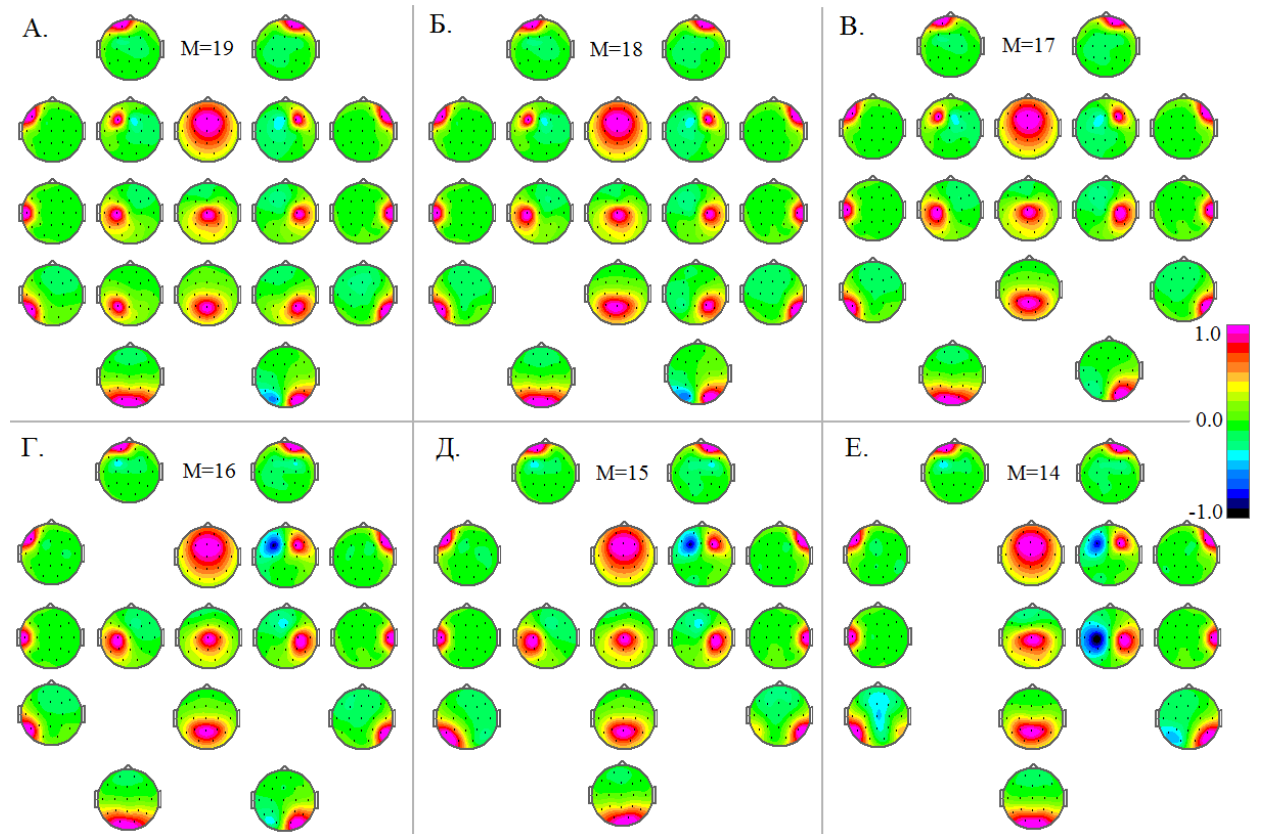


Рис. 14. Влияние снижения размерности исходных данных на топографии источников в моделях *gICA*.

Оценки матриц смешивания получены для ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц, записанной у здоровых испытуемых в состоянии «ГО». M – число источников. Остальные обозначения те же, что на Рис. 10.

Во-первых, один из пары источников, имеющих симметричные относительно срединной линии мозга топографии, может быть потерян (Рис 14 А. и Б.), хотя топографии большинства остальных источников изменяются незначительно. Во-вторых, появляются источники с антисимметричными топографиями (Рис. Г., Д. и Е.). В результате такие модели *gICA* не удовлетворяют критерию симметрии (см. Раздел 2.5.2).

В редких случаях наблюдаются модели *gICA*, удовлетворяющие критерию симметрии (Рис. 16 В.). Но модели *gICA* на Рис. 16 А. и 16 В. очень

похожи, но в модели *gICA* на Рис. 16 В. нет двух источников с максимумами на топографиях в точках P3 и P4. При этом топография источника с максимумом в точке Pz имеет более широкое пространственное распределение. Подобное «поглощение» одним источником других, по-видимому, следует считать побочным эффектом обработки, который приводит к потере данных и снижению пространственного разрешения.

4.1.6 Влияние шумов и помех.

Исключение широкополосного шума из записи ЭЭГ является нетривиальной проблемой, поэтому характер их влияния на оценку матрицы смешивания был изучен в искусственно смоделированных условиях. Были исследованы свойства шумов усилителей. Типичный спектр мощности шума усилителей представлен на Рис. 15 А. Мощность шума в диапазоне 1.5-40 Гц приблизительно равна 0.145 мкВ^2 , а в диапазоне 1.5-13 Гц – 0.043 мкВ^2 .

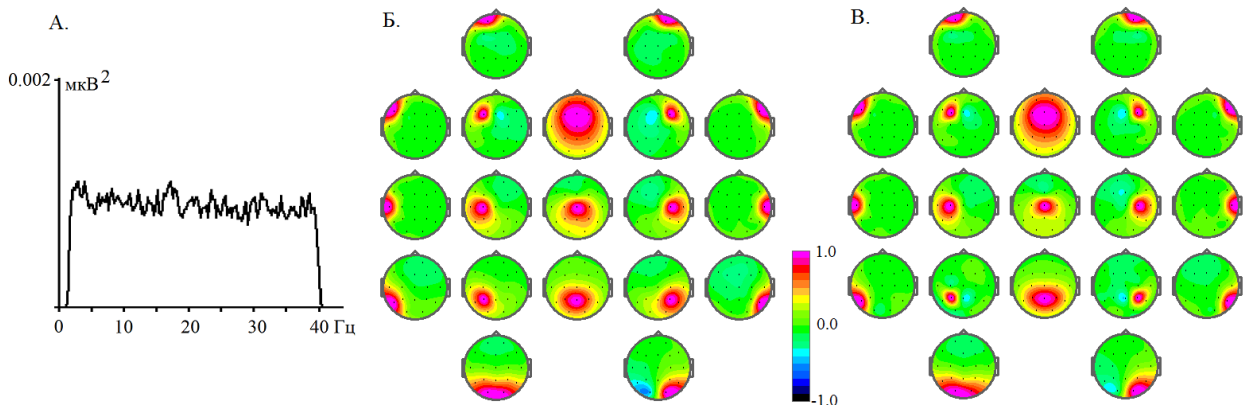


Рис. 15. Влияние аддитивного Гауссова шума на топографии источников.

А. Спектр мощности шума усилителей в диапазоне 1.5-40 Гц.

Б. и В. Оценки матриц смешивания получены для ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц, записанной у здоровых испытуемых в состоянии «ГО». А.

Без аддитивного шума. Б. С аддитивным Гауссовым шумом, $\sigma_n = 2.0$.

Далее, были получены оценки матрицы смешивания для модели *gICA* для исходной ЭЭГ, к которой добавлялся искусственно сгенерированный Гауссов шум распределение с нулевым средним и среднеквадратичным отклонением σ_n , варьирующим в пределах 0.2-5. Наконец, сравнивались матрицы смешивания для ЭЭГ с шумом и без него. Было показано (см.

Таблице 9), что аддитивный Гауссов шум оказывает заметное влияние, только если он достаточно большой и превышает: мощность собственных шумов усилителей, по крайней мере, в 10 раз.

Таблица 9. Влияние аддитивного Гауссова шума на оценку матрицы смешивания для модели *gICA*.

		1.5-40 Hz, $\bar{P}_{EEG} \approx 40.4 \text{ мкВ}^2$		1.5-13 Hz, $\bar{P}_{EEG} \approx 30.2 \text{ мкВ}^2$	
σ_n	$P_n = \sigma_n^2$	SNR (дБ)	\hat{r}	SNR (дБ)	\hat{r}
0.2	0.04	60.1	0.999	57.5	0.999
0.3	0.09	53.1	0.999	50.5	0.999
0.4	0.16	48.1	0.999	45.5	0.999
0.5	0.25	44.2	0.999	41.6	0.999
0.7	0.49	40.5	0.998	35.8	0.997
1.0	1.0	32.1	0.994	29.6	0.981
1.5	2.25	25.1	0.970	22.2	0.922
2.0	4.0	20.1	0.945	17.5	0.859
3.0	9.0	13.1	0.888	10.5	0.674
4.0	16.0	8.1	0.840	5.5	0.589
5.0	25.0	4.2	0.795	1.6	0.497

Примечание: $SNR = 20 \log_{10}(\bar{P}_{EEG} / P_n)$.

Характер искажения топографий зависит от отношения сигнал-шум (SNR). При $SNR > 20$ топографии одних источников становятся менее пространственно распределенными, а другие – более (Рис. 15 Б. и В.). Но при $SNR < 20$ искажения формы топографий источников значительно больше.

4.1.7 Влияние вариабельности индивидуальной мощности ЭЭГ.

Хорошо известно, что мощность сигналов ЭЭГ значительно варьирует от человека к человеку. Чтобы определить, насколько существенно будет влиять эта вариабельность на оценки матрицы смешивания, был выполнен следующий анализ. Для каждой записи ЭЭГ в отдельности вычислялась оценка средней мощности сигналов ЭЭГ по всем каналам и всем отсчетам как среднее значение квадратов наблюдаемых величин, и исходные сигналы ЭЭГ нормировались на эту величину. Дальнейшие вычисления были

аналогичными: все индивидуальные записи нормированных сигналов ЭЭГ объединялись в единый временной ряд, и оценивалась матрица смешивания.

Сравнение матриц смешивания, полученные для ненормированных и для нормированных на индивидуальную мощность сигналов ЭЭГ, показали, что их различия относительно небольшие. Например, $\hat{r}=0.966$ и $P_{0.95}=98.2\%$, для ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц, записанной в состоянии «ГО», и $\hat{r}=0.996$ и $P_{0.95}=100.0\%$ – в состоянии «ГЗ», что не превосходит точности оценки матриц смешивания для модели *gICA* (см. Раздел 4.1.4.). Примеры топографий источников, полученных для сигналов ЭЭГ, нормированных и ненормированных на индивидуальную мощность, представлены на Рис. 16. Видно, что в результате нормировки большинство топографий источников не изменяются или изменяются незначительно.

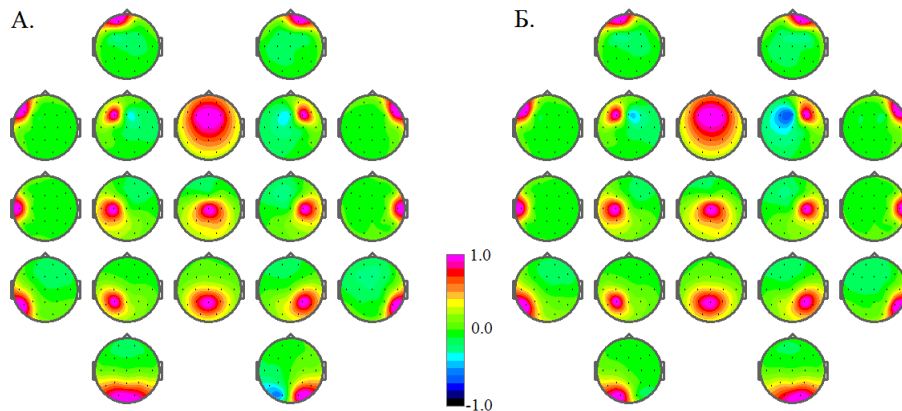


Рис. 16. Влияние нормировки индивидуальных записей ЭЭГ на топографии источников.

Оценки матриц смешивания получены для ЭЭГ в состоянии «ГО» в диапазоне 1.5-40 Гц. А. Без нормировки. Б. С нормировкой.

4.1.8 Влияние артефактов морганий и процедуры их коррекции.

Было изучено влияние артефактов, связанных с морганием, на топографии источников в моделях *gICA*. Это исследование выполнено путем сравнения моделей *gICA* для двух массивов данных: в которых артефакты морганий были удалены, и в которых они не были удалены. Результаты показали, что артефакты, связанные с морганием, могут оказывать

существенное влияние на форму топографий источников в моделях *gICA* для ЭЭГ, записанной при открытых глазах, и в меньшей степени – при закрытых глазах. В частности, $\hat{r}=0.856$ и $P_{0.95}=58.3\%$ для ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц, записанной в состоянии «ГО», и $\hat{r}=0.966$ и $P_{0.95}=94.5\%$ – в состоянии «ГЗ». Пример показан на Рис. 17, на котором видно, что форма топографий четырех источников значительно изменена.

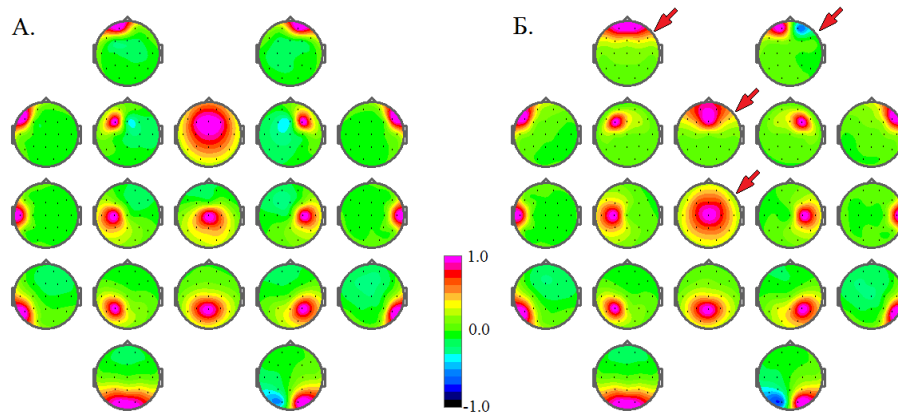


Рис. 17. Влияние артефактов морганий на топографии источников модели *gICA*.

ЭЭГ в состоянии «ГО» в диапазоне 1.5-40 Гц. А. Артефакты морганий удалены. Б. Артефакты морганий не удалены.

Было изучено влияние процедуры коррекции артефактов морганий на форму топографий источников в моделях *gICA*. Анализ показал, что, как правило, использование этой процедуры не оказывает существенного влияния на большинство топографий источников. Но некоторые топографии источников с максимумами вблизи лобных электродов могли значительно изменяться. Примеры показаны на Рис. 18.

В целом, коррекция артефактов морганий оказывала заметное влияние на форму топографий источников (см. Таблицу 10), особенно для ЭЭГ, записанной при закрытых глазах. С другой стороны, количество моделей *gICA*, удовлетворяющих критерию симметрии, увеличивалось в результате коррекции артефактов морганий для тех случаев, когда ЭЭГ записывалась при выполнении GO/NOGO теста.

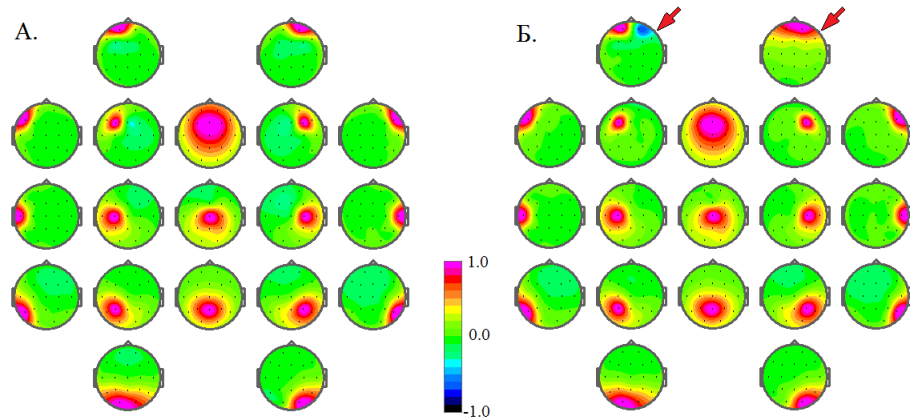


Рис. 18. Влияние коррекции артефактов морганий на топографии источников модели *gICA*.

ЭЭГ в состоянии «ГО» в диапазоне 4-40 Гц. А. Артефакты морганий удалены. Б. Выполнена коррекция артефактов морганий.

Таблица 10. Влияние коррекции артефактов морганий на оценку матрицы смешивания для модели *gICA*.

Диапазон Гц	ГО			ГЗ			GO/NOGO		
	\hat{r}	$P_{0.95}$	Сим.	\hat{r}	$P_{0.95}$	Сим.	\hat{r}	$P_{0.95}$	Сим.
0.5-40	0.969	89.2	-	0.974	96.0	-	0.965	89.7	+
1.5-40	0.935	89.8	+	0.969	95.3	-	0.859	85.5	+
4-40	0.943	92.8	+	0.911	91.7	-	0.911	90.8	+
8-40	0.975	94.0	+	0.900	92.0	-	0.972	92.6	+
1.5-13	0.932	77.0	-	0.931	87.2	-	0.933	94.6	-
8-13	0.933	90.3	-	0.889	94.4	-	0.918	94.0	-
13-30	0.975	87.3	+	0.906	56.5	-	0.988	92.3	+

Примечание: Символами «+» в колонках «Сим.» отмечены диапазоны, в которых модели *gICA*, полученные после коррекция артефактов морганий, приблизительно удовлетворяли критерию симметрии.

4.1.9 Влияние электромиограммы.

В записи ЭЭГ на электрическую активность мозга может накладываться электромиограмма (ЭМГ), и это может влиять на результаты оценки матрицы смешивания для модели *gICA*. Но разделить эти два вида электрической активности сложно, поскольку частотные диапазоны ЭЭГ и ЭМГ перекрываются. Хотя миографические артефакты удалялись из записи ЭЭГ с помощью пороговых критериев, такая процедура не гарантировала их

полного исключения. Удаление записей ЭЭГ из обработки, в которых визуально наблюдается ЭМГ, также не является однозначным решением. В этом случае существует риск исключения тех записей ЭЭГ, в которых наблюдается высокоамплитудная β активность, которая может быть похожа на ЭМГ. Учитывая выше сказанное, к результатам, представляемым ниже, следует относиться с осторожностью.

Чтобы оценить величину влияния артефактов миограммы на топографии источников в моделях *gICA*, из общего множества записей ЭЭГ с помощью визуального анализа исключались те, в которых наблюдалась низкоамплитудная ЭМГ. Использовались два различных критерия: «строгий» и «мягкий». Согласно «мягкому» критерию считалось, что ЭЭГ содержит артефакты ЭМГ, если в записи ЭЭГ в течение длительного времени (или постоянно) в одном или нескольких каналах наблюдаются высокочастотные колебания электрического потенциала, имеющие характерную для ЭМГ частоту и форму с амплитудой, в 2-3 раза превышающей сигналы ЭЭГ. Очевидно, что такой критерий не гарантирует полного исключения записей ЭЭГ, содержащих ЭМГ. Фактически, удалялись только те записи, в которых наблюдалась относительно высокоамплитудная ЭМГ. Согласно «строгому» критерию считалось, что ЭЭГ содержит артефакты ЭМГ, если в записи ЭЭГ в течение длительного времени (или постоянно) в одном или нескольких каналах наблюдаются высокочастотные колебания электрического потенциала, имеющие частоту и форму приблизительно похожие на ЭМГ, независимо от их амплитуды. Данный критерий позволял значительно эффективней удалять записи ЭЭГ, содержащие артефакты миограммы. Но при этом также существовала потенциальная возможность исключения записей ЭЭГ, содержащих высокоамплитудную β активность.

Анализ был проведен для ЭЭГ, записанной в состояниях «ГО» и «ГЗ» (всего 376 записей). В результате визуального анализа, используя «мягкий» и «строгий» критерии удаления артефактов миограммы, было отобрано два подмножества, содержащих 310 и 189 записей ЭЭГ соответственно. Будем

называть множеством «I» – все 376 записей ЭЭГ, а множествами «II» и «III» – подмножества записей ЭЭГ, полученные при использовании «мягкого» и «строгого» критериев соответственно. Для каждого из множеств записей ЭЭГ и для различных диапазонов частот оценивались матрицы смешивания и сравнивались между собой. Результаты представлены в Таблице 11.

Таблица 11. Сравнение моделей *gICA* для подмножеств записей ЭЭГ, искаженных ЭМГ в различной степени.

Диапазон Гц	I / II		I / III		II / III	
	\hat{r}	$P_{0.95}$	\hat{r}	$P_{0.95}$	\hat{r}	$P_{0.95}$
ГО						
0.5-40	0.968	95.2	0.938	83.4	0.977	97.7
1.5-40	0.945	95.2	0.845	75.6	0.881	78.1
4-40	0.972	94.7	0.851	72.1	0.887	82.4
8-40	0.987	98.7	0.909	71.5	0.936	77.4
1.5-13	0.976	98.4	0.921	84.5	0.919	81.6
8-13	0.981	98.3	0.965	91.4	0.973	96.8
13-30	0.973	84.7	0.969	88.2	0.982	96.8
ГЗ						
0.5-40	0.980	97.2	0.954	90.3	0.966	94.4
1.5-40	0.939	93.5	0.866	85.2	0.956	93.0
4-40	0.923	90.0	0.858	82.6	0.928	89.7
8-40	0.938	93.4	0.851	83.6	0.881	89.0
1.5-13	0.980	98.1	0.972	97.1	0.992	100.0
8-13	0.980	98.9	0.943	90.1	0.959	92.3
13-30	0.911	89.8	0.913	88.0	0.966	95.7

Наибольшие различия наблюдались между матрицами смешивания для множеств записей ЭЭГ «I» и «III». Наименьшие различия наблюдались для диапазонов частот 1.5-13 Гц и 8-13 Гц. При этом во многих случаях величина показателя $P_{0.95}$ относительно большая, то есть артефакты миограммы, прежде всего, влияют на оценку топографий маломощных источников.

Визуальный анализ показал, что топографии большинства источников для множеств «I», «II» и «III» в значительной степени подобны (см. Рис. 19). Были выявлены следующие наиболее выраженные эффекты:

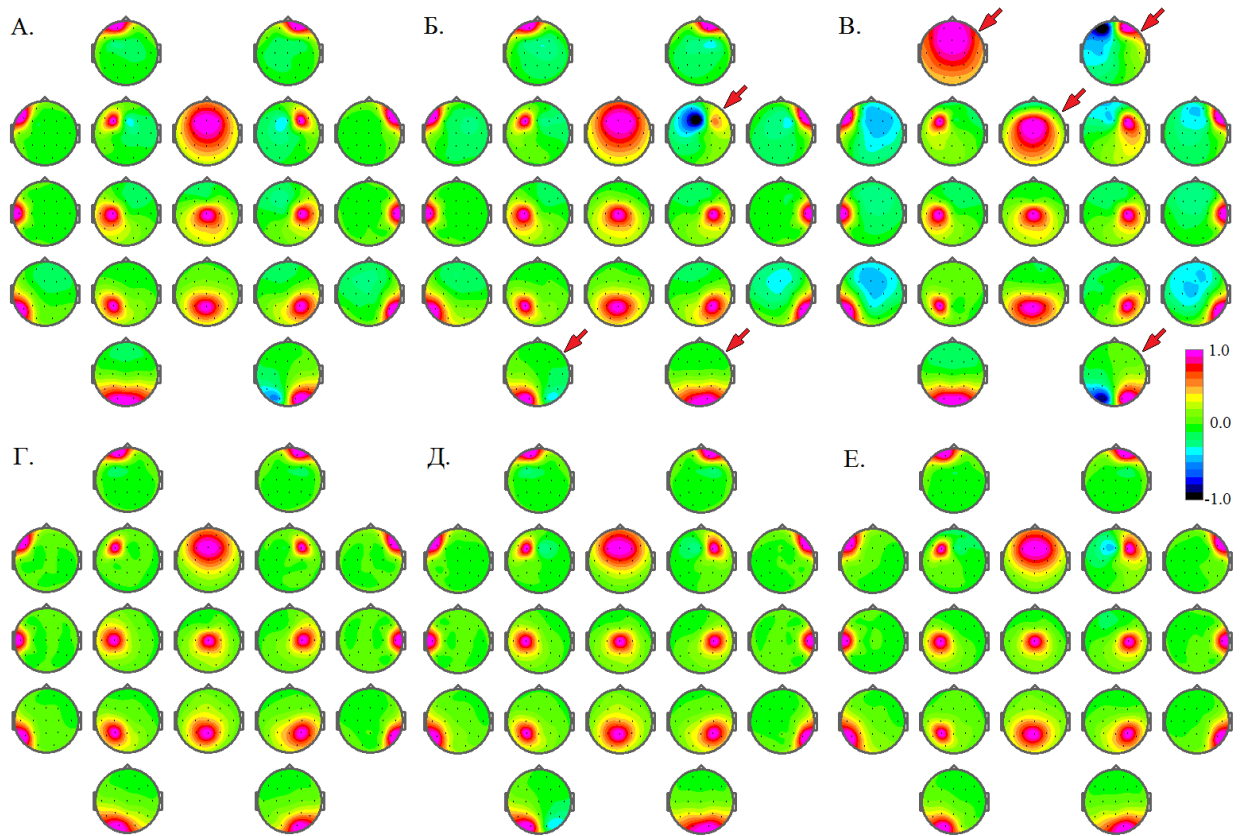


Рис. 19. Влияние ЭМГ на топографии источников.

ЭЭГ записана в состоянии «ГО» в диапазонах: 1.5-40 Гц (А., Б., В.) и 13-30 Гц (Г., Д., Е.). При оценке матриц смешивания использовались множество записей ЭЭГ «I» (А. и Г.), и подмножества «II» (Б. и Д.) и «III» (В. и Е.).

1) При исключении записей ЭЭГ, содержащих артефакты миограммы, ряд топографий источников № 4, № 6, № 8 и № 12 с максимумами вблизи электродов F3, F4, T3 и T4 соответственно, становятся более широко распределенными. Аналогичный эффект наблюдается при узкополосной фильтрации ЭЭГ, подавляющие высокочастотные сигналы (см. Рис. 10-12).

2) В ряде случаев модель *gICA*, полученная для множества «III», включает в себя две пространственно широко распределенные топографии источников (см. Рис. 19 В.), тогда как другие модели *gICA* – только одну (см. Рис. 19 А. и Б.). Аналогичный эффект также наблюдается при узкополосной фильтрации ЭЭГ (см. Рис. 10 Д., Е. и Рис. 12 Д.).

3) Только одна модель *gICA*, полученная для ЭЭГ из множества «III», записанной в диапазоне 13-30 Гц в состоянии «ГО» удовлетворяет критерию

симметрии (см. Рис 19 Е.). В остальных моделях *gICA* для множества записей «Ш» наблюдаются либо антисимметричные топографии для маломощных источников, подобно тому, как это показано на Рис. 19 В., либо еще более сильные нарушения симметрии.

4.1.10 Локализация источников.

Локализация источников определялась путем оценки координат эквивалентного точечного диполя и с помощью метода sLORETA (см. Раздел. 3.12). Пример представлен на Рис. 20 и в Таблице 12.

Топографии большинства источников с высокой точностью моделируются эквивалентными точечными диполями: среднеквадратичная погрешность (RRE – relative residual energy) не превышала 0.05. Но многие диполи находились вне мозга (см. Таблицу 12 и Рис. 20).

Результаты локализации, полученные с помощью метода sLORETA, выглядят более правдоподобно, по крайней мере, для большинства источников (см. Рис. 20). Большинство источников были пространственно распределенными, но захватывали ограниченную область пространства, которая располагалась вблизи электродов, соответствующих максимумам на топографиях. Области мозга, соответствующие максимумам мощности плотности токов по sLORETA, представлены в Таблице 12. Но для моделей *gICA*, полученных для случайных выборок записей ЭЭГ половинного объема в ходе выполнения теста «НТ5», координаты максимумов мощности плотности токов по sLORETA для ряда источников могло изменяться в достаточно широких пределах (см. Таблицу 12). Иными словами, координаты максимумов мощности плотности токов по sLORETA имеют значительную дисперсию, по крайней мере, для 19-ти канальной ЭЭГ, поэтому, их не следует рассматривать в качестве надежных показателей.

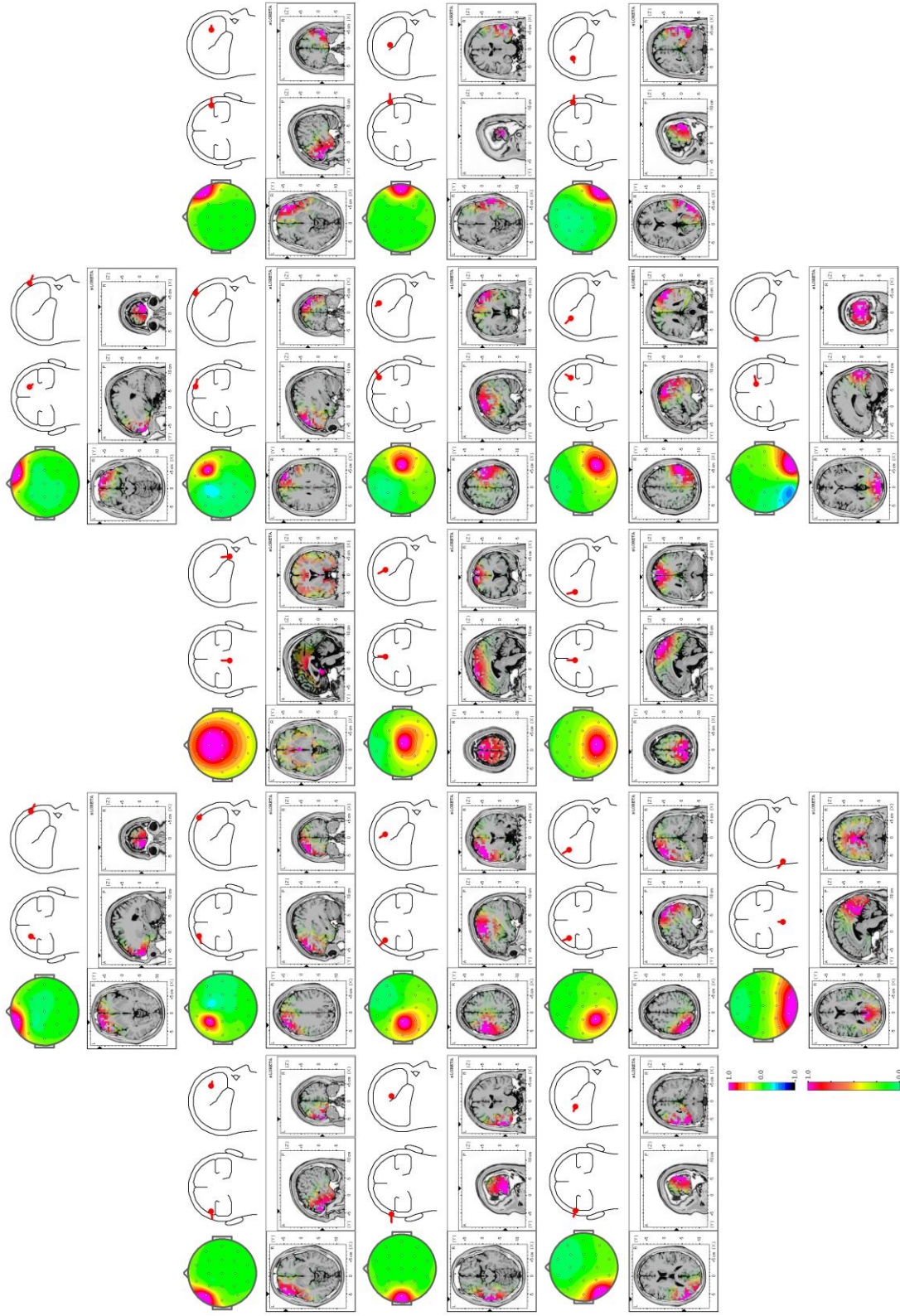


Рис. 20. Локализация источников для модели *gICA*.
ЭЭГ записана в состоянии «ГЮ» в диапазоне 1.5-40 Гц.

Таблица 12. Локализация источников для модели *gICA*.

№	<i>RRE</i>	<i>ECC</i>	Области	ВА	ВА: % для «НТ5»
1	0.021	0.95	Superior Frontal	10	10: 66%, 11: 34%
2	0.020	1.00	Superior Frontal	11	10: 65%, 11: 35%
3	0.009	0.84	Inferior Frontal	47	47: 100%
4	0.006	0.94	Superior Frontal	9	9: 44%, 10: 35%, 8: 16%, 32: 2%, 46: 2%
5	0.001	0.30	Anterior Cingulate	25	25: 89%, 24: 8%, 23: 2%, 34: 1%
6	0.012	1.00	Superior Frontal	10	9: 52%, 10: 32%, 8: 13%, 46: 2%, 32: 1%
7	0.019	0.84	Inferior Frontal	47	47: 99%, 11: 1%
8	0.002	0.91	Middle Temporal	21	21: 100%,
9	0.045	0.57	Precentral	6	6: 93%, 8: 5%, 4: 1%, 9: 1%,
10	0.068	0.28	Superior Frontal	6	6: 100%,
11	0.030	0.71	Middle Frontal	6	6: 99%, 8: 1%
12	0.005	0.91	Middle Temporal	21	21: 100%
13	0.020	0.91	Superior Temporal	22	22: 82%, 40: 9%, 39: 6%, 21: 3%
14	0.039	0.64	Inferior Parietal Lobule	40	40: 69%, 7: 27%, 39: 3%, 3: 1%
15	0.027	0.36	Paracentral Lobule	5	7: 55%, 5: 33%, 4: 11%, 6: 1%
16	0.040	0.45	Inferior Parietal Lobule	40	40: 87%, 3: 6%, 7: 6%, 2: 1%
17	0.019	1.00	Middle Temporal	21	21: 63%, 22: 18%, 37: 17%, 39: 1%, 40: 1%
18	0.029	1.00	Posterior Cingulate	23	30: 58%, 31: 22%, 23: 14%, 18: 6%
19	0.018	1.00	Cuneus	17	18: 61%, 17: 33%, 19: 6%

Примечание: Локализация источников выполнена для модели *gICA* для ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц, записанной в состоянии «ГО». Параметры локализации соответствуют Рис. 20. Номер источника определяется в порядке слева-направо, сверху-вниз, начиная с верхней левой топограммы. В колонках *RRE* и *ECC* – параметры локализации эквивалентного точечного диполя. *RRE* (relative residual energy) – нормированная среднеквадратичная погрешность моделирования топографии с помощью эквивалентного точечного диполя. *ECC* – эксцентриситет диполя: сумма квадратов координат диполя, нормированная на радиус сферической модели головы. Жирным шрифтом отмечены случаи, когда эквивалентный точечный диполь находился за пределами мозга. В колонках «Области» и «ВА» – название областей и полей Бродмана, в которых наблюдается максимумов мощности плотности токов по sLORETA. В колонке «ВА: % для «НТ5»» перечислены поля Бродмана и соответствующий процент от числа наблюдений, в которых наблюдался максимумов мощности плотности токов по sLORETA в моделях *gICA*, полученных для случайных выборок записей ЭЭГ половинного объема в ходе выполнения теста «НТ5».

Рассмотрим подробнее результаты локализации источников, имеющих большую мощность и распределенные топографии. В соответствии с результатами, полученными с помощью sLORETA, их источники находятся в глубоко расположенных областях коры головного мозга (см. Рис. 21 А. и Б.).

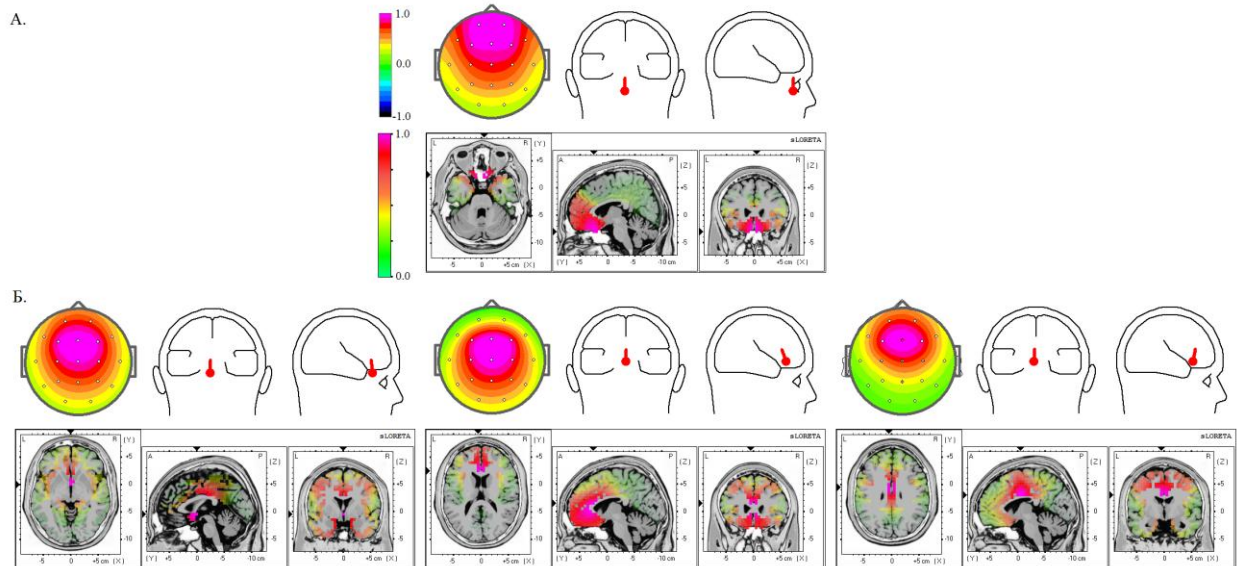


Рис. 21. Локализация источников для моделей *gICA*.

ЭЭГ записана в состоянии «ГО». А. Локализация источника №1 в модели *gICA* для ЭЭГ в диапазоне 1.5-13 Гц (см. Рис. 10 Д). Б. Локализация источника №5 в моделях *gICA* для ЭЭГ в диапазонах 1.5-40 Гц, 1.5-13 Гц и 13-30 Гц, слева направо соответственно (см. Рис. 10 Б., Д. и Ж.).

Пространственное расположение такие источников значительно варьирует от одной модели *gICA* к другой. Например, для источника № 5 в моделях *gICA* для ЭЭГ, записанной в состоянии «ГО» в диапазонах 1.5-40 Гц, 1,5-13 Гц и 13-30 Гц, соответствующие максимумы мощности плотности токов по sLORETA находились в полях Бродмана 25 (Anterior Cingulate), 24 (Anterior Cingulate) и 24 (Cingulate Gyrus) (см. Рис. 21 Б). Кроме того, для источника №5 в модели *gICA* для ЭЭГ в диапазоне 1,5-40 Гц (см. Рис. 21 Б.) помимо наиболее мощного локального максимума, расположенного в поле Бродмана 25 (Anterior Cingulate), также наблюдается менее мощный локальный максимум поле Бродмана 24 (Cingulate Gyrus). Также, в модели *gICA* для ЭЭГ в диапазоне 1,5-13 Гц имеется еще один источник с большой мощностью и пространственно распределенной топографией – источник № 1 (см. Рис. 21 А.), для которого максимум мощности источников находится в поле Бродмана 11 (Rectal Gyrus). Подобные результаты предполагают, что наиболее мощные источники, вероятно, являются широко распределенными

в мозге, и, соответственно, их локализация с помощью sLORETA осложнена (см. Раздел 2.3.3.2). Также возможно, что на результаты локализации оказывает влияние какой-либо дополнительный фактор (например, референт), который может приводить к значительной погрешности.

Несмотря на возможные погрешности используемых методов, результаты локализации источников ЭЭГ показали, что большинство из них располагаются в окрестности электродов, соответствующих максимумам на топографиях, и представляют собой пространственно распределенные, но захватывающие ограниченную область пространства, зоны мозга.

4.1.11 Соответствие моделей *gICA* различным множествам записей ЭЭГ.

Для оценки соответствия модели *gICA* какому-либо множеству исходных данных использовались показатели ρ и ρ' (Раздел 3.10.5). В качестве тестовых выборок использовались записи ЭЭГ у здоровых испытуемых и у больных с СНВГ, которые на этапе предварительной обработки были пропущены через полосовые фильтры. Далее, используя одну из оценок матрицы смешиваний, вычислялись сигналы источников в соответствии с формулой (179) (см. Раздел 3.10.1). И, наконец, в соответствии с формулами (184) и (185) рассчитывались показатели ρ и ρ' как для объединенных в единый временной ряд сигналов, так и для каждой записи ЭЭГ в отдельности и усреднялись.

Результаты показали, что значения показателей ρ и ρ' для сигналов в моделях *gICA* значительно меньше, чем для исходной ЭЭГ, объединенной в единый временной ряд (см. Таблицу 13). Наименьшие значения наблюдаются тогда, когда данные, используемые для оценки матрицы смешивания для модели *gICA* (обучающая выборка) и для вычисления показателей ρ и ρ' (тестовая выборка), совпадали. Однако для других комбинаций данных и матриц смешивания эти показатели также были значительно ниже, чем для

исходных записей ЭЭГ. Наибольшие значения ρ и ρ' наблюдаются для модели *gICA*, полученной для ЭЭГ в диапазоне 13-30 Гц в состоянии «ГО».

Таблица 13. Взаимная зависимость сигналов в моделях *gICA*.

Модель <i>gICA</i> Диапазон, состояние	ГО, здоровые		ГЗ, здоровые		ГО, СНВГ		ГЗ, СНВГ	
	ρ	ρ'	ρ	ρ'	ρ	ρ'	ρ	ρ'
1,5-40 Гц, ГО	0.012	0.052	0.035	0.058	0.035	0.046	0.056	0.059
4-40 Гц, ГО	0.021	0.053	0.041	0.060	0.040	0.047	0.061	0.061
8-40 Гц, ГО	0.030	0.056	0.048	0.063	0.050	0.050	0.069	0.064
1,5-13 Гц, ГО	0.037	0.053	0.028	0.055	0.047	0.049	0.040	0.056
8-13 Гц, ГО	0.040	0.052	0.027	0.055	0.045	0.047	0.040	0.055
13-30 Гц, ГО	0.045	0.060	0.072	0.069	0.067	0.053	0.091	0.070
ЭЭГ	0.494	0.339	0.492	0.353	0.500	0.344	0.494	0.356

Примечание: Тестовая выборка – ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц, объединенная в единый временной ряд. Использовались оценки матриц смешивания моделей *gICA*, представленных на Рис. 10 Б-Ж. Жирным шрифтом отмечен случай, при котором данные, используемые для оценки матрицы смешивания и для вычисления показателей ρ и ρ' совпадали.

Используя показатели ρ и ρ' , было исследовано соответствие моделей *gICA* и каждой индивидуальной записи ЭЭГ в отдельности. Результаты этого анализа (см. Рис. 22) выявили следующие особенности, характерные для всех сочетаний моделей *gICA* и множеств записей ЭЭГ. Во-первых, ρ и ρ' для сигналов в моделях *gICA* ниже, чем у исходных записей ЭЭГ (см. Рис. 22 В. и Г), в среднем, в 5-6 раз (см. Рис. 22 А. и Б.). Во-вторых, ρ и ρ' для сигналов в моделях *gICA* выше, чем у синтезированных случайных процессов. В-третьих, для сигналов в моделях *gICA* величина показателя ρ для записей ЭЭГ, объединенных в единый временной ряд, была ниже, чем среднее значение показателя ρ для сигналов, соответствующих индивидуальным записям ЭЭГ. Но эти различия, как правило, не превышали *двух стандартных отклонений*. Наконец, для сигналов в моделях *gICA* среднее значения показателей ρ' для индивидуальных записей ЭЭГ и для записей ЭЭГ, объединенных в единый временной ряд, не различались.

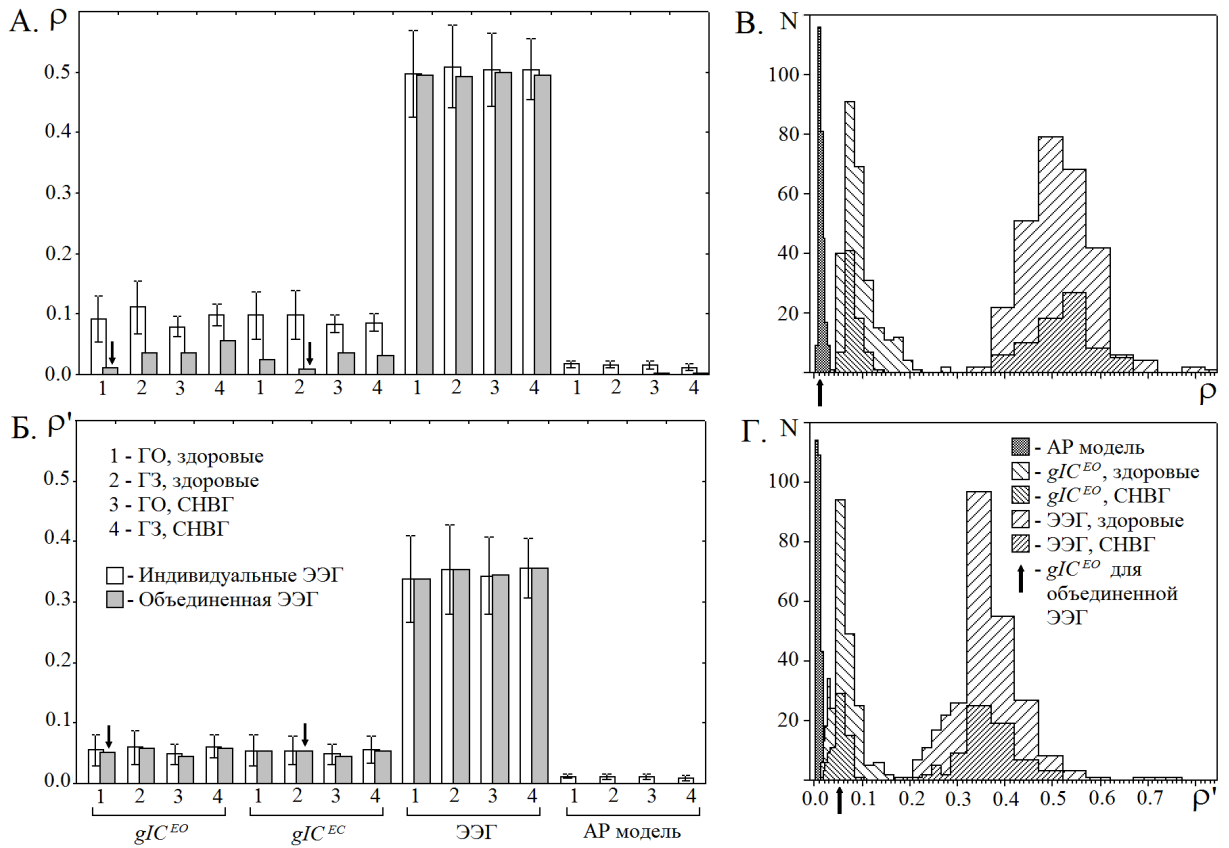


Рис. 22. Взаимная зависимость сигналов в моделях $gICA$.

А. и Б. – величина показателей ρ и ρ' . Цифры по оси абсцисс кодируют тестовые выборки: «1» и «2» – ЭЭГ здоровых испытуемых в состояниях «ГО» и «ГЗ»; «3» и «4» – ЭЭГ больных СНВГ в состояниях «ГО» и «ГЗ». « gIC^{EO} » и « gIC^{EC} » – модели $gICA$ для ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц, записанной у здоровых испытуемых в состоянии «ГО» (см. Рис. 10 Б.) и «ГЗ» (см. Рис. 11 Б.). «ЭЭГ» – исходные записи ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц. «АР модель» – синтезированные случайные процессы (см. Раздел 3.10.5). «Серые» столбики – показатели ρ и ρ' рассчитывались для объединенных в единые временные ряды записей ЭЭГ. «Белые» столбики – ρ и ρ' рассчитывались для каждой индивидуальной записи ЭЭГ в отдельности и усреднялись. Отрезки на «белых» столбиках – величина стандартного отклонения относительно среднего значения. Стрелками показаны случаи, когда обучающая и тестовая выборки данных совпадали. В. и Г. – гистограммы распределения показателей ρ и ρ' для индивидуальных записей ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц, полученных у здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ в состоянии «ГО». Стрелками показаны величины ρ и ρ' , рассчитанные для сигналов модели gIC^{EO} , и записей ЭЭГ, объединенных в единый временной ряд.

Поскольку величина показателей ρ и ρ' для сигналов в моделях *gICA* значительно отличается от нуля, была исследована структура взаимной зависимости этих сигналов с помощью показателей ρ_{ij} и ρ'_{ij} (см. Раздел 3.10.5). Результаты представлены на Рис. 23.

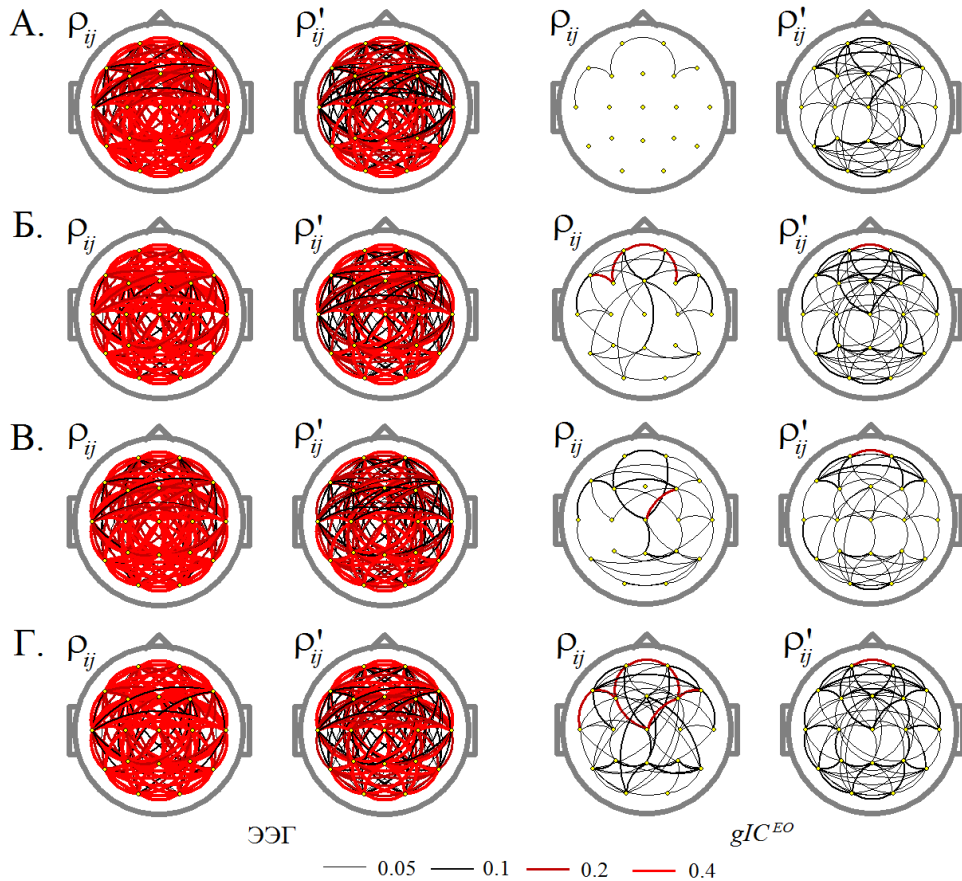


Рис. 23. Диаграммы взаимной зависимости сигналов ЭЭГ (слева) и сигналов источников в модели *gICA* (справа). А. и Б. ЭЭГ здоровых испытуемых в состояниях «ГО» и «ГЗ» соответственно. В. и Г. ЭЭГ больных СНВГ в состоянии «ГО» и «ГЗ» соответственно.

Показатели ρ_{ij} и ρ'_{ij} рассчитаны для ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц, объединенной в единый временной ряд. Сигналы источников вычислялись с помощью матрицы смешивания, полученной для ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц, записанной у здоровых испытуемых в состоянии «ГО» (см. Рис. 10 Б.). На каждой из диаграмм большие круги обозначают голову, маленькие круги – электроды. Линии, соединяющие «электроды», обозначают наличие зависимости сигналов с величиной, превышающей порог. Соответствие между толщиной линий, цветом и порогом для показателей ρ_{ij} и ρ'_{ij} показано под диаграммами.

На рисунке видно, что величина корреляции сигналов (ρ_{ij}) для большинства пар источников не превышает 0.05. Также для большинства пар источников величина показателя ρ'_{ij} меньше 0.1. Только для некоторых пар источников показатели ρ_{ij} и ρ'_{ij} принимали несколько большие значения. На диаграммах, в особенности, для показателя ρ_{ij} отчетливо прослеживается структура зависимости сигналов. Относительно большая зависимость наблюдается внутри двух групп источников. К первой группе относятся источники с максимумами на топографиях вблизи передних электродов, а ко второй – вблизи задних. Наконец, взаимная зависимость сигналов для каждой пары источников значительно ниже, чем у исходной ЭЭГ.

4.1.12 Соответствие моделей *gICA* и *iICA*.

Анализ соответствия между моделями *gICA* и *iICA* был выполнен для ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц, записанной у здоровых испытуемых в состояниях «ГО», «ГЗ» и при выполнении GO/NOGO теста. Артефакты удалялись с помощью пороговых критериев (см. Раздел 3.4). После этого были отобраны записи, для которых суммарная длительность эпох, не содержащих артефактов, была больше 120 секунд, всего: 104, 177 и 195 записей ЭЭГ для состояний «ГО», «ГЗ» и при выполнении GO/NOGO теста соответственно.

Оптимальное число источников для моделей *iICA* оценивалось с помощью критериев AIC, KIC и MDL (см. Разделы 2.4.4.1 и 3.10.2). Несмотря на то, что результаты сильно зависели от длительности записи ЭЭГ, эти оценки показали, что оптимальное число источников равно 19 более чем в 95% случаев, если степень прореживания данных не превышает 10:1.

Надежность оценок матриц смешивания для моделей *iICA* (тест «НТ1») была низкой: в среднем для состояния «ГО» $\bar{r}=0.76$, $\sigma_r=0.05$, $\overline{P_{0.95}}=26.6\%$ и $\sigma_p=17.9$, для состояния «ГЗ» $\bar{r}=0.77$, $\sigma_r=0.05$, $\overline{P_{0.95}}=32.5\%$ и $\sigma_p=16.7$, и при

выполнении GO/NOGO теста $\bar{r} = 0.82$, $\sigma_r = 0.06$, $\overline{P}_{0.95} = 50.9\%$ и $\sigma_p = 20.1$, и она улучшаются очень медленно с ростом длительности записи (см. Таблицу 14).

Таблица 14. Надежность оценок матриц смешивания для моделей *iICA*.

Состояние	T (секунды)	N	\bar{r}	$\overline{P}_{0.95}$	$NC_{0.95}$	
					Среднее	Диапазон
ГО	120 – 150	46	0.74	22.7	2.1	0-7
	≥ 150	58	0.77	29.7	3.0	0-9
ГЗ	120 – 150	43	0.76	28.1	2.9	0-9
	≥ 150	134	0.77	33.9	3.5	0-9
GO/NOGO	120 – 150	20	0.78	30.9	2.8	0-7
	150 – 300	54	0.80	43.1	4.8	1-12
	300 – 600	52	0.83	51.6	6.1	0-13
	≥ 600	69	0.86	62.2	8.0	3-16

Примечание: T – суммарная длительность эпох, не содержащих артефактов, N – число записей ЭЭГ, \bar{r} и $\overline{P}_{0.95}$ – средние показатели оценки надежности матриц смешивания для моделей *iICA*, $NC_{0.95}$ – число источников в моделях *iICA*, для которых топографии варьировали относительно мало: $r_{ii}^{12} > 0.95$.

Визуальный анализ показал, что форма топографий источников для моделей *iICA* значительно варьирует от случая к случаю (Рис. 24). Различия заключались в том, что некоторые топографии были пространственно более распределенными, другие – более локальными. Причем, эти различия выглядят в большей степени случайными, чем закономерными.

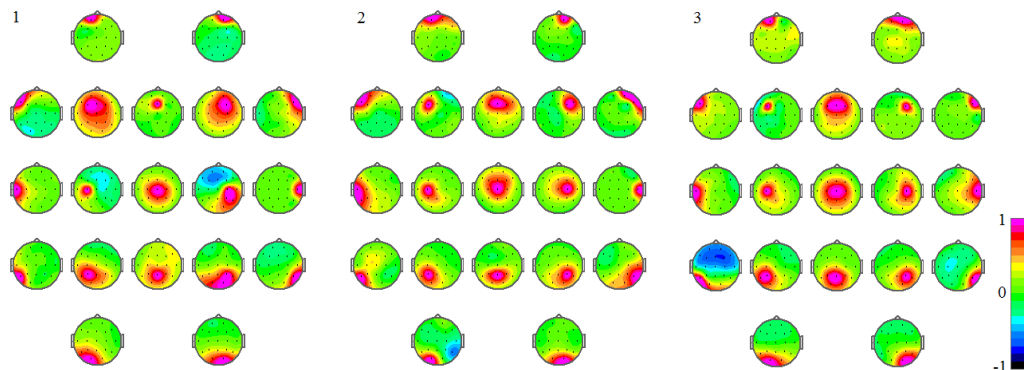


Рис. 24. Топографии источников для моделей *iICA*, полученные для 3-х различных записей ЭЭГ.

Условно, все модели *iICA* могут быть разделены на три группы. К первой группе были отнесены те модели *iICA*, у которых на каждой

топографии наблюдался только один хорошо выраженный максимум, который находился вблизи одного из электродов. Вторая группа включала те модели *iICA*, у которых свойства большинства топографий источников были аналогичными первой группе, но при этом на топографиях нескольких источников (от одной до трех), имеющих относительно низкую мощность, наблюдалось несколько локальных экстремумов. Наконец, если более трех топографий источников имели сложную пространственную форму (несколько локальных максимумов), то эти модели *iICA* были отнесены к третьей группе. Результаты этой классификации представлены в Таблице 15.

Таблица 15. Результаты классификации моделей *iICA*.

Состояние	Группа		
	I	II	III
ГО	19	69	12
ГЗ	24	63	13
GO/NOGO	27	70	3

Таким образом, визуальный анализ показал, что большинство топографий источников для моделей *iICA* имеют относительно простую пространственную форму, и, как правило, на них наблюдается только один локальный максимум, который находится вблизи от одного из электродов.

Результаты локализации источников для моделей *iICA* с помощью эквивалентных точечных диполей также показали, что их пространственное положение имеет значительный разброс (см. Рис. 25).

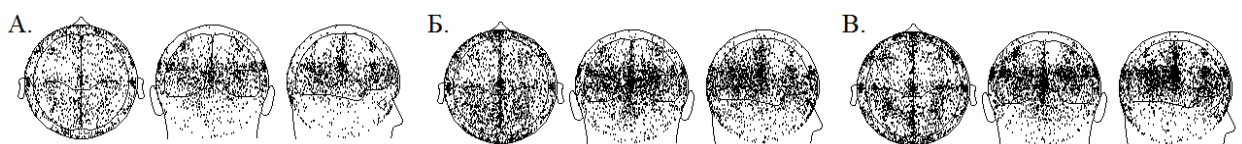


Рис. 25. Диаграммы пространственного распределения координат дипольных источников для моделей *iICA*.

А. «ГО». Б. «ГЗ». В. GO/NOGO тест. Точка на диаграммах – один источник ($RRE < 0.15$).

Но, как правило, топографии источников относительно простую форму и неплохо описываются дипольными источниками (см. Таблицу 16).

Таблица 16. Оценка точности моделирования топографий источников с помощью эквивалентного точечного диполя.

T (секунды)	$RRE < 0.05$		$0.05 \leq RRE < 0.1$		$0.1 \leq RRE < 0.15$		$RRE \geq 0.15$	
	%NC	%P	%NC	%P	%NC	%P	%NC	%P
ГО								
120 – 150	48.7	68.4	24.4	18.8	10.5	5.4	16.4	7.4
≥ 150	57.4	74.8	23.2	15.7	9.9	5.6	9.6	3.9
ГЗ								
120 – 150	50.2	68.7	24.7	21.0	11.6	6.4	13.5	3.9
≥ 150	57.2	74.9	23.2	17.1	7.9	3.8	11.7	4.3
GO/NOGO								
120 – 150	55.4	73.9	22.6	19.1	8.4	2.9	13.6	4.1
150 – 300	60.6	75.5	21.3	18.2	6.8	3.0	11.3	3.2
300 – 600	60.5	74.7	24.0	18.5	5.7	3.3	9.8	3.5
≥ 600	59.4	75.1	23.2	17.4	7.0	3.5	10.3	4.0

Примечание: T – суммарная длительность эпох, не содержащих артефактов, %NC – процент числа источников, %P – процент мощности источников.

Был проведен анализ соответствия моделей $gICA$ и $iICA$. Пусть A_{gICA} – матрица смешивания для модели $gICA$, X^j и A_{iICA}^j – j -я записи ЭЭГ и соответствующая матрица смешивания для моделей $iICA$, $X^{j(1)}$ и $A_{iICA(1)}^j$ – первая половина j -й записи ЭЭГ и соответствующая матрица смешивания, $X^{j(2)}$ и $A_{iICA(2)}^j$ – вторая половина j -й записи ЭЭГ и соответствующая матрица смешивания. Было выполнено три оценки.

Во-первых, матрицы смешивания для различных моделей сравнивались, используя показатель \hat{r} . Выполнялись следующие сравнения: (1) каждая матрица A_{iICA}^j сравнивалась с матрицей A_{gICA} . (2) сравнивались соответствующие матрицы $A_{iICA(1)}^j$ и $A_{iICA(2)}^j$. (3) Сравнивались матрицы $A_{iICA}^{j_1}$ и $A_{iICA}^{j_2}$ для всех возможных значений индексов j_1 и j_2 , $j_1 \neq j_2$. Во всех случаях вычислялись средние значения показателя \hat{r} и его

среднеквадратичные отклонения. Результаты анализа показали, что величина различия моделей *gICA* и моделей *iICA* не превосходит *двух среднеквадратичных отклонений* (см. Рис. 26). Иными словами, точность оценки матриц смешивания для моделей *iICA* не позволяет с уверенностью утверждать, что, в среднем, модель *gICA* отличается от моделей *iICA*.

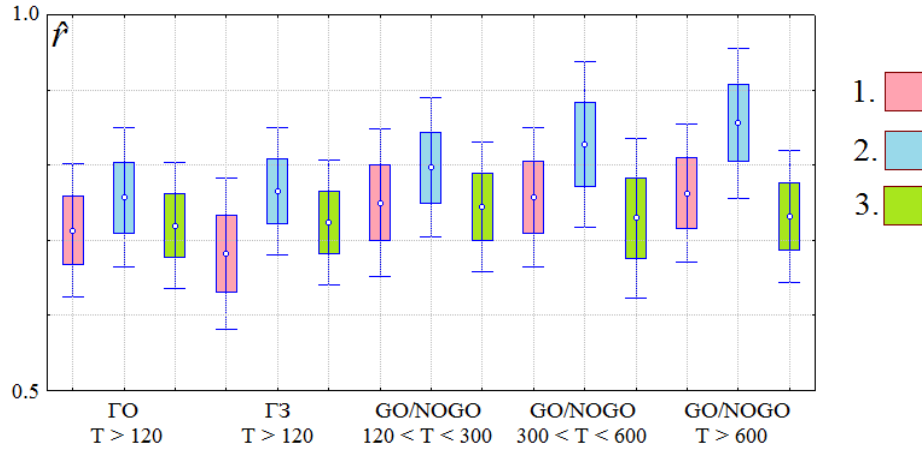


Рис. 26. Подобие матриц смешивания для моделей *gICA* и *iICA*.

Прямоугольники по высоте соответствуют среднеквадратичным отклонениям, отрезки – доверительным интервалам с надежностью 95%. Цвет прямоугольников соответствует вариантам расчета показателя \hat{f} – пояснение в тексте.

Во-вторых, сравнивалось соответствие матриц смешивания различным тестовым данным, используя показатели ρ и ρ' (см. Раздел 3.10.5), которые рассчитывались для пяти случаев. (1) В качестве сигналов использовались исходные записи ЭЭГ. В остальных случаях оценивались сигналы моделях *gICA* или *iICA*: (2) для X^j , используя A_{gICA} , (3) для $X^{j(2)}$, используя $A_{iICA(1)}^j$, (4) для $X^{j(1)}$, используя $A_{iICA(2)}^j$, и (5) для X^j , используя A_{iICA}^j . В каждом случае в отдельности для каждой j -й записи оценивались показатели ρ и ρ' , и усреднялись. Результаты анализа (см. Рис. 27), показали, что при сравнении моделей *gICA* и *iICA* различия показателей ρ' были всегда меньше *двух среднеквадратичных отклонений*. Различия показателей ρ также не превосходило *двух среднеквадратичных отклонений* во всех

случаях, когда обучающая и тестовая выборки не совпадали. Но если обучающая и тестовая выборки не совпадали, то величина ρ была меньше. Но при этом во всех случаях значения показателей ρ и ρ' были существенно ниже для сигналов источников, чем для исходной ЭЭГ.

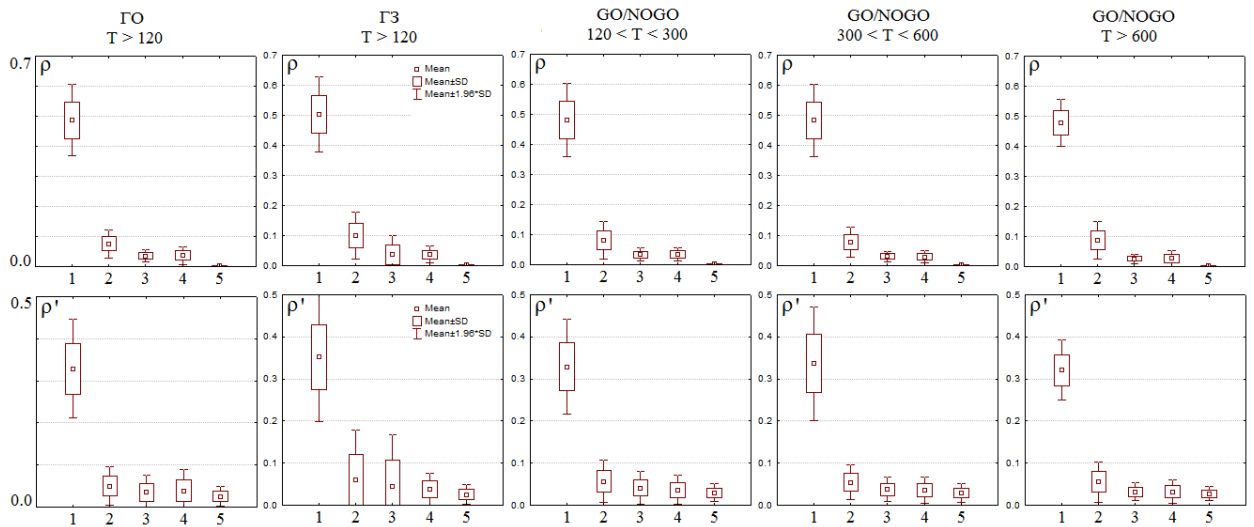


Рис. 27. Оценки соответствия модели *gICA* и моделей *iICA* различным множествам тестовых данных.

Прямоугольники по высоте соответствуют среднеквадратичным отклонениям, отрезки – доверительным интервалам с надежностью 95%. По оси абсцисс цифры кодируют случаи – пояснения в тексте.

В-третьих, было выполнено сравнение топографий источников в модели *gICA* с топографиями источников в моделях *iICA*. Для формирования приблизительно совпадающих пар источников в различных моделях использовался индекс r_{ij}^{12} и процедура формирования пар (Разделе 3.10.3), которая выполнялась для каждой матрицы A_{iCA}^j в отдельности. В результате процедура формирования пар все множество источников в моделях *iICA* было разбито на 19 подмножеств с равным количеством элементов. Далее для каждого источников в модели *gICA* отдельно по соответствующему подмножеству источников в моделях *iICA* вычислялись средние значения индекса $\overline{r_{ii}^{12}}$ и среднее значение процента мощности сигналов $\overline{\%P}$, а также их среднеквадратичные отклонения. Анализ индекса $\overline{r_{ii}^{12}}$ не выявил каких-

либо различий, поскольку его среднеквадратичное отклонение очень большое. Но оказалось, что процент мощности $\overline{\%P}$ для источника №5 в модели *gICA* (Рис. 10 Б.), значительно превосходит соответствующую величину в моделях *iICA* (см. Рис. 28).

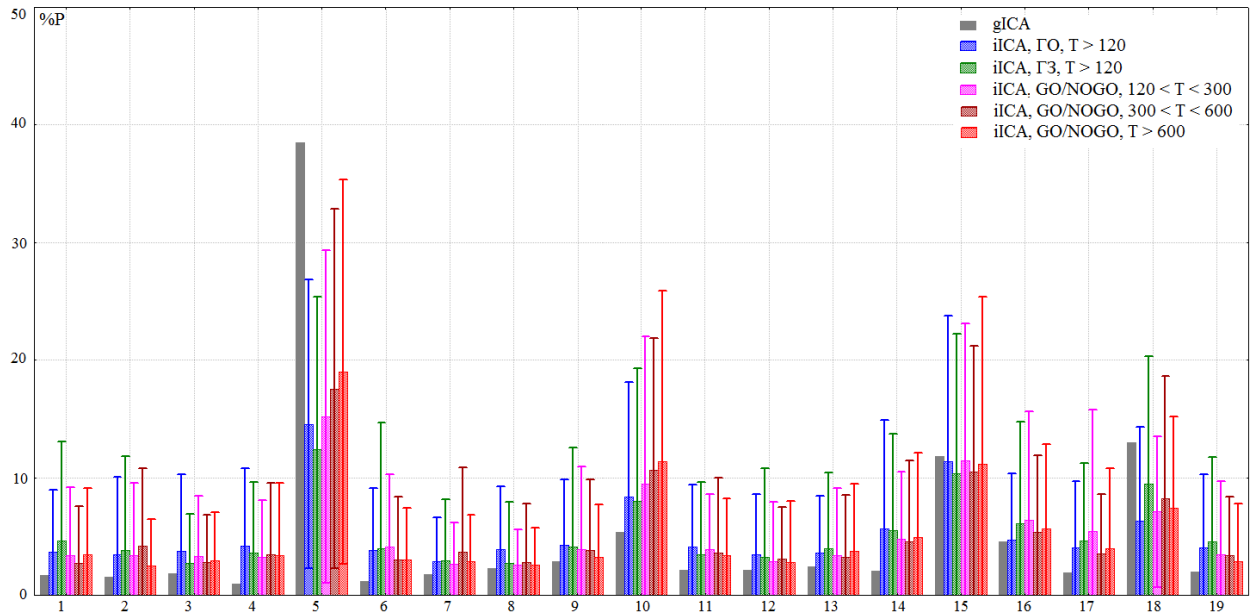


Рис. 28. Сравнение мощности сигналов источников в моделях *gICA* и *iICA*.

По оси абсцисс – номер источника, по оси ординат – средний процент мощности сигналов источника $\overline{\%P}$. Цвет соответствует различным условиям записи ЭЭГ.

Сравнение формы топографий источников для моделей *iICA* выявило следующее. В среднем топографии большинства источников в моделях *iICA* являются более широко пространственно распределенными, чем соответствующие в модели *gICA*, за исключением источника №5, для которого картина противоположная. Чтобы проиллюстрировать это свойство (Рис. 29), для каждого источника в модели *gICA* отдельно, по соответствующему подмножеству источников в моделях *iICA* были вычислены усредненные топографии. При этом топографии источников в моделях *iICA* были нормированы таким образом, что их максимальный элемент был равен единице. На Рис. 29 видно, что у источников №№ 4, 6, 9, 10, 11, 14, 15 и 16 пространственное распределение их топографий более широкое в моделях *iICA*, чем в *gICA*, а у источника № 5 – наоборот.

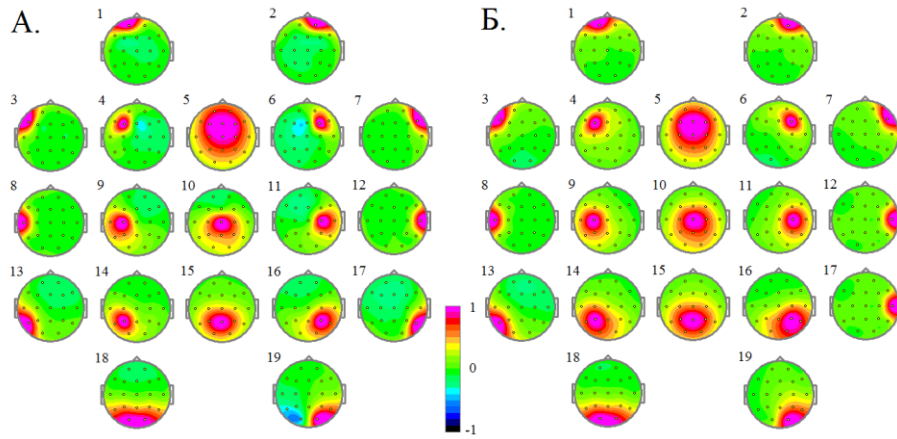


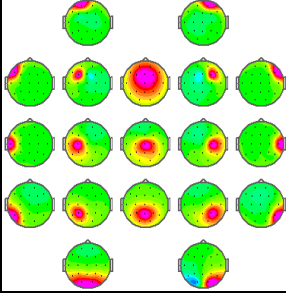
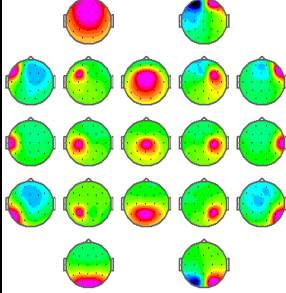
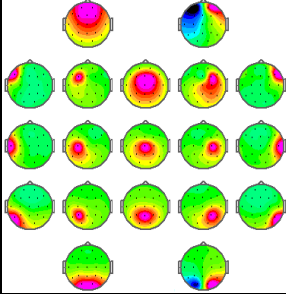
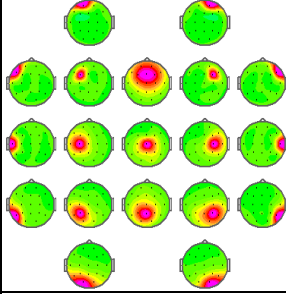
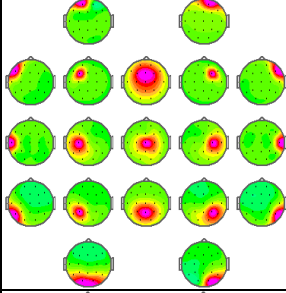
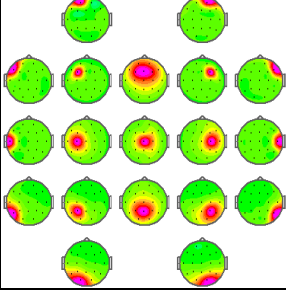
Рис. 29. Сравнение топографии источников в модели *gICA* и *iICA*.

А. Топографии источников в модели *gICA*. Б. Усредненные топографии источников для моделей *iICA*. ЭЭГ записана в диапазоне 1.5-40 Гц в состоянии «ГО».

4.2 Применение групповых моделей скрытых источников ЭЭГ.

В предыдущем разделе были подробно рассмотрены свойства топографий источников в моделях *gICA*. Результаты этих исследований показали, что среди всех полученных моделей *gICA*, только некоторые из них удовлетворяют критерию симметрии, сформулированному в Разделе 2.5.2. Другие модели удовлетворяют этому критерию только частично, или вообще не удовлетворяют. Были отобраны модели *gICA*, которые приблизительно соответствуют критерию симметрии, и сигналы источников могут иметь правдоподобную физиологическую интерпретацию. Список этих моделей представлен в Таблице 17. Ряд моделей *gICA*, представленных на Рис. 10-12 и удовлетворяющих критерию симметрии, не включены в список, поскольку они были практически идентичны перечисленным в Таблице 17, а результаты исследований показали, что свойства сигналов источников в этих моделях были аналогичными описанным в следующих разделах. Некоторые из моделей, включенных в Таблицу 17, не полностью соответствовали критерию симметрии, поэтому к трактовке результатов анализа, полученных с их помощью, следует относиться осторожно.

Таблица 17. Модели *gICA*, использованные в исследованиях.

Модель	Исходные данные, Удаление артефактов	Топографии	Использование Особенности
<i>gICA^I</i> Рис.10.Б	«ГО» 1.5-40 Гц ЭОГ – пороговый критерий ЭМГ – пороговый критерий		Для анализа спектров мощности ЭЭГ в δ , θ , α и β диапазонах. Источник № 19 с низкой надежностью.
<i>gICA^{II}</i> Рис.19.В	«ГО» 1.5-40 Гц ЭОГ – пороговый критерий ЭМГ – визуально, «строгий» критерий (см. Раздел. 4.1.9).		Для анализа спектров мощности ЭЭГ в δ , θ , α и β диапазонах. Маломощные источники №2 и №19 не удовлетворяют критерию симметрии.
<i>gICA^{III}</i> Рис.10.Д	«ГО» 1.5-13 Гц ЭОГ – пороговый критерий ЭМГ – пороговый критерий		Для анализа спектров мощности ЭЭГ в δ , θ , α Маломощные источники №2 и №19 не удовлетворяют критерию симметрии.
<i>gICA^{IV}</i> Рис.10.Ж	«ГО» 13-30 Гц ЭОГ – пороговый критерий ЭМГ – пороговый критерий		Для анализа спектров мощности ЭЭГ в β диапазоне.
<i>gICA^V</i>	GO/NOGO 4-40 Гц ЭОГ – выполнена коррекция ЭМГ – пороговый критерий		Для анализа вызванных изменений спектральной мощности ЭЭГ в диапазонах θ , α и β
<i>gICA^{VI}</i>	GO/NOGO 13-30 Гц ЭОГ – выполнена коррекция ЭМГ – пороговый критерий		Для анализа вызванных изменений спектральной мощности ЭЭГ в β диапазоне.

В Разделе 4.1.10 показано, что большинство источников в моделях *gICA* локализованы в окрестности электродов, соответствующих максимумам на топографиях, и представляют собой пространственно распределенные, но захватывающие ограниченную область пространства, зоны мозга. Это позволяет предположить, что анализ «плотности источников тока» – «current source density» (CSD) может показывать аналогичные результаты. Поэтому в данных исследованиях были одновременно изучены свойства ЭЭГ, CSD и сигналов скрытых источников ЭЭГ, которые сравнивались между собой.

4.2.1 Спектры мощности ЭЭГ при открытых и закрытых глазах.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа спектральной мощности ЭЭГ и CSD представлены в Таблице 18. Различия спектральной мощности ЭЭГ и CSD для состояний «ГО» и «ГЗ» наблюдались во всех диапазонах частот в виде либо статистически значимого основного эффекта для фактора «Состояние» и взаимодействия факторов «Состояние» и «Локализация», либо только статистически значимого взаимодействия.

Таблица 18. Различия спектральной мощности ЭЭГ и CSD в состояниях «ГО» и «ГЗ» у здоровых испытуемых.

Диапазон	«Состояние» (ГО vs. ГЗ)	«Состояние» x «Локализация»	
	F[1,581]	F[18,10458]	ϵ
ЭЭГ			
δ	28.1**	60.1**	0.24
θ	47.1**	7.1**	0.22
α	161.4**	59.3**	0.17
β_1	43.1**	27.0**	0.31
β_2	-	36.2**	0.32
CSD			
δ	12.0**	10.3**	0.49
θ	25.5**	16.5**	0.34
α	88.6**	83.2**	0.32
β_1	-	31.1**	0.34
β_2	12.5**	36.0**	0.32

Примечание: «*» – $p < 0.01$, «**» – $p < 0.001$.

Более подробная картина статистически значимых различий была получена при использовании *t*-критерия Стьюдента, с помощью которого спектральная мощности сравнивалась для каждого диапазона и каждого электрода с отдельности. При этом была выполнена коррекция Бонферрони для множественных сравнения, которая, в данном случае, вычислялась путем умножения вероятности p на число сравнений (всего 95). Результаты для исходной ЭЭГ и CSD представлены на Рис. 30 А. и Б. соответственно.

При закрытых глазах величина спектральной плотности исходной ЭЭГ была статистически значимо больше при закрытых глазах, чем при открытых (Рис. 30 А.). Эти различия наблюдались в δ диапазоне наблюдается только в лобных областях, в θ , α – по всей голове, в β_1 – почти по всей голове, и в β_2 – в затылочных, теменных и некоторых центральных областях.

Аналогично, величина спектральной мощности CSD была больше при закрытых глазах, чем при открытых, и эти различия были наиболее выражены в θ , α , β_1 и β_2 диапазонах в затылочных, теменных и задневисочных областях. Но в β_2 диапазоне в лобных и височных зонах мощность CSD была меньше при закрытых глазах.

Для моделей $gICA^I$ и $gICA^{II}$ картина различий спектральной мощности сигналов (Рис. 30 В. и Г.) была в большей степени похожа на ту, которая наблюдалась для CSD, чем для ЭЭГ. Но также были выявлены некоторые особенности. Так, для электродов F7, F8, T3, Cz, и T4 наблюдается хорошо выраженное различие мощности CSD в α диапазоне. Но для моделей $gICA^I$ и $gICA^{II}$ подобное различие мощности сигналов источников № 3, 7, 8, 10, 12 выражено значительно меньше. С другой стороны, для моделей $gICA^I$ и $gICA^{II}$ наблюдается хорошо выраженное различие мощности сигналов источников № 5 и № 1 соответственно в δ , θ и α диапазонах. Но аналогичное различие мощности CSD для электрода Fz не наблюдается, а для электродов Fp1 и Fp2 – слабо выражено.

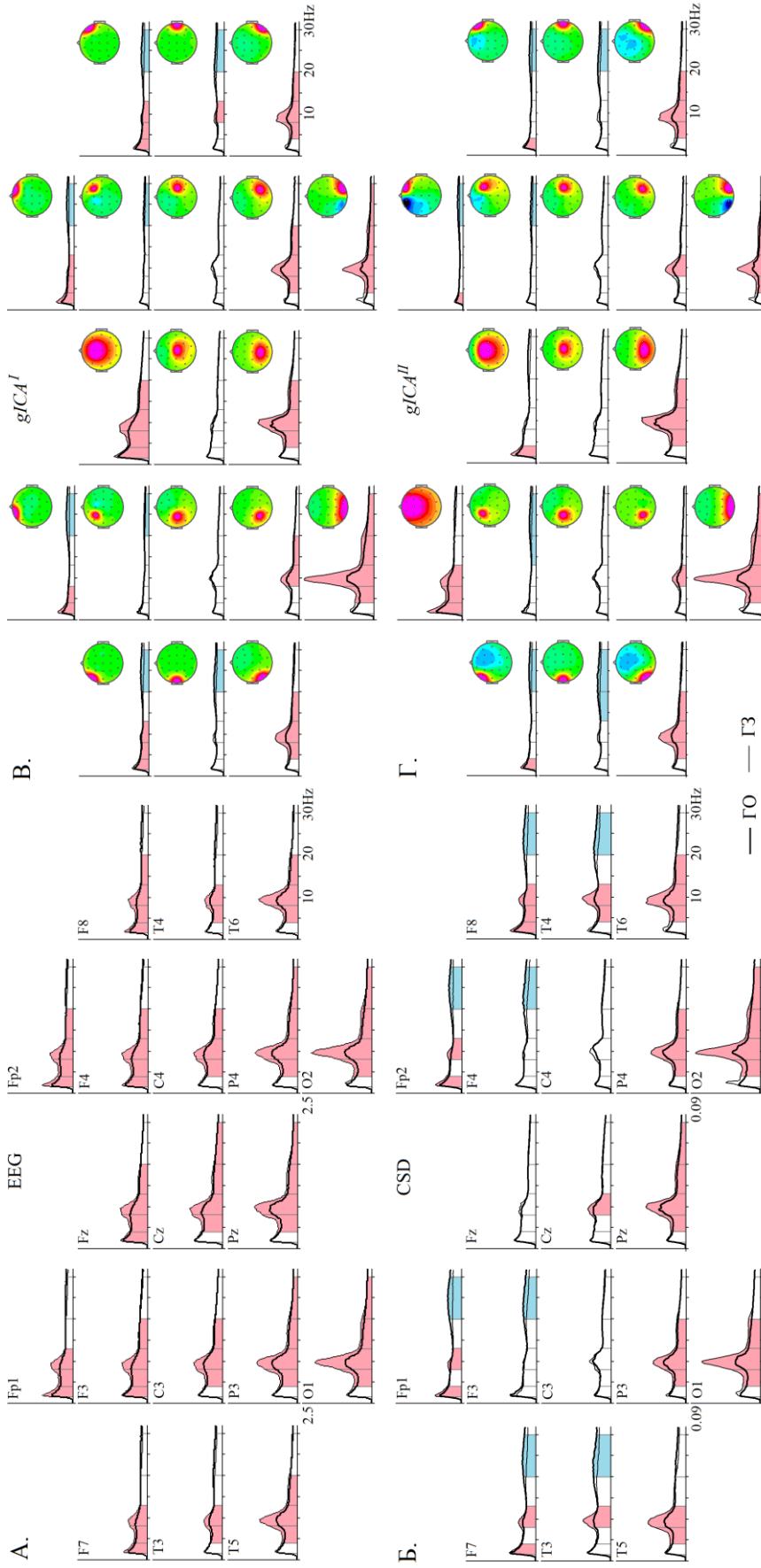


Рис. 30. Спектры мощности, усредненные по группе здоровых испытуемых, для ЭЭГ (А.), для CSD (Б.) и для сигналов скрытых источников ЭЭГ (В. и Д.) в моделях $gICA^I$ и $gICA^{II}$ соответственно. (Пояснения в тексте).

Толстые линии – «Г1», тонкие – «Г3». По оси абсцисс – частота в Гц, по оси ординат – квадратный корень из мощности в (А.) мкВ, (Б.) мкВ/см² и (В. и Д.) условных единицах. Сигналы источников нормированы так, что максимальный элемент для каждой топографии равен 1. Розовым (голубым) цветом выделены диапазоны, в которых при закрытии глаз мощность сигналов статистически значимо ($p < 0.01$) увеличилась (уменьшалась).

4.2.2 Когерентность ЭЭГ при открытых и закрытых глазах.

Для исследования взаимной зависимости сигналов использовались функция обычной когерентности $\gamma_{ij}^2(f)$, «мгновенная когерентность» $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f)$ и «когерентность с ненулевой задержкой» $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f)$ (см. Раздел 3.7), которые вычислялись для исходной ЭЭГ, CSD и сигналов скрытых источников ЭЭГ в моделях $gICA^I$, $gICA^{II}$, $gICA^{III}$ и $gICA^{IV}$. Исследования показали, что, во-первых, использование $\gamma_{ij}^2(f)$ и $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f)$ приводит к аналогичным результатам. Во-вторых, результаты анализа взаимной зависимости сигналов скрытых источников ЭЭГ были во многом аналогичны и мало зависели от модели. В-третьих, пространственная картина взаимной когерентности сигналов зависела от частоты, но при этом имелась возможность выделить диапазоны частот, в которых наблюдались наиболее выраженные эффекты. Для этих диапазонов частот на Рис. 31 представлены диаграммы когерентности для сигналов исходной ЭЭГ, CSD и источников в модели $gICA^I$.

На диаграммах наличие линий, соединяющих маленькие круги, означает, что величина когерентности сигналов превышает некоторый заданный порог. Такое представление данных позволяет непосредственно сравнить величину когерентности для разных условий, диапазонов частот и типов сигналов. Различие величины когерентности для условий «ГЗ» и «ГО» (обозначенное на Рис 31 как «ГЗ-ГО») представлено аналогично. Но в последнем случае пороги подобраны таким образом, что наличие линией на диаграмме также показывает, что различие величины когерентности является статистически значимым в пределах от $p < 0.001$ до $p < 10^{-7}$ (без коррекции Бонферрони), а для 95% пар сигналов – в пределах от $p < 10^{-5}$ до $p < 10^{-7}$.

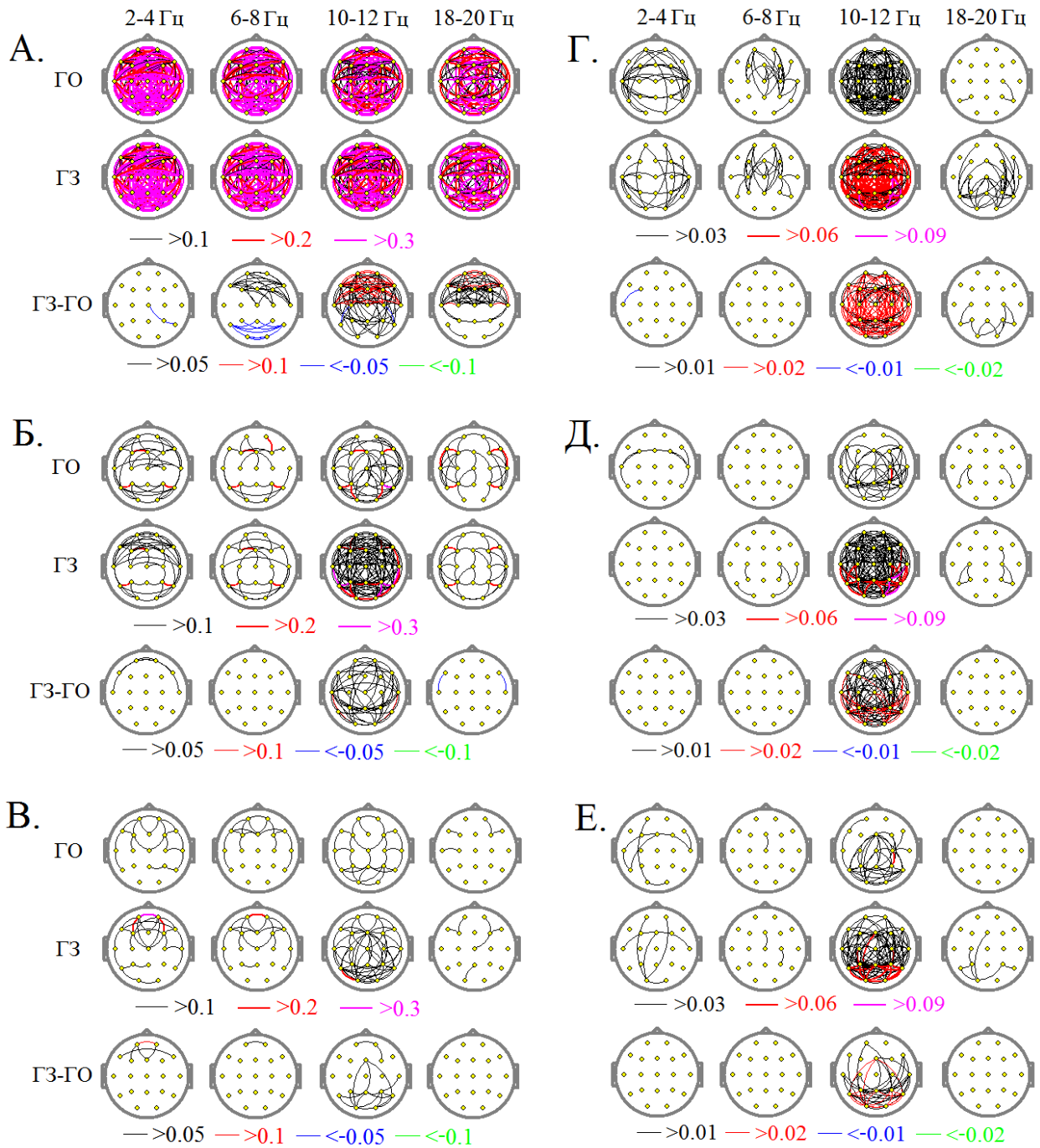


Рис. 31. Диаграммы когерентности сигналов ЭЭГ.

А. и Г. Исходная ЭЭГ, Б. и Д. CSD, В. и Е. Сигналы в модели $gICA^I$
 А., Б. и В. Обычная когерентность $\gamma_{ij}^2(f)$, Г., Д. и Е. «Когерентность с ненулевой задержкой» $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f)$. Диапазоны частот указаны сверху, состояния – справа от диаграмм. «ГЗ-ГО» - разница величин когерентности. Каждая диаграмма соответствует своему диапазону частот и условию. На диаграмме большой круг – голова, маленький круг – электрод (источник), линия, соединяющие маленькие круги указывают, что величина когерентности этих сигналов превышает порог. Величины порогов кодируются цветом (под диаграммами).

Как показано на Рис. 31 А., величина обычной когерентности для большинства пар сигналов исходной ЭЭГ является относительно высокой как для состояния «ГЗ», так и для состояния «ГО». В среднем ее величина наибольшая для низкочастотных гармоник и уменьшается с увеличением частоты. Различия когерентности сигналов ЭЭГ в состояниях «ГЗ» и «ГО» и наблюдается в диапазоне от 6 до 24 Гц, но оно наиболее выражено в диапазоне 8-12 Гц. Как правило, величина когерентности больше в состоянии «ГЗ». Но в диапазоне 6-10 Гц – для задних пар электродов величина когерентности в состоянии «ГЗ» меньше, чем в состоянии «ГО».

Величина обычной когерентности для CSD в среднем значительно меньше (Рис. 31 Б.). И при этом, наибольшая величина когерентности наблюдается в диапазоне 8-12 Гц в состоянии «ГЗ». Различия когерентности CSD в состояниях «ГЗ» и «ГО» наблюдаются только в диапазоне 8-12 Гц, и при этом величина когерентности всегда больше в состоянии «ГЗ».

Еще меньший средний уровень когерентности сигналов скрытых источников ЭЭГ в моделях $gICA^I$, $gICA^{II}$, $gICA^{III}$ и $gICA^{IV}$ (см. Рис 31 В. в качестве примера). При этом, в моделях, которые построены для узкого диапазона частот, такие как $gICA^{III}$ и $gICA^{IV}$, в среднем наблюдается более низкая когерентность в этой же частотной области, и более высокая в другой.

Диаграммы «когерентности с ненулевой задержкой» представлены на Рис 31 Г., Д. и Е. В среднем величина «когерентности с ненулевой задержкой» значительно меньше, чем величина обычной когерентности (см. Рис. 31 А. Б. и В.), и редко превосходит порог 0.09 даже для сигналов исходной ЭЭГ. Величина «когерентности с ненулевой задержкой» в среднем больше для сигналов исходной ЭЭГ, меньше для CSD и еще меньше для сигналов скрытых источников ЭЭГ. Для всех случаев величина «когерентности с ненулевой задержкой» выше для состояния «ГЗ» в диапазоне частот 8-12 Гц. Эти различия выражены в меньшей степени для сигналов моделей $gICA$, и их величина относительно маленькая: ~0.01-0.02.

4.2.3 Спектры мощности ЭЭГ у здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ.

Результаты исследований получены при анализе исходной ЭЭГ в диапазоне 1.5-40 Гц, референт – объединенные ушные электроды, артефакты удалялись с помощью пороговых критериев (см. Разделы 3.1-3.4). Сравнивались сигналы исходной ЭЭГ, CSD и скрытых источников ЭЭГ в модели $gICA^I$, у взрослых здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ.

Проверка соответствия модели $gICA^I$ записям ЭЭГ у пациентов с помощью показатели ρ и ρ' показала, что их величина сопоставима с оценками, полученными для записей ЭЭГ у здоровых испытуемых (см. Раздел 4.1.11, Рис. 22). Также, для двух множеств записей ЭЭГ: (1) только у пациентов и (2) совместно у здоровых испытуемых и у пациентов были получены модели матрицы смешивания и показатели их надежности в тесте «НК4», которые были равны (1) $\bar{r} \pm \sigma_r = 0.929 \pm 0.024$ и $\overline{P}_{0.95} \pm \sigma_p = 86.3 \pm 6.6$, и (2) $\bar{r} \pm \sigma_r = 0.949 \pm 0.024$ и $\overline{P}_{0.95} \pm \sigma_p = 93.5 \pm 3.6$ соответственно (см. Таблицу 8 для сравнения). Эти матрицы смешивания и матрица смешивания в модели $gICA^I$ были подобны в пределах точности оценки: (1) $\hat{r} = 0.93$ и $P_{0.95} = 0.76\%$, и (2) $\hat{r} = 0.993$ и $P_{0.95} = 100.0\%$. Эти результаты показывают, что соответствие модели $gICA^I$ записям ЭЭГ у пациентов с СНВГ может считаться приемлемым.

Группа пациентов была разделена на три подгруппы (см. Разделе 3.1): с преимущественным нарушением внимания; с преобладанием гиперактивности/импульсивности; и объединенный тип, сочетающий нарушения внимания и гиперактивность/импульсивность. Также, группа пациентов была разделена на клиническую и субклиническую подгруппы. Но двухфакторный дисперсионный анализ спектральной мощности ЭЭГ и CSD не выявил различий между подгруппами, поэтому они были объединены. Напротив, аналогичный анализ спектральной мощности ЭЭГ и CSD выявил различия между группами здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ,

которые наблюдались в δ , θ , α и $\beta 1$ диапазонах, как для состояния «ГО», так и для состояния и «ГЗ» (см. Таблицу 19).

Таблица 19. Различия спектральной мощности ЭЭГ и CSD у пациентов с СНВГ и здоровых испытуемых.

Диапазон	ГО			ГЗ		
	Группа	Группа x Локализация		Группа	Группа x Локализация	
	F[1,349]	F[18,6282]	ϵ	F[1,390]	F[18,7020]	ϵ
ЭЭГ						
δ	-	3.7*	0.29	-	3.5*	0.21
θ	-	4.0*	0.25	-	4.5*	0.20
α	-	4.9*	0.18	-	6.9**	0.17
$\beta 1$	-	-	-	-	3.5*	0.29
CSD						
δ	23.0**	-	-	18.34**	-	-
θ	19.4**	-	-	17.4**	-	-
α	9.4*	-	-	8.7*	-	-
$\beta 1$	-	-	-	10.6*	3.26*	0.34

Примечание: «*» – $p < 0.01$, «**» – $p < 0.001$.

При последующем анализе сравнивалась спектральная мощность сигналов ЭЭГ у здоровых испытуемых и у пациентов с СНВГ с помощью t-критерия Стьюдента для каждого диапазона и каждого электрода с отдельности. Результаты показали, что в сигналах исходной ЭЭГ после выполнения коррекции Бонферрони никаких статистически значимых различий не наблюдается. При аналогичном анализе сигналов CSD и в модели $gICA^I$ было показано, что в различных частотных диапазонах их спектральная мощность для многих электродов и источников статистически значимо меньше у пациентов с СНВГ, по сравнению со здоровыми испытуемыми (см. Рис. 32). Для большинства электродов и источников этот эффект зависел от состояния испытуемых: «ГО» и «ГЗ». Исключением являются электрод Fz для CSD и источник № 10 в модели $gICA^I$, для которых этот эффект был относительно стабилен и не зависел от состояния.

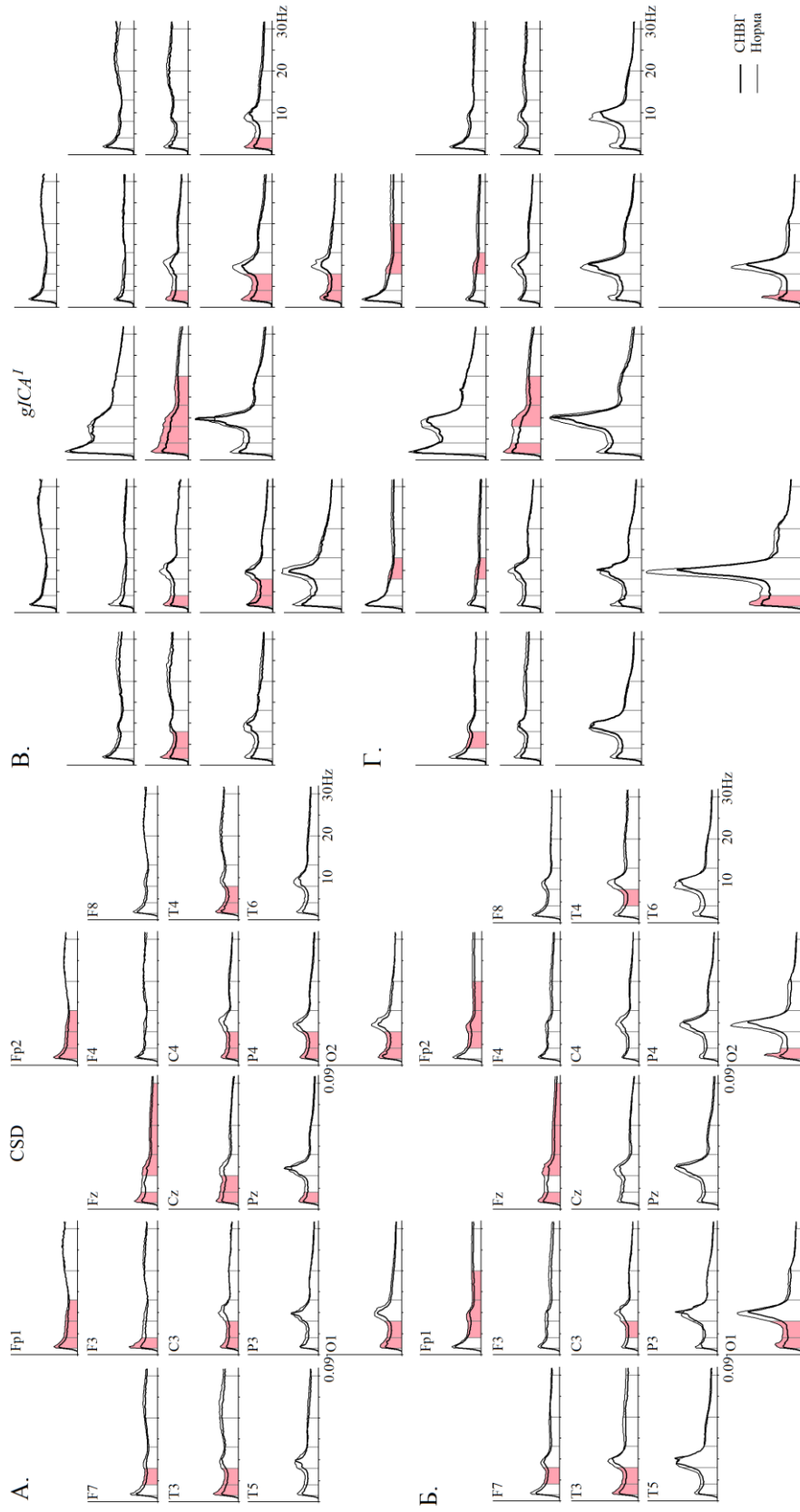


Рис. 32. Спектры мощности CSD (А. и Б.) и сигналов источников в модели $gICA'$ (В. и Г.) у здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ.

А. и В. «ГО», Б. и Г. «ГЗ». Толстые линии – пациенты с СНВГ, тонкие – здоровые испытуемые. По оси абсцисс – частота в Гц, по оси ординат – квадратный корень из мощности в (А. и Б.) mkV/cm^2 и (В. и Г.) условных единицах. Сигналы источников нормированы так, что максимальный элемент для каждой топографии равен 1. Розовым цветом выделены диапазоны, в которых мощность сигналов у пациентов с СНВГ статистически значимо ($p < 0.01$) меньше, чем у здоровых испытуемых.

Полученные результаты показывают, что выделение локальной электрической активности коры с помощью метода CSD или модели *gICA* приводит к увеличению размера эффекта при поиске различий спектральной мощности сигналов ЭЭГ у здоровых испытуемых и у пациентов с СНВГ. Об этом же свидетельствуют результаты анализа размера эффекта Коэна, представленные на Рис. 33.

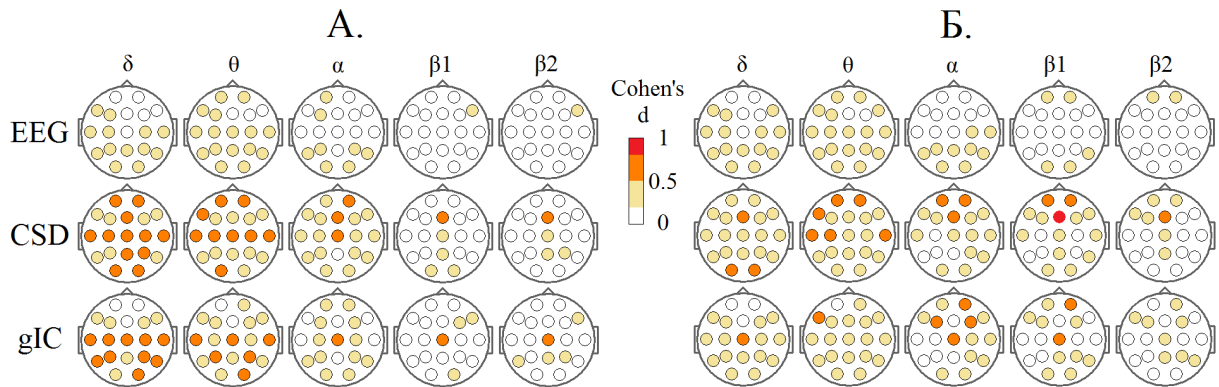


Рис. 33. Диаграммы размера эффекта различий спектральной мощности у здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ.

А. «ГО», Б. «ГЗ». Верхняя строка диаграмм (EEG) – исходная ЭЭГ, средняя – CSD, нижняя – сигналам источников в модели *gICA*¹. Кружки внутри диаграммы топографически соответствуют электродам или источникам, как это представлено на Рис. 30 А., Б. и В. Величина размера эффекта Коэна (d) кодируется цветом в соответствие со шкалой, расположенной посередине рисунка.

4.2.4 Связанные с событиями изменения мощности ЭЭГ в GO/NOGO тесте.

В данном исследовании использовались 329 записей ЭЭГ у здоровых испытуемых, референт – объединенные ушные электроды. В ходе регистрации ЭЭГ испытуемые выполняли GO/NOGO тест («Тест 1»), описанный в Разделе 3.3. Для этой группы испытуемых среднее время реакции составляло 399 ± 16.5 мс, количество пропусков – 1.84% в пробах «Ж-Ж», и количество ложных тревог – 0.77% в пробах «Ж-Р».

При обработке записей ЭЭГ выполнялись коррекция артефактов морганий и удаление артефактов с помощью пороговых критериев (см.

Раздел 3.4). После этого, записи ЭЭГ преобразовывались в плотности источника тока (CSD) и в сигналы скрытых источников ЭЭГ в соответствии с формулами (156) и (179) (см. Разделы 3.5 и 3.10.1). Использовались матрицы смешивания для моделей $gICA^V$ и $gICA^{VI}$. В результате были получены четыре массива данных (объема 329 записей): исходная ЭЭГ, плотность источников тока (CSD) и сигналы источников в моделях $gICA^V$ и $gICA^{VI}$. Для каждого из этих массивов данных и для каждой записи (испытуемого) в отдельности с помощью вейвлет преобразования были вычислены оценки спектральной плотности сигналов $S_{ii}(f, t)$ и «индекса межпробной фазовой когерентности» $ITC_{ii}(f, t)$. Было получено два варианта оценок этих показателей. В первом случае перед выполнением вейвлет преобразования из сигналов ЭЭГ единичных проб вычитались усредненные по соответствующей группе проб ПСС, а во втором – не вычитались. Для вычисления $S_{ii}(f, t)$ и $ITC_{ii}(f, t)$ использовались только те пробы, которые не содержали артефактов, и в которых испытуемый выполнял задание без ошибок. Поэтому для некоторых испытуемых (всего 17 человек) эти оценки были получены при обработке относительно малой выборки данных: менее 30 проб, и они были исключены. Наконец, отдельно для каждого из 4-х массивов данных и двух вариантов оценок, $S_{ii}(f, t)$ и $ITC_{ii}(f, t)$ были усреднены по группе испытуемых (всего 312 человек). Для улучшения наглядности на всех рисунках этого раздела будут представлена динамика отклонения $ITC_{ii}(f, t)$ и $S_{ii}(f, t)$ от их средних в интервале времени, предшествующем первому стимулу, кроме того, для $S_{ii}(f, t)$ выполнялась нормировка в соответствие с формулой (178). Подробнее см. Раздел 3.9.

Пример динамики спектральной плотности и «индекса межпробной фазовой когерентности» для исходной ЭЭГ показан на Рис. 34. на диаграммах, представленных на этом рисунке, величина отклонения соответствующих показателей от их средних значений в интервале времени, предшествующем первому стимулу, кодируется цветом.

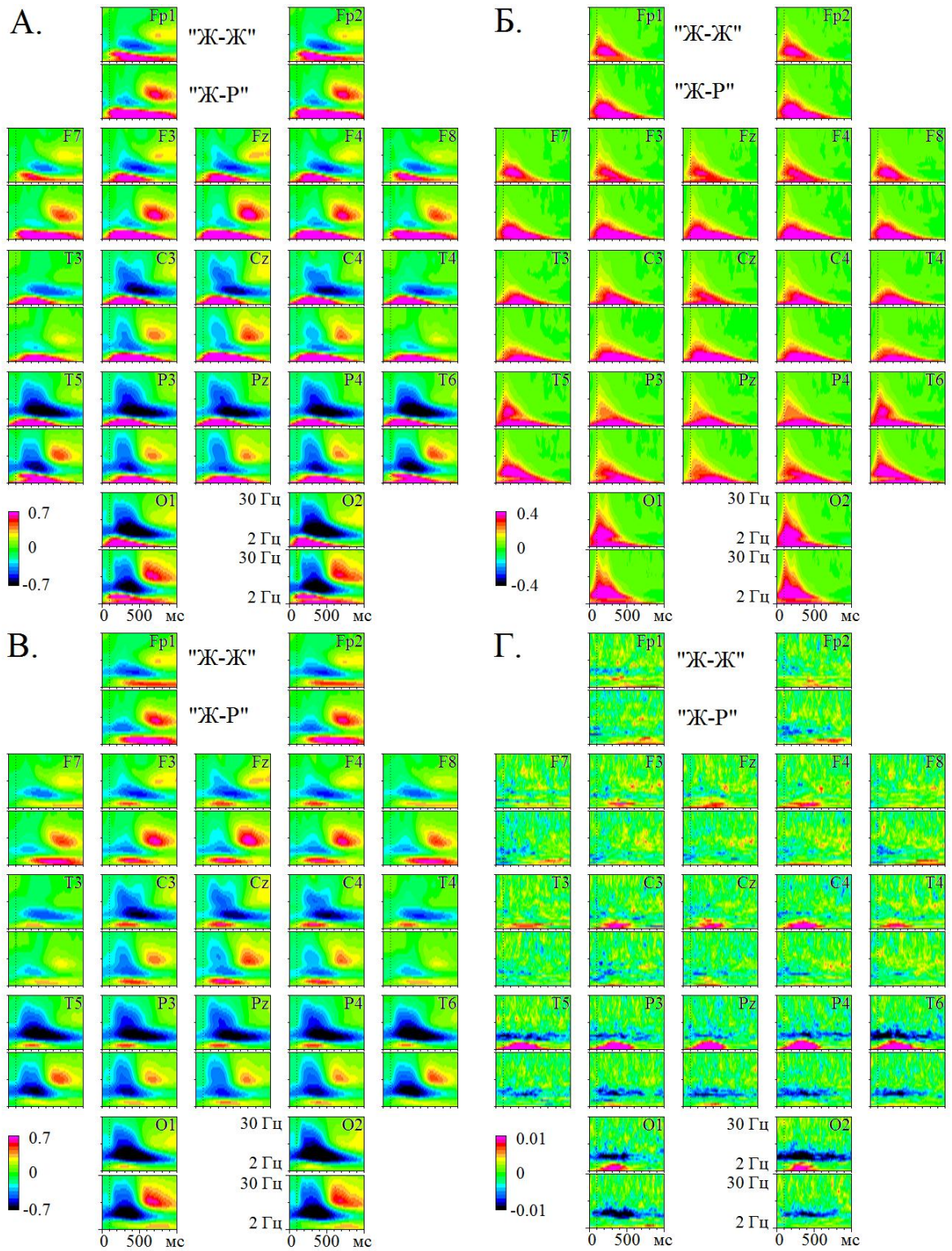


Рис. 34. Динамики спектральной плотности (А. и В.) и индекса межпробной фазовой когерентности (Б. и Г.).

А. и Б. – ПСС не вычитались, а В. и Г. – ПСС вычитались. Каждому электроду соответствует 2 диаграммы: верхняя – пробы «Ж-Ж», нижняя – «Ж-Р». По оси абсцисс – время, по оси ординат – центральная частота вейвлета f_0 . Вертикальные пунктирные линии – включение и выключение 2-го стимула.

Как видно на Рис. 34 Б., индекс фазовой синхронизации осцилляций резко увеличивается после предъявления стимула. Подобный эффект наблюдается как после предъявления первого стимула в пробах «Ж+» и «Р-», так и после второго – в пробах «Ж-Ж», «Ж-Р», «Р-Р» и «Р-Ч». Величина этого эффекта, диапазон частот и продолжительность зависит как от локализации электродов, так и от группы проб. Этот эффект наиболее выражен для осцилляций низкочастотного диапазона, но может распространяться вплоть до 30 Гц для некоторых локализаций электродов. Продолжительность увеличения фазовой синхронизации осцилляций наибольшая в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р»: до 1 секунды для низкочастотных колебаний (2 Гц). В пробах «Ж+», «Р-» после первого стимула и «Р-Р» и «Р-Ч» после второго, увеличение фазовой синхронизации затухает примерно через 500-600 мс. Во всех случаях продолжительность этого эффекта меньше для высокочастотных осцилляций.

Вычитание ПСС из каждой пробы резко снижает величину индекса фазовой синхронизации осцилляций. Она практически не наблюдается в пробах «Ж+», «Р-» после первого стимула и «Р-Р» и «Р-Ч» после второго. Крайне малое увеличение индекса фазовой синхронизации осцилляций наблюдается в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р» после второго стимула (см. Рис. 34 Г.) в диапазоне частот 2-6 Гц. Кроме того, в диапазоне 8-12 Гц наблюдается небольшое уменьшение индекса фазовой синхронизации, наиболее заметное в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р» после второго стимула. Вычитание ПСС из каждой пробы также влияет на динамику спектральной мощности (см. Рис 34 А. и В.), но этот эффект выражен в меньшей степени, чем для индекса фазовой синхронизации. В пробах «Ж+», «Р-» после первого стимула и «Ж-Ж» и «Ж-Р» после второго, он наблюдается, прежде всего, в диапазоне 2-6 Гц, а в пробах «Р-Р» и «Р-Ч» после второго стимула – в более широком диапазоне: вплоть до 30 Гц для лобных электродов вблизи медианной линии. Аналогичная картина наблюдается для CSD и для сигналов моделях $gICA^V$ и

$gICA^{VI}$. Но пространственное распределение выраженности этого эффекта менее однородно по сравнению с исходной ЭЭГ.

Представленные результаты показывают, что после предъявления стимула наблюдаются изменения мощности осцилляций сигналов в различных диапазонах частот. Некоторые из этих изменений характерны для синхронизованных по фазе со стимулом осцилляций, а другие – для не синхронизованных. Причем для не синхронизованных по фазе осцилляций характерно более длительное изменение мощности в высокочастотном диапазоне частот (начиная с 8 Гц). Также эти результаты показывают, что вычитание ПСС из каждой пробы является эффективным способом снижения мощности синхронизованных по фазе со стимулом изменений потенциала, хотя и не гарантирует их полного подавления.

Далее будет рассматриваться, прежде всего, динамика мощности не синхронизованных по фазе со стимулом осцилляций, при оценке которой перед выполнением вейвлет преобразования данных из каждой индивидуальной пробы вычитались соответствующие ПСС.

Был проведен сравнительный анализ динамика мощности не синхронизованных по фазе со стимулом осцилляций в сигналах исходной ЭЭГ, CSD и моделях $gICA^V$ и $gICA^{VI}$. Свойства сигналов источников в моделях $gICA^V$ и $gICA^{VI}$ были в значительной степени подобны, поэтому они будут рассмотрены только на примере модели $gICA^V$. Кроме того, некоторые свойства сигналов в пробах «Ж+» и «Р-», «Ж-Ж» и «Ж-Р», и Р-Р» и «Р-Ч» также были аналогичными. Рассмотрим эти свойства на примере динамики мощности исходной ЭЭГ, CSD и сигналов источников в модели $gICA^V$ в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р», представленной на Рис. 35.

С одной стороны, динамики мощности исходной ЭЭГ, CSD и сигналов скрытых источников ЭЭГ в значительной степени подобна:

Во-первых, наиболее выраженные изменения мощности характерны только для некоторых диапазонов частот, соответствующих центральной частоте вейвлета, равной 5 Гц, 10 Гц, 15 Гц, 17 Гц и 20 Гц.

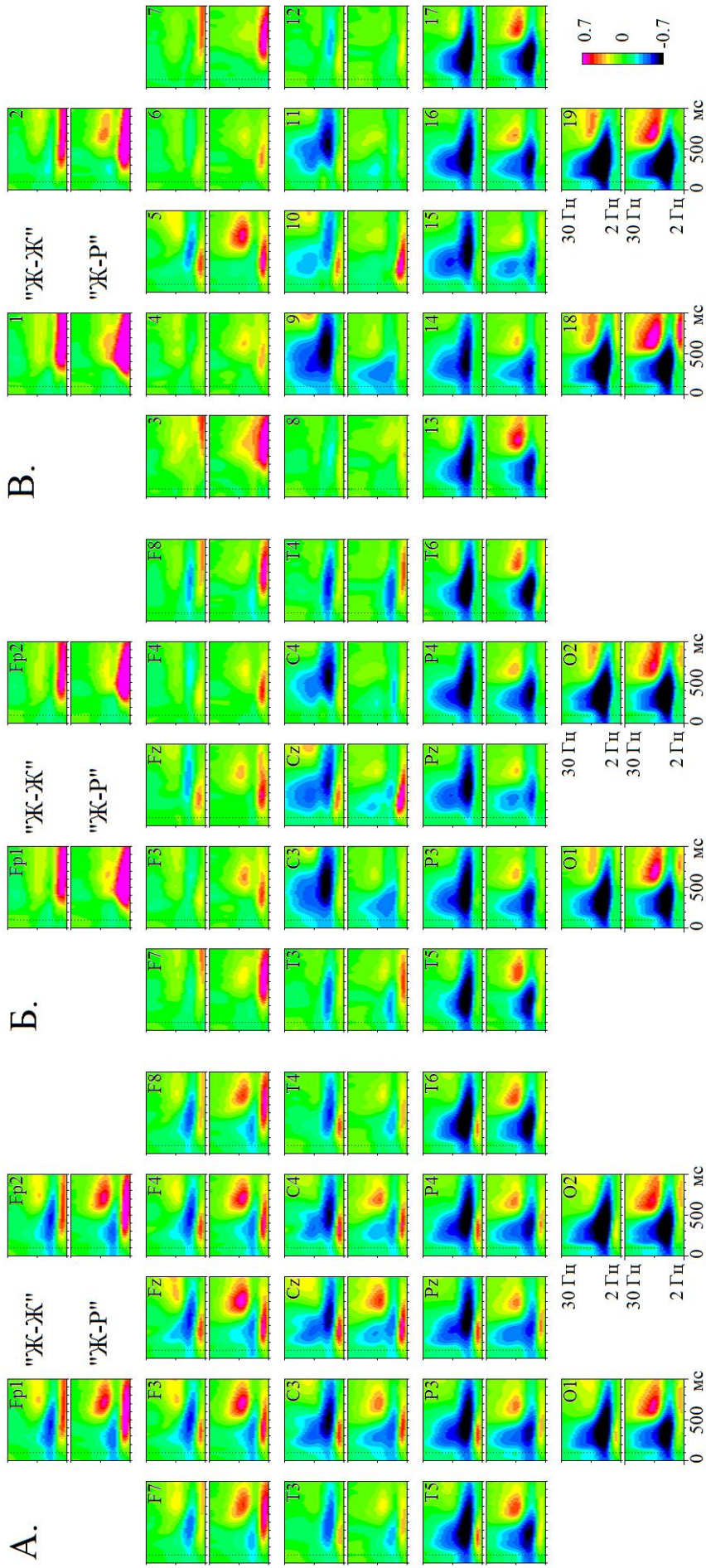


Рис. 35. Динамика спектральной плотности для ЭЭГ (А.), CSD (Б.) и сигналов источников в модели $gICA^V$ (В.).

Обозначения те же, что на Рис. 34.

Во-вторых, пространственная локализация и латентность пиков наиболее выраженных изменений приблизительно совпадает.

С другой стороны, некоторые особенности присущи только одному виду сигналов.

Во-первых, картина изменения мощности для сигналов ЭЭГ пространственно распределена в большей степени, по сравнению с CSD и сигналами скрытых источников ЭЭГ. В качестве иллюстрации на Рис. 36 показана динамика спектральной мощности в α диапазоне после предъявление зрительных стимулов. Но эта особенность характерна как для низкочастотных, так и для высокочастотных составляющих. Напротив, в динамике мощности CSD и сигналов в модели $gICA^V$ некоторые особенности, характерные для определенной локализации, наблюдаются более четко, тогда как в сигналах ЭЭГ эта картина более размытая.

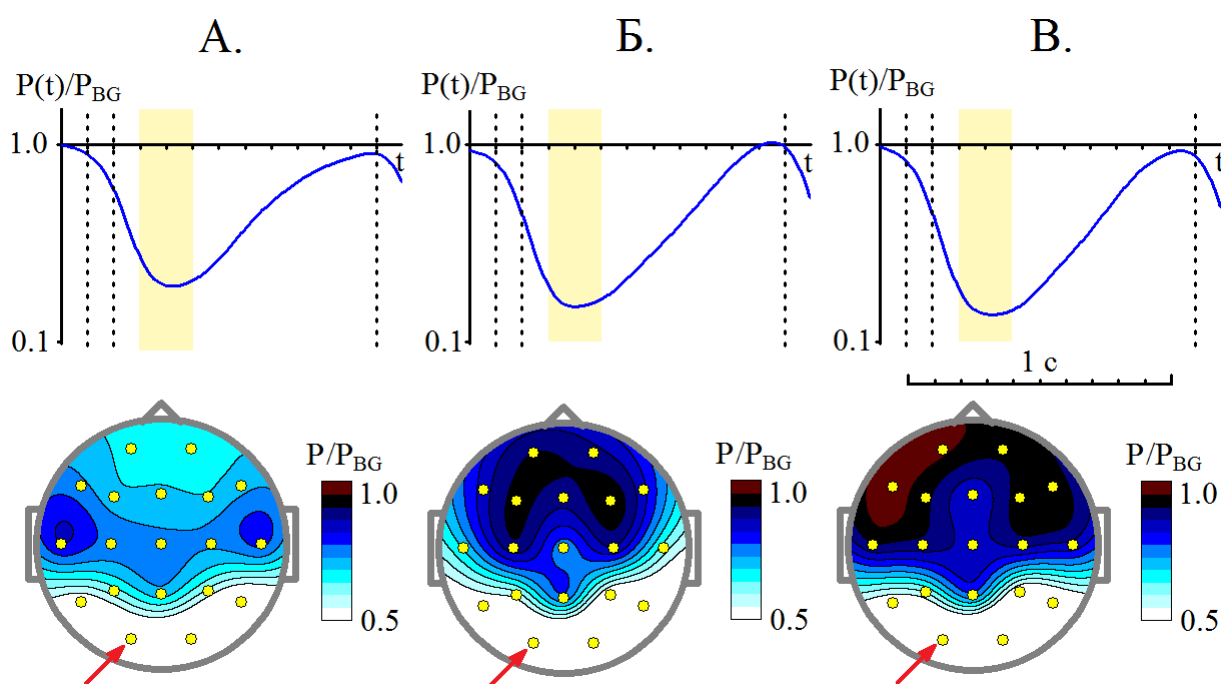


Рис. 36. Динамики спектральной плотности в α диапазоне на предъявление зрительных стимулов в пробах «Р-».

А. Исходная ЭЭГ, Б. CSD, В. Сигналы источников в модели $gICA^V$. По оси абсцисс – время, по оси ординат – нормированная мощность в α диапазоне ($f_0=10$ Гц). Желтым цветом выделен интервал времени, соответствующий топограммам. Стрелкой указан электрод (источник), для которого построен графики.

Во-вторых, в динамике мощности CSD величина некоторых эффектов несколько ниже по сравнению с исходной ЭЭГ и сигналами скрытых источников ЭЭГ, например, увеличение мощности в β диапазоне в лобных областях (Рис.35 Б., группа проб «Ж-Р», $f_0=15$ Гц)

Наконец, увеличение мощности сигналов в β диапазоне имеет наибольшую величину в сигналах скрытых источников ЭЭГ (Рис.35 В., группа проб «Ж-Р», источник № 18, $f_0=17$ Гц).

Дальнейший анализ был проведен для каждого диапазона частот (центральной частоты вейвлета) отдельно. При этом оценивалась статистическая значимость различия динамики спектральной мощности в парах проб «Ж+» и «Р-», «Ж-Ж» и «Ж-Р», и «Р-Р» и «Р-Ч» для каждого момента времени t . Результаты этого анализа показали, что наиболее выраженная зависимость динамики спектральной мощности от вида стимулов и ответной реакции испытуемого наблюдаются в диапазонах частот, соответствующих центральной частоте вейвлета, равной 5 Гц, 10 Гц, 15 Гц, 17 Гц и 20 Гц. То есть, в тех же самых диапазонах частот, которые были перечислены ранее, и в которых реакции ЭЭГ были наиболее выражены. Рассмотрим эти реакции более подробно.

Наиболее выраженной реакцией ЭЭГ в θ диапазоне (центральная частота вейвлета 5 Гц) было увеличение мощности сигналов после предъявления стимула с величиной и латентностью пика, зависящих от типа проб и локализации. Латентность пика варьировала в пределах от 150 до 800 мс. Пример представлен на Рис. 37. Также, в задних областях наблюдалось более позднее и менее выраженное (как правило, менее 20%) уменьшение мощности сигналов в пробах «Ж+» и «Ж-Ж». Величина всех этих изменений мощности сигналов в θ диапазоне сильно зависела от того, вычитались ли ПСС из индивидуальных проб или нет. Поэтому для этого диапазона частот нельзя сказать определенно, характеризует ли эта динамика мощности свойства только не синхронизованных по фазе со стимулом осцилляций.

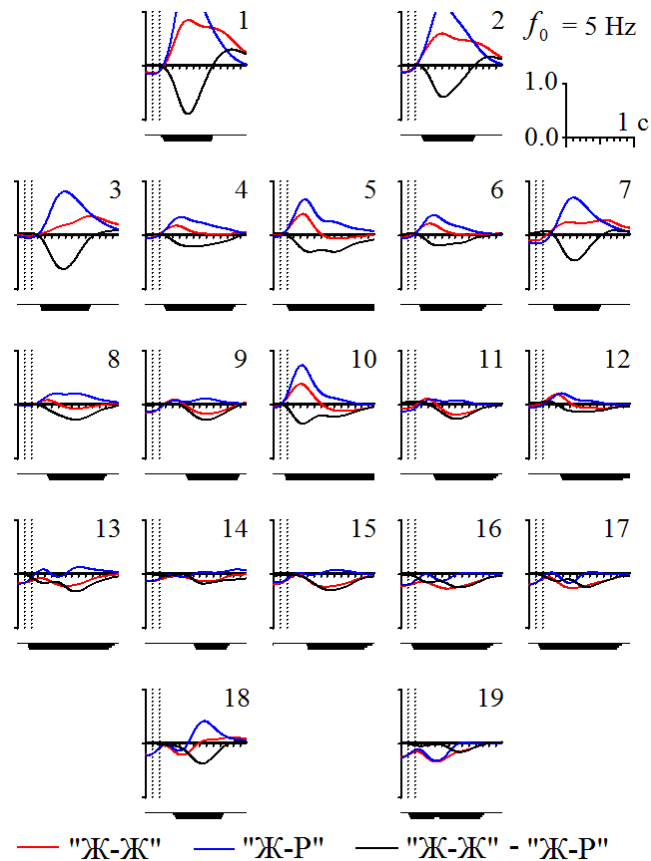


Рис. 37. Динамики спектральной мощности сигналов источников в модели $gICA^V$ в θ диапазоне в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р».

По оси абсцисс – время, по оси ординат – нормированная мощность сигналов. Черным цветом изображены разностные кривые. Вертикальные отрезки под графиками – статистическая значимость различий мощности сигналов: $p < 10^{-4}$ – короткий, $p < 10^{-5}$ – средний и $p < 10^{-6}$ – длинный. Вертикальные пунктирные линии – моменты включения и выключения стимулов.

Динамика мощности сигналов в α диапазоне (центральная частота вейвлета 10 Гц) представлена на Рис. 38.

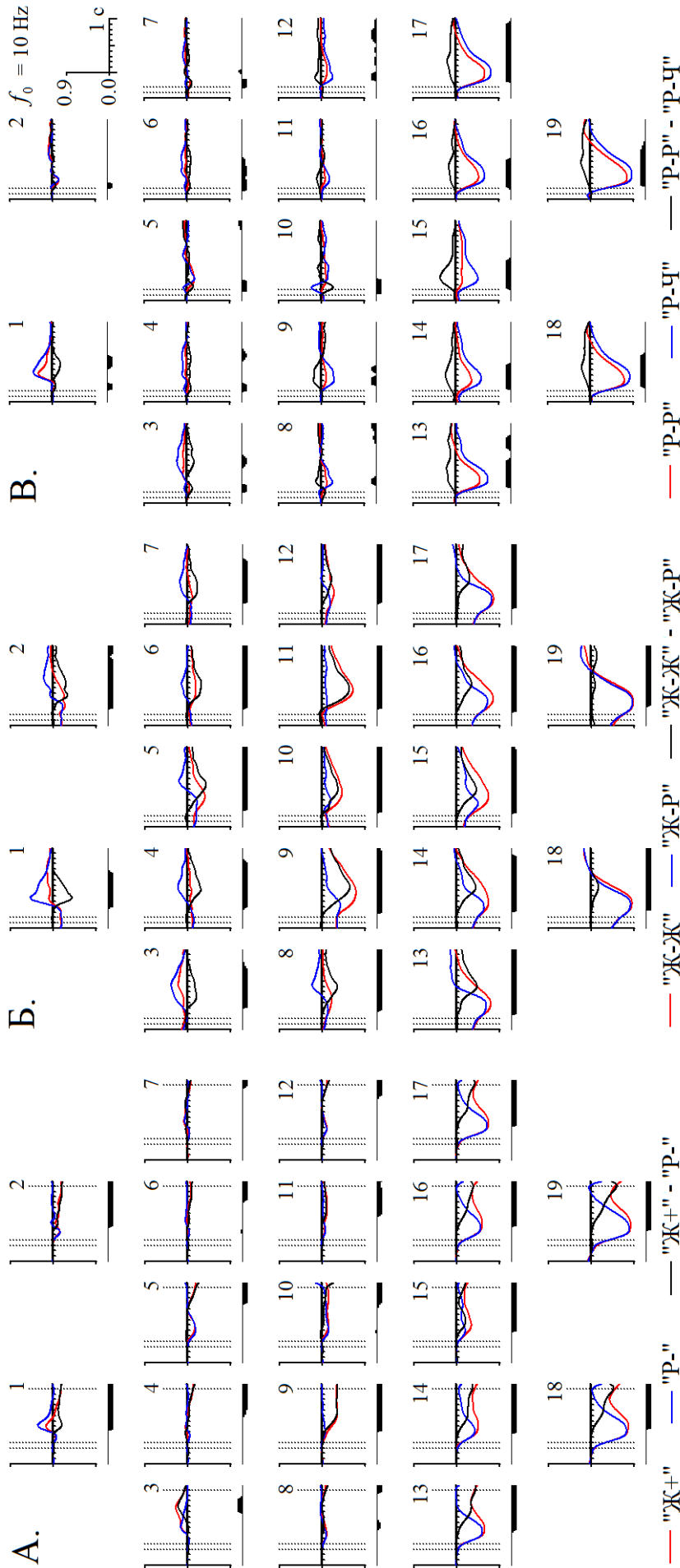


Рис. 38. Динамика спектральной мощности сигналов источников в модели $gICA^V$ в α диапазоне

А. После первого стимула в пробах «Ж+» и «Р-». Б. и В. После второго стимула в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р», и «Р-Р» и «Р-Ч» соответственно. Черным цветом изображены разностные кривые. Вертикальные отрезки под графиками – статистическая значимость различий мощности сигналов: $p < 10^{-4}$ – короткий, $p < 10^{-5}$ – средний и $p < 10^{-6}$ – длинный. По оси абсцисс – время, по оси ординат – нормированное отклонение мощности сигнала в момент времени t от средней мощности сигнала в интервале времени, предшествующем первому стимулу. Вертикальные пунктирные линии – моменты включения и выключения стимулов.

После первого стимула в пробах «Ж+» и «Р-» (Рис. 38 А.) наблюдаются следующие явления:

У источников № 13, 14, 16-19 мощность сигналов уменьшается в течение первых 300 мс после стимула, и не зависит от группы проб. Наибольшая величина снижения мощности сигналов у источников № 18 и 19. Впоследствии, мощность сигналов начинает увеличиваться со скоростью большей для проб «Р-», чем для проб «Ж+». В результате на разностной кривой наблюдается различие мощности сигналов, начинающееся примерно через 400 мс после первого стимула и максимальное перед вторым.

Другая картина различия мощности сигналов наблюдается для источника № 15. Во-первых, различия начинаются несколько раньше, примерно через 300 мс после первого стимула с максимумом ~ 500 мс. Во-вторых, после этого максимума величина различий начинает уменьшаться в течение 300 мс, и потом снова увеличивается вплоть до второго стимула.

У источника № 9 уменьшение мощности сигналов в пробах «Ж+» начинается примерно через 300-400 мс после первого стимула, достигает минимального значения к 600 мс и остается неизменным вплоть до второго стимула. В пробах «Р-» изменения мощности сигналов не наблюдается.

У источника № 5 различие мощности сигналов в зависимости от условия наблюдается только в течение 300 мс перед вторым стимулом.

Наконец, у источника № 3 перед вторым стимулом наблюдается относительное увеличение мощности сигналов в пробах «Ж+» по сравнению с пробами «Р-» с максимумом ~ 300 мс до второго стимула.

Статистически значимые различия мощности сигналов также наблюдаются и у других источников, но величина их очень маленькая.

После второго стимула в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р» (Рис. 38 Б.) наблюдаются следующие явления:

У источников № 18 и 19 мощность сигналов достигает своего минимума примерно через 300-400 мс после стимула, после чего она увеличивается. Форма этих изменений примерно одинакова для проб «Ж-Ж» и «Ж-Р».

Для источников № 9 и 13-17 характерно более продолжительное уменьшение мощности сигналов в пробах «Ж-Ж», по сравнению с «Ж-Р». В результате на разностной кривой наблюдается хорошо выраженное различие мощностей сигналов для проб «Ж-Ж» и «Ж-Р» с максимумом ~ 600-700 мс.

На разностных кривых аналогичная картина наблюдается и для других источников. При этом для источников № 10 и 11 уменьшение мощности сигналов в пробах «Ж-Р» слабо выражено, а для источников № 1-8 наблюдается увеличение мощности сигналов в пробах «Ж-Р».

Наконец, различие мощности сигналов в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р» наибольшее для источников №9 и № 11.

После второго стимула в пробах «Р-Р» и «Р-Ч» (Рис. 38 В.) наблюдаются следующие явления:

Для этих сигналов, прежде всего, характерно уменьшение мощности для источников № 13-19. Оно более выражено в пробах «Р-Ч», по сравнению пробами «Р-Р». На разностных кривых различие мощности имеет колоколообразную форму. Наибольшее различие мощности сигналов наблюдается у источника № 15 с латентностью пика ~ 300-400 мс.

Динамика мощности сигналов в β диапазоне (центральная частота вейвлета 17 Гц) представлена на Рис. 39. Сравнивая Рис. 38 и 39, видно, что форма кривых динамики мощности для β и α диапазонов существенно отличается. При этом в пределах β диапазона форма кривых приблизительно одинаковая для центральных частот вейвлета 15, 17 и 20 Гц, а различается величина изменения мощности сигналов и латентность пиков.

Динамика мощности сигналов в β диапазоне после первого стимула в пробах «Ж+» и «Р-» представлена на Рис. 39 А.

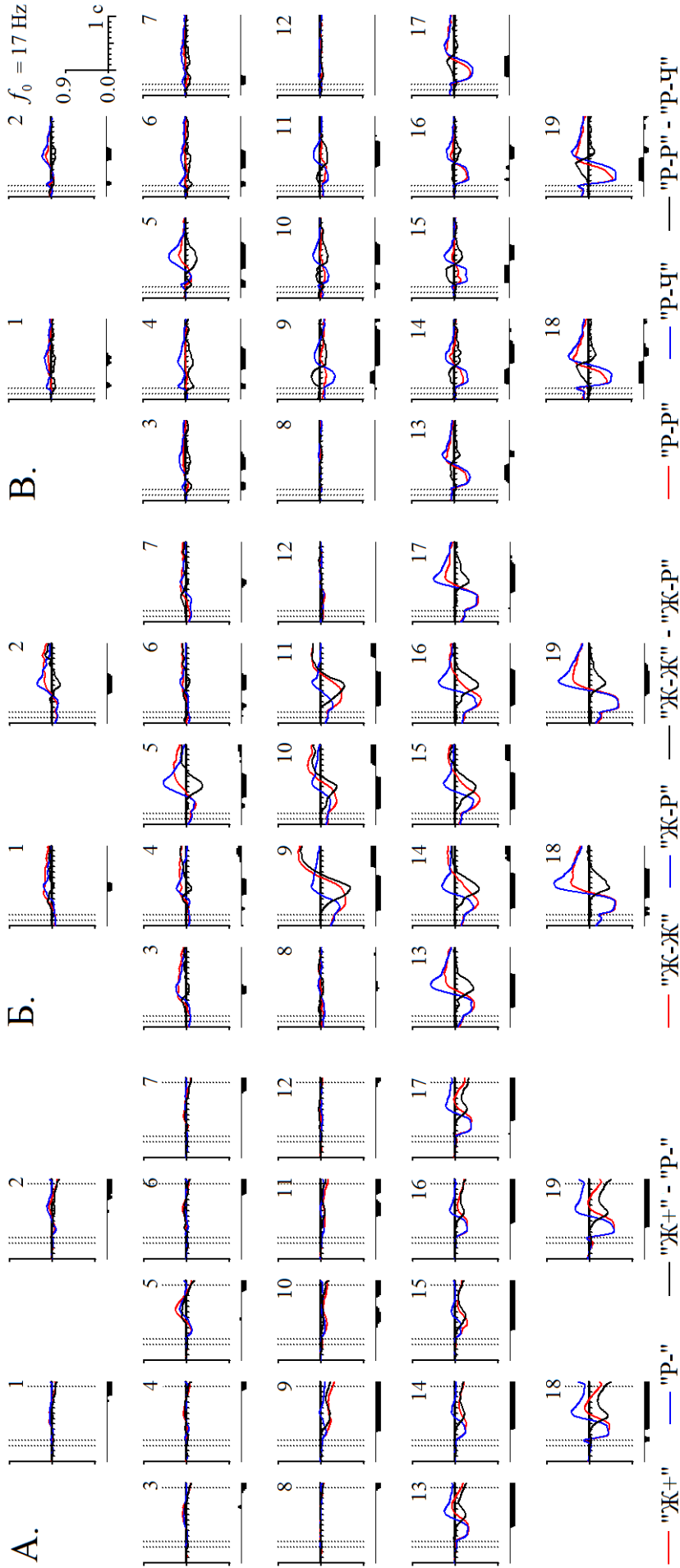


Рис. 39. Динамика спектральной мощности сигналов источников в модели $gICA^V$ в β диапазоне

Центральная частота вейвлета – 17 Гц. Обозначения те же, что на Рис. 38.

У источников № 13-19 мощность сигналов уменьшается после предъявления стимула и достигает своего минимума примерно через 200-300 мс. В течение этого времени изменение мощности сигналов не зависит от типа проб. Амплитуда уменьшения мощности наибольшая для источников № 18 и 19 и наиболее выраженная для низкочастотных сигналов в β диапазоне ($f_0 = 15$ Гц). После своего минимума, мощность сигналов увеличивается, достигает максимума, и опять начинает уменьшаться. Скорость увеличения мощности больше в пробах «Р-», чем «Ж+». В пробах «Р-» латентность максимума наименьшая для диапазона частот, соответствующего $f_0 = 20$ Гц (~ 600 мс), и наибольшая для низкочастотных сигналов в β диапазоне (~ 700 мс). По отношению к среднему уровню для интервала времени перед предъявлением стимулов («фоновому уровню») величина максимума мощности наибольшая для источников № 18 и 19. Но в отличие от предшествующего минимума, этот эффект наиболее выражен в диапазоне частот, соответствующем $f_0 = 17$ Гц. Для условия «Ж+» латентность максимума во всех случаях немного больше, примерно на 50-100 мс по сравнению с условием «Р-». В некоторых случаях мощность сигналов, соответствующая максимуму, превосходит «фоновый уровень», и этот эффект наиболее выражен для источника № 18 и для диапазона частот, соответствующего $f_0 = 20$ Гц. Форма разностной кривой мощности сигналов между условиями «Ж+» и «Р-» приблизительно одинаковая для всех перечисленных источников и частотных диапазонов. Различия начинаются, примерно, через 300-400 мс после первого стимула с пиком $\sim 550-600$ мс. После максимума величина различий уменьшается, приблизительно, до 800 мс, после чего снова увеличивается вплоть до второго стимула.

Форма кривых динамики мощности сигналов источника № 9 в β и α диапазонах в значительной степени подобна, но существует ряд различий. Так, для β диапазона также характерно уменьшение мощности сигналов для проб «Ж+», которое начинается примерно через 300-400 мс после первого

стимула с пиком ~ 600 мс. Но последующая динамика мощности отличается. В частности, в ряде случаев (в зависимости от f_0) может наблюдаться относительно небольшое увеличение мощности сигналов, которое сменяется ее уменьшением вплоть до второго стимула. Кроме того, для проб «Р-» также наблюдаются слабо выраженные изменения мощности.

В динамике спектральной плотности источника №5 также наблюдается относительно небольшое увеличение мощности сигналов в β диапазоне, которое наиболее выражено для $f_0 = 15$ Гц. Величина этого эффекта больше в пробах «Ж+» и имеет латентность пика ~ 600 мс.

Динамика мощности сигналов в β диапазоне после второго стимула в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р» представлена на Рис. 39 Б.

Мощность сигналов источников № 13, 17-19 уменьшается после предъявления стимула и достигает своего минимума примерно через 200-300 мс. Уменьшение мощности наиболее для источников № 18 и 19 и наиболее выражено для низкочастотных сигналов в β диапазоне ($f_0 = 15$ Гц). Зависимость мощности сигналов этих источников от условий «Ж-Ж» и «Ж-Р» в течение первых 400 мс относительно слабая, или вообще не наблюдается. Для условия «Ж-Р» вслед за уменьшением мощности сигналов наблюдается ее быстрое увеличение. При этом величина мощности сигналов превосходит «фоновый уровень» и достигает максимума, примерно, через 600-700 мс. Это увеличение наиболее выражено для источников № 18 и 19 для диапазонов частот, соответствующих $f_0 = 15$ и $f_0 = 17$. Для условия «Ж-Ж» величина и скорость увеличения мощности несколько меньше. Различия динамики мощности между условиями «Ж-Ж» и «Ж-Р» наибольшие в интервале 600-700 мс и в диапазоне частот, соответствующем $f_0 = 17$.

Для сигналов источников № 14-16 характерна другая динамика мощности сигналов. После предъявления стимула, мощность из сигналов в β диапазоне также уменьшается, но этот эффект имеет большую амплитуду и продолжительность в пробах «Ж-Ж», по сравнению с «Ж-Р». Эти различия

начинают наблюдаться уже с 200 мс. Далее, в пробах «Ж-Р» мощность сигналов быстро увеличивается, превосходит «фоновый уровень» и достигает максимума, примерно, через 600-700 мс. Напротив, для условия «Ж-Ж» скорость увеличения мощности сигналов меньше, а относительно небольшое превышение «фоновых уровня» наблюдается позже. Латентность максимума различия динамики мощности между условиями «Ж-Ж» и «Ж-Р» ~ 600 мс, а его величина наибольшая для $f_0 = 15$.

По сравнению с источниками № 14-16, форма динамики мощности сигналов источников № 9-11 имеет одну существенную особенность. В этом случае для условия «Ж-Ж» наблюдается значительное увеличение мощности сигналов в интервале 900-1400 мс. В результате, на разностной кривой наблюдаются два пика, первый – относительное увеличение мощности сигналов для условия «Ж-Р» (латентность пика в интервале 500-600 мс), имеющее наибольшую амплитуду для источника № 9 в диапазонах частот, соответствующих $f_0 = 15$ и $f_0 = 17$. Второй пик – относительное увеличение мощности сигналов для условия «Ж-Ж» (латентность пика в интервале 1200-1300 мс), наиболее выраженное у источника №9 для $f_0 = 20$.

Динамика мощности сигналов источника № 5 характеризуется относительно слабым уменьшением мощности в первые 400 мс, и более сильным ее увеличением в последующие 1000 мс. Величина и скорость увеличения мощности больше для условия «Ж-Р», латентность пика максимума различий ~ 600 мс, и этот эффект наиболее выражен для $f_0 = 15$.

Динамика мощности сигналов в β диапазоне после второго стимула в пробах «Р-Р» и «Р-Ч» представлена на Рис. 39 В.

Для источников № 13, 17-19 динамика мощности сигналов характеризуется уменьшением мощности сигналов в интервале времени 200-600 мс (с пиком ~ 300-400 мс), которое сменяется ее увеличением. Уменьшение мощности наиболее выражено для источников № 18-19 для $f_0 = 15$, а его величина относительно больше для условия «Р-Ч» по сравнению с

«Р-Р». Последующее увеличение мощности, с латентностью пика в интервале 700-800 мс, также наиболее выражено для источников № 18-19, но для $f_0 = 17$. При этом различия между условиями относительно невелики.

Другие источники № 9-11 и 14-16 имеют похожую динамику мощности сигналов, однако ее изменения относительно маленькие, и в ряде случаев для условия «Р-Р» не превышают 0.1 и почти не наблюдаются.

Динамика мощности сигналов источника № 5 характеризуется, прежде всего, увеличением мощности в интервале 500-900 мс, с латентностью пика ~ 700 мс, амплитуда которого значительно больше для условия «Р-Ч». Этот эффект наиболее выражен для диапазона частот, соответствующего $f_0 = 15$.

Был проведен сравнительный анализ динамики мощности сигналов исходной ЭЭГ, CSD и сигналов источников в модели $gICA^V$ для выбранных диапазонов частот. В целом, этот анализ подтвердил ранее сделанные вывод о том, картина изменений мощности исходной ЭЭГ в значительной степени пространственно распределена, тогда как для CSD и сигналов скрытых источников ЭЭГ она более локальна и в ней лучше выражены зональные особенности сигналов. Этот анализ также показал, что динамика мощности CSD и сигналов скрытых источников ЭЭГ в значительной степени подобна. Но был выявлен ряд различий.

Во-первых, как показано на Рис 40 Б., после первого стимула в α диапазоне, (центральная частота вейвлета 10 Гц) в пробах «Ж+» наблюдается увеличение мощности сигналов источника №3. Но подобное явление не наблюдается ни в исходной ЭЭГ, ни в CSD (Рис. 50 А.).

Во-вторых, сравнивая динамику изменения мощности сигналов источников № 8-12 (Рис. 40 Б.) и CSD для электродов Т3, С3, Сз, С4 и Т4 (Рис. 40 А.) соответственно, можно заметить следующую особенность. Так, в первом в случае (Рис. 40 Б.) только в сигналах источника № 9 и только для условия «Ж+» наблюдается значительное уменьшение мощности сигналов α диапазоне. Напротив, во втором случае (Рис. 40 А.) уменьшение мощности

плотности источников токов наблюдается как для условия «Ж+», так и для «Р-», для многих электродов, особенно для Т3 и Т4.

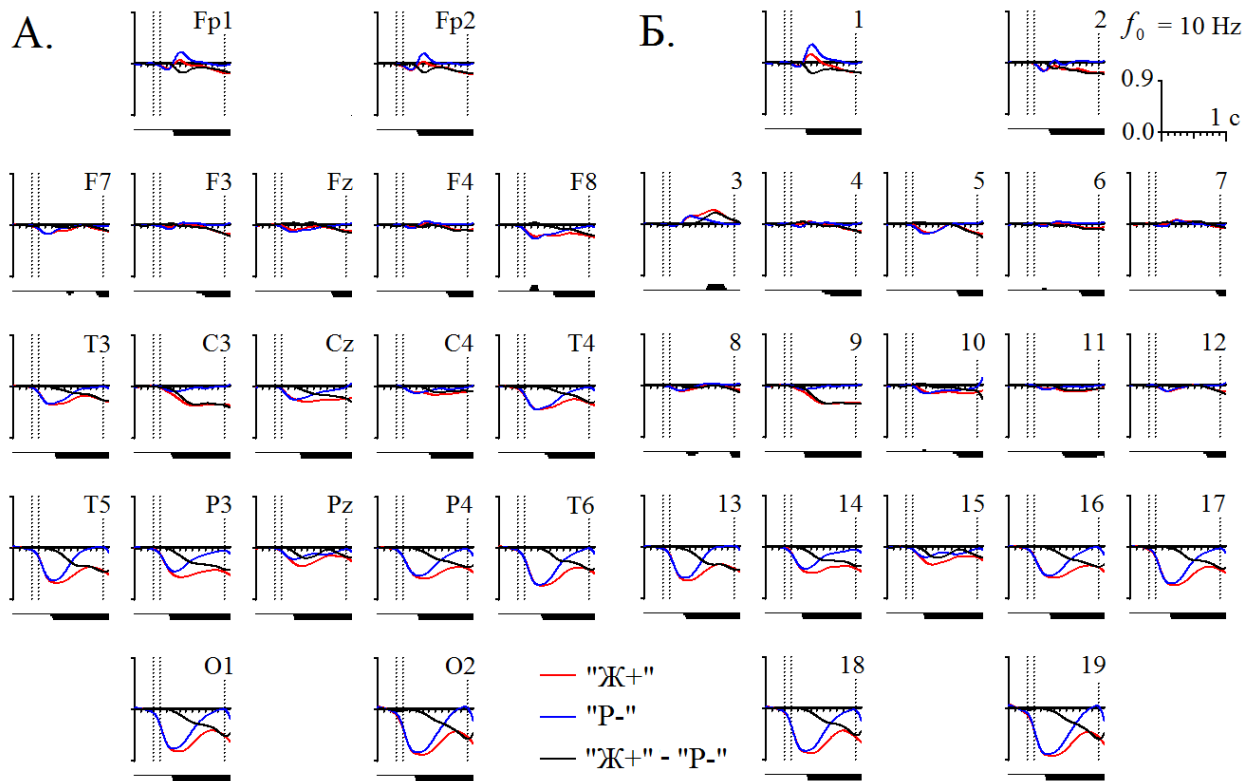


Рис. 40. Динамики спектральной мощности CSD (А.) и сигналов источников в модели $gICA^V$ (Б.) в α диапазоне в пробах «Ж+» и «Р-».

Обозначения те же, что на Рис. 38.

В-третьих, в β диапазоне ($f_0 = 15 \text{ Гц}$), в динамике мощности CSD (Рис. 41 А.) после первого стимула для электрода Fz наблюдается увеличение для условия «Ж+», которое практически отсутствует для условия «Р-». Напротив, у источника № 5 (Рис. 41 Б.) увеличение мощности наблюдается для обоих условий, хотя его амплитуда больше для условия «Ж+». Как результат, статистическая значимость различий мощности сигналов в первом случае выше, чем во втором. Иными словами, в данном случае метод анализа CSD более эффективен для выделения локальных особенностей перестроек ЭЭГ, по сравнению с моделями $gICA$.

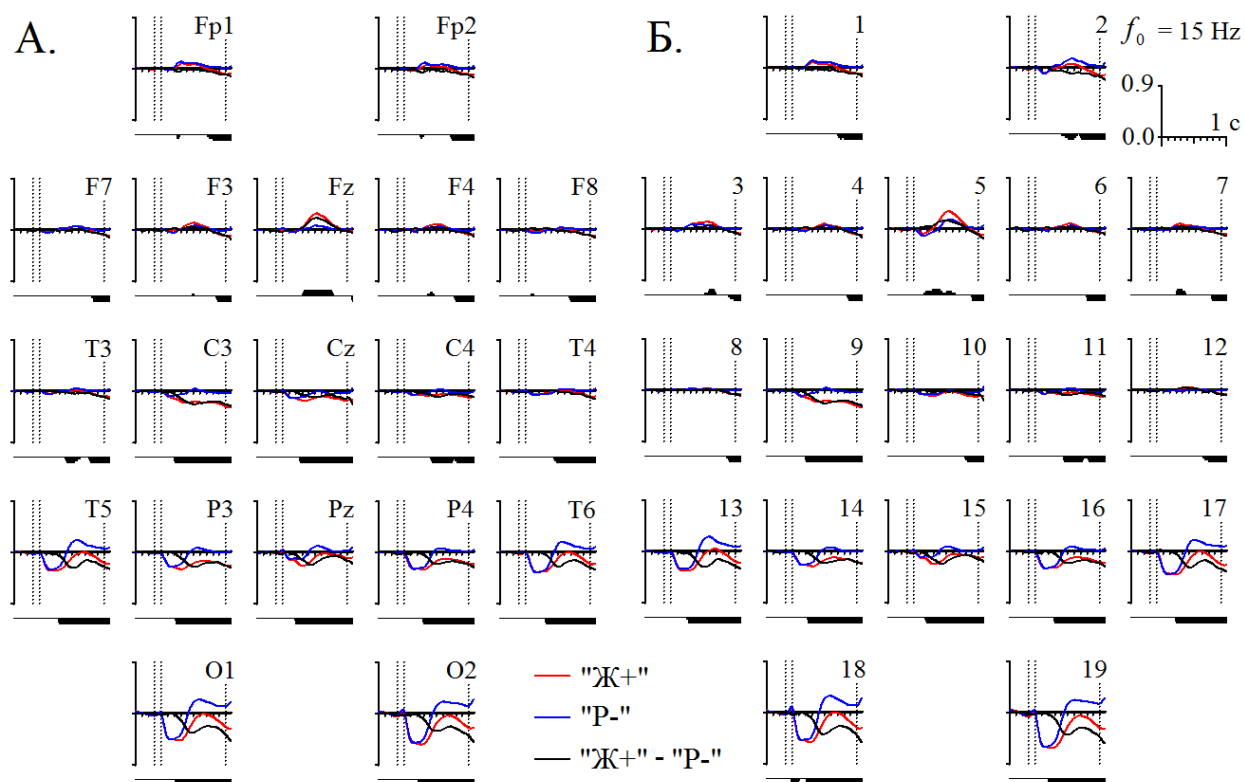


Рис. 41. Динамики спектральной мощности CSD (А.) и сигналов источников в модели $gICA^V$ (Б.) в β диапазоне в пробах «Ж+» и «Р-».

Обозначения те же, что на Рис. 38.

Но следующие примеры показывают обратную картину.

В-четвертых, изменение мощности сигналов источника № 5 в β диапазоне в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р» (Рис. 42 Б.) более выражено, по сравнению с CSD (Рис. 42 А.) для электрода Fz. Этот эффект наилучшим образом проявляется для $f_0 = 15$ Гц.

В-пятых, для условия «Ж-Р» позднее увеличение мощности сигналов источников № 18 и 19 в β диапазоне, соответствующем центральной частоте вейвлета (Рис. 42 Б.) имеет большую величину, по сравнению с CSD (Рис. 42 А.) для электродов О1 и О2. Этот эффект более выражен для $f_0 = 17$ Гц

Наконец, для условия «Ж-Ж» позднее увеличение мощности сигналов источника № 9 в β диапазоне (Рис. 42 Б.), имеет большую величину, по сравнению с плотностью источников токов (Рис. 42 А.) для электродов С3. Этот эффект более выражен для $f_0 = 20$ Гц

Однако в целом, за исключением первого примера, эти различия, в большей степени, количественные, а не качественные.

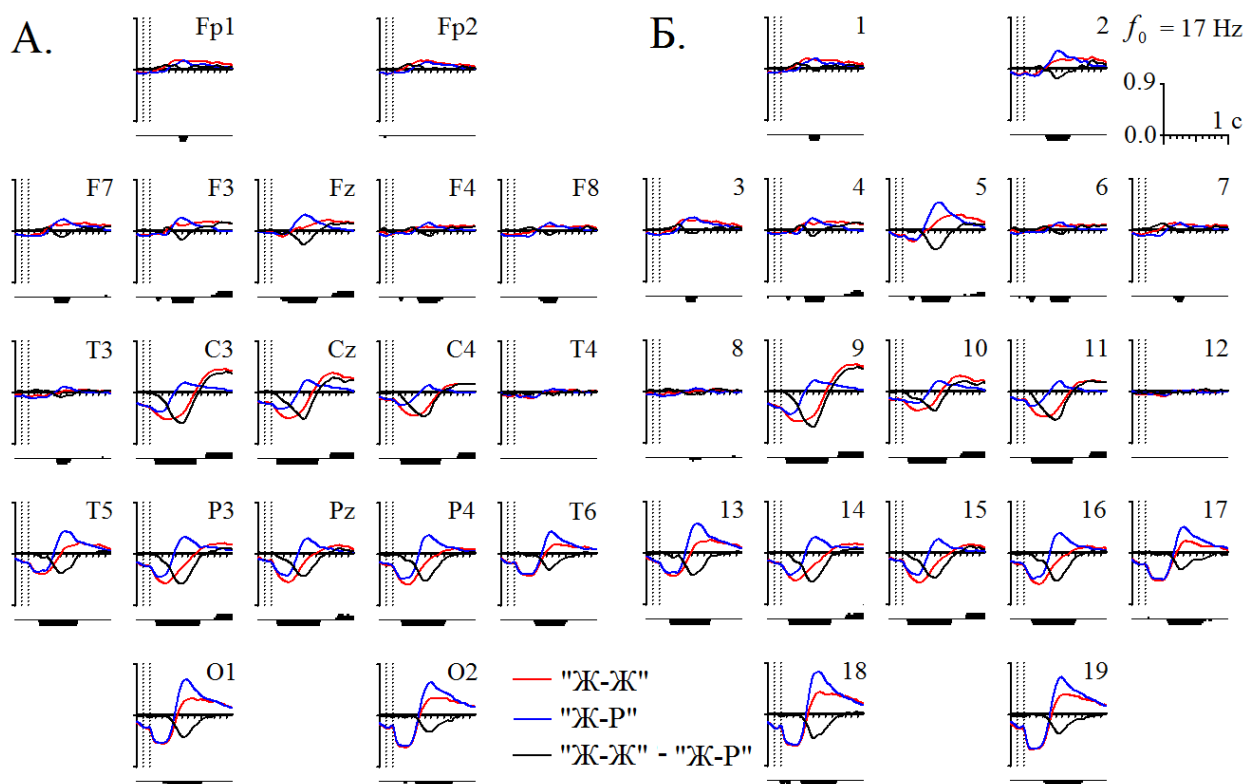


Рис. 42. Динамики спектральной мощности CSD (А.) и сигналов источников в модели $gICA^V$ (Б.) в β диапазоне в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р».

Обозначения те же, что на Рис. 38.

Необходимо подчеркнуть, что при вычислении динамики спектральной плотности ЭЭГ, рассматриваемой выше, при обработке данных использовалась процедура коррекции артефактов морганий. Но такая процедура обработки может приводить к значительным искажениям сигналов, записанных с помощью лобных электродов (см. Раздел 3.4). Также, возможно, что в ЭЭГ существуют феномены мозгового происхождения, связанные с морганием глаз, но не являющиеся артефактами.

Чтобы исключить возможные эффекты, связанные с обработкой, был выполнен следующий анализ данных. Все множество записей ЭЭГ (всего 312) было разбито на два подмножества. К первому были отнесены те, в течение которых испытуемые моргали относительно редко. Для отбора этих

записей была выполнена обработка данных, полностью аналогичная описанной в начале этого раздела, за исключением того, что процедура коррекции артефактов морганий не проводилась. Далее, были исключены те записи, в которых для усреднения оставалось менее 30. В результате было отобрано 50 записей ЭЭГ, которые были зарегистрированы у относительно редко моргавших испытуемых. Оставшиеся 262 записи ЭЭГ были отнесены ко второму подмножеству. Для первого подмножества были вычислены и усреднены по группе оценки динамики спектральной плотности сигналов $S_{ii}(f, t)$ как для случая, когда коррекция артефактов морганий не проводилась, так и когда она была выполнена, а для второго подмножества – только когда эта процедура выполнялась. В результате были получены три оценки динамики спектральной плотности сигналов $S_{ii}(f, t)$:

1) Для группы относительно редко моргавших испытуемых без коррекции артефактов морганий.

2) Для той же самой группы, но с коррекцией артефактов морганий. Отметим, в этом случае число проб, которые усреднялись для каждого испытуемого, было примерно в 1.5 раза больше.

3) Для группы относительно часто моргавших испытуемых с коррекцией артефактов морганий.

Сравнительный анализ показал, что процедура коррекция артефактов морганий для группы редко моргавших испытуемых оказывает относительно небольшое влияние на динамику спектральной мощности сигналов большинства источников, за исключением источника № 1 и 2 в θ диапазоне. Но при сравнении групп относительно редко и относительно часто моргавших испытуемых было выявлено, что во втором случае наблюдается значительное увеличение мощности сигналов в θ диапазоне для источников № 1, 2, 3 и 7. Это увеличение мощности, по-видимому, является следствием неполного подавления артефактов морганий.

С другой стороны, артефакты морганий, по-видимому, оказывают относительно небольшое влияние и на динамику спектральной мощности

сигналов в α диапазоне (Рис. 43). В частности, такое влияние было выявлено для источника № 3, у которой увеличение мощности сигналов после первого стимула наблюдается при условиях «Ж+» и «Р-» у часто моргавших испытуемых (Рис. 43 В.), и только при условии «Ж+» – у редко моргавших (Рис. 43 А. и Б.). Но статистическая значимость этого эффекта относительно низкая, поскольку число редко моргавших испытуемых было небольшим (всего 50 человек).

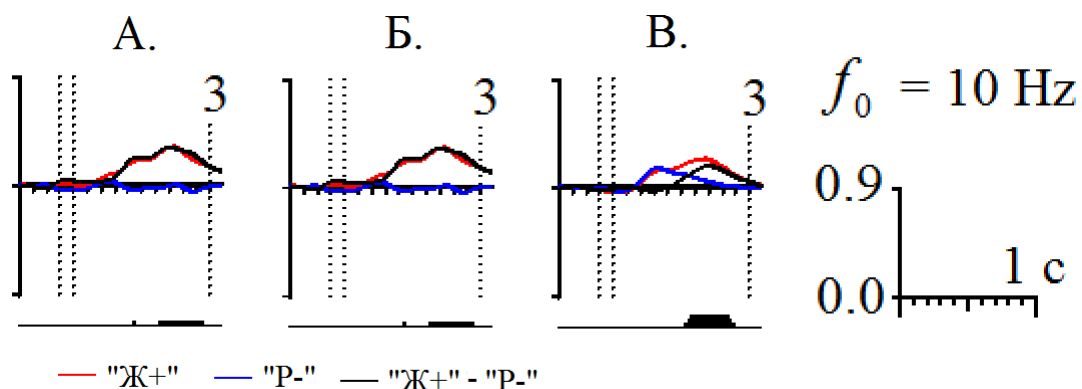


Рис. 43. Динамика спектральной мощности сигнала источника №3 в модели $gICA^V$ в α диапазоне в пробах «Ж+» и «Р-»

А. Группа редко моргающих испытуемых. Коррекция артефактов морганий не выполнялась. Б. Группа редко моргающих испытуемых. Коррекция артефактов морганий выполнена. В. Группа часто моргающих испытуемых. Коррекция артефактов морганий выполнена. Вертикальные отрезки под графиками – статистическая значимость различий мощности сигналов: $p < 10^{-2}$ – короткий, $p < 10^{-3}$ – средний и $p < 10^{-4}$ – длинный. Остальные обозначения те же, что на Рис. 38

Еще один эффект наблюдается в динамике мощности сигналов источников № 13-19 в β диапазоне. Как видно на Рис. 44, позднее увеличение мощности сигналов в интервале времени 500-1400 мс имеет наибольшую амплитуду для группы относительно часто моргавших испытуемых (Рис. 44 В.), и наименее выражен для группы редко моргавших в том случае, когда коррекция артефактов морганий не выполнялась (Рис. 44 А.). Этот эффект наиболее выражен в диапазоне частот, соответствующем центральной частоте вейвлета $f_0 = 17$ Гц, и имеет наибольшую величину у источников №

18 и 19. Аналогичное явление, но менее выраженное, также наблюдается и при других условиях как после первого, так после второго стимула. Оно наблюдается в сигналах источников, которые локализованы в затылочной коре, поэтому достаточно трудно напрямую связать его с артефактами морганий. Вероятно, это эффект имеет мозговое происхождение, но он связан с морганием глаз.

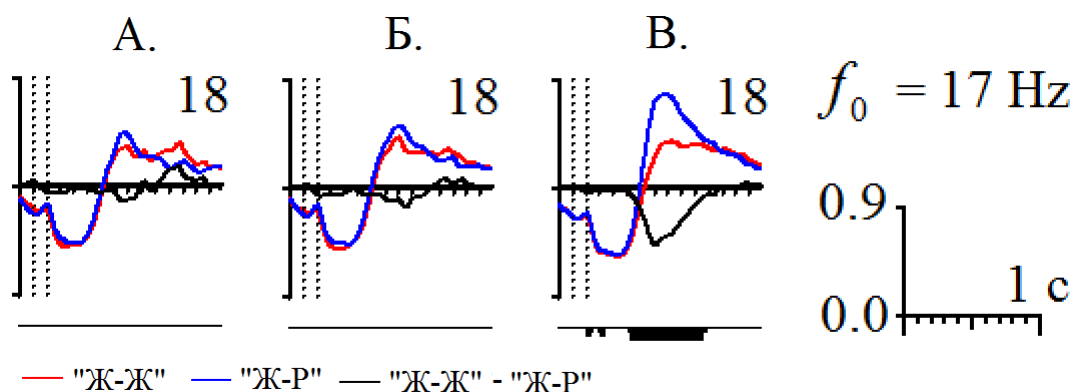


Рис. 44. Динамика спектральной мощности сигнала источника №18 в модели $gICA^V$ в β диапазоне в пробах «Ж+» и «Р-»

Обозначения те же, что на Рис. 43

4.2.5 Связанные с событиями изменения когерентности и фазовой синхронизации ЭЭГ в GO/NOGO тесте.

В данном исследовании использовались те же 329 записей ЭЭГ у здоровых испытуемых, для которых уже была выполнена предварительная обработка (см. Раздел 4.2.4), и которые аналогично преобразовывались в плотности источника тока (CSD) и в сигналы скрытых источников ЭЭГ, используя матрицы смешивания для моделей $gICA^V$, $gICA^{VI}$ и $gICA^{II}$. Далее, для каждой записи ЭЭГ и каждой пары каналов (источников) в отдельности вычислялись оценки обычной когерентности $\gamma_{ij}^2(f, t)$, «мгновенной когерентности» $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f, t)$, «когерентности с ненулевой задержкой» $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f, t)$ и «индекса взаимной фазовой синхронизации» $PLV_{ij}(f, t)$ в соответствии с формулами (172), (173), (174) и (176) (см. Раздел. 3.9). Оценки

этих показателей были получены для двух вариантов, когда перед выполнением вейвлет преобразования данных из каждой индивидуальной пробы вычитались усредненные по соответствующей группе проб ПСС, и когда не вычитались. Дальнейший статистический анализ был выполнен аналогично (см. Раздел 4.2.4).

Далее, для каждой записи ЭЭГ в отдельности

В данном исследовании использовались те же самые записи ЭЭГ, для которых в Разделе 4.2.4 были описаны связанные с событиями изменения мощности ЭЭГ в GO/NOGO тесте. Предварительная обработка данных, усреднение по группе испытуемых и статистическая обработка были также аналогичными. Отличие заключалось только в том, что в этих исследованиях для каждой пары каналов или источников в отдельности вычислялись оценки показателей взаимной зависимости сигналов: обычной когерентности $\gamma_{ij}^2(f, t)$, «мгновенной когерентности» $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f, t)$, «когерентности с ненулевой задержкой» $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f, t)$ и «индекса взаимной фазовой синхронизации» $PLV_{ij}(f, t)$ в соответствии с формулами (196), (197), (198) и (200) (см. Раздел. 3.9). Кроме того, для преобразования исходной ЭЭГ в сигналы скрытых источников ЭЭГ использовались не только матрицы смешивания для моделей $gICA^V$ и $gICA^{VI}$, но и матрица смешивания для модели $gICA^{II}$. Оценки перечисленных выше показателей были получены для двух вариантов, когда перед выполнением вейвлет преобразования данных из каждой индивидуальной пробы вычитались усредненные по соответствующей группе проб ПСС, и когда не вычитались.

Сравнение динамики показателей $\gamma_{ij}^2(f, t)$, $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f, t)$, $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f, t)$ и $PLV_{ij}(f, t)$ для исходной ЭЭГ, плотности источников тока и сигналов скрытых источников ЭЭГ выявило следующие свойства:

Во-первых, в интервале времени, предшествующем предъявлению первого стимула («фоновое значение»), средняя величина этих показателей

наибольшая для исходной ЭЭГ, значительно меньше для плотности источников тока и еще меньше для сигналов скрытых источников ЭЭГ, независимо от модели, но никогда не была равной нулю. Такое соотношение наблюдалось для всех показателей и всех диапазонов частот в интервале от 2 до 30 Гц. В среднем, величина $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f, t)$ была меньше, по сравнению с другими показателями. Наконец, средний уровень взаимной зависимости низкочастотных осцилляций был несколько выше для модели $gICA^{VI}$, а высокочастотных – для модели $gICA^{II}$.

Во-вторых, величина отклонения данных показателей от их «фоновых значений», наблюдаемых после предъявления первого или второго стимулов, в среднем, была наибольшей для исходной ЭЭГ, значительно меньше для плотности источников тока и наименьшей для сигналов скрытых источников ЭЭГ, независимо от диапазона частот. Иллюстрация такого соотношения представлена на Рис. 45 А. Б. и В. для $\gamma_{ij}^2(f, t)$ в α диапазоне. Аналогично, величина отклонений $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f, t)$ была в несколько раз меньше, по сравнению с другими показателями. Аналогично, отклонения этих показателей от среднего уровня были несколько больше в модели $gICA^{VI}$ для низкочастотных сигналов, а в модели $gICA^{II}$ – для высокочастотных.

В-третьих, направление отклонения исследуемых показателей от «фоновых значений» для сигналов исходной ЭЭГ, CSD и сигналов скрытых источников ЭЭГ часто не совпадали. Пример показан на Рис. 45, на котором видно, для сигналов ЭЭГ в задних областях в интервале 100-500 мс наблюдается увеличение $\gamma_{ij}^2(f, t)$, а для CSD и модели $gICA$ – уменьшение.

В-четвертых, при сравнении величины этих показателей в парах проб «Ж+» и «Р-», «Ж-Ж» и «Ж-Р», или «Р-Р» и «Р-Ч» знак различия для сигналов исходной ЭЭГ, CSD и модели $gICA$ также часто не совпадает (см. Рис. 45).

Наконец, когда ПСС вычитались из каждой пробы, в моделях $gICA$ величина отклонения этих показателей от «фоновых значений» была мала, и по модулю не превышала 0.05 в α и β диапазонах, и 0.1 в θ диапазоне.

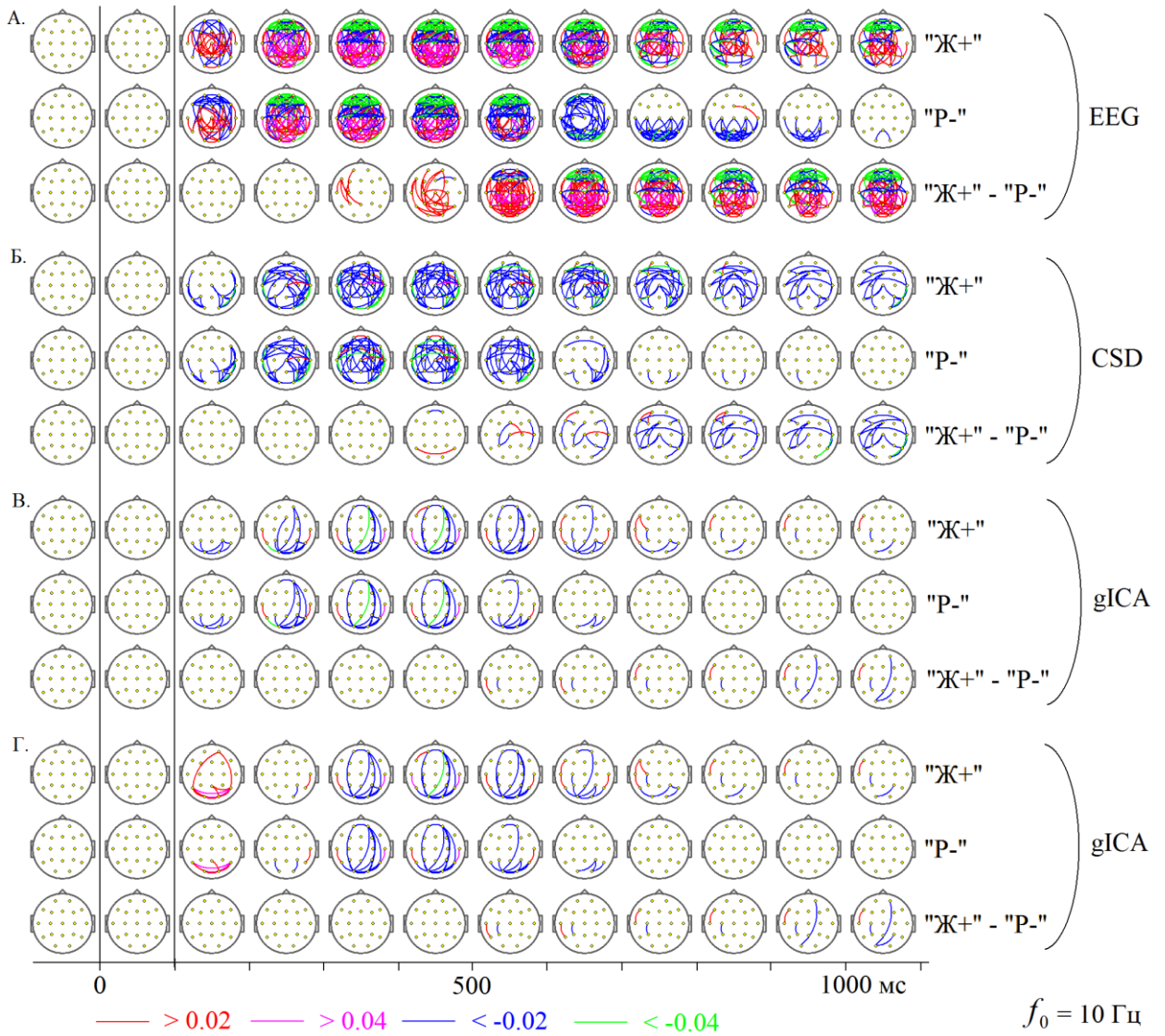


Рис. 45. Диаграммы усредненной обычной когерентности сигналов ЭЭГ в α диапазоне в пробах «Ж+» и «P-».

А. ЭЭГ, Б. CSD, В. и Г. сигналы в модели $gICA^V$. А., Б. и В. – ПСС вычитались из единичных проб, а Г. – ПСС не вычитались.

На диаграммах «Ж+» и «P-» – отклонение когерентности сигналов от ее среднего значения в интервале времени перед стимулом, «Ж+» - «P-» – различие когерентности сигналов в пробах «Ж+» и «P-». На каждой из диаграмм большие круги – голова, маленькие круги – электроды (источники). Наличие линии, соединяющей маленькие круги, показывает, что средняя величина различия когерентности в течение 100 мс превышает заданный порог. Величины порогов представлены внизу и кодируются цветом. Шкала времени – под диаграммами. Вертикальные линии - включение и выключение стимулов.

Был выполнен сравнительный анализ динамики показателей $\gamma_{ij}^2(f,t)$, $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f,t)$, $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f,t)$ и $PLV_{ij}(f,t)$, рассчитанных для двух вариантов, в которых ПСС не вычитались или вычитались из каждой пробы. Пример представлен на Рис. 45 В. и Г. Анализ показал, что ПСС оказывают существенное влияние на величину отклонения этих показателей от их «фоновых значений», особенно в θ диапазоне. Длительность интервала времени, в течение которого наблюдается этот эффект, зависела от локализации, диапазона частот и типа проб. В частности, после первого стимула для групп проб «Ж+» и «Р-» длительность этого интервала времени достигала 500-600 мс для θ диапазона, 300-400 мс для α диапазона и 200 мс для β диапазона, а после второго стимула в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р», и «Р-Р» и «Р-Ч» – 600 мс для θ диапазона, 500 мс для α диапазона и около 300 мс для β диапазона. Во всех случаях величина показателей была выше, если ПСС не вычитались из соответствующих проб.

Был выполнен сравнительный анализ динамики показателей $\gamma_{ij}^2(f,t)$, $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f,t)$, $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f,t)$ и $PLV_{ij}(f,t)$ у относительно редко и относительно часто моргавших испытуемых, аналогично тому, как это описано в предыдущем разделе. Результаты этого анализа не выявили статистически значимых различий. В то же время, этот анализ показал, для пар каналов (источников), в которых один из них Fr1 или Fr2 (№ 1 или № 2) величина отклонений этих показателей от их «фоновых значений» была больше, если коррекция артефактов морганий выполнялась, и меньше, если не выполнялась. Иными словами, для этих пар каналов (источников) динамика показателей взаимной зависимости сигналов, по-видимому, искажена в том случае, когда выполнялась коррекция артефактов морганий. Поэтому эти пары каналов (источников) были исключены из дальнейшего анализа.

Был проведен совместный анализ динамики спектральной мощности $S_{ii}(f,t)$ и показателей $\gamma_{ij}^2(f,t)$, $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f,t)$, $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f,t)$ и $PLV_{ij}(f,t)$ для

сигналов в моделях $gICA$. Анализ был выполнен для всех трех используемых моделей $gICA$, но если были выявлены различия, то предпочтение отдавалось той, которая наилучшим образом соответствовала диапазону частот: модель $gICA^{II} - \theta$ и α диапазонам, а модель $gICA^{VI} - \beta$ диапазону.

Как правило, во всех исследованных диапазонах частот наблюдается следующая картина (см. Рис. 46-49.). Если наблюдается изменение взаимной зависимости сигналов, то это сопровождается похожей динамикой их мощности, по крайней мере, у одного из пары источников в модели $gICA$. Напротив, взаимной зависимости сигналов может оставаться постоянной при изменении их мощности. При этом необходимо подчеркнуть, что величина этого эффекта в θ диапазоне во всех группах проб, и в α диапазоне в пробах «Р-Ч» сильно зависела от того, вычитались ли ПСС и индивидуальных проб, или нет. Пример представлен на Рис. 46. Интерпретация таких результатов исследований в значительной степени неоднозначна (см. ниже, Разделы 5.1.4.3 и 5.1.5). Поэтому в дальнейшем будут более подробно рассмотрены только те случаи, в которых вычитание ПСС из единичных проб мало отражалось в динамике показателей взаимной зависимости сигналов.

На Рис. 47 представлена динамика показателей $S_{ii}(f, t)$, $\gamma_{ij}^2(f, t)$, $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f, t)$, $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f, t)$ и $PLV_{ij}(f, t)$ в α диапазоне (центральная частота вейвлета $f_0 = 10$ Гц) после первого стимула в пробах «Ж+» и «Р-». На этом рисунке наблюдаются несколько различных явлений.

Во-первых, для пар источников №№ 8↔13 и 12↔17 в модели $gICA^{II}$ после предъявления стимула наблюдается небольшое и статистически незначимое отклонение показателей $\gamma_{ij}^2(f, t)$, $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f, t)$ и $PLV_{ij}(f, t)$ от «фоновых значений». Напротив, в модели $gICA^V$ наблюдается увеличение величины этих показателей в интервале 200-1100 мс. Но предпочтение было отдано модели $gICA^{II}$ по следующей причине. Для оценки матрицы смешивания для модели $gICA^{II}$ использовались записей ЭЭГ, которые не содержали низкоамплитудной миографической активности, тогда как для

$gICA^V$ – все записи ЭЭГ. В этом случае существует вероятность, что топографии источников № 8 и № 12 в модели $gICA^V$ значительно искажены влиянием мышечной электрической активности. Поэтому в данном случае модель $gICA^H$ более точно описывает динамику спектральной мощности и взаимной зависимости сигналов источников № 8, 12, 13 и 17.

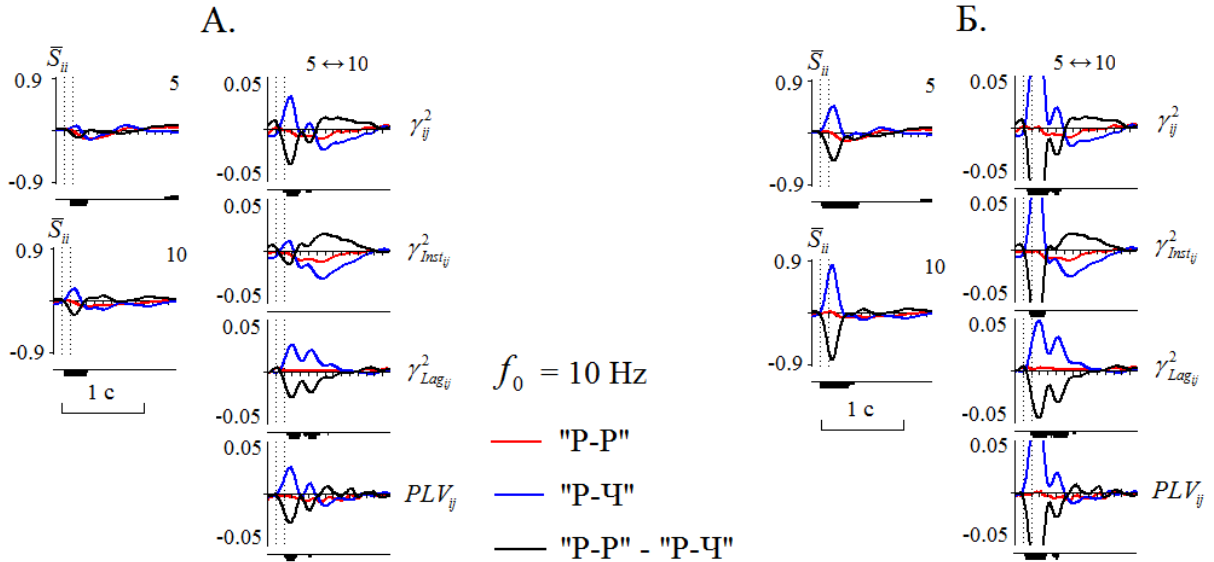


Рис. 46. Динамика мощности сигналов источников № 5 и № 10 в модели $gICA^V$ в α диапазоне и их взаимной зависимости в пробах «P-P» и «P-Ч».

А. ПСС вычитались из единичных проб. Б. ПСС не вычитались.

На графиках слева – нормированное отклонение мощности сигнала $S_{ii}(f, t)$ от «фонового значения», слева – отклонение показателей $\gamma_{ij}^2(f, t)$, $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f, t)$, $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f, t)$ и $PLV_{ij}(f, t)$ от «фоновых значений». Черным цветом показаны разностные кривые. По оси абсцисс – время в миллисекундах. Вертикальные точечные линии – включение и выключение стимула. Вертикальными отрезками под графиками отмечены моменты времени, в которых различия динамики показателей были статистически значимыми: $p < 10^{-4}$ – короткий, $p < 10^{-5}$ – средний и $p < 10^{-6}$ – длинный.

Во-вторых, для пар источников, локализованных в задних отделах мозга, таких как №№ 13↔18, 13↔14, 14↔18, 18↔19, 16↔18, 16↔19, 16↔17, 17↔19 и ряда других, как правило, наблюдается уменьшение величины показателей взаимной зависимости сигналов (см. Рис. 47). При этом мощности сигналов соответствующих источников также уменьшается

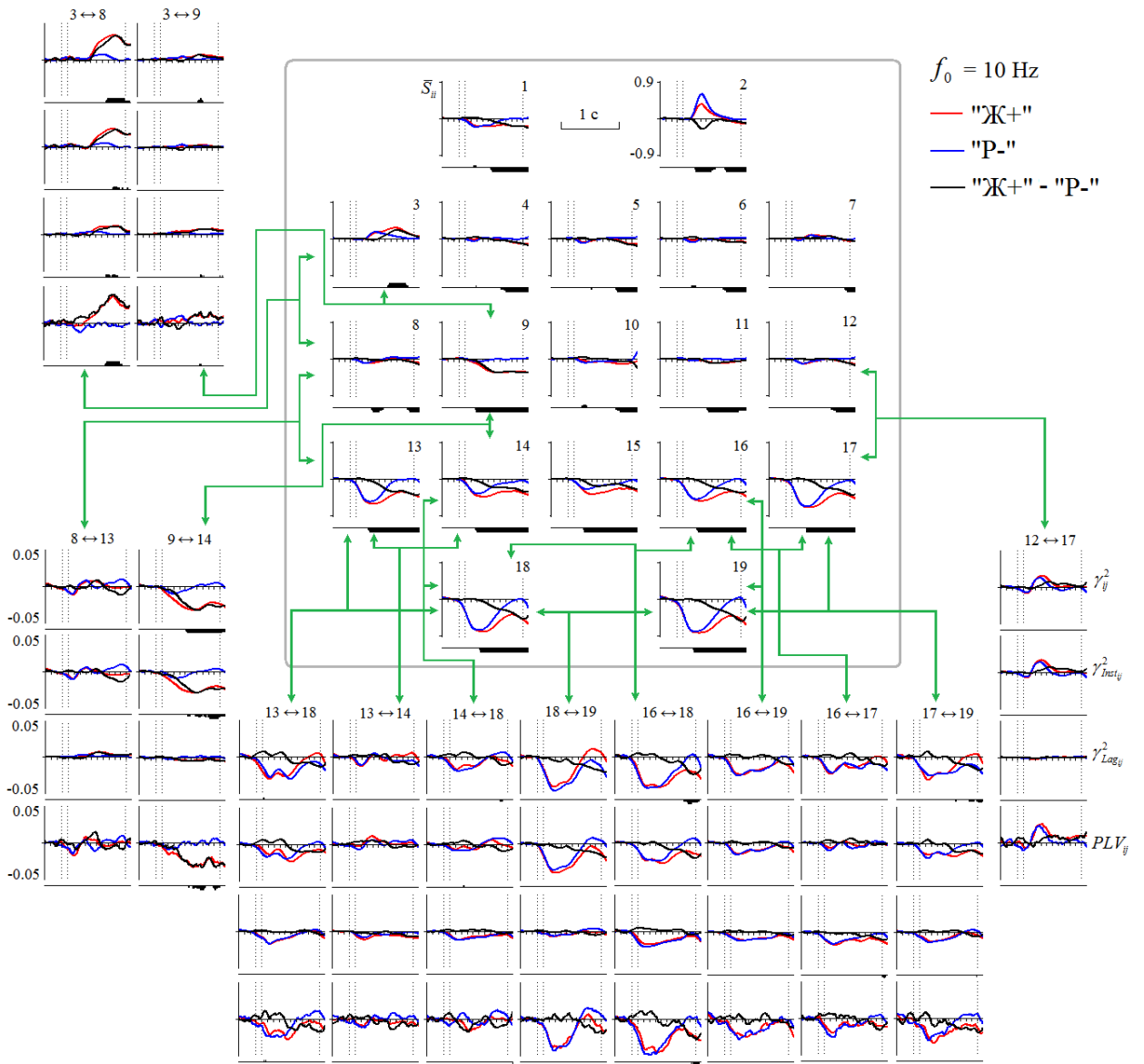


Рис. 47. Динамика мощности сигналов источников в модели $gICA^{II}$ в α диапазоне и их взаимной зависимости в пробах «Ж+» и «Р-».

На графиках, расположенных за пределами этого серого квадрата – нормированное отклонение мощности сигнала $S_{ii}(f, t)$ от «фонового значения», а за его пределами – отклонение показателей $\gamma_{ij}^2(f, t)$, $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f, t)$, $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f, t)$ и $PLV_{ij}(f, t)$ от «фоновых значений». Остальные обозначения те же, что на Рис. 46.

В-третьих, для пары источников №№ 9↔14 наблюдается уменьшение величины показателей $\gamma_{ij}^2(f, t)$, $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f, t)$ и $PLV_{ij}(f, t)$, но не $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f, t)$, в интервале времени 400 мс-1100. При этом форма кривых динамики этих показателей и спектральной мощности $S_{ii}(f, t)$ источника № 9 совпадает.

В-четвертых, для пары источников №№ 3↔8 наблюдается изменение величины всех показателей взаимной зависимости сигналов в интервале времени, приблизительно, от 500-600 мс после первого стимула до начала предъявления второго. Форма кривых динамики спектральной мощности источника № 3 и показателей взаимной зависимости сигналов подобна, по крайней мере в интервале времени от 700 мс до начала предъявления второго стимула, в течение которого наблюдаются статистически значимые различия этих показателей между группами проб «Ж+» и «Р-».

После второго стимула в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р» также наблюдаются различные эффекты в динамике показателей взаимной зависимости сигналов в α диапазоне. Для пар источников, локализованных в задних отделах мозга, эффекты, наблюдаемые после первого и второго стимулов в течение первых 500-600 мс, по-видимому, подобны, как показано на Рис. 47. Напротив, для других пар источников наблюдались иные эффекты (см. Рис 48). Но во всех случаях приблизительно сохранялась та же тенденция: если для какой-либо пары источников в динамике показателей взаимной зависимости сигналов наблюдалось их отклонение от «фоновых значений», то это, как правило, сопровождается подобным изменением спектральной мощности соответствующих сигналов. Статистическая значимость различий величин показателей взаимной зависимости сигналов, наблюдаемых в α диапазоне, была относительно низкая (см. Рис 48). Тем не менее, и в этом случае, по-видимому, существует та же самая тенденция: они наблюдаются в том интервале времени и для тех пар источников, для которых, по крайней мере, для одной, существуют различия спектральной мощности.

Сравнивая динамику различий величин показателей взаимной зависимости сигналов источников №№ 9↔14 и 11↔16 после первого стимула для условий «Ж+» и «Р-» (Рис. 47) и после второго стимула (Рис. 48), можно заметить еще одну особенность. После первого стимула различия наблюдаются только в парах источников, локализованных с контралатеральной стороны по отношению к руке, которой испытуемый

выполнял задание (нажимал на кнопку). Напротив, после второго стимула различия наблюдаются в парах источников, локализованных как с контралатеральной, так и с ипсилатеральной стороны.

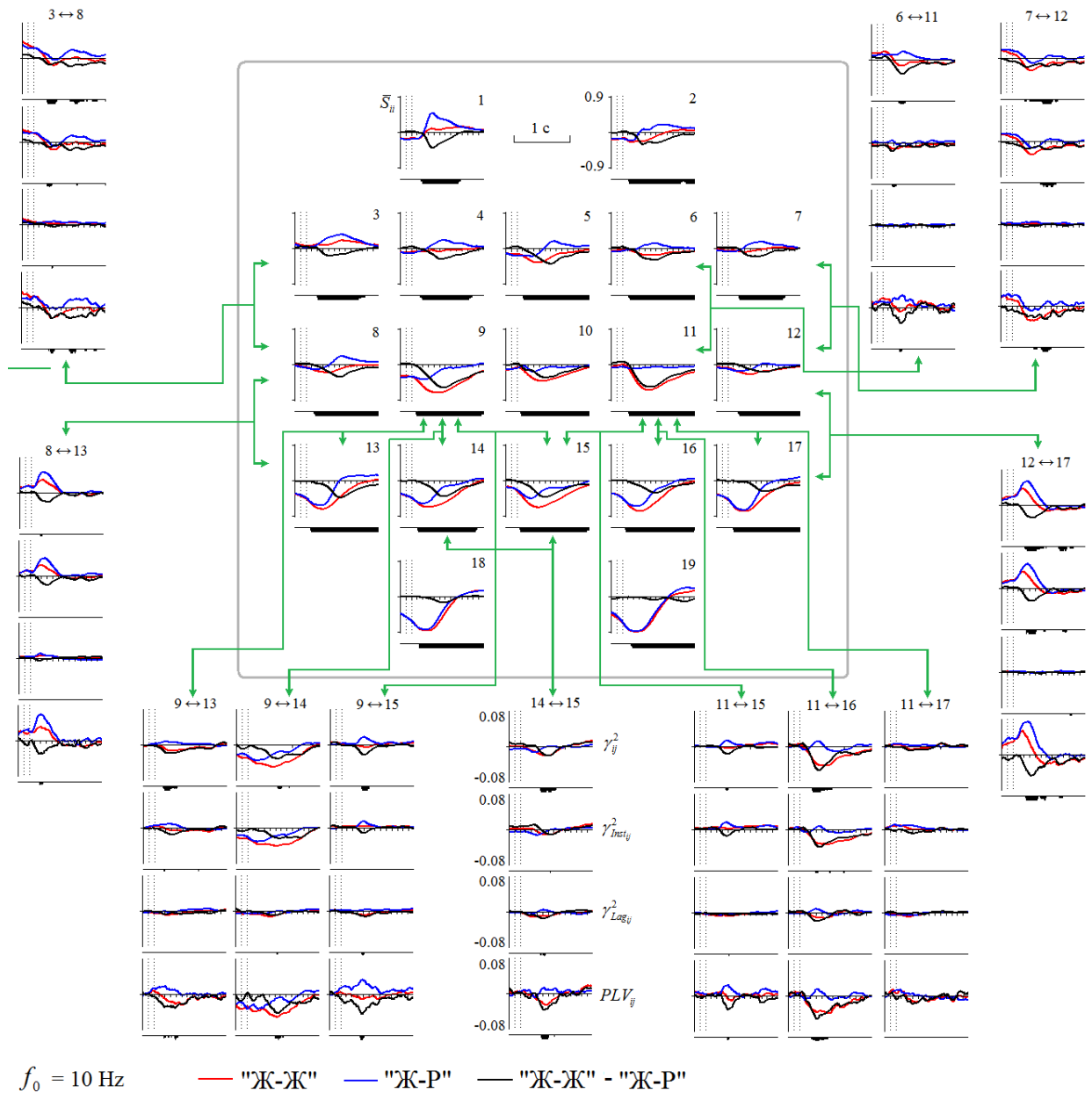


Рис. 48. Динамика мощности сигналов источников в модели $gICA^V$ в α диапазоне и их взаимной зависимости в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р». Обозначения те же, что на Рис. 47.

В β диапазоне наблюдалось относительно немного статистически значимых эффектов. После второго стимула в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р» наиболее достоверные различия наблюдались в диапазоне частот, соответствующем центральной частоте вейвлета $f_0 = 20$ Гц (Рис. 49 А.). Эти

различия наблюдались в динамике показателей взаимной зависимости сигналов источников №№ 9↔14. Причем форма кривых динамики ряда показателей $\gamma_{ij}^2(f,t)$, $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f,t)$ и $PLV_{ij}(f,t)$, и спектральной мощности сигналов соответствующих источников приблизительно похожа.

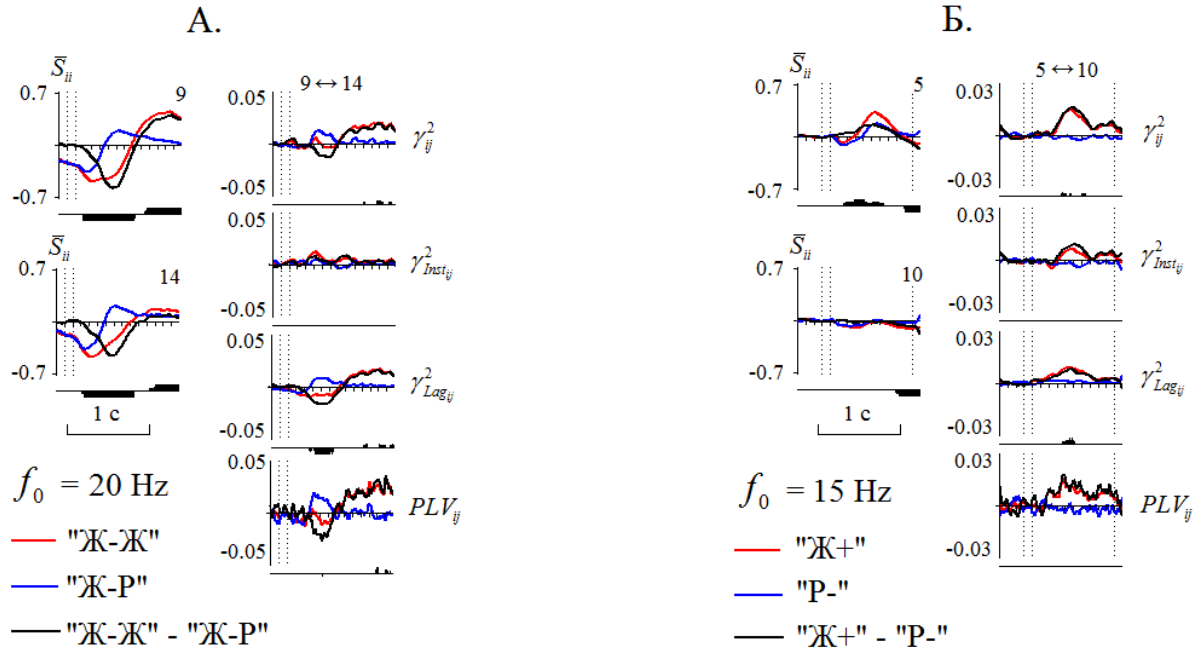


Рис. 49. Динамика мощности сигналов источников в модели $gICA^{VI}$ в β диапазоне и их взаимной зависимости.

А. В пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р». Б. В пробах «Ж+» и «Р-». Обозначения те же, что на Рис. 46.

В β диапазоне также наблюдались статистически значимые различия величин показателей взаимной зависимости сигналов после первого стимула в пробах «Ж+» и «Р-» (Рис. 49 Б.) для пары источников №№ 5↔10 в интервале, приблизительно, 400-800 мс. Но статистическая значимость этого эффекта относительно низкая. Более того, он наблюдался только в сигналах модели $gICA^V$, но не сигналах модели $gICA^{VI}$.

4.3 Скрытые источники ПСС в GO/NOGO тесте.

4.3.1 ПСС в GO/NOGO тесте.

В данном исследовании использовались ПСС в GO/NOGO тесте («Тест 1»), которые были записаны у здоровых испытуемых в возрасте 17-84 года, референт – объединенные ушные электроды, всего – 597 записей (см. Раздел 3.1). Также использовались ПСС, преобразованные к среднему референту. При предварительной обработке выполнялась коррекция артефактов морганий и удаление артефактов с помощью пороговых критериев (см. Раздел 3.4). Также были удалены пробы, в которых испытуемые неправильно выполняли задание. Используя различные подмножества записей ПСС, было установлено, что при уменьшении соотношении сигнал-шум ухудшается воспроизводимость результатов. Поэтому для анализа были отобраны записи ПСС, при вычислении которых усреднялось не менее 80 проб для каждого из условий, всего: 484 записи ПСС (200 мужчин, 284 женщины) для референта – объединенные ушные электроды, и 517 (207 мужчин, 310 женщин) для среднего референта.

Для первой группы испытуемых (484 человека) среднее время реакции составляло 398 ± 16 мс, количество пропусков – 1.65% в пробах «Ж-Ж» и количество ложных тревог – 0.89% в пробах «Ж-Р», для второй группы (517 человек) – время реакции 400 ± 16.2 мс, количество пропусков – 1.76% и количество ложных тревог – 0.88%.

На Рис. 50 представлены ПСС после первого стимула. В этих ПСС наблюдаются как ранние сенсорные компоненты: P1, N1, P2, характерные для зрительных ПСС, так и более поздние волны: N2, P3 и УНО. В ПСС, записанных относительно объединенных ушных электродов (Рис. 50 А.), поздние компоненты перекрываются во времени и имеют широкое пространственное распределение. Они накладываются друг на друга и на ранние компоненты, в результате чего искажается их форма. При преобразовании ПСС к среднему референту (Рис. 50 Б.) ранние компоненты

становятся более выраженными. Но при этом величина поздних компонент резко уменьшается. Более того, для некоторых электродов, таких как F7, F8, T3 и T4 наблюдается изменение полярности.

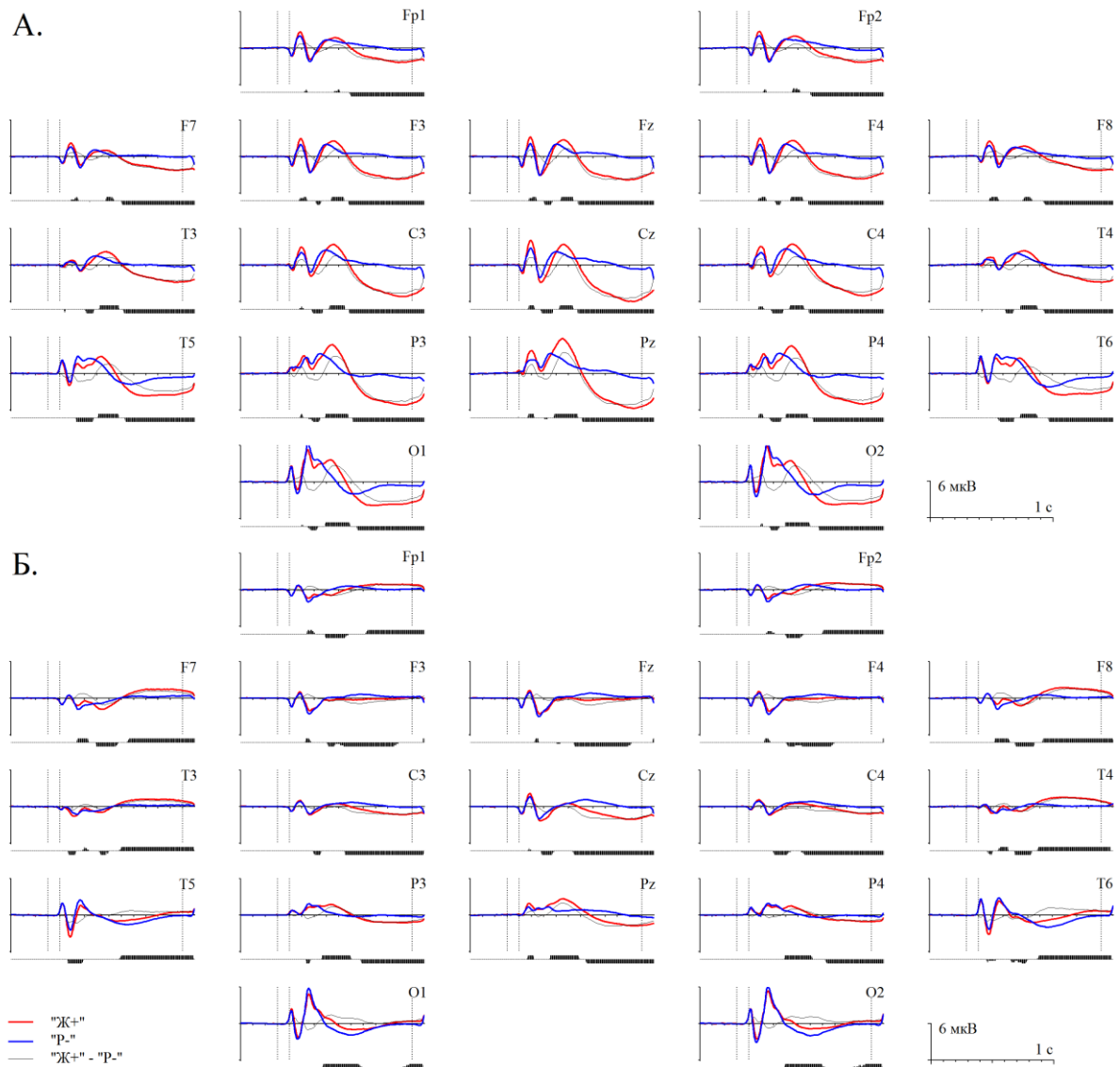


Рис. 50. ПСС после первого стимула в пробах «Ж+» и «P-».

А. Референт – объединенные ушные электроды. Б. Средний референт. Линии красного цвета – пробы «Ж+», синего – «P-», черного – разностные кривые. По оси абсцисс – время. Вертикальные пунктирные линии – моменты включения и выключения стимула. По оси ординат – величина потенциала в мкВ. Вертикальными отрезками под графиками отмечены моменты времени, в которых наблюдались различия сигналов с уровнем значимости $p < 10^{-4}$ – короткий, $p < 10^{-5}$ – средний и $p < 10^{-6}$ – длинный.

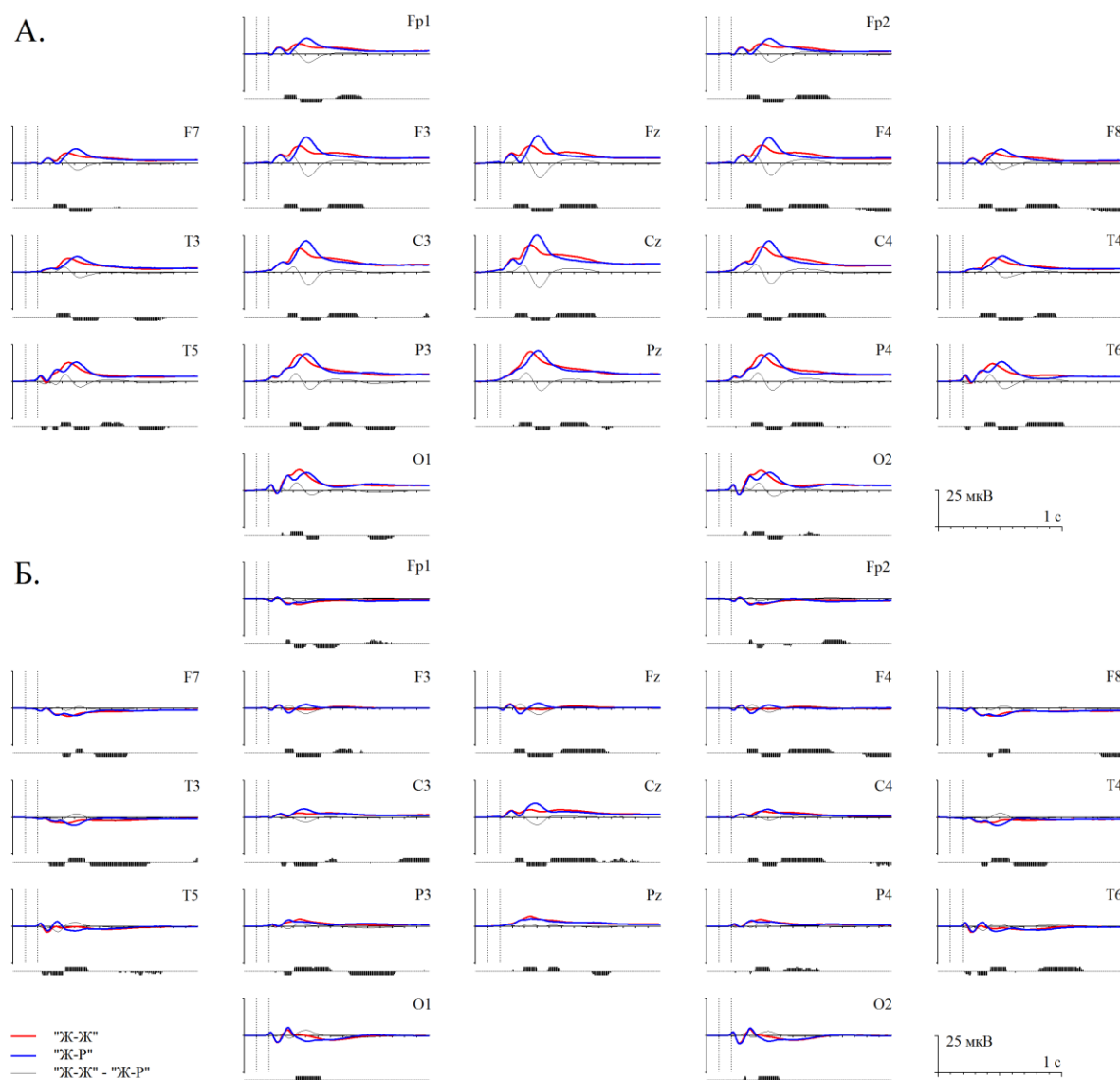


Рис. 51. ПСС после второго стимула в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р».

А. Референт – объединенные ушные электроды. Б. Средний референт. Линии красного цвета – пробы «Ж-Ж», синего – «Ж-Р», черного – разностные кривые. Обозначения те же, что на Рис. 50.

На Рис. 51 представлены ПСС после второго стимула в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р». Здесь наблюдаются ранние сенсорные компоненты P1, N1, P2 и более поздние волны N2, P3. Наиболее мощной и широко распределенной является волна P3. Ее форма и пространственное распределение различны для условий «Ж-Ж» и «Ж-Р». Величина этой волны резко уменьшается при преобразовании ПСС к среднему референту (Рис. 51 Б.), причем для некоторых электродов, таких как F7, F8, T3 и T4, ее полярность изменяется на противоположную.

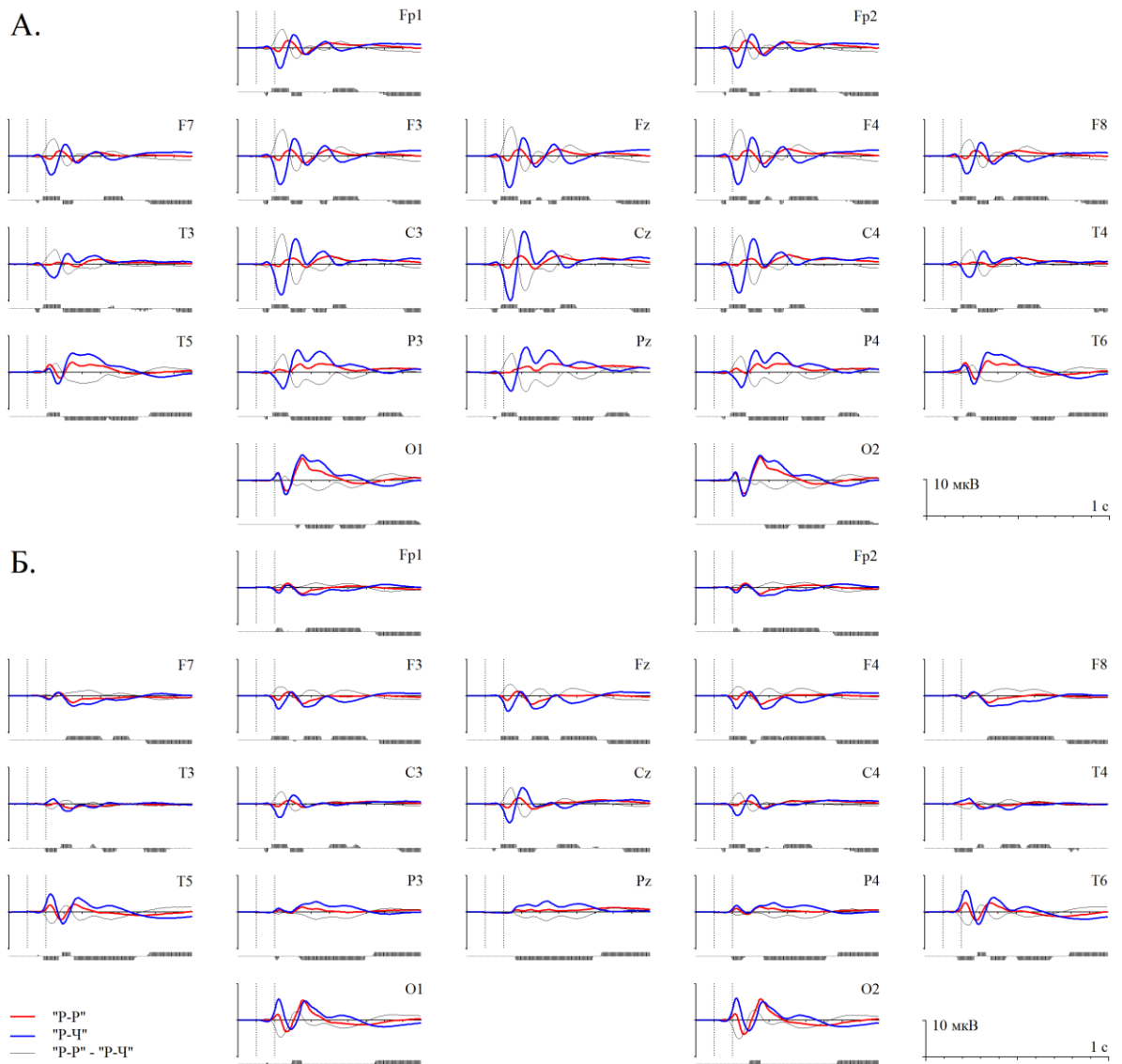


Рис. 52. ПСС после второго стимула в пробах «P-P» и «P-Ч».

А. Референт – объединенные ушные электроды. Б. Средний референт. Линии красного цвета – пробы «P-P», синего – «P-Ч», черного – разностные кривые. Обозначения те же, что на Рис. 50.

На Рис. 52 представлены ПСС после второго стимула в пробах «P-P» и «P-Ч». Здесь также наблюдаются ранние сенсорные компоненты P1, N1 и P2, характерные для зрительных ПСС, которые наиболее выражены в затылочных и задневисочных отведениях (электроды O1, O2, T5 и T6). В пробах «P-Ч» наблюдаются как зрительные, так и слуховые компоненты P1, N1 и P2. Первые из них имеют наибольшую величину в затылочных и височно-затылочных областях, а вторые – в лобно-центральных отведениях. Но при этом они накладываются друг на друга. Помимо ранних компонент в

пробах «Р-Ч», также наблюдаются более поздние волны с большей величиной пиковой латентности. При преобразовании ПСС к среднему референту (Рис. 52 Б.) величина ранних слуховых компонент в лобно-центрально-теменных областях становится значительно меньше. Более того, для некоторых электродов, таких как Т5, Т6, О1 и О2, наблюдается увеличение амплитуды компонента Р1, которое, по-видимому, объясняется инверсией полярности слухового компонента N1, связанной с вычитанием среднего по всем электродам потенциала.

Как видно на Рис. 50 А., 51 А. и 52 А., во всех случаях, когда для записи используются объединенные ушные электроды, компоненты ПСС значительно перекрываются во времени и в пространстве, и их анализ сопряжен со значительными сложностями. В некоторых случаях преобразование ПСС к среднему референту (Рис. 50 Б., 51 Б. и 52 Б.) позволяет выделить локальные особенности сигналов. Но в других случаях наблюдается значительное искажение формы сигналов. И отделить одну ситуацию от другой, практически, невозможно.

Были предприняты попытки использовать другие подходы. В частности, ПСС преобразовывались в плотность источников тока (CSD) и в сигналы скрытых источников ЭЭГ в моделях $gICA^V$ и $gICA^{II}$. Пример представлен на Рис. 53. Сравнивая Рис. 51 А. и Рис. 53 А. видно, что при преобразовании потенциалов в CSD (Рис. 53 А.), величина волны Р3 уменьшается, а ее форма значительно искажается, особенно для Fz. В то же время, выраженность различий волны Р3 в зависимости от условий увеличивается для центральных и теменных электродов. Также, различия формы волн в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р» становятся более явными и для ряда других электродов, например, Т5 и Т6.

По-видимому, преобразование потенциалов в сигналы скрытых источников ЭЭГ приводит к менее противоречивым результатам (Рис. 53 Б.). С одной стороны, при этом преобразовании становится лучше выраженность различия формы волн ПСС в зависимости от условий, аналогично CSD. Но с

другой стороны, не наблюдается искажения формы или полярности волны P3, характерных для преобразований к среднему референту и CSD (см. Рис. 51 Б. и 53 А.). И при этом явно видно различие латентность пика волны P3 в пробах «Ж-Р» для источников для источника № 5 и №10. Наконец, наблюдается еще одна особенность: хорошо выраженные изменения сигналов после второго стимула наблюдаются только в сигналах небольшого числа источников в модели *gICA*.

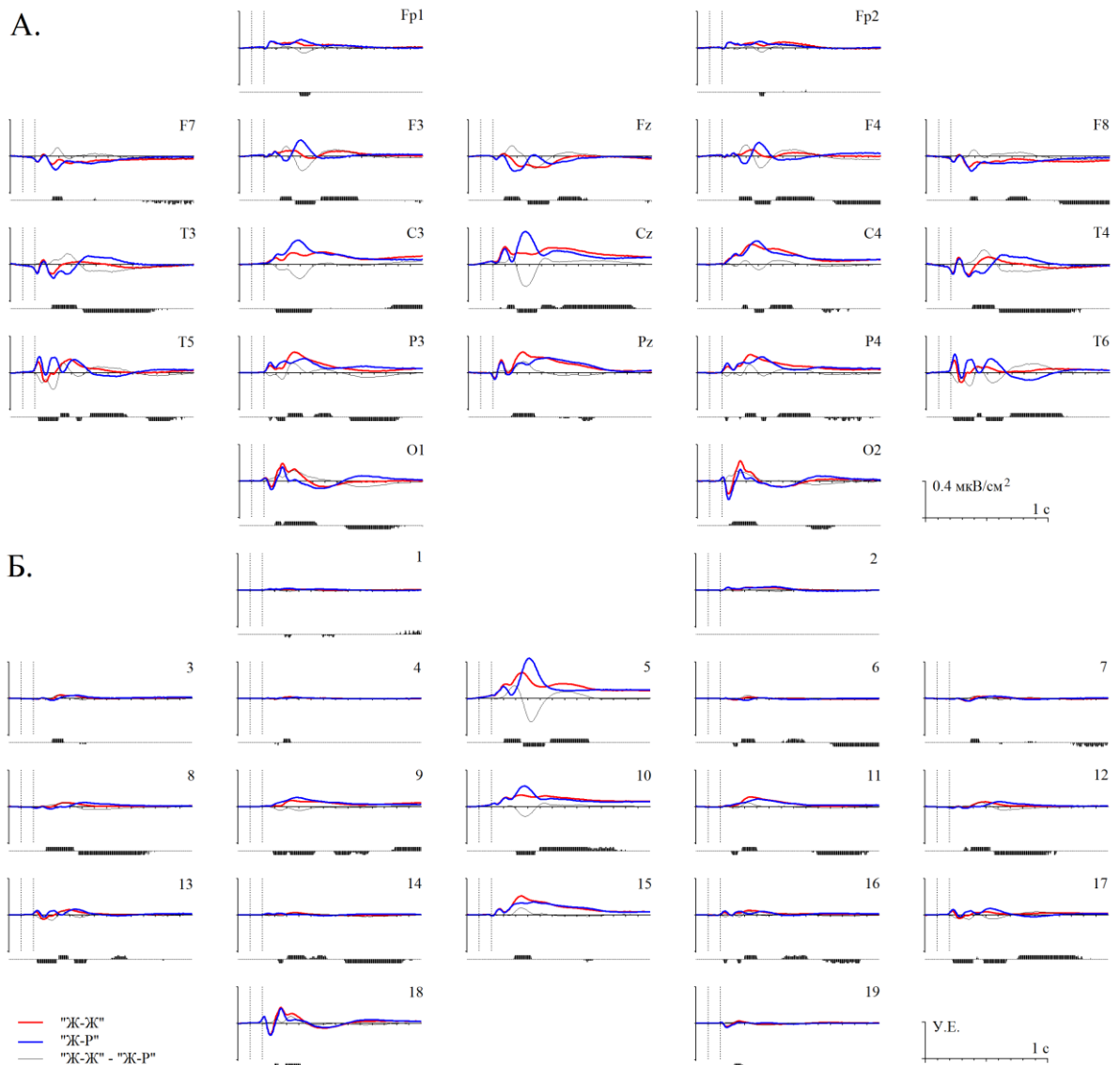


Рис. 53. ПСС после второго стимула в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р», преобразованные в CSD (А.) и сигналы скрытых источников ЭЭГ в моделях *gICA^V* (Б.)

Обозначения те же, что на Рис. 51.

В целом, результаты сравнительного анализа подтверждают хорошо известные факты. Во-первых, различные компоненты ПСС значительно перекрываются как во времени, так и в пространстве, если в качестве референта используются объединенные ушные электроды. Во-вторых, применение традиционных методов анализа, таких как преобразование ПСС к среднему референту или в плотность источников токов, позволяет выделить и точнее охарактеризовать только некоторые локальные компоненты ПСС. Но величина и форма других компонент, а также их пространственное распределение могут быть значительно искажены. Более того, при таких преобразованиях сигналов могут наблюдаться такие явления, как инверсия полярности компонент для некоторых электродов, либо появление различий сигналов, которые не наблюдаются в исходных ПСС.

С другой стороны, при преобразовании электрических потенциалов, регистрируемых на поверхности головы, в сигналы скрытых источников ЭЭГ особенности формы ПСС приблизительно сохраняются. Другим возможным преимуществом такого анализа является то, что в ряде случаев появляется возможность выявить особенности сигналов, которые слабо выражены, или вообще скрыты и, как следствие, не наблюдаются в исходных ПСС. Обращает на себя внимание и тот факт, что выраженные изменения сигналов наблюдаются не для всех источников. Это свидетельствует в пользу того, что эффективная размерность сигнала ПСС меньше числа электродов.

Но необходимо подчеркнуть, что преобразование ПСС в сигналы скрытых источников ЭЭГ имеет также ряд недостатков. Во-первых, такое преобразование является корректным только в том случае, если ПСС являются результатом фазовой перестройки осцилляций ЭЭГ, что, строго говоря, не доказано. Если же ПСС являются аддитивной составляющей, которая накладывается на фоновую ЭЭГ, то нет никаких оснований полагать, что сигналы скрытых источников ЭЭГ является оптимальным. Во-вторых, модели сигналов скрытых источников ЭЭГ получены для диапазонов частот, которые не соответствуют ПСС. Это несоответствие также может приводить

к побочным эффектам, которые не имеют физиологической природы. Наконец, в Разделе 4.1.4 описывается несколько моделей *gICA*, которые могут быть использованы для такого вида анализа. Очевидно, что особенности сигналов будут различными в зависимости от модели *gICA*. При этом не существует никакого критерия выбора наилучшей модели, что будет приводить к неопределенности трактовки результатов анализа.

Все перечисленные критические замечания указывают на необходимость использования метода анализа, пригодного для непосредственного выделения сигналов скрытых источников ПСС.

4.3.2 Ограничения метода независимых компонент для анализа ПСС.

В Разделе 2.5.3 отмечалось, что использование метода анализа независимых компонент для выделения сигналов скрытых источников ПСС является теоретически необоснованным. Но также отмечалось, что несоответствие ПСС предполагаемым в методе независимых компонент свойствам сигналов скрытых источников может оказывать относительно небольшое влияние на результаты анализа. Но получение точной оценки величины влияния этого несоответствия является нетривиальной проблемой. Поэтому были выполнены исследования, результаты которых могли бы косвенно подтвердить или отклонить возможность использования метода независимых компонент для анализа ПСС. Но для этого необходимо сформулировать постановку задачи.

Традиционно, при исследовании ПСС выполняются сравнения сигналов, наблюдаемых при двух или нескольких условий. Но если получить оценки матриц смешивания для разных условий отдельно, выполнить количественное сравнение сигналов будет невозможно, вследствие неопределенности масштабов независимых компонент (см. Раздел 2.4.1). Поэтому, обычно, ПСС для разных условий объединяются.

С другой стороны, аддитивный шум существенно влияет на точность оценки матрицы смешивания в модели независимых компонент. В то же время, хорошо известно, что индивидуальные ПСС, как правило, представляют собой сигналы с аддитивным шумом, представляющим собой не синхронную по фазе со стимулом электрическую активность мозга (см. Раздел 2.2.1). Кроме того, форма ПСС варьирует от человека к человеку, что также с точки зрения линейной модели мгновенного смешивания (см. Раздел 2.4.1), может рассматриваться как дополнительный источник шума. Одним из эффективных методов подавления шума является снижение размерности исходных данных (см. Раздел 2.4.2). Также, в случае ПСС может быть использован другой методический прием. Все множество записей ПСС случайным образом можно разбить на подмножества равного размера m , и для каждого из них вычислить усредненные ПСС. Результатом такого усреднения является, во-первых, дополнительное подавление не синхронной по фазе со стимулом электрической активности мозга, и, во-вторых, уменьшение влияния межсубъектной вариабельности ПСС. Тогда, варьируя величину m , появляется возможность получить оценки матриц смешивания при различном соотношении сигнал-шум и выполнить сравнительный анализ сигналов в этих моделях.

При этом предполагается, что форма топографий и сигналов источников может варьировать в зависимости от соотношения сигнал-шум. Но если при этом сохраняются качественные различия сигналов в разных условиях, то в первом приближении можно принять возможность использования метода независимых компонент для анализа ПСС.

При оценке матрицы смешивания варьировались следующие параметры: момент начала (от 0 до 100 мс) и длительность интервала времени (от 300 до 1000 мс), размер подмножества m (от 1 до 40) и число источников в модели (от 4 до 19). Для оценки надежности компонент использовался тест «НК4» (см. Раздел 3.10.4). Исходными данными для анализа были записи ПСС, описанные в предыдущем разделе.

В целом, результаты этого анализа показали, что использование метода анализа независимых компонент, по-видимому, приводит к смещенным оценкам сигналов источников ПСС. Детальное рассмотрение таких результатов имеет низкое практическое значение. Поэтому рассмотрим только выявленные проблемы.

Для относительно коротких интервалов времени (~ 300 мс) надежность оценки матрицы смешивания крайне низкая. Иными словами, как топографии компонент, так и сигналы значительно варьируют в зависимости от выбранных параметров обработки и множества записей ПСС. По-видимому, подобная вариабельность является простым следствием того, что автоковариация сигналов ПСС значительная, и эффективное число независимых отсчетов слишком мало. Как следствие, метод анализа независимых компонент, по-видимому, непригоден для разделения источников сигналов ранних компонент ПСС.

Для относительно длинных интервалов времени ($\sim 700-1000$ мс) надежность оценки матрицы смешивания были несколько выше, но, тем не менее, недостаточной. Так, при варьировании m от 1 до 40 и числа источников в модели от 6 до 19 показатели надежности \bar{r} и $\overline{P_{0,95}}$, обычно, находились в пределах 0.8-0.9 и 60-80% соответственно. В среднем, величина показателей надежности была выше для больших m и для моделей с небольшим числом источников, что подтверждает предположение о том, что шум может оказывать влияние на точность оценки матрицы смешивания.

Еще одна проблема заключается в следующем. Число источников, у которых после предъявления стимула в сигналах наблюдаются выраженные переходные процессы, больше, если соотношения сигнал-шум меньше, а не наоборот, как это можно было бы ожидать. Это свойство наиболее явно проявляется при увеличении числа источников в модели. Но оно также наблюдается при фиксированном числе источников, а варьируется размер подмножеств m . Пример представлен на Рис. 54. А., Б. (источники № 4-8).

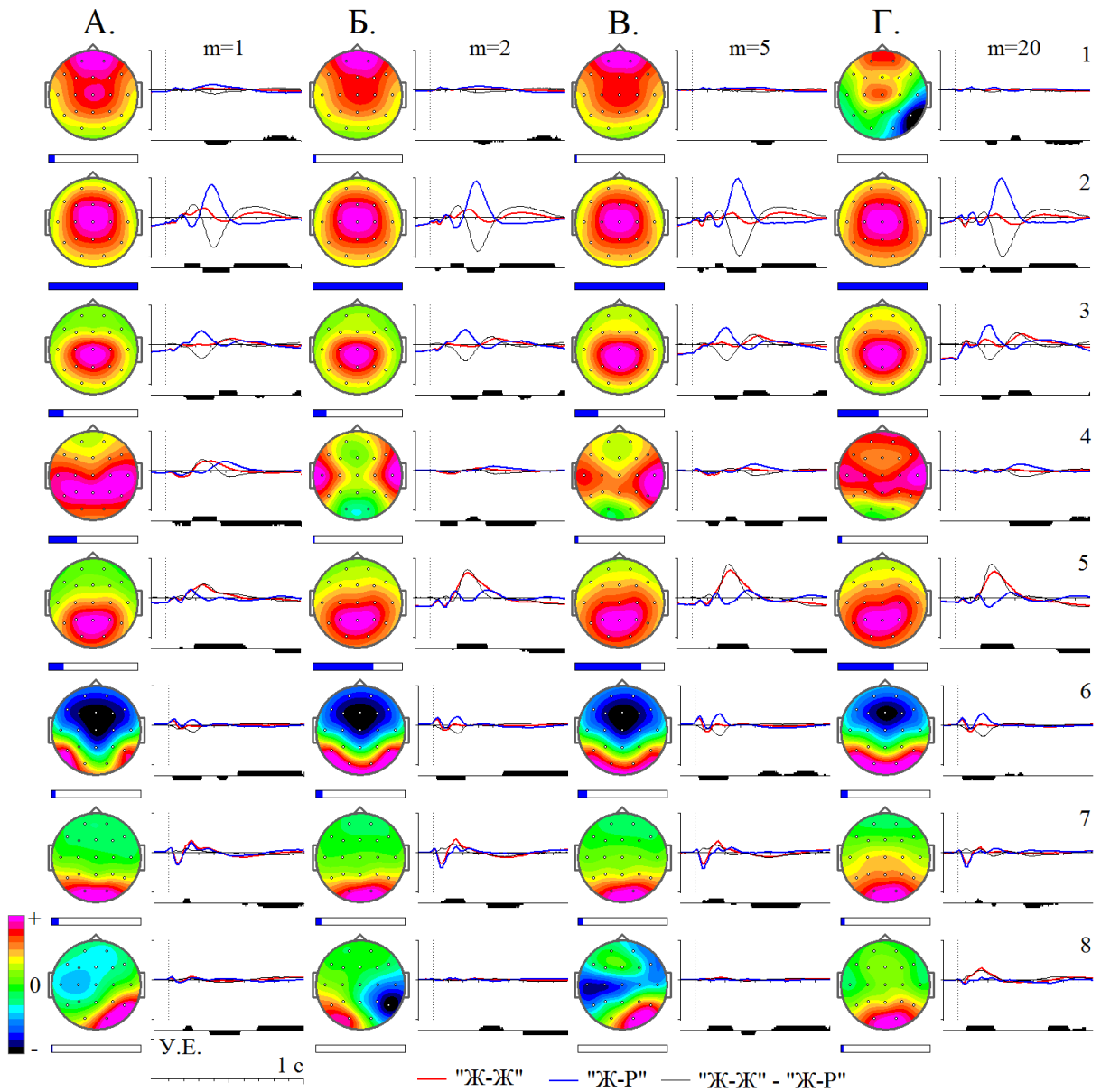


Рис. 54. Разложение ПСС в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р» на независимые компоненты.

А. – Г. Оценки топографий и сигналов получены для различного размера подмножеств $m = 1, 2, 5, 20$ соответственно. Топографии источников расположены слева от графиков. Линии красного цвета – пробы «Ж-Ж», синего – «Ж-Р», черного – разностные кривые. По оси абсцисс – время. Момент включения стимула в начале координат, выключения – отмечен вертикальной пунктирной линией. По оси ординат – условные единицы. Вертикальные отрезки под графиками – статистическая значимость различий сигналов: $p < 10^{-4}$ – короткий, $p < 10^{-5}$ – средний и $p < 10^{-6}$ – длинный. Ширина закрашенной синим цветом области в прямоугольниках, расположенных под топографиями, кодирует величину мощности сигналов, по отношению к самой мощной компоненте.

Наконец, наблюдается еще одна характерная тенденция: при увеличении m отклонение сигналов источников от изолинии в одном из условий в течение некоторого интервала времени становятся менее выраженными, тогда как в другом условии величина переходного процесса не изменяется или становится больше (см. Рис. 54, источники № 2 и № 5). Иными словами, при увеличении соотношения сигнал-шум получают такие модели ПСС, в которых одна группа источников реагирует изменением сигнала в пробах первого типа, а другая группа источников – в пробах второго типа. Вопрос об адекватности подобных моделей является весьма дискуссионным, поскольку подобные свойства ПСС, как правило, не наблюдаются в электрических сигналах, регистрируемых на поверхности головы и с помощью интракраниальных электродов.

4.3.3 Топографии и сигналы скрытых источников ПСС.

В данном разделе будут представлены результаты оценки топографий сигналов скрытых источников ПСС с помощью метода, подробно описанного в Разделе 3.11.1, где, в частности, подчеркивается, что для его эффективной работы необходимо существование вариабельности формы ПСС от человека к человеку. Для оценки величины вариабельности формы ПСС вычислялась суммарная дисперсия ПСС (см. Раздел 3.11.1), динамика которой представлена на Рис. 55.

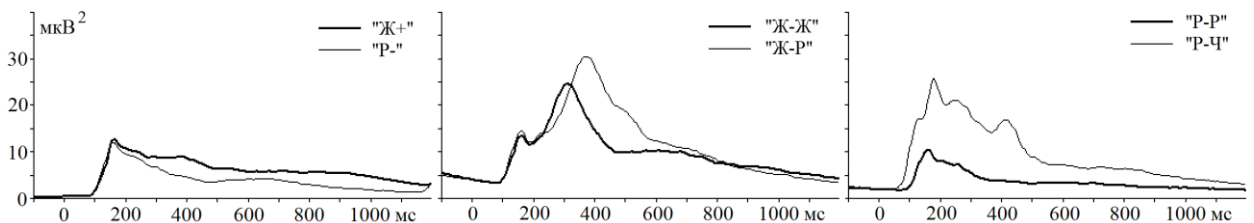


Рис. 55. Динамика суммарной дисперсии ПСС для трех пар условий.

Слева – пробы «Ж+» и «Р-», По середине – «Ж-Ж» и «Ж-Р», справа – «Р-Р» и «Р-Ч». По оси абсцисс – время, ноль на оси абсцисс соответствует началу предъявления первого или второго стимулов, по оси ординат – суммарная дисперсия ПСС в μV^2 .

На рисунках видно, что отклонение суммарной дисперсии ПСС от изолинии начинается примерно через 50-100 мс после включения стимула, оно наиболее выражено в течение первых 400-500 мс, и продолжалось вплоть до предъявления следующего стимула. На основании этого можно предположить, что оптимальный интервал времени, фрагменты ПСС для которого используются для оценки матрицы смешивания, должен начинаться в точке резкого увеличения суммарной дисперсии ПСС, то есть, в зависимости от условий через 50 или 100 мс после включения стимула. Но невозможно определить однозначно конец этого интервала, поскольку суммарная дисперсия ПСС уменьшается относительно медленно.

Так как при выполнении человеком пробы в интервале между первым и вторым стимулами протекают различные психологические процессы, включая подготовку к восприятию второго стимула и подготовку к действию, оснований для сокращения этого интервала не было, поэтому для пар условий «Ж+» и «Р-» всегда использовался интервал [100–1100] мс. Напротив, после предъявления второго стимула и нажатия на кнопку человек может кратковременно отвлекаться и выполнять какую-либо не контролируемую в тесте деятельность. Тогда увеличение интервала времени может приводить к снижению надежности оценок сигналов скрытых источников ПСС. Поэтому для этих пар условий анализ выполнялся несколько раз для интервалов различной длительности: для пар условий «Ж-Ж» и «Ж-Р» использовались интервалы времени [100–600], [100–800], [100–1000], [100–1300] и [100–1600] мс, а для пар условий «Р-Р» и «Р-Ч» – [50–600], [50–800], [50–1000], [50–1300] и [50–1600] мс. Как показали последующие исследования, при использовании интервалов времени, с моментом их окончания свыше 1000 мс, надежность оценки матрицы смешивания была ниже. Поэтому в дальнейшем будут представлены результаты только для первых трех наиболее коротких интервалов времени.

Другим существенным параметром является оптимальное число источников в модели M_{opt} .

Анализ главных компонент, с помощью которого рассчитывается квадрат относительной ошибки $\delta_K^2 = \sum_{i=K+1}^N \lambda_i / \sum_{i=1}^N \lambda_i$, по-видимому, дает заниженные оценки этого параметра (Рис. 55 А.). Например, в том случае, когда референт – объединенные ушные электроды, для пары условий «Ж-Ж» и «Ж-Р» достаточно трех первых главных компонент, чтобы описать более 95% дисперсии.

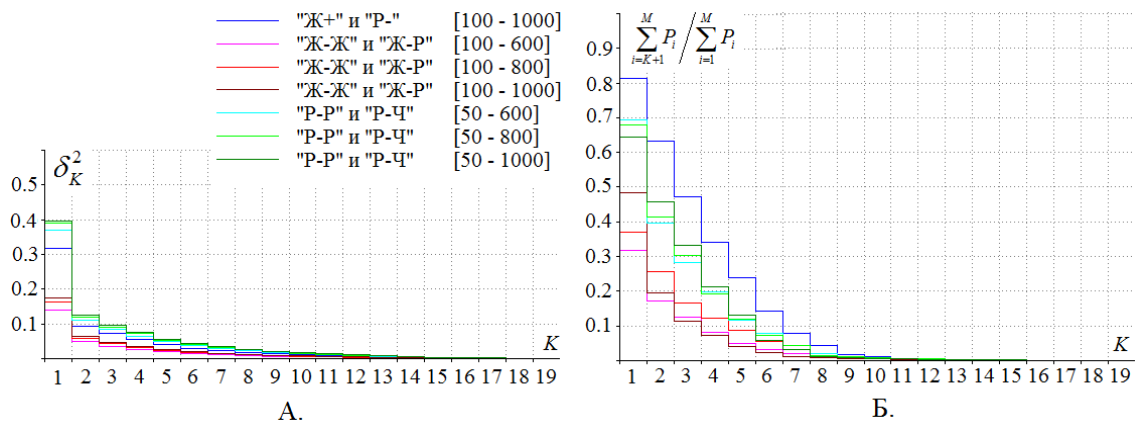


Рис. 56. Зависимость квадрата относительной ошибки (А.) и относительной остаточной мощности сигналов источников ПСС (Б.) от числа компонент.

Цвета линий, соответствующих парам условий и интервалам времени, представлены на правом графике. Интервалы времени указаны в квадратных скобках.

Теоретические информационные критерии AIC, KIC и MDL показывают, что M_{opt} равно числу электродов N для случая, когда референт – объединенные ушные электроды, и $N - 1$ для среднего референта. Причем эти оценки сохраняются, даже если предполагаемое эффективное число независимых отсчетов выбрать равным количеству испытуемых.

Также оценки могут быть получены в том случае, когда оценка M_{opt} выполняется на основании анализа мощности сигналов источников ПСС. Для этого оценивались матрицы смешивания и сигналы источников с помощью метода, описанного в Разделе 3.11.1. Причем число источников M в модели было выбрано максимально возможным, то есть равным числу электродов N

(или $N - 1$ для среднего референта). А далее оценивалась относительная остаточная мощность сигналов источников $\sum_{i=K+1}^M P_i / \sum_{i=1}^M P_i$. На графиках Рис. 55 Б. видно, в моделях существует от 4 до 10, которые в сумме описывают менее 1% мощности сигналов ПСС. Такие результаты показывают, что M_{opt} должно быть меньше числа электродов N .

Оценки M_{opt} с помощью Байесовского информационного критерия $BIC(M)$ (см. Раздел. 3.11.2) также были неоднозначными (Рис. 57, 58 и 59)

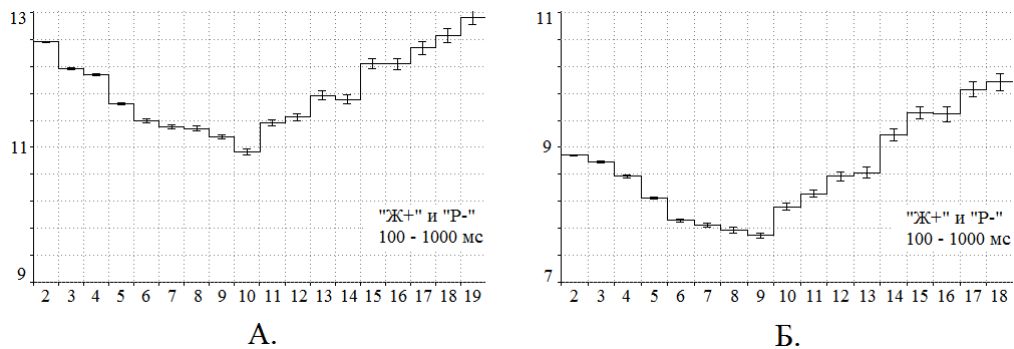


Рис. 57. Функция $BIC(K)$ для проб «Ж+» и «Р-».

А. Референт – объединенные ушные электроды. Б. Средний референт. По оси абсцисс – число источников, по оси ординат – величина отрицательного логарифма максимального правдоподобия модели в условных единицах. Доверительные интервалы с надежностью 95%.

В одних случаях функция $BIC(M)$ имела хорошо выраженный минимум. В других случаях на графиках $BIC(M)$ могли наблюдаться несколько неравнозначных минимумов, или особые точки, после которых величина отрицательного логарифма максимального правдоподобия увеличивалась или уменьшалась скачкообразно. Наконец, наблюдались функции $BIC(M)$, у которых минимум был плохо выражен, или существовало несколько приблизительно равнозначных минимумов. В последнем случае модели, в соответствии с Байесовским решающим правилом, являются приблизительно равновероятными, и необходима дополнительная информация для того, чтобы сделать оптимальный выбор.

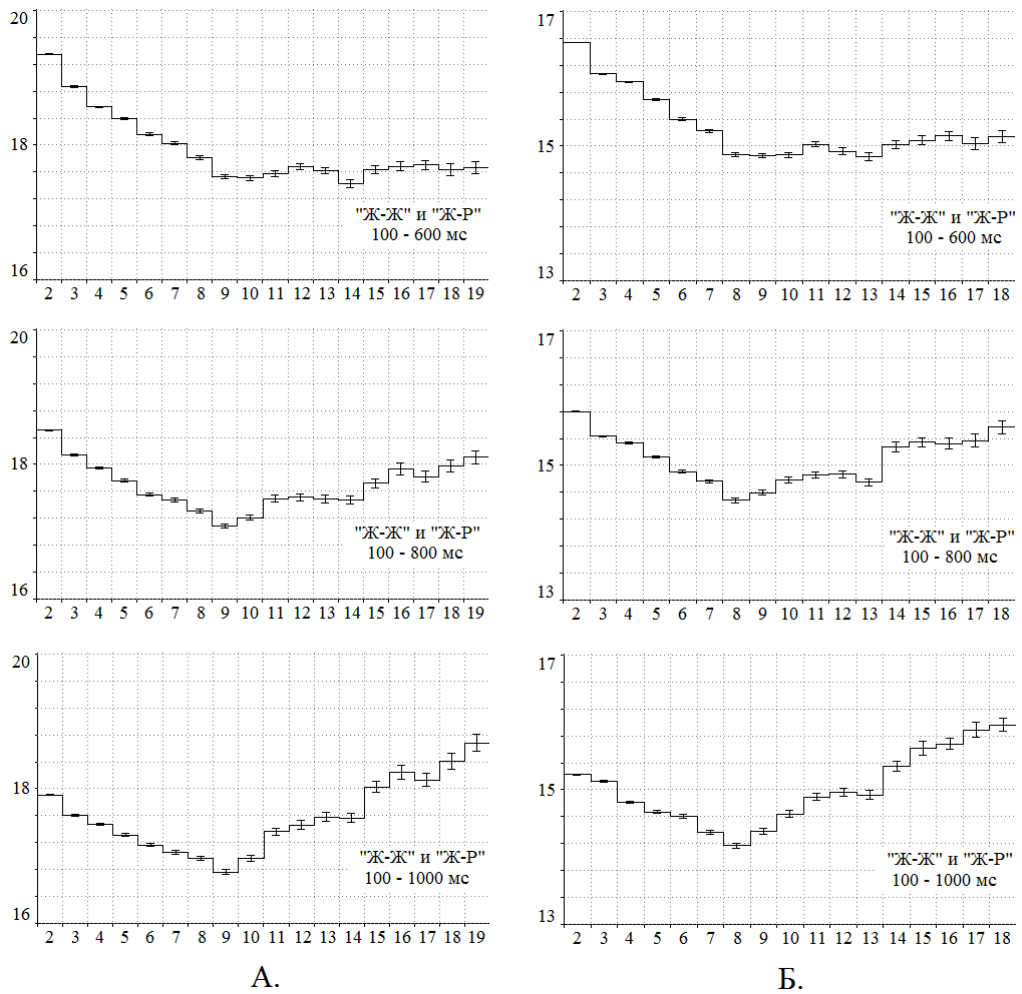


Рис. 58. Функция $VIC(K)$ для проб «Ж-Ж» и «Ж-Р».

А. Референт – объединенные ушные электроды. Б. Средний референт. Интервалы времени, для которых выполнены оценки, указаны на графиках. По оси абсцисс – число источников, по оси ординат – величина отрицательного логарифма максимального правдоподобия модели в условных единицах. Доверительные интервалы с надежностью 95%.

Учитывая эти сложности, был проведен сравнительный анализ моделей, в которых параметр M (число сигналов) варьировал в пределах от 2 до N или $N-1$ в зависимости от референта. Анализ показал, что для всех случаев модели, получаемые при небольшом числе сигналов M в пределах от 2 до 7–8, по-видимому, являются слишком грубым приближением. Рассмотрим это на примере моделей, получаемых для проб «Ж-Ж» и «Ж-Р», референт – объединенные ушные электроды, интервал времени – [100–1000] мс.

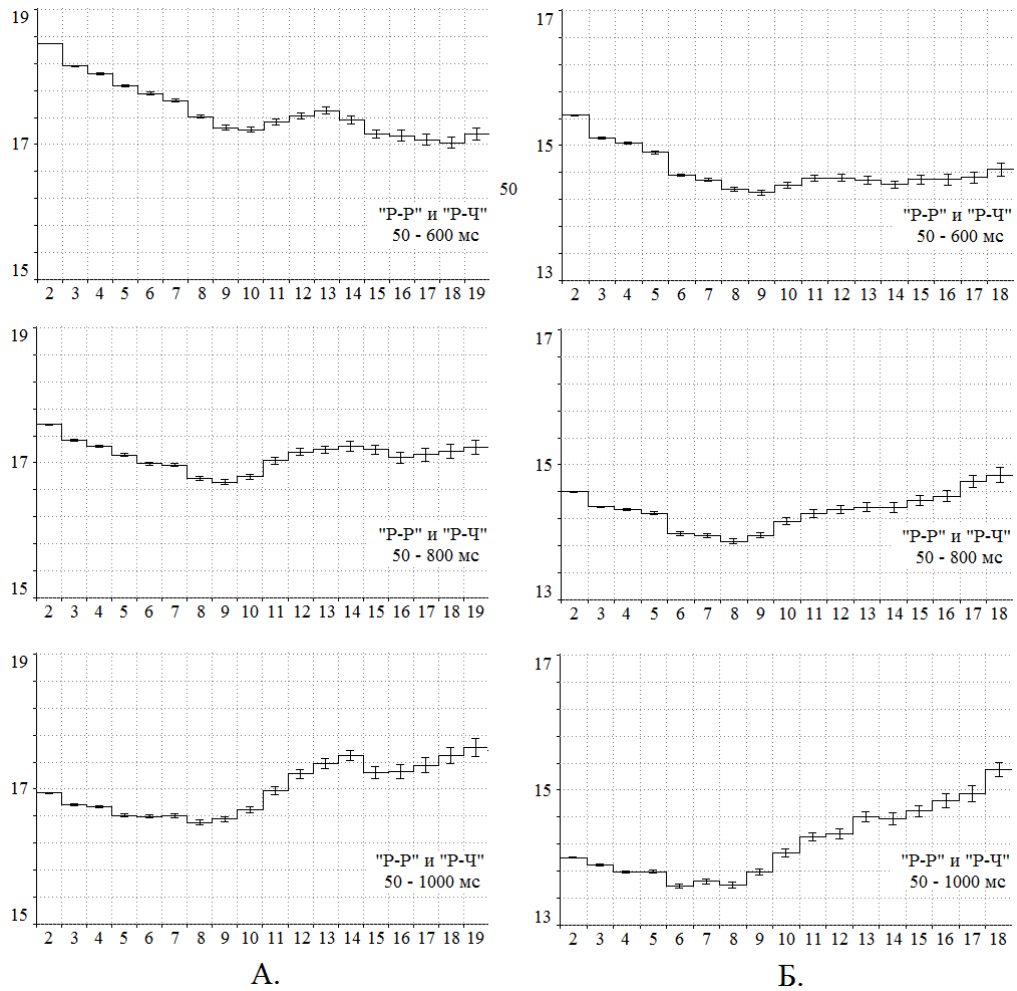


Рис. 59. Функция $VIC(K)$ для проб «P-P» и «P-Ч».

А. Референт – объединенные электроды, расположенные на мочках ушей. Б. Средний референт. Интервалы времени, для которых выполнены оценки, указаны на графиках. По оси абсцисс – число источников, по оси ординат – величина отрицательного логарифма максимального правдоподобия модели в условных единицах. Доверительные интервалы с надежностью 95%.

$M = 2$: Первый источник имеет пространственно широко распределенную топографию, охватывающую все электроды, с максимумом в центрально-теменных областях, а доля мощности сигнала этого источника превышает 95%. Второй маломощный источник (менее 4.5%) имеет топографию, которая охватывает затылочные электроды.

$M = 3$: Первые два наиболее мощные источника, в сумме описывающие около 95% мощности сигналов, имели топографии и сигналы,

подобные предыдущей модели. Третий описывал порядка 5% мощности сигнала и имела топографию, охватывающую лобные электроды.

$M = 4$: Топографии двух наименее мощных источников были подобны тем, что наблюдались в предыдущей модели, и охватывали затылочные и лобные электроды соответственно. Два другие источника имели пространственно широко распределенные топографии с максимумами в центрально-теменных областях, и описывали 86% и 4.5 % мощности сигнала.

$M = 5$: Форма топографий двух наиболее мощных источников изменилась. Более мощный источник имел топографию с максимумом в теменных областях, а менее мощный – в центральных зонах. Соотношения мощностей сигналов этих источников было другим: 49% и 43%. Топографии двух других источников были похожи на те, которые наблюдались в предыдущем случае. Пятый источник описывал менее 0.3% мощности сигналов, а его топография имела сложную пространственную форму.

$M = 6$: Форма топографий первых четырех наиболее мощных источников была приблизительно подобна той, что наблюдалась для $M = 5$, но соотношения мощностей их сигналов было другим. Пятый источник, описывающий примерно 3.3% мощности сигналов, имела топографию со сложной пространственной формой с максимумом у электрода F4. Последний источник описывал около 0.3% мощности.

$M = 7$: Первые пять наиболее мощных источников имели топографии, приблизительно подобные тем, что наблюдалась для $M = 6$. Два другие маломощных источника, в сумме описывающие порядка 0.4% мощности сигналов, имели топографии со сложной пространственной формой.

$M = 8$: Модель, полученная для этого случая, отличалась от предыдущей тем, что в ней имелся еще один источник, описывающий порядка 3.5% мощности сигнала, у которого на топографии наблюдались максимумы в височно-затылочных областях (электроды T5 и T6).

В целом, сравнение этих моделей показало, что во всех случаях, независимо от пары условий, интервала времени и референта, при

увеличении числа сигналов M на единицу в интервале от 2 до 7–8, как правило, наблюдается два явления. Во-первых, происходит значительная трансформация формы топографий источников и, соответственно, изменение относительной мощности их сигналов. Во-вторых, появляется новый относительно мощный источник. Кроме того, начиная с $M \geq 4-5$, всегда существуют один или несколько маломощных источников.

При дальнейшем увеличении числа источников M ситуация стабилизируется. Появляется возможность выделить один или несколько диапазонов значений M , в которых форма топографий наиболее мощных источников сохраняется. А варьируют только число и форма топографий маломощных источников. Полученные диапазоны значений M , а также соответствующие топографии и сигналы источников, представлены на Рис. 60-65. Источники с мощностью сигналов менее 1% и с топографиями, которых варьировали от случая к случаю, на этих рисунках не представлены.

Сравнивая топографии источников для каждой пары условий и типа референта в отдельности, видно, что форма многих из них сохраняется в широком диапазоне значений параметра M . Если же сравнение проводить для совпадающих пар условий, но различных референтов, то форма топографий многих источников приблизительно совпадает с точностью до аддитивной константы (см. Таблицу 20).

Иными словами, оценки топографий ряда источников относительно мало зависят как от интервала времени, фрагменты ПСС для которого используются для оценки матрицы смешивания, так и от параметра M , если его величина равна или больше некоторого порогового значения. Причем, по-видимому, величина этого порогового значения приблизительно соответствует первому минимуму функции $BIC(M)$ (см. Рис. 57-59). Тем не менее, эти результаты все еще не позволяют сделать однозначный выбор оптимальных моделей для каждой из пар условий.

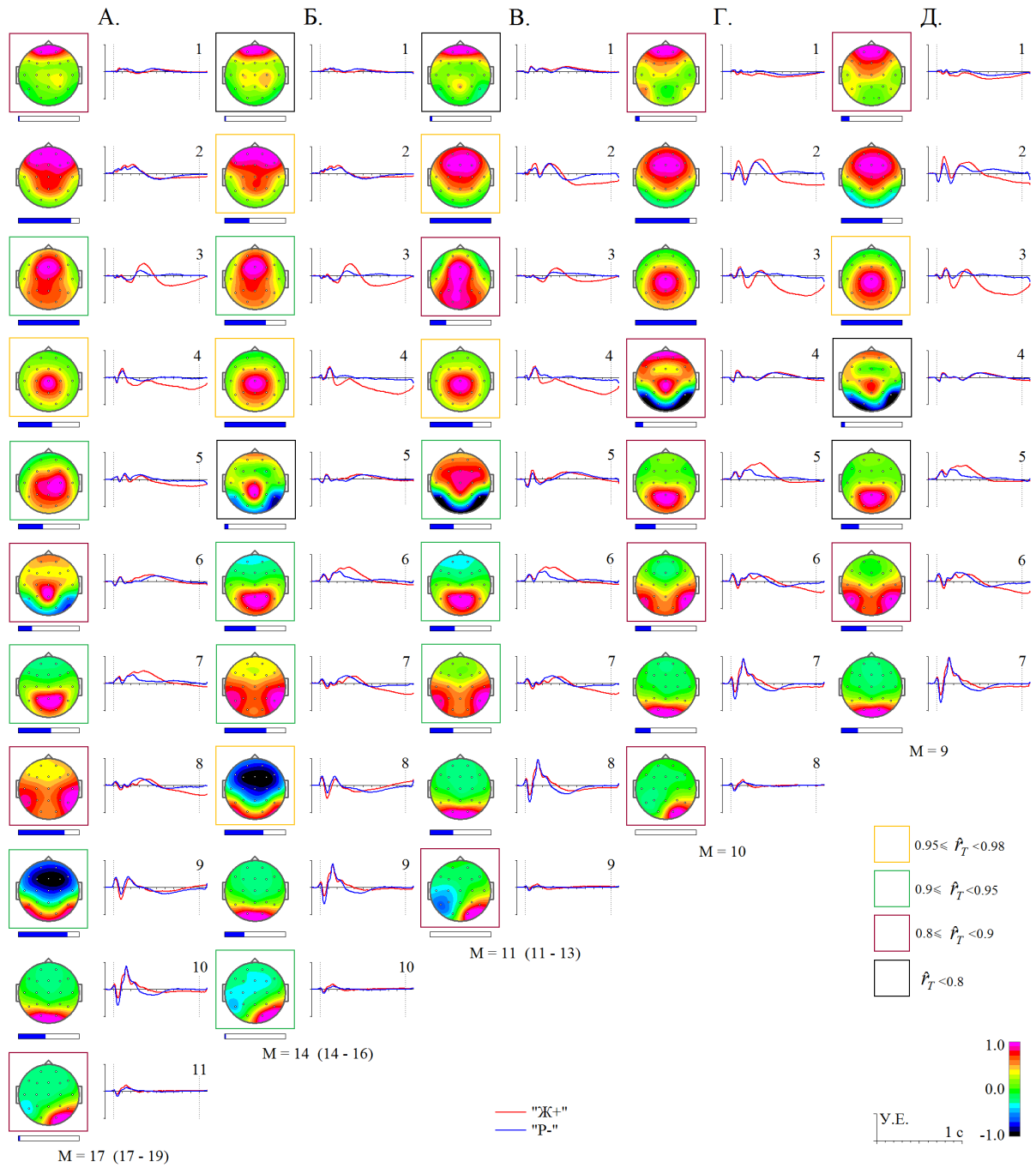


Рис. 60. Топографии источников ПСС и соответствующие сигналы для пары условий «Ж+» и «P-». Референт – объединенные электроды, расположенные на мочках ушей.

А.-Д. соответствуют моделям с различным числом источников M . Величина M – внизу под топографиями, в скобках – диапазоны значений M , в которых наблюдались подобные топографии и динамика сигналов. Линии красного цвета – пробы «Ж+», синего – «P-». По оси абсцисс – время. Момент включения стимула в начале координат, моменты выключения первого и включения второго стимулов отмечены вертикальными пунктирными линиями. По оси ординат – условные единицы. Цвет, которым топографии очерчены с помощью квадратов, кодирует величину параметра \hat{p}_T ,

характеризующего их степень надежности (см. Раздел 3.11.3): желтый – $0.95 \leq \hat{r}_T < 0.98$, зеленый – $0.9 \leq \hat{r}_T < 0.95$, красный – $0.8 \leq \hat{r}_T < 0.9$ и черный – $\hat{r}_T < 0.8$, не очерчены – $\hat{r}_T > 0.98$. Ширина закрашенной области прямоугольников под топографиями кодирует величину относительной мощности сигналов.

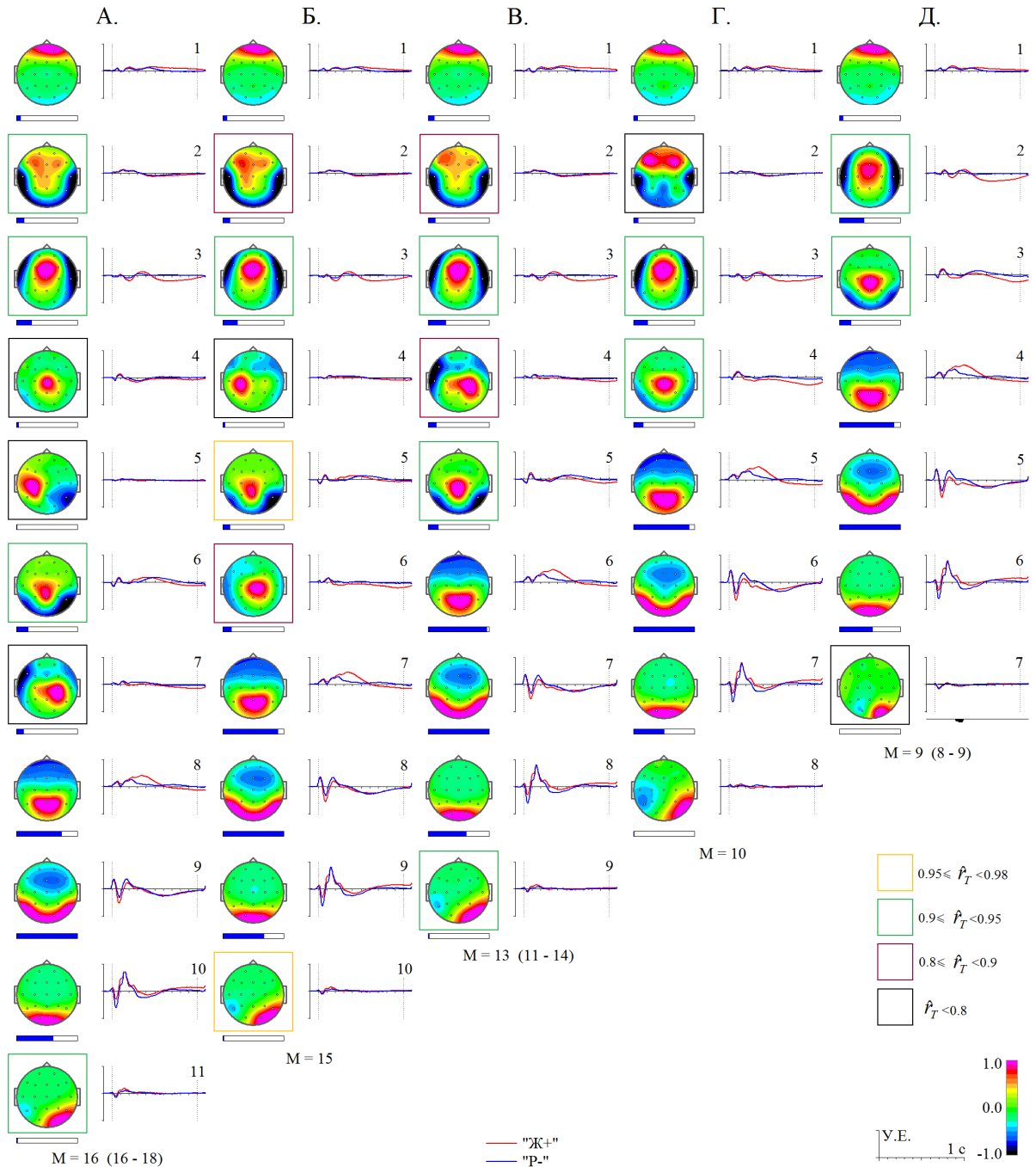


Рис. 61. Топографии источников ПСС и соответствующие сигналы для пары условий «Ж+» и «Р-». Референт – средний референт. Обозначения те же, что на Рис. 60.

Таблица 20. Сравнение топографий источников для ПСС с различными референтами.

«Ж+» и «Р-»			«Ж-Ж» и «Ж-Р»			«Ж-Ж» и «Ж-Р»			«Р-Р» и «Р-Ч»			«Р-Р» и «Р-Ч»		
I			II			III			IV			V		
<i>i</i>	<i>j</i>	$r_{i,j}$	<i>i</i>	<i>j</i>	$r_{i,j}$	<i>i</i>	<i>j</i>	$r_{i,j}$	<i>i</i>	<i>j</i>	$r_{i,j}$	<i>i</i>	<i>j</i>	$r_{i,j}$
1	1	0.850	1	1	0.919	1	1	0.947	1	1	0.860	1	1	0.939
2	3	0.952	2	2	0.979	2	2	0.875	2	2	0.968	2	2	0.976
3	5	0.808	3	3	0.986	3	4	0.811	3	3	0.975	3	3	0.969
4	6	0.997	4	4	0.985	4	5	0.969	4	5	0.992	4	5	0.957
5	8	0.997	5	5	0.994	5	6	0.995	5	6	0.997	5	6	0.886
6	9	0.995	6	6	0.994	6	7	0.997	6	7	0.998	6	7	0.988
7	10	0.781										7	8	0.997

Примечание: I – сравнение моделей, представленных на Рис. 61 Д. и Рис. 60 Б., II – на Рис. 63 Е. и Рис. 63 Г., III – Рис. 63 Е. и Рис. 62 В., IV – на Рис. 65 Б. и Рис. 64 Б., V – на Рис. 65 А. и Рис. 64 А. Индексы *i* и *j* – номера источников на соответствующих рисунках. Показатель $r_{i,j}$ рассчитывался в соответствии с формулой $r_{i,j} = \left| \left(\tilde{A}_{\cdot i}^1 \right)^T \tilde{A}_{\cdot j}^2 \right| / \left| \tilde{A}_{\cdot i}^1 \right| \left| \tilde{A}_{\cdot j}^2 \right|$, где $\tilde{A}_{ki} = A_{ki} - \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N A_{ki}$.

Таблица 21. Надежность оценки топографий источников ПСС для пары условий «Ж+» и «Р-».

№	«Ж+» и «Р-» (Рис. 60 Б.)			«Ж+» и «Р-» (Рис. 61 Д.)		
	P_j [%]	$\hat{r}_T \pm \sigma_T$	$\hat{r}_{ERP} \pm \sigma_{ERP}$	P_j [%]	$\hat{r}_T \pm \sigma_T$	$\hat{r}_{ERP} \pm \sigma_{ERP}$
1	0.45	0.76 ± 0.23	0.49 ± 0.41	1.98	0.99 ± 0.01	0.94 ± 0.10
2	9.73	0.97 ± 0.07	0.87 ± 0.21	12.79	0.91 ± 0.11	0.98 ± 0.05
3	16.71	0.91 ± 0.15	0.80 ± 0.30	5.26	0.92 ± 0.09	0.92 ± 0.10
4	21.75	0.97 ± 0.04	0.91 ± 0.11	28.74	0.99 ± 0.01	0.98 ± 0.03
5	1.58	0.64 ± 0.27	0.64 ± 0.43	32.34	0.99 ± 0.01	0.95 ± 0.11
6	12.48	0.92 ± 0.10	0.91 ± 0.20	17.48	0.99 ± 0.01	0.98 ± 0.02
7	13.40	0.94 ± 0.10	0.94 ± 0.14	0.26	0.78 ± 0.22	0.76 ± 0.19
8	15.12	0.97 ± 0.07	0.86 ± 0.22			
9	7.94	0.99 ± 0.02	0.96 ± 0.04			
10	0.41	0.91 ± 0.12	0.79 ± 0.20			
Всего	99.57			98.85		

Примечание: № – порядковый номер источника; P_j – доля мощности источника; \hat{r}_T и σ_T – средние значения и среднеквадратичные отклонения показателя подобия топографии источника при анализе повторяемости; \hat{r}_{ERP} и σ_{ERP} – среднее значение и среднеквадратичные отклонения показателя подобия сигналов источника при анализе повторяемости.

Для моделей ПСС были получены оценки надежности топографий и сигналов для каждого источника в отдельности (см. Разделы 3.11.5). Эти результаты представлены в Таблицах 21-22 и на Рис. 60-65 в графическом виде (см. подпись к Рис. 60). Оказалось, что показатели \hat{r}_T и \hat{r}_{ERP} варьируют от источника к источнику, и они, по-видимому, коррелированы. В среднем, чем больше \hat{r}_T , тем больше \hat{r}_{ERP} . Иными словами, чем больше надежность оценки топографии источника, тем меньшая погрешность оценки ее сигнала. Поскольку при неточном определении топографии источника также возрастает погрешность оценки ее сигнала, это означает, что некоторая его часть перераспределяется между другими источниками. Если же мощность сигнала такого источника относительно велика, то погрешность оценки сигналов других источников также будет возрастать. Следовательно, эти результаты позволяют сформулировать дополнительный критерий выбора M_{opt} . В соответствии с этим критерием наилучшей моделью может считаться та, у которой надежность оценок топографий относительно высокая для источников, имеющих наибольшую мощность сигналов.

Тогда, наилучшими моделями ПСС для пар условий «Ж+» и «Р-» будем считать те, которые представлены на Рис. 60 Б. и Рис. 61 Д. Для них M_{opt} 14 и 9 соответственно. При этом M_{opt} для первой модели соответствует второму локальному минимуму функции $BIC(M)$, (см. Рис. 57 А), а для второй модели – первому локальному минимуму (см. Рис. 57 Б).

Аналогично, для пары условий «Ж-Ж» и «Ж-Р» оптимальными интервалами времени для оценки матрицы смешивания являются [100–800] мс для референта объединенные ушные электроды, и [100–1000] мс для среднего референта, а наилучшие модели представлены на Рис. 62 Г. и Рис. 63 Е соответственно. Для них M_{opt} равен 9 и 8 соответственно. При этом M_{opt} соответствует первым минимумам функций $BIC(M)$ (см. Рис. 58.)

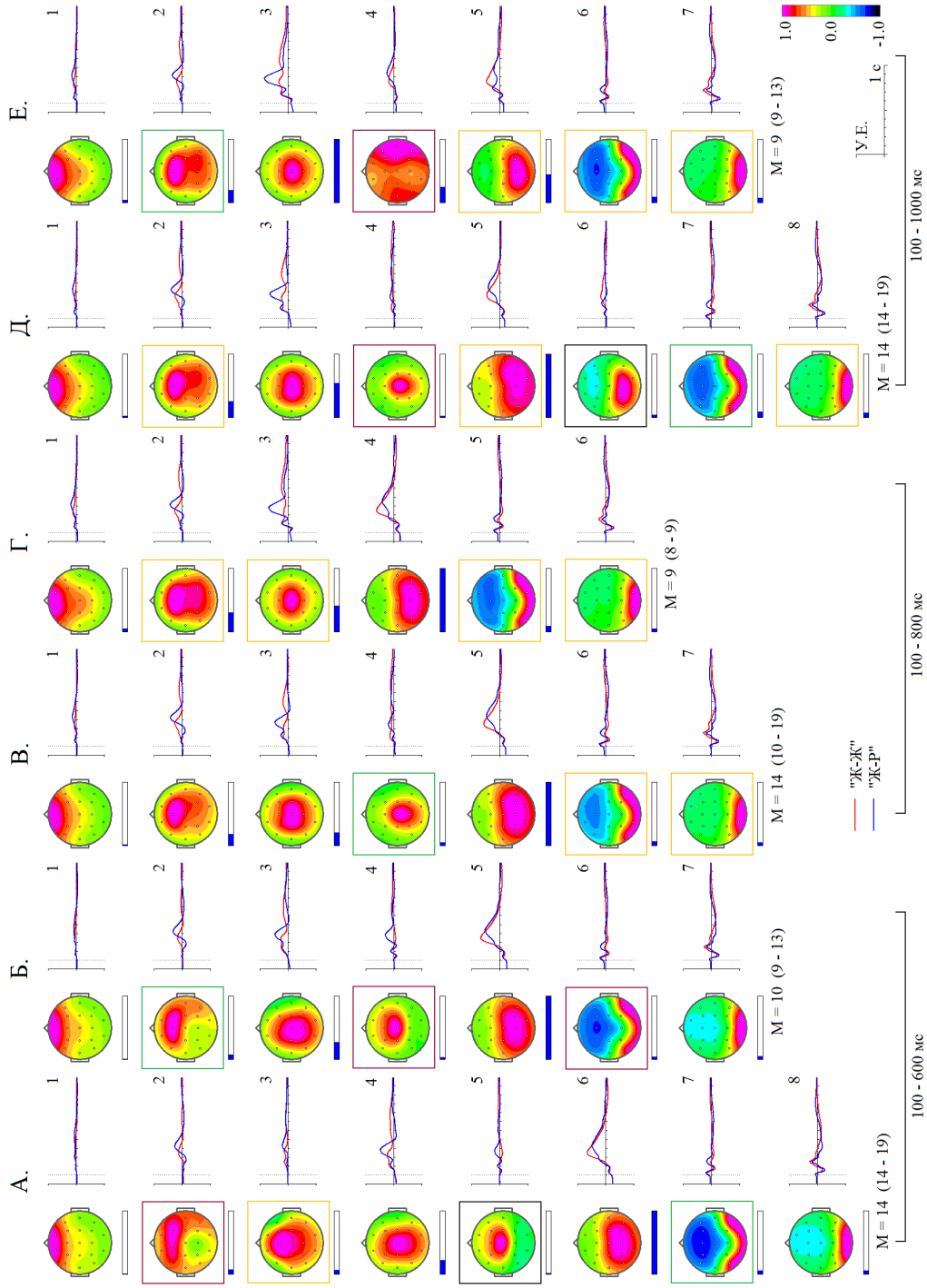


Рис. 62. Топографии источников ПСС и соответствующие сигналы для пары условий «Ж-Ж» и «Ж-Р». Референт – объединенные электроды, расположенные на мочках ушей.

А.-Е. соответствуют моделям с различным числом сигналов M для интервалов времени, указанных внизу рисунка. Остальные обозначения те же, что на Рис. 60.

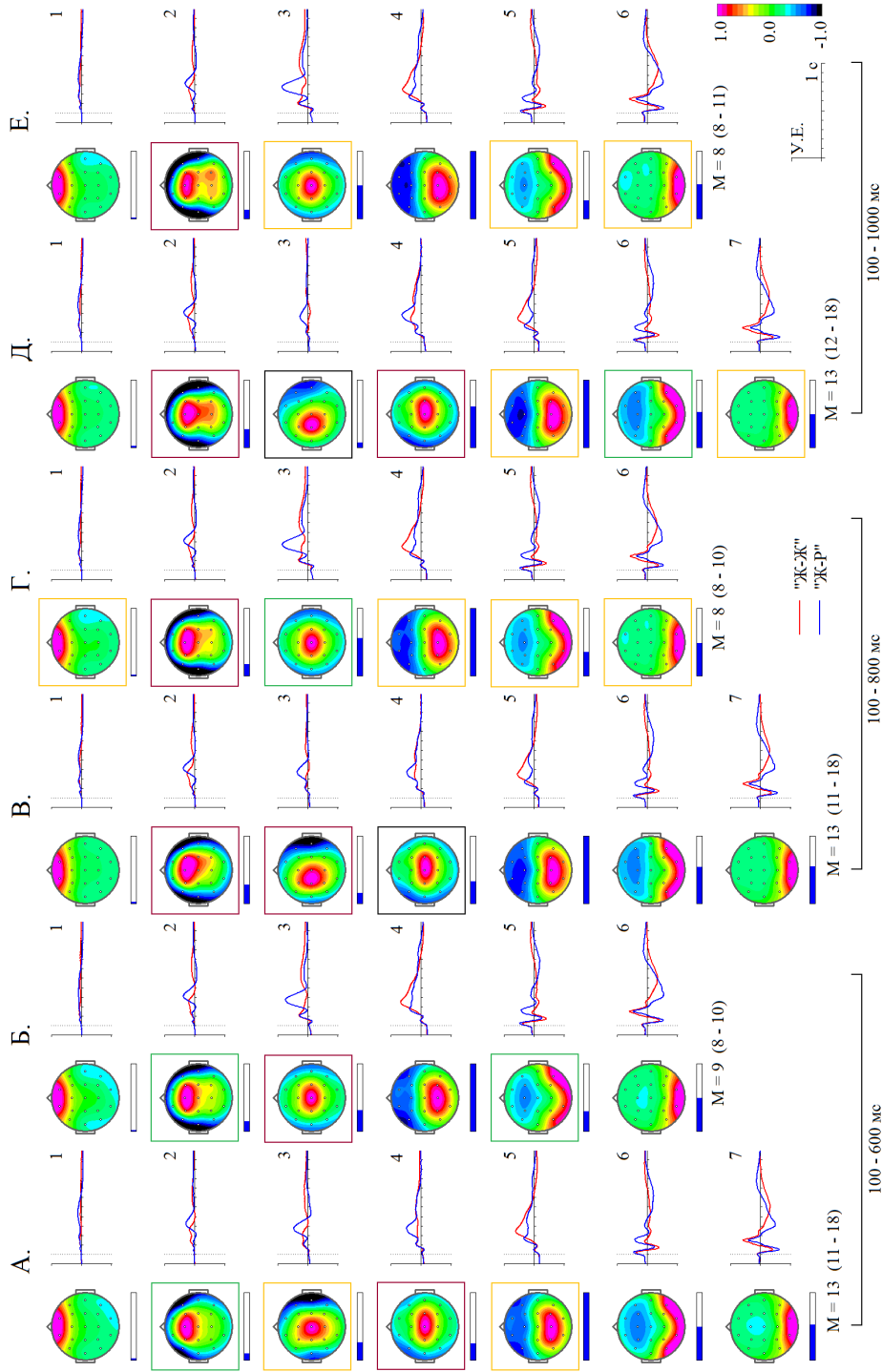


Рис. 63. Топографии источников ПС и соответствующие сигналы для пары условий «Ж-Ж» и «Ж-Р».
Референт – средний референт. Обозначения те же, что на Рис. 62.

Таблица 22. Надежность оценки топографий источников ПСС для пары условий «Ж-Ж» и «Ж-Р».

«Ж-Ж» и «Ж-Р» (Рис. 79 Г.)				«Ж-Ж» и «Ж-Р» (Рис. 79 В.)		
№	P_j [%]	$\hat{r}_T \pm \sigma_T$	$\hat{r}_{ERP} \pm \sigma_{ERP}$	P_j [%]	$\hat{r}_T \pm \sigma_T$	$\hat{r}_{ERP} \pm \sigma_{ERP}$
1	2.65	0.98 ± 0.05	0.89 ± 0.15	0.95	0.98 ± 0.06	0.85 ± 0.17
2	17.40	0.95 ± 0.09	0.91 ± 0.11	12.49	0.98 ± 0.04	0.94 ± 0.10
3	22.26	0.97 ± 0.07	0.92 ± 0.13	14.70	0.98 ± 0.02	0.92 ± 0.09
4	48.77	0.98 ± 0.05	0.97 ± 0.06	2.72	0.90 ± 0.16	0.80 ± 0.21
5	4.48	0.97 ± 0.04	0.96 ± 0.08	59.64	0.98 ± 0.03	0.97 ± 0.06
6	3.06	0.97 ± 0.05	0.97 ± 0.07	4.04	0.97 ± 0.04	0.97 ± 0.06
7				3.56	0.97 ± 0.04	0.97 ± 0.05
Всего	98.62			98.10		
«Ж-Ж» и «Ж-Р» (Рис. 80 Е.)						
№	P_j [%]	$\hat{r}_T \pm \sigma_T$	$\hat{r}_{ERP} \pm \sigma_{ERP}$			
1	0.74	0.98 ± 0.05	0.85 ± 0.16			
2	5.37	0.81 ± 0.21	0.92 ± 0.17			
3	20.30	0.95 ± 0.09	0.96 ± 0.11			
4	40.24	0.98 ± 0.04	0.96 ± 0.10			
5	11.14	0.96 ± 0.10	0.91 ± 0.21			
6	20.78	0.97 ± 0.05	0.92 ± 0.15			
Всего	98.57					

Примечание: Обозначения те же, что в Таблице 21.

Но в первом случае, когда в качестве референта использовались объединенные ушные электроды, выбор был неоднозначным. Также критерию надежности топографий источников хорошо соответствовала модель, представленная на Рис. 62 В. Для нее M_{opt} равен 14 и соответствует второму локальному минимуму функции $BIC(M)$ (см. Рис. 58). Различие этих моделей относительно небольшое. В частности, в модели на Рис. 62 Г. имеется только один источник №3 с максимумом на топографиях вблизи электрода Cz, тогда как в модели на Рис 62 В. таких источников два: №3 и №4. Иными словами вторая модель более подробно описывала сигналы ПСС, характерные для центральных областей, а остальные сигналы – аналогично первой модели.

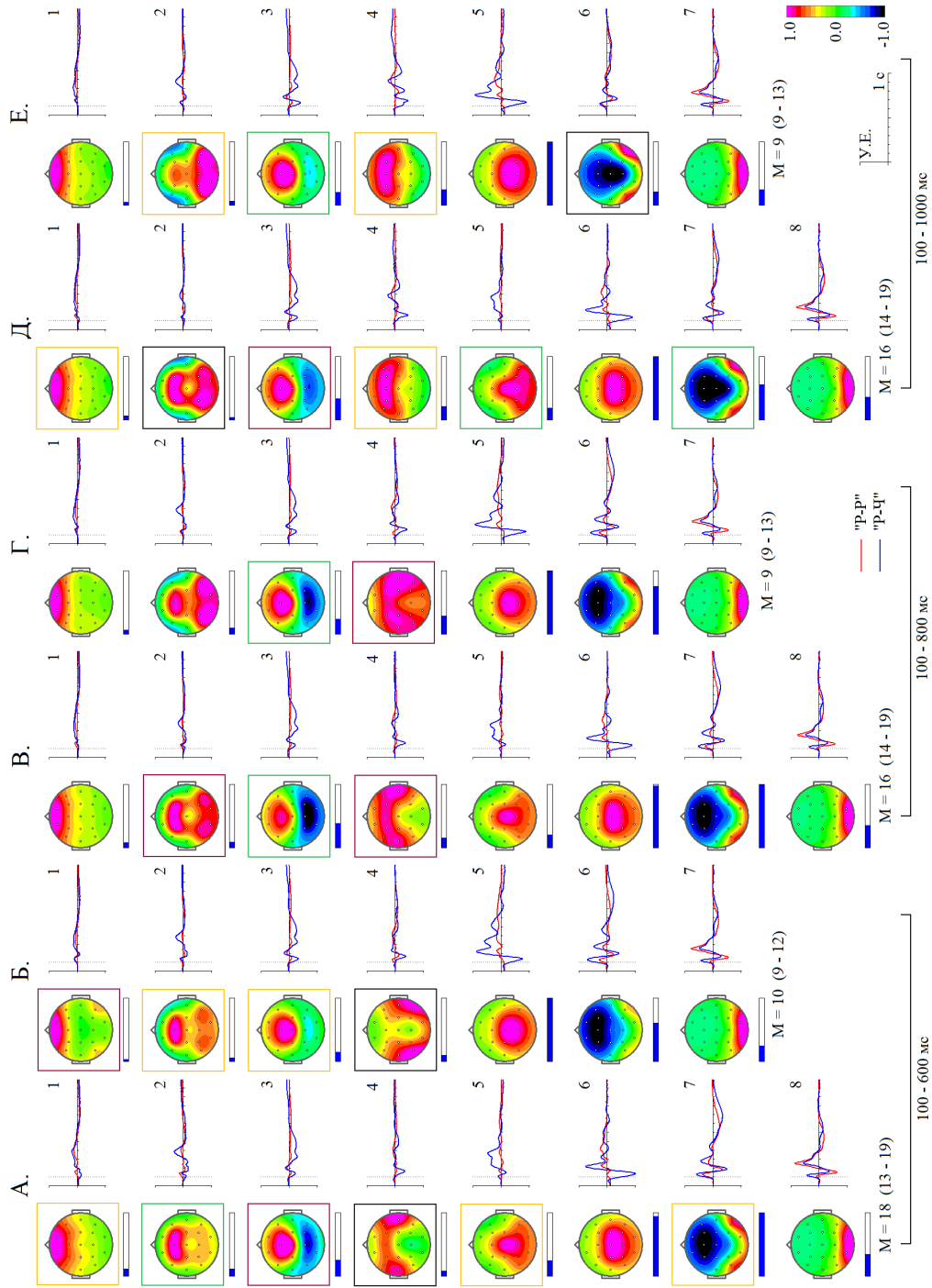


Рис. 64. Топографии источников ПС и соответствующие сигналы для пары условий «P-R» и «P-Ч».

Референт – объединенные электроды, расположенные на мочках ушей. Обозначения те же, что на Рис. 62.

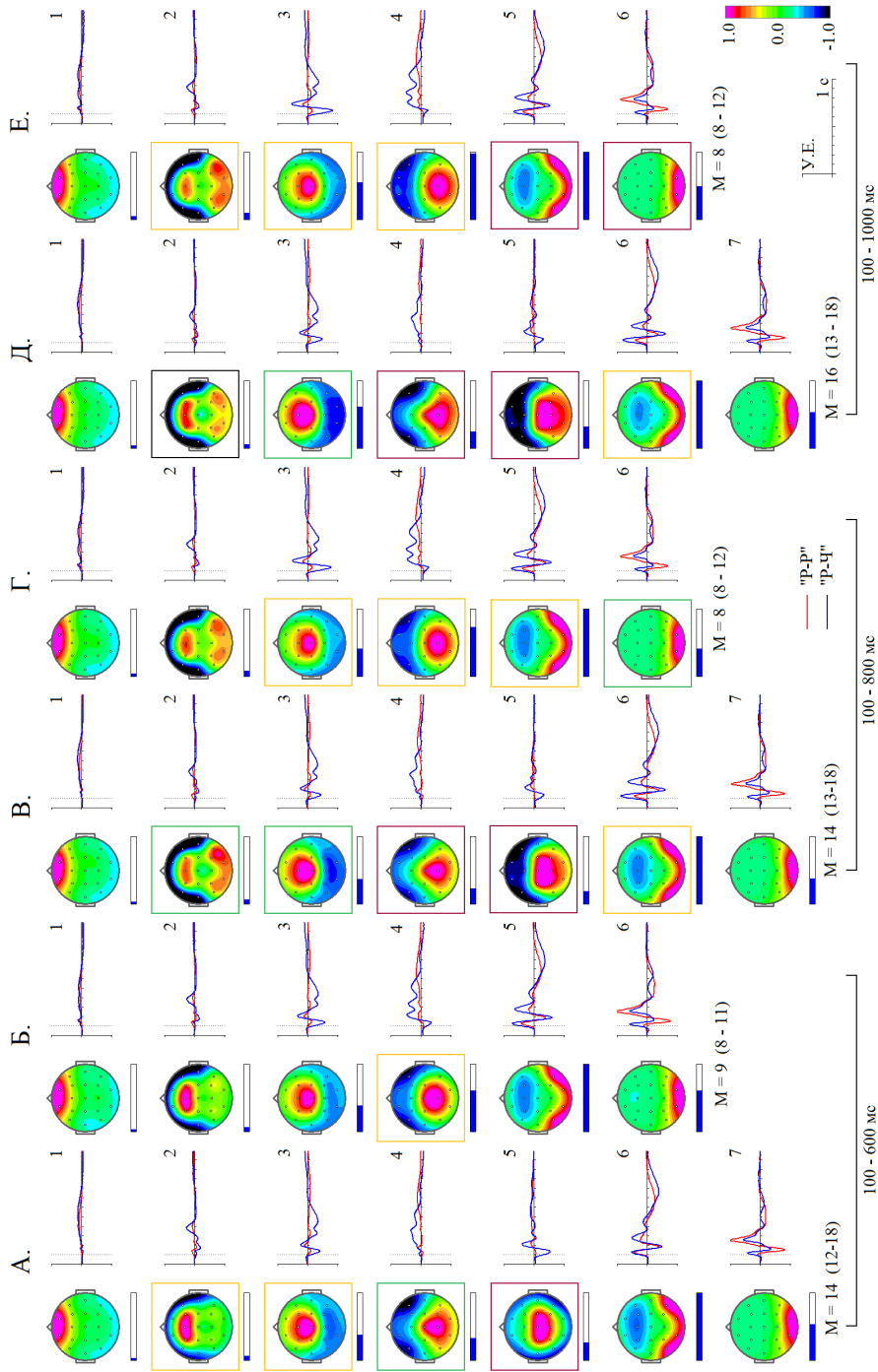


Рис. 65. Топографии источников ПСС и соответствующие сигналы для пары условий «P-R» и «P-Q». Референт – средний референт. Обозначения те же, что на Рис. 62.

Таблица 23. Надежность оценки топографий источников ПСС для пары условий «Р-Р» и «Р-Ч».

		«Р-Р» и «Р-Ч» (Рис. 81 Б.)			«Р-Р» и «Р-Ч» (Рис. 81 А.)		
№	P_j [%]	$\hat{r}_T \pm \sigma_T$	$\hat{r}_{ERP} \pm \sigma_{ERP}$	P_j [%]	$\hat{r}_T \pm \sigma_T$	$\hat{r}_{ERP} \pm \sigma_{ERP}$	
1	0.82	0.83 ± 0.23	0.76 ± 0.41	2.20	0.96 ± 0.08	0.81 ± 0.19	
2	2.68	0.97 ± 0.04	0.98 ± 0.07	3.88	0.91 ± 0.14	0.83 ± 0.36	
3	6.78	0.95 ± 0.08	0.99 ± 0.06	8.44	0.89 ± 0.15	0.92 ± 0.23	
4	4.41	0.79 ± 0.27	0.73 ± 0.47	2.55	0.76 ± 0.25	0.72 ± 0.41	
5	48.16	0.99 ± 0.01	0.97 ± 0.04	9.67	0.97 ± 0.05	0.89 ± 0.17	
6	24.33	0.99 ± 0.01	0.94 ± 0.07	36.69	0.99 ± 0.01	0.96 ± 0.07	
7	12.52	0.99 ± 0.01	0.99 ± 0.01	21.54	0.96 ± 0.06	0.88 ± 0.18	
8				13.51	0.99 ± 0.01	0.99 ± 0.01	
Всего	99.70			98.48			

		«Р-Р» и «Р-Ч» (Рис. 82 Б.)			«Р-Р» и «Р-Ч» (Рис. 82 А.)		
№	P_j [%]	$\hat{r}_T \pm \sigma_T$	$\hat{r}_{ERP} \pm \sigma_{ERP}$	P_j [%]	$\hat{r}_T \pm \sigma_T$	$\hat{r}_{ERP} \pm \sigma_{ERP}$	
1	1.27	0.99 ± 0.01	0.96 ± 0.02	1.18	0.99 ± 0.01	0.95 ± 0.04	
2	2.47	0.98 ± 0.02	0.99 ± 0.01	3.28	0.96 ± 0.05	0.97 ± 0.04	
3	14.37	0.98 ± 0.03	0.98 ± 0.03	16.14	0.97 ± 0.06	0.96 ± 0.10	
4	22.42	0.97 ± 0.11	0.96 ± 0.07	9.92	0.91 ± 0.14	0.87 ± 0.02	
5	36.23	0.98 ± 0.07	0.97 ± 0.09	8.85	0.80 ± 0.23	0.82 ± 0.27	
6	22.34	0.99 ± 0.02	0.97 ± 0.06	39.78	0.98 ± 0.02	0.94 ± 0.09	
7				18.83	0.99 ± 0.02	0.98 ± 0.03	
Всего	99.1			97.98			

Примечание: Обозначения те же, что в Таблице 21.

Для пары условий «Р-Р» и «Р-Ч» оптимальным интервалом времени для оценки матрицы смешивания является [50–600] мс для обоих типов референтов. Модели с наибольшей надежностью оценок топографий источников представлены на Рис. 64 Б. и Рис 65 Б соответственно. Для них M_{opt} равен 10 и 9, что соответствует первым минимумам функции $BIC(M)$, представленным на Рис. 59. Но в обоих случаях функция $BIC(M)$ имеет второй минимум. Причем для случая, когда в качестве референта использовались объединенные ушные электроды, второй минимум ниже первого, то есть такая модель в соответствии Байесовским информационным критерием более вероятна. Кроме того, сигналы источника № 5 на Рис. 64 Б. и источника № 4 на Рис. 65 Б. имеет сложную форму. Напротив, форма сигналов источников № 5 и № 6 на Рис. 64 А., и источников № 4 и № 5 на Рис

65 Б. более простая. Эти аргументы указывают на то, что, вероятно, наилучшими моделями являются те, которые представлены на Рис. 64 А. и Рис. 65 Б., имеющие порядок модели $M_{opt} = 18$ и 14 и соответствующие вторым минимумам функции $BIC(M)$.

Отметим также, что во всех случаях выделяется источник, имеющий максимум на топографиях вблизи электродов Fp1 и Fp2 и описывающий относительно небольшую долю мощности сигналов (источник № 1 на Рис. 60-65). Этот источник, по-видимому, соответствует артефактам моргания глаз, поэтому он был исключен из дальнейшего анализа.

4.3.4 Локализация скрытых источников ПСС.

Локализация скрытых источников была выполнена с помощью метода sLORETA (см. Раздел. 3.12). Результаты представлены на Рис. 66-68 и Таблице 24. Необходимо отметить следующие особенности:

Во-первых, скрытые источники ПСС пространственно распределенные, хотя и находятся в относительно локальных зонах. Поэтому положения максимумов мощности плотности токов по sLORETA, представленные в Таблице 24 являются достаточно грубым приближением.

Во-вторых, результаты локализации большинства источников не зависят от референта. Но это объясняется особенностями реализации алгоритма sLORETA (Pascual-Marqui, 2002), в котором выполняется преобразование данных к среднему референту.

В-третьих, для некоторых источников ПСС характерно наличие нескольких пространственно разделенных локальных максимумов плотности токов по sLORETA, например, расположенных симметрично в двух полушариях (см. например, Рис. 66 А. источник № 8).

В-четвертых, результаты локализация ряда источников не зависят от пары условий, для которой построена модель ПСС. Например, источники с локализацией в зрительных областях коры.

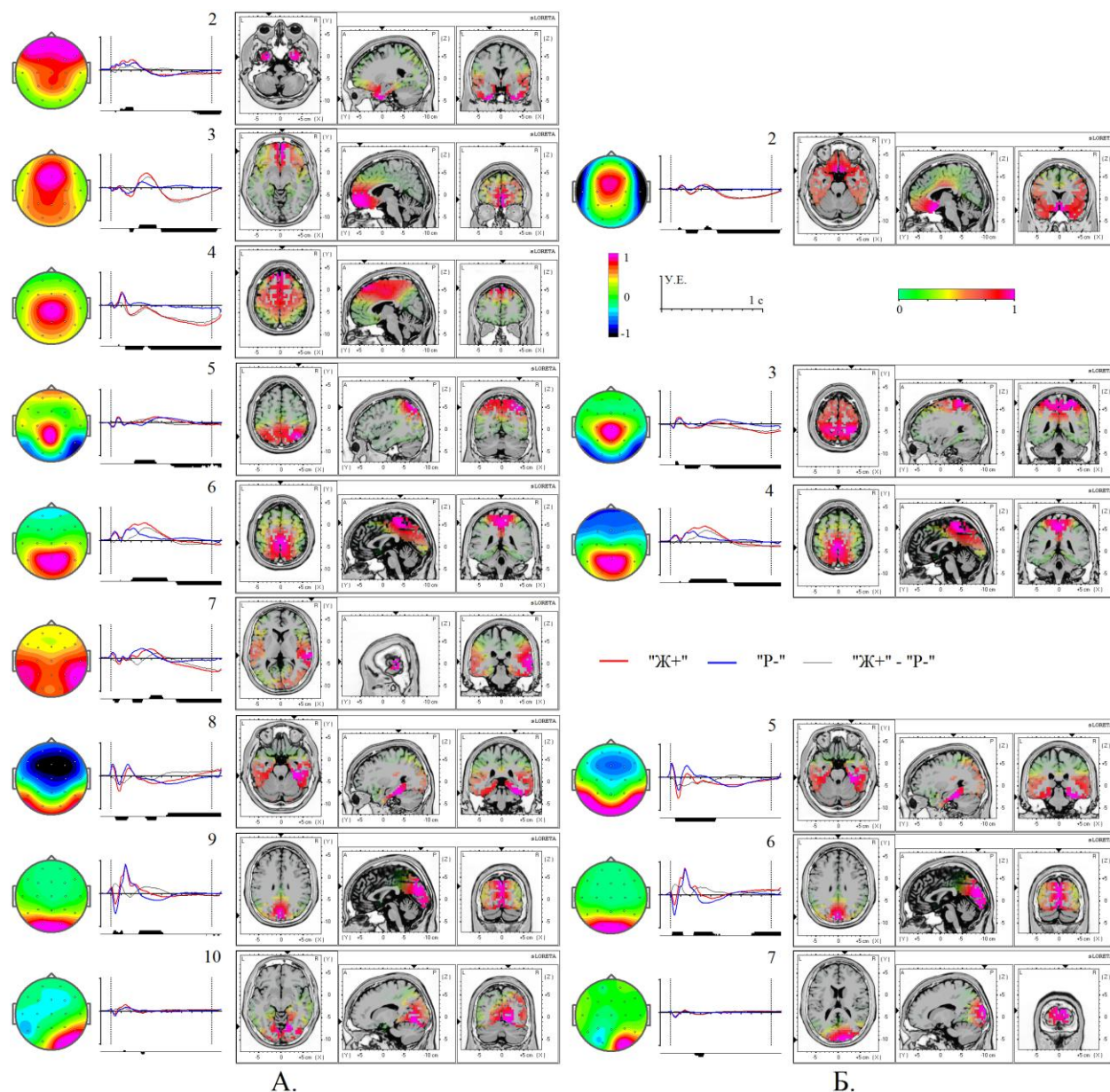


Рис. 66. Локализация скрытых источников ПСС для пары условий «Ж+» и «Р-» с помощью sLORETA.

Источники ПСС соответствуют тем, которые представлены: А. – на Рис. 60 Б. ($M = 14$, референт – объединенные ушные электроды), и Б. – на Рис. 61 Д. ($M = 9$, средний референт). Нумерация источников такая же, как на Рис. 60 Б. и 61 Д. Слева от графиков – топографии источников, справа – результаты локализации. На графиках линии красного цвета – пробы «Ж+», синего – «Р-», черного – разностные кривые. По оси абсцисс – время. Момент включения стимула в начале координат, моменты выключения первого и включения второго стимулов отмечены вертикальными пунктирными линиями. По оси ординат – условные единицы. Вертикальные отрезки под графиками – статистическая значимость различий сигналов: $p < 10^{-4}$ – короткий, $p < 10^{-5}$ – средний и $p < 10^{-6}$ – длинный.

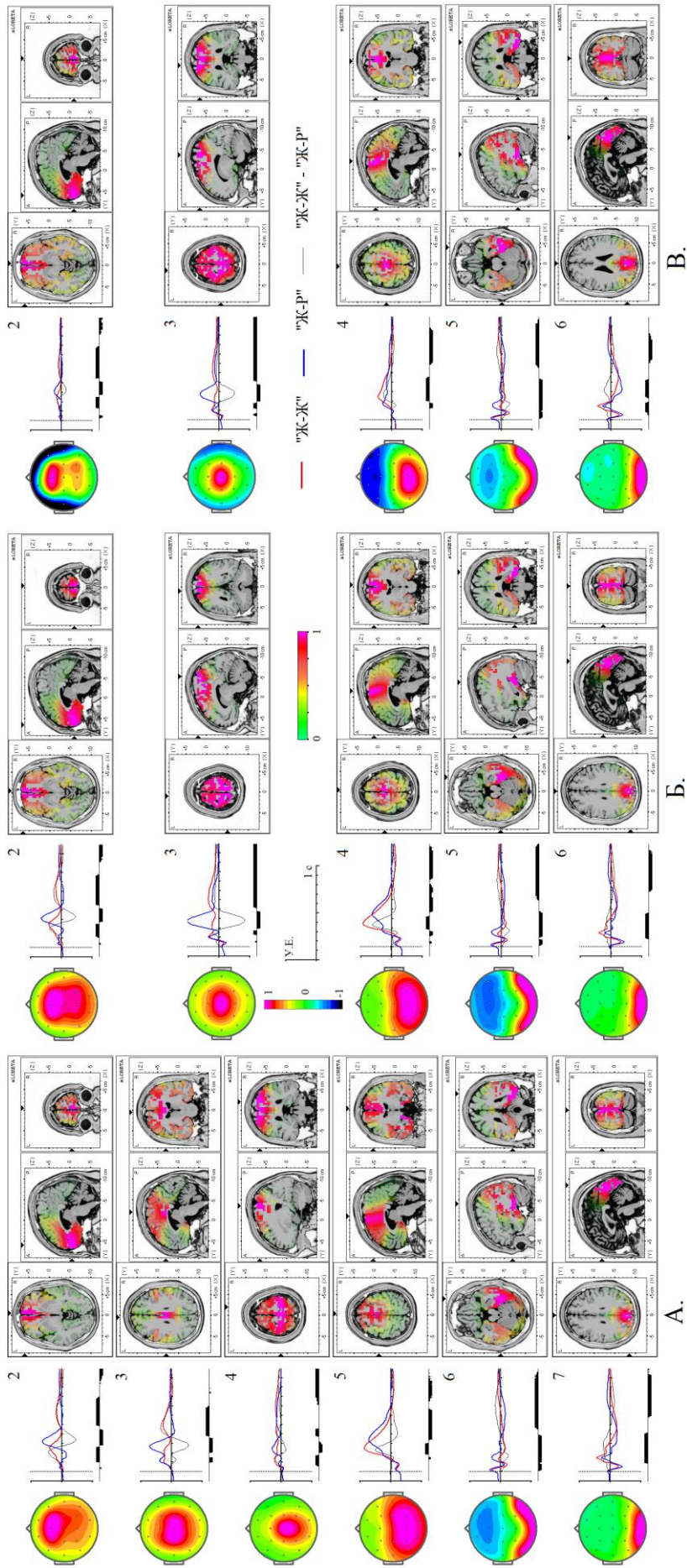


Рис. 67. Локализация скрытых источников ПСС для пары условий «Ж-Ж» и «Ж-Р» с помощью sLORETA.

Источники ПСС соответствуют тем, которые представлены: А. – на Рис. 62 В. ($M=14$, референт – объединенные ушные электроды), Б. – на Рис. 62 Г. ($M=9$, референт – объединенные ушные электроды), В. – на Рис. 63 Е. ($M=8$, средний референт). На графиках линии красного цвета – пробы «Ж-Ж», синего – «Ж-Р», черного – разностные кривые. Момент предъявления второго стимула – в начале координат. Остальные обозначения те же, что на Рис. 66.

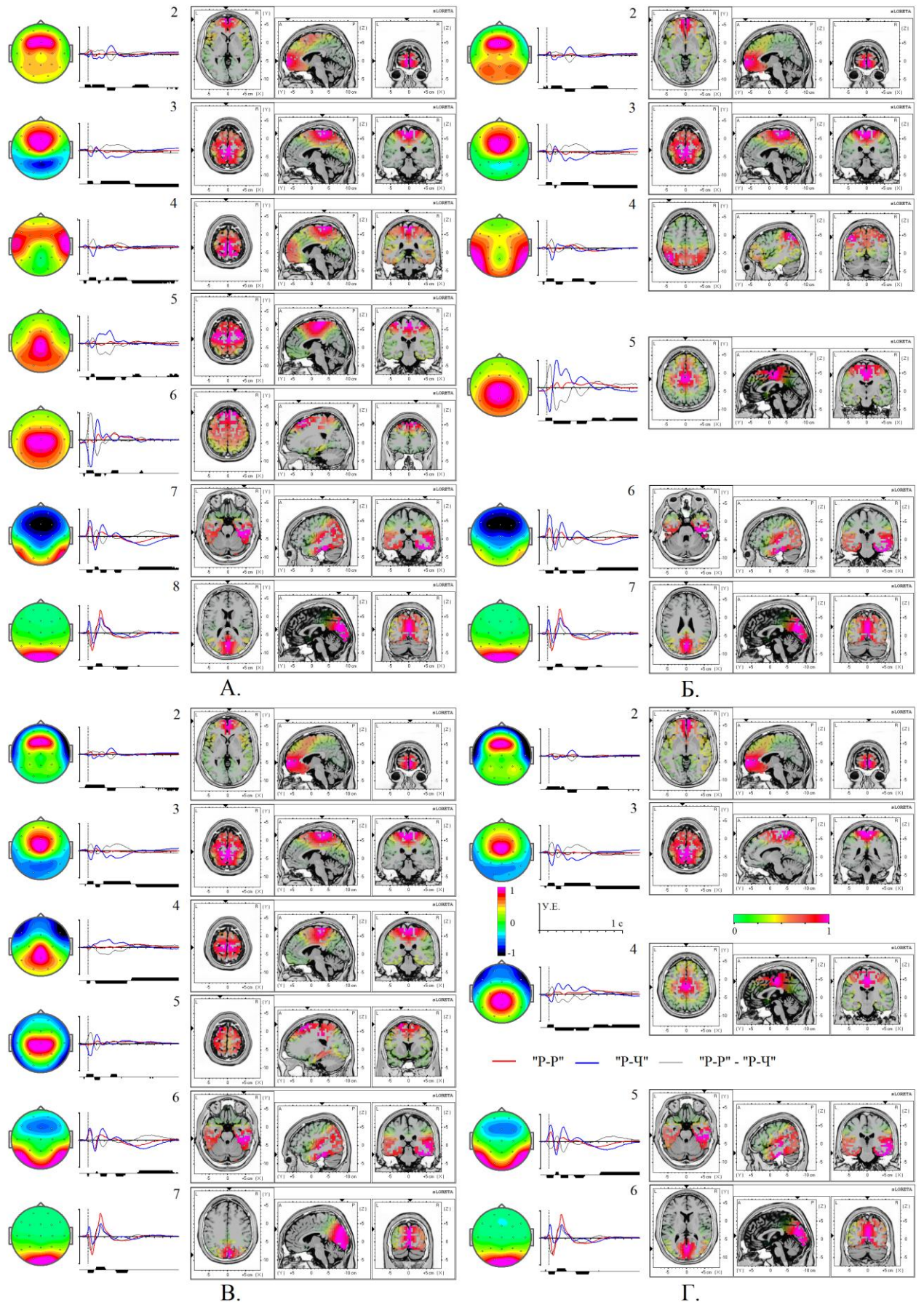


Рис. 68. Локализация скрытых источников ПСС для пары условий «P-P» и «P-Ч» с помощью sLORETA.

Источники ПСС соответствуют тем, которые представлены: А. – на Рис. 64 А. ($M = 18$, референт – объединенные ушные электроды), Б. – на Рис. 64 Б. ($M = 10$, референт – объединенные ушные электроды), В. – на Рис. 65 А. ($M = 14$, средний референт), и Г. – на Рис. 65 Б. ($M = 9$, средний референт). На графиках линии красного цвета – пробы «Р-Р», синего – «Р-Ч», черного – разностные кривые. Остальные обозначения те же, что на Рис. 67.

Таблица 24. Локализация максимумов мощности плотности токов в соответствии с sLORETA для источников в моделях ПСС.

Источники ПСС	Области	ВА
«Ж+» и «Р-» (Рис. 66)		
№ 2 (А)	Uncus	20
№ 3 (А), № 2 (Б)	Medial Frontal Gyrus, Rectal Gyrus	11
№ 4 (А)	Superior Frontal Gyrus	8
№ 5 (А), № 3 (Б)	Superior Parietal Lobule, Postcentral Gyrus	7, 5
№ 6 (А), № 4 (Б)	Paracentral Lobule	5
№ 7 (А)	Superior Temporal Gyrus	42 R
№ 8 (А), № 5 (Б)	Fusiform Gyrus, Parahippocampal Gyrus	20 R, 36 R
№ 9 (А), № 6 (Б)	Cuneus	19
№ 10 (А), № 7 (Б)	Lingual Gyrus	18
«Ж-Ж» и «Ж-Р» (Рис. 67)		
№ 2 (А), № 2 (Б), № 2 (В)	Superior Frontal Gyrus, Medial Frontal Gyrus	10, 11
№ 3 (А)	Cingulate Gyrus	23
№ 3 (Б), № 3 (В)	Postcentral Gyrus, Precentral Gyrus	5, 4
№ 4 (А)	Postcentral Gyrus,	3
№ 5 (А), № 4 (Б), № 4 (В)	Medial Frontal Gyrus	6
№ 6 (А), № 5 (Б), № 5 (В)	Fusiform Gyrus	20 R, 36 R
№ 7 (А), № 6 (Б), № 6 (В)	Cuneus, Precuneus	19, 31
«Р-Р» и «Р-Ч» (Рис. 68)		
№ 2 (А), № 2 (Б), № 2 (В), № 2 (Г)	Medial Frontal Gyrus, Superior Frontal Gyrus	10,
№ 3 (А), № 3 (Б), № 3 (В), № 3 (Г)	Medial Frontal Gyrus, Postcentral Gyrus	6, 4
№ 4 (А)	Paracentral Lobule	6
№ 4 (Б)	Inferior Parietal Lobule	40 L
№ 5 (А), № 4 (Б)	Medial Frontal Gyrus	6
№ 5 (Б), № 4 (Г)	Paracentral Lobule	31
№ 6 (А), № 5 (Б)	Superior Frontal Gyrus	8, 6
№ 7 (А), № 6 (Б), № 6 (В), № 5 (Г)	Fusiform Gyrus	20 R,
№ 8 (А), № 7 (Б), № 7 (В), № 6 (Г)	Cuneus, Precuneus	18, 19, 31

Примечание: В колонке «Источники ПСС» – скрытые источники ПСС, и рисунки (в скобках), на которых они представлены. В колонках «Области» и «ВА» – названия областей и полей Бродмана, в которых наблюдается максимум мощности плотности токов по sLORETA.

В-пятых, сигналы ряда скрытых источников ПСС, по-видимому, являются суперпозицией электрической активности нескольких областей мозга. Более того, эти сигналы можно разделить, если увеличить параметр M_{opt} . Примером является источника № 3 на Рис. 67 Б. и пара источников № 3 и № 4 на Рис. 67 А.

4.3.5 Соответствие моделей скрытых источников ПСС индивидуальным данным.

Важным вопросом является то, насколько модели скрытых источников ПСС соответствуют индивидуальным данным. К сожалению, топографий источников для индивидуальных ПСС неизвестны, и, по-видимому, в настоящее время не существует методов для получения их оценок. Но с другой стороны, имеется возможность выполнить сравнение усредненных по группе испытуемых и индивидуальных сигналов источников, поскольку все они могут быть вычислены, используя формулу $\hat{S}^k = A^+ X^k$, если известна матрица смешивания A . В качестве показателя подобия сигналов может быть использован коэффициент корреляции двух временных рядов с

нулевым сдвигом:
$$r_j^k = \frac{\sum_{t=1}^T S_j^k(t) \overline{S_j}(t)}{\sqrt{\sum_{t=1}^T (S_j^k(t))^2 \sum_{t=1}^T (\overline{S_j}(t))^2}}$$
, где $k = 1, \dots, P$

– испытуемые, и $j = 1, \dots, M$ – сигналы источников.

Показатель r_j^k был вычислен для каждой модели скрытых источников ПСС, каждого сигнала источник, каждого условия и каждого испытуемого в отдельности. Далее, для каждой модели скрытых источников ПСС, каждого сигнала источника, каждого условия были построены гистограммы распределения показателя r_j^k по всем испытуемым. Пример результатов такого анализа представлен на Рис. 69. Там же показаны индивидуальные сигналы скрытых источников ПСС в виде диаграмм.

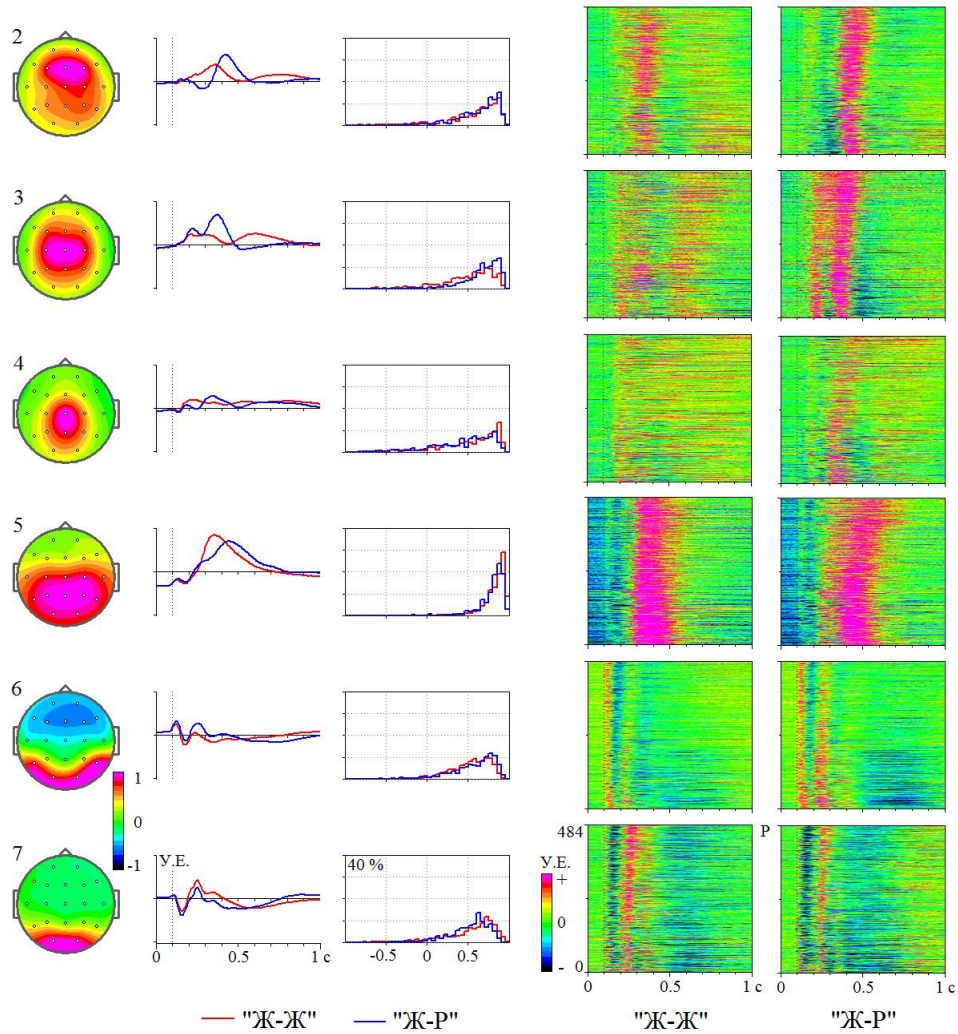


Рис. 69. Соответствие модели скрытых источников ПСС индивидуальным данным для пары условий «Ж-Ж» и «Ж-Р».

Источники ПСС соответствуют представленным на Рис. 62 Б. Слева направо: Топографии источников; Графики усредненных по группе испытуемых сигналов источников; Гистограммы распределения показателя r_j^k ; Диаграммы индивидуальных сигналов источников для условий «Ж-Ж» и «Ж-Р» соответственно. На графиках по оси абсцисс – время, по оси ординат – условные единицы. Момент включения стимула в начале координат, момент его выключения отмечен вертикальной пунктирной линией. На гистограммах по оси абсцисс – величина показателя r_j^k , по оси ординат – доля индивидуальных ПСС в процентах, для которых коэффициенты корреляции находились в заданном интервале значений. Шаг гистограммы – 0.05. На диаграммах по оси абсцисс – время, по оси ординат – порядковый номер испытуемого, цветом кодируется величина сигнала в условных единицах. Испытуемые отсортированы по возрасту. Нижняя граница диаграммы соответствует возрасту 17 лет, верхняя – 84 года.

На Рис. 69 видно, что среднее значение показателя r_j^k для всех случаев больше нуля, но меньше единицы. Гистограмма распределения показателя r_j^k относительно широкая, но при этом максимум гистограммы находится значительно ближе к единице, чем к нулю. Этот результат показывает, что форма индивидуальных сигналов похожа, но не идентична форме кривой усредненных по группе испытуемых сигналов. Вариабельность формы кривой от человека к человеку показана на диаграммах индивидуальных сигналов (см. Рис. 69), где можно видеть, что амплитуда и латентность некоторых пиков сигналов изменяется с возрастом. Причем вид зависимости формы сигналов от возраста различается от источника к источнику. Иными словами, это показывает, что при увеличении возраста свойства реактивности источников ПСС может изменяться различным образом. Наконец, еще одним возможным источником вариабельности индивидуальных сигналов источников является шум, то есть не синхронная по фазе со стимулом электрическая активность.

4.3.6 Оценка соответствия моделей скрытых источников ПСС различным множествам данных.

В исследованиях часто встречается задача, когда имеется несколько множеств данных $\{X\}^1, \{X\}^2, \dots, \{X\}^q$, полученных у различных групп испытуемых или в разных экспериментальных условиях, и при этом необходимо количественно сравнить свойства сигналов. Рассматриваемые модели скрытых источников ПСС могут быть эффективным подходом к решению таких задач. Но существует ряд ограничений. Так, если объемы выборок $\{X\}^1, \{X\}^2, \dots, \{X\}^q$ относительно небольшие, то будет невозможно получить оценку матрицы смешивания A с достаточной точностью хотя бы для одной из них. С другой стороны, далеко не всегда объединение всех множеств данных в одно и использование его для оценки матрицы

смешивания A является корректной процедурой, поскольку в этом случае замешивается несколько факторов, связанных с межсубъектной вариабельность ПСС и их зависимостью от вида деятельности и состояния человека. Что, в свою очередь, может приводить к качественно другой модели ПСС. Но если размер какого-либо множества данных достаточно большой, то для него имеется возможность получить оценку матрицы смешивания A . Тогда оценки сигналов для оставшихся множеств могут быть получены как $\hat{S}^q = A^+ X^q$, $q = 1, \dots, Q$. и можно провести сравнительный анализ этих сигналов.

К сожалению, даже в этом случае количественные сравнения сигналов не всегда является корректным, поскольку заранее неизвестно, действительно ли полученная для одного множества данных модель ПСС адекватно описывает сигналы в других условиях. И чтобы в этом убедиться, необходимо оценить соответствие модели ПСС этим множествам данных. Для этого могут быть использованы показатели SSE_I и SSE_{GA} (см. Раздел 3.11.4), позволяющие выявить ряд ситуации, когда модели ПСС описывает какое-либо множество данных неадекватно. Но следует иметь в виду, что показатели SSE_I и SSE_{GA} , и их среднеквадратичных отклонений могут зависеть от объема выборки. И такую зависимость необходимо заранее оценить. Чтобы это сделать, используя большой объем исходных данных, показатели SSE_I и SSE_{GA} вычислялись многократно для случайно выбранных подмножеств исходных данных различного размера, и были получены их математические ожидания и среднеквадратичные отклонения. Пример представлен на Рис. 70.

Анализ показал, что средние значения показателей SSE_I и SSE_{GA} , и их среднеквадратичные отклонения зависели не только от объема выборки, но и от ряда других факторов, таких как пара условий, для которой построена модель, число сигналов в модели M , референт, используемый для записи исходных ПСС, интервал времени и другие. Вследствие этого,

представленные графики не являются универсальными, и подобные оценки необходимо выполнять в каждом исследовании отдельно.

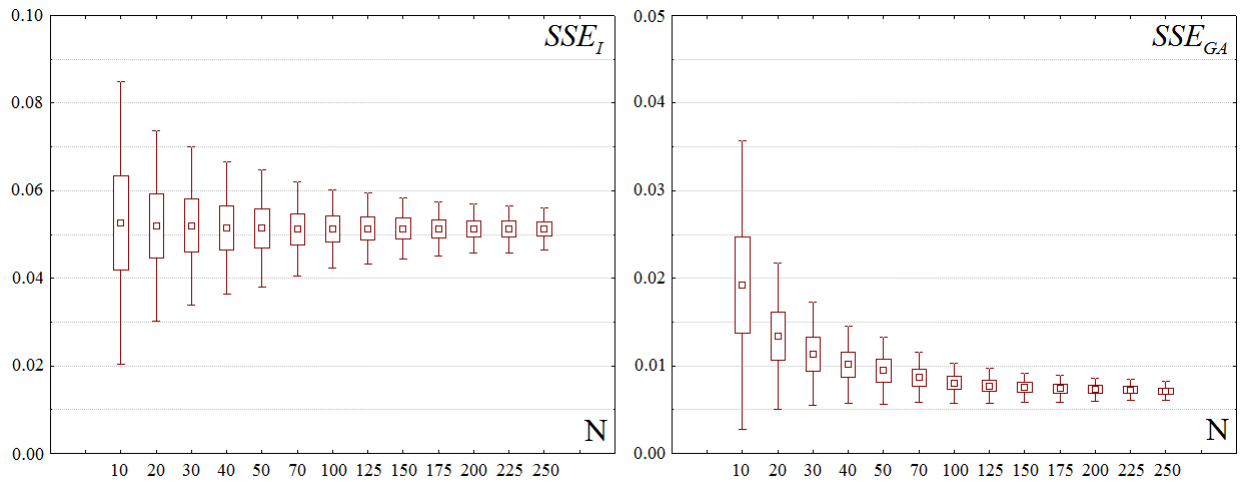


Рис. 70. Зависимость показателей SSE_I и SSE_{GA} от объема выборки N .

Оценки получены для пары условий «Ж-Ж» и «Ж-Р»; интервал времени 100-1000 мс после второго стимула; модель скрытых источников ПСС, представленная на Рис. 80 Е. ($M = 8$, средний референт). По оси абсцисс – объем выборки (размер подмножества исходных данных), по оси ординат – величина SSE_I и SSE_{GA} . На графиках маленький квадрат – средние значения, большой прямоугольник – средние значения плюс-минус среднеквадратичное отклонение, отрезки – средние значения плюс-минус три среднеквадратичных отклонения.

4.3.7 Исследование зависимости сигналов скрытых источников ПСС от вида выполняемой деятельности.

В этом разделе описывается пример использования модели скрытых источников ПСС для исследования зависимости реакций мозга от типа стимулов и вида выполняемого задания. В этих исследованиях использовались ПСС для тестов: «Тест 1», «Тест 2», «Тест 3» и «Тест 4» (см. Раздел 3.3). В первом случае, из всего множества ПСС (общего объема 597) были отобраны 40 записей, качество которых было удовлетворительным, а возраст испытуемых – соответствующим (от 17 до 30). Параметры ответной реакции испытуемых в этих тестах представлены в Таблице 25, а усредненные по группам ПСС на Рис. 71-72.

Таблица 25. Результаты выполнения тестов.

	Число испытуемых	Нажатие кнопки	Время реакции (мс)	Пропуск и (%)	Ложные тревоги (%)
«Тест 1»	40	правой рукой	344 ± 15	1.97	1.46
«Тест 2»	17	правой рукой	359 ± 18	2.59	0.88
«Тест 3»	27	правой рукой	341 ± 18	6.16	0.92
«Тест 4»	33	левой рукой	395 ± 18	3.31	-
		правой рукой	466 ± 21	6.04	-

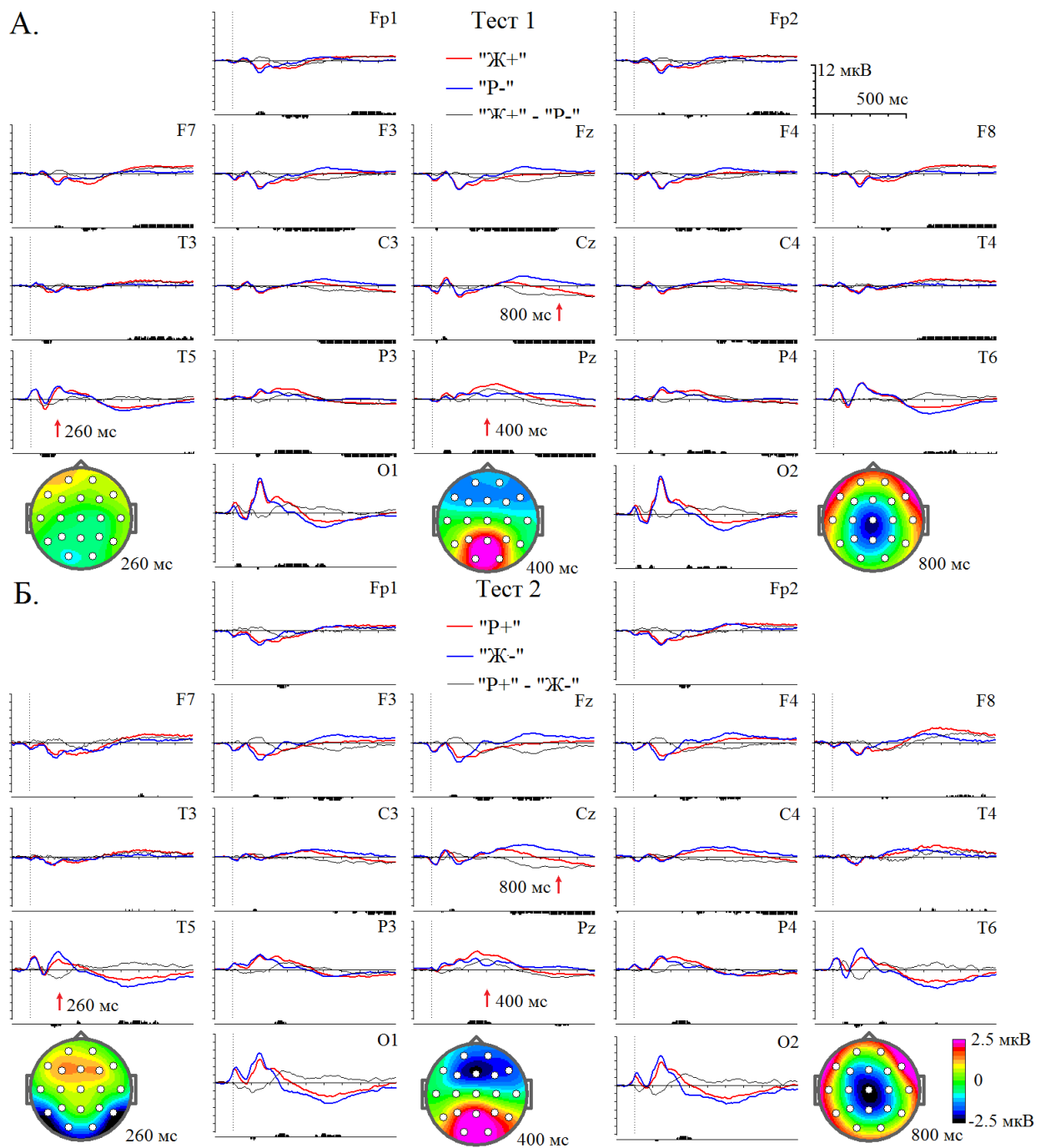


Рис. 71. ПСС после первого стимула в тестах: А. «Тест 1». Б. «Тест 2».

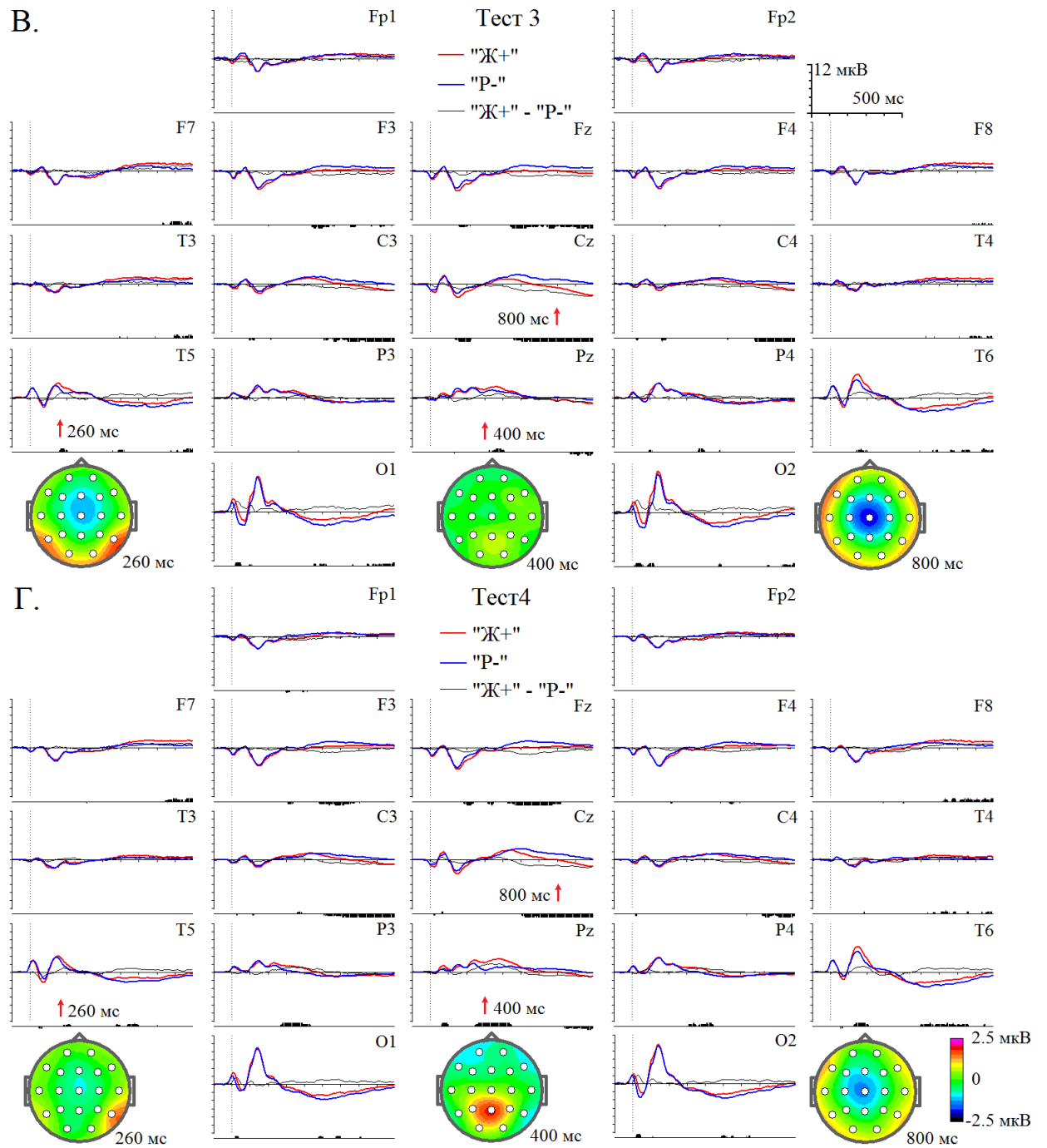


Рис. 71. (Продолжение) В. «Тест 3». Г. «Тест 4».

По оси абсцисс – время. По оси ординат – величина потенциала. Момент включения стимула в начале координат, выключения – отмечен вертикальной пунктирной линией. Вертикальными отрезками под графиками отмечены моменты времени, в которых наблюдались различия сигналов с уровнем значимости $p < 2.5 \times 10^{-4}$ – короткий, $p < 10^{-4}$ – средний и $p < 10^{-5}$ – длинный. На топограммах – распределение разностного потенциала для двух условий (разностная кривая) в моменты времени, указанные под ними.

Не останавливаясь на второстепенных деталях в контексте данного исследования, отметим только некоторые особенности. Во-первых,

пространственно-временная картина статистически значимых отклонений потенциалов друг от друга в различных пробах зависела от теста. Во-вторых, форма ПСС варьировала от одной группы испытуемых к другой даже в том случае, когда условия в тестах были идентичными (см. Рис 71). В-третьих, наблюдаемые в динамике ПСС эффекты перекрывались во времени и пространстве, и, по-видимому, в ряде случаев маскировали друг друга, что осложняло их идентификацию.

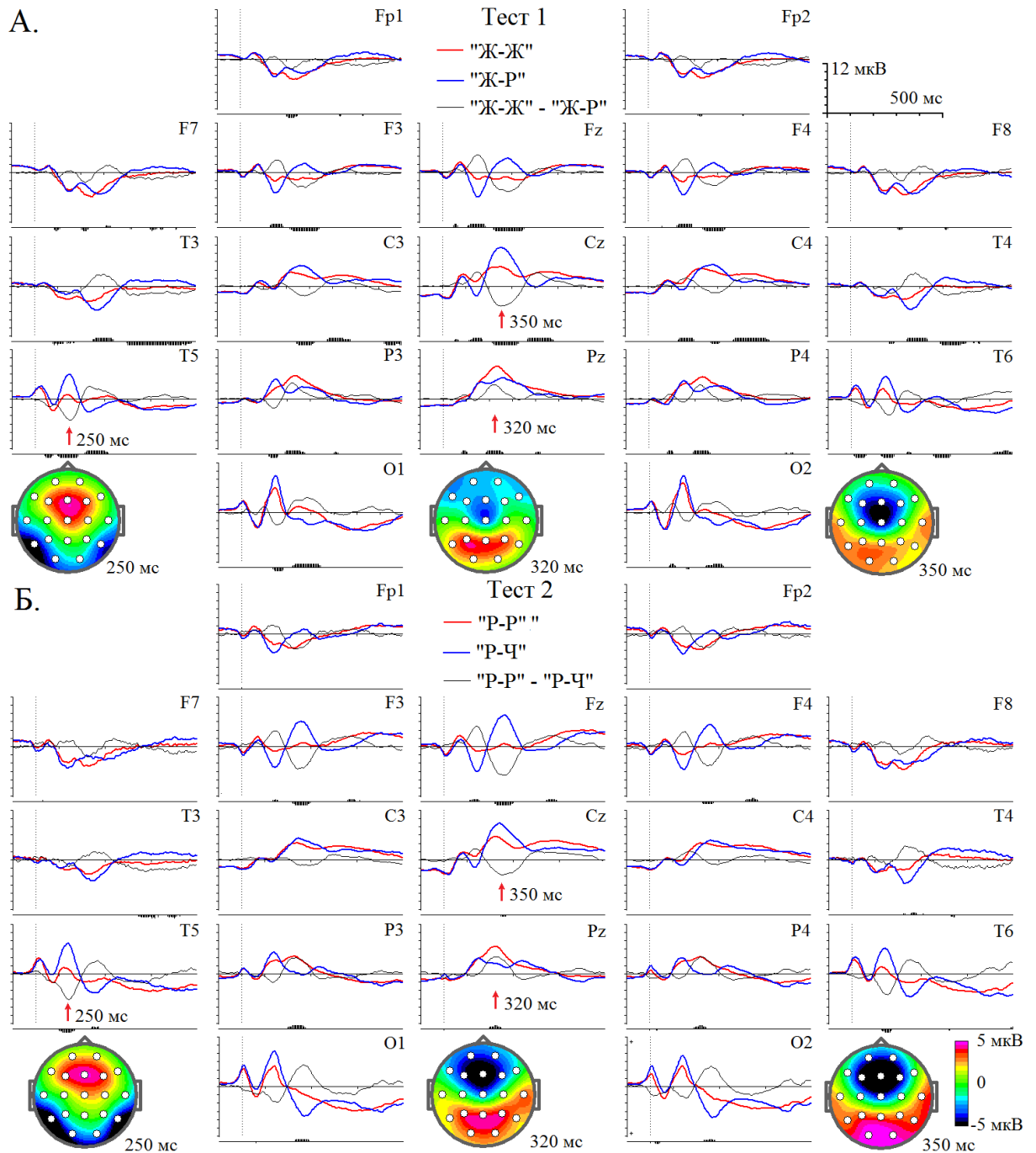


Рис. 72. ПСС после второго стимула в тестах: А. «Тест 1». Б. «Тест 2». Обозначения те же, что на Рис. 71.

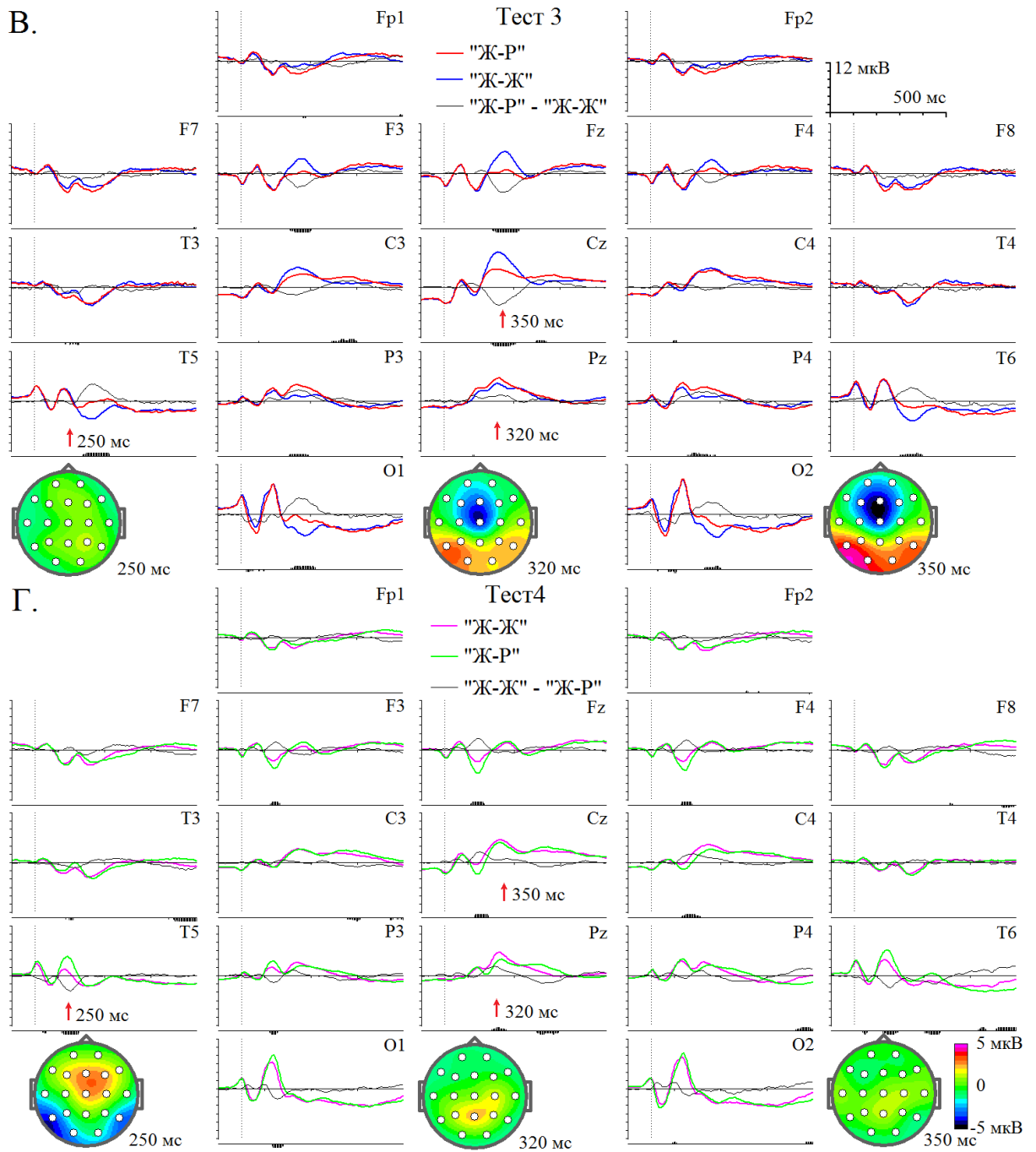


Рис. 72. (Продолжение) В. «Тест 3». Г. «Тест 4». Обозначения те же, что на Рис. 71.

Для дальнейшего исследования использовались модели скрытых источников ПСС, представленные на Рис. 61 Д. и на Рис. 63 Е.. Результаты анализа соответствия используемых моделей скрытых источников ПСС исходным данным представлены в Таблице 26. Полученные показатели SSE_I и SSE_{GA} сравнивались с рассчитанными ранее для различных объемов выборок (см. Раздел 4.3.6). В большинстве случаев различие полученных

показателей не превышало 3σ , за исключением одного, отмеченного символом «*». Но это различие было небольшим и составляло 0.02 и 0.01 (то есть 2% и 1%). Поэтому было принято, что в первом приближении модель удовлетворительно описывает данные.

Таблица 26. Соответствие моделей скрытых источников ПСС исходным данным, полученным в 4-х модификациях психологических тестов.

	Стимул 1, 100-1100 мс			Стимул 2, 100-1000 мс		
	SSE_I	SSE_{GA}	N	SSE_I	SSE_{GA}	N
«Тест 1»	0.041	0.009	40	0.046	0.010	40
«Тест 2»	0.041	0.014	17	0.051	0.022	17
«Тест 3»	0.049	0.016	27	0.059	0.018	27
«Тест 4»	0.064	0.019	33	0.075*	0.022*	33

Оценки сигналов источников были получены, используя формулу $\hat{S}^k = A^+ X^k$, для каждого испытуемого в отдельности и усреднены. Усредненные по группам испытуемых сигналы источников представлены на Рис. 73 и 74.

Сигналы источников № 2, №3 и №4 после первого стимула, по-видимому, не зависят от категории предъявляемых изображений (Рис. 73). Но такая зависимость наблюдалась в сигналах других источников.

Так, в сигналах источника № 6, как на Рис. 73, так и на Рис. 74 зависимость от типа стимула наблюдается в интервале, приблизительно, 100-200 мс. В частности, во всех случаях, когда сравниваются ситуации предъявления животных (пробы «Ж+» или «Ж-» на Рис. 73, и пробы «Ж-Ж» на Рис. 74) и растений (пробы «Р-» или «Р+» на Рис. 73, и пробы «Ж-Р» на Рис. 74) величина первого пика, наблюдаемого в указанном интервале, меньше в первом случае, чем во втором.

Подобное свойство, по-видимому, также характерно для сигналов источника № 5 на Рис. 74 для первого пика в интервале 120-160 мс, величина которого больше при предъявлении растений, по сравнению с животными.

Но данный эффект имеет низкую статистическую значимость, и его существование, по-видимому, еще предстоит подтвердить.

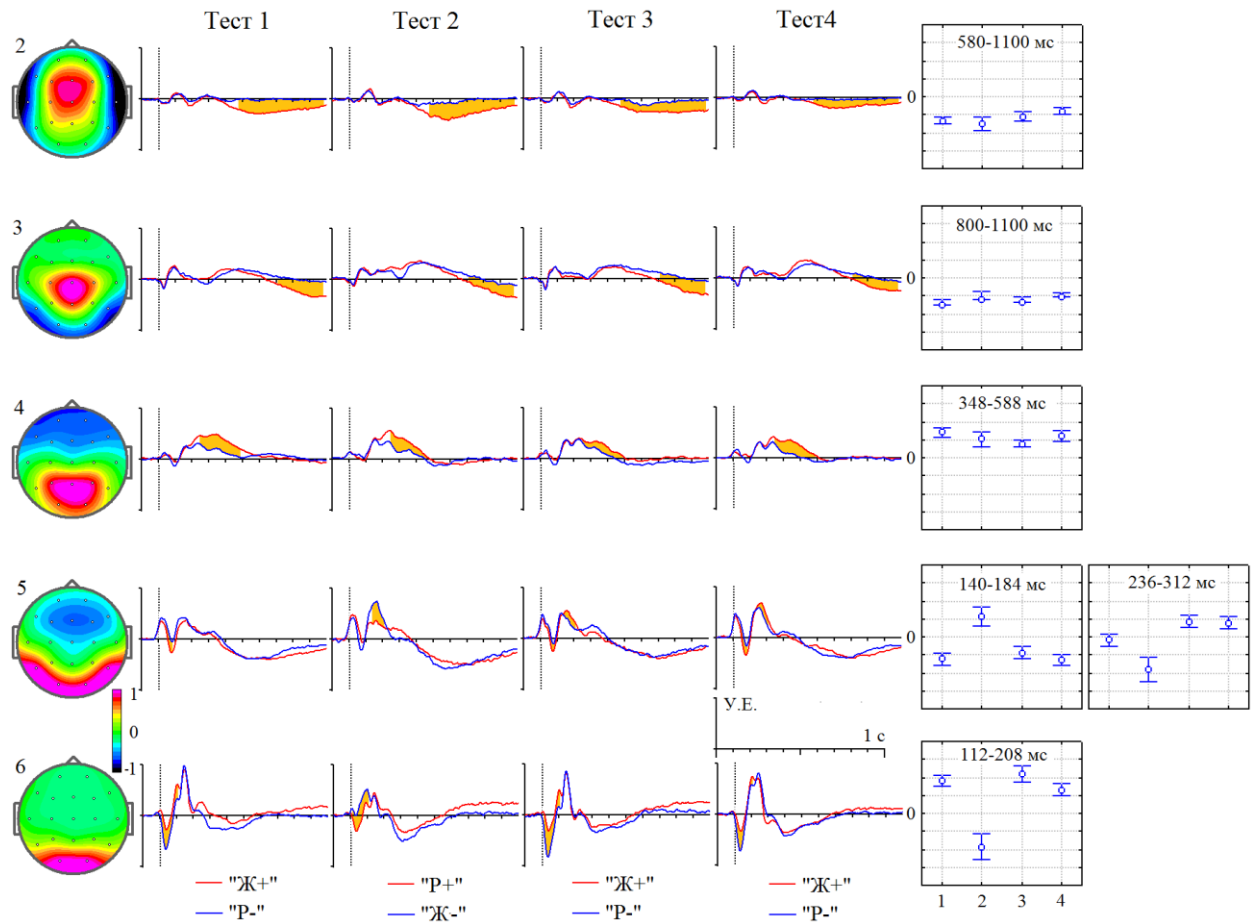


Рис. 73. Сигналы источников ПСС после первого стимула в 4-х модификациях GO/NOGO теста.

Источники ПСС и их нумерация соответствуют представленным на Рис. 61 Д. ($M=9$, средний референт). Слева от графиков – топографии источников. Справа – диаграммы средних значений и доверительных интервалов с надежностью 95% для разницы потенциалов между парами проб в указанном интервале времени. Цифры под диаграммами обозначают номер теста. На графиках по оси абсцисс – время, ординат – условные единицы. Момент включения стимула в начале координат, выключения – отмечен вертикальной пунктирной линией. Соответствие цвета линий и условий в тесте указано под графиками. Желтым цветом выделены интервалы времени, в которых наблюдались статистически значимые различия среднего потенциала $p^* < 0.01$ с учетом поправки Бонферрони ($p^* = p \times 44$).

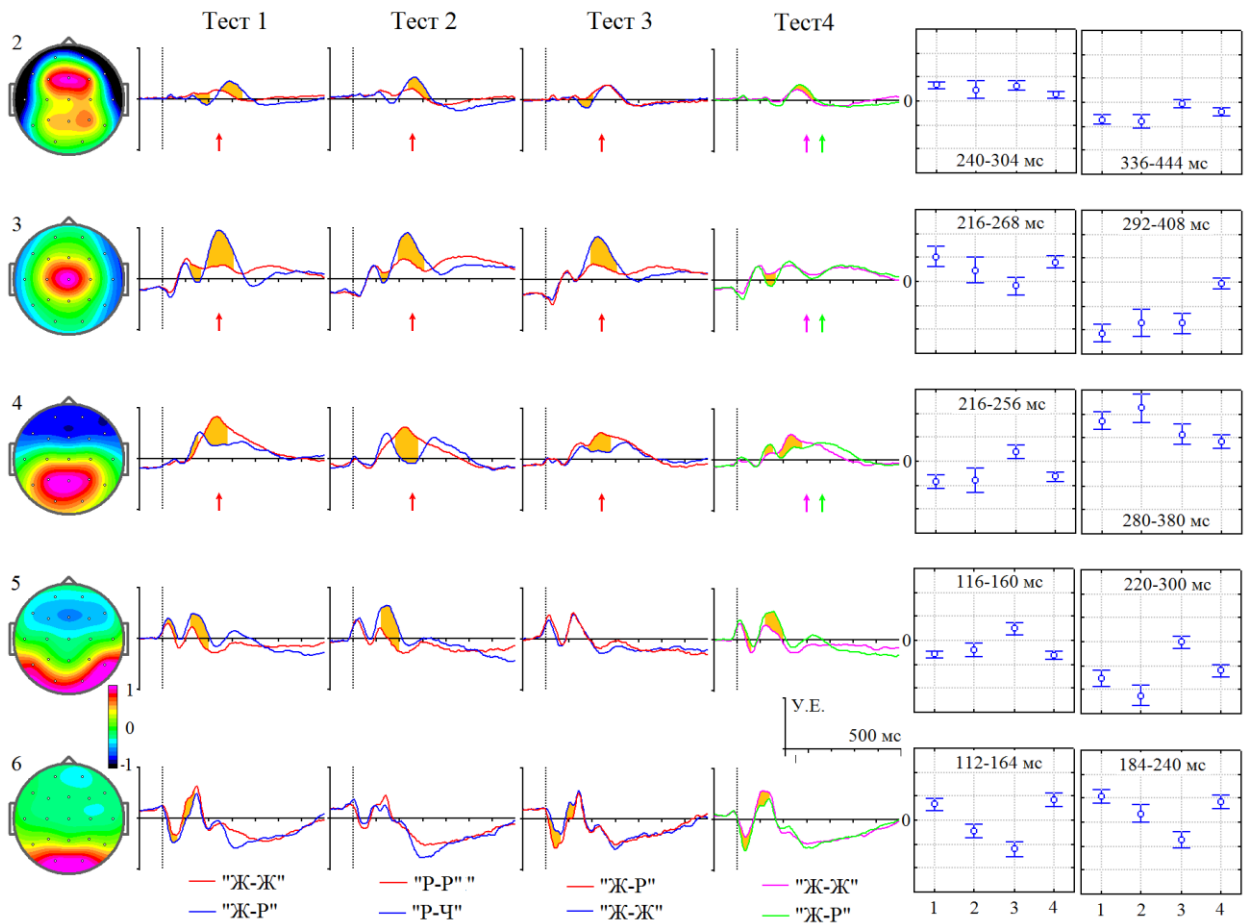


Рис. 74. Сигналы источников ПСС после второго стимула в 4-х модификациях GO/NOGO теста.

Источники ПСС соответствуют тем, которые представлены на Рис. 63 Е. ($M=8$, средний референт). Стрелками отмечено среднее время реакции. Цвет стрелок соответствует цвету проб. Остальные обозначения те же, что на Рис. 73.

Возможно, что второй пик, наблюдаемый в интервале, приблизительно, 140-180 мс в сигналах источника № 5 на Рис. 73 также чувствителен к типу предъявляемого стимула. Причем его величина больше в случае предъявления животного, по сравнению с растением. Но этот эффект также относительно слабый и имеет низкую статистическую значимость.

Другими свойствами обладает третий по порядку пик в интервале 220-300 мс в сигналах источника № 5 после второго стимула (Рис. 74). Его величина больше, если первый стимул в пробе не совпадает со вторым, независимо от того, было ли это изображение животным или растением. Но это наблюдается только в тестах «Тест 1», «Тест 2» и «Тест 4», когда после

пары совпадающих стимулов человек нажимает на кнопку. Если же ответная реакция человека следует после пары несовпадающих стимулов («Тест 3»), величина этого пика приблизительно одинакова для обоих типов проб. По-видимому, величина этого пика также зависит от типа предъявляемых стимулов. В частности, его величина больше, когда предъявляется изображение растения или человека, по сравнению с животным (см. Рис. 73 и Рис. 74). Но вид этой зависимости отличается от той, которая наблюдается для более ранних пиков в сигналах источников № 5 и № 6.

В интервале времени 200-300 мс после второго стимула также наблюдаются различия сигналов источников № 2 и № 3 (Рис. 74). Но величина различия сигналов этих источников по-разному зависит от выполняемого человеком теста. Так для источника № 3 это различие наименьшее в тесте «Тест 3», а для источника № 2 – в тесте «Тест 4».

Наконец, в сигналах источников № 2, № 3 и № 4 наблюдаются различия сигналов с большими латентными периодами: в интервалах, приблизительно 340-440 мс, 300-400 мс и 280-380 мс соответственно. Величина этих различий также зависела от выполняемого человеком задания. Но характер этой зависимости для каждого из источников был индивидуален (см. соответствующие диаграммы на Рис. 74).

В целом, сигналы большинства рассматриваемых источников ПСС обладают различной зависимостью от типа стимулов и вида выполняемого задания. Аналогичные свойства сигналов также могут наблюдаться в исходных ПСС (см. Рис. 71 и 72), но в ряде случаев они слабо выражены и имеют относительно низкую статистическую значимость.

4.3.8 Сигналы скрытых источников ПСС у здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ.

В данном исследовании было проведено сравнение сигналов скрытых источников ПСС в GO/NOGO тесте (Тест 1) у здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ. Группу здоровых составляли подходящие по возрасту (от

20 до 50 лет) испытуемые, всего 276 человек (см. Разделе 3.1.). Группа пациентов была разделена на три подгруппы (см. Разделе 3.1): с преимущественным нарушением внимания; с преобладанием гиперактивности/импульсивности; и объединенный тип, сочетающий нарушения внимания и гиперактивность/импульсивность. Также, группа пациентов была разделена на клиническую и субклиническую подгруппы. Результаты сравнения ПСС и сигналов скрытых источников ПСС не выявили статистически значимых различий между этими подгруппами. Поэтому для дальнейшего анализа эти подгруппы были объединены. Параметры ответной реакции этих испытуемых и пациентов с СНВГ представлены в Таблице 27.

Таблица 27. Результаты выполнения теста.

	Число испытуемых	Время реакции мс	Пропуски %	Ложные тревоги %
Здоровые испытуемые	276	398 ± 16	1.43	0.68
Пациенты с СНВГ	96	423 ± 21	4.80	0.66

Для исследования использовалось 9 различных моделей ПСС. Для пары условий «Ж+» и «Р-» использовались 2 модели, представленные на Рис. 60 Б. и Рис. 61 Д.. Для пары условий «Ж-Ж» и «Ж-Р» – 3 модели, показанные на Рис. 62 В. и Г., и Рис. 63 Е.. Наконец, для пары условий «Р-Р» и «Р-Ч» – 4 модели: Рис. 64 А. и Б., и Рис. 65 А. и Б. Анализ соответствия моделям данных был проведен аналогично (см. Раздел 4.3.7). Все модели удовлетворительно соответствовали данным. Визуальный анализ показал, что форма сигналов источников была приблизительно одинакова у двух групп испытуемых, а различалась только величина некоторых пиков.

Сравнение сигналов у здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ для пары условий «Р-Р» и «Р-Ч» не выявило статистически значимых различий.

Для проб «Ж-Ж» и «Ж-Р» наиболее выраженные различия сигналов были получены при использовании модели ПСС, представленной на Рис. 62 В ($M = 14$, референт – объединенные ушные электроды). Сигналы этих

источников представлены на Рис. 75. Сигналы остальных источников мало отличались, и были, практически, идентичны.

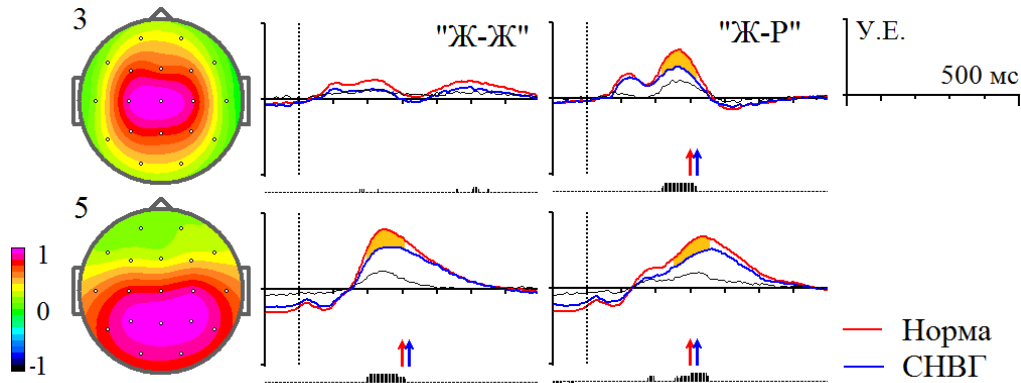


Рис. 75. Сигналы источников ПСС в GO/NOGO тесте после второго стимула для пары условий «Ж-Ж» и «Ж-Р» у здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ.

Источники ПСС и их нумерация соответствуют представленным на Рис. 62 В. ($M = 14$, референт – объединенные ушные электроды). Слева – топографии источников, в центре – колонка графиков сигналов для условия «Ж-Ж», справа – для «Ж-Р». Линии красного цвета – здоровые испытуемые, синего – пациенты с СНВГ. По оси абсцисс – время, по оси ординат – условные единицы. Момент включения стимула в начале координат, выключения – отмечен вертикальной пунктирной линией. Желтым цветом выделены интервалы времени, в которых наблюдались статистически значимые различия среднего потенциала $p < 10^{-5}$. Вертикальные отрезки под графиками – статистическая значимость различия сигналов: $p < 2.5 \times 10^{-4}$ – короткий, $p < 10^{-4}$ – средний и $p < 10^{-5}$ – длинный. Стрелками отмечено среднее время реакции. Цвет стрелок соответствует группе испытуемых.

На этом рисунке, что величина позднего пика в сигнале источника № 5 меньше у пациентов с СНВГ, по сравнению со здоровыми испытуемыми. Причем этот эффект наблюдается как в пробах «Ж-Ж», так и в пробах «Ж-Р». Эти различия наиболее выражены в интервалах времени 300-400 мс и 360-450 мс соответственно, а их статистическая значимость очень высокая: $t = 20.1$, $p < 10^{-5}$ и $t = 14.2$, $p < 10^{-5}$ соответственно. Также наблюдается различие величины позднего пика в сигнале источника № 3 в пробах «Ж-Р», который меньше у пациентов с СНВГ. Это различие наиболее выражено в интервале времени 320-420 мс, $t = 13.8$, $p < 10^{-5}$.

Для проб «Ж+» и «Р-» статистически значимые различия сигналов были получены при использовании модели скрытых источников ПСС, представленной на Рис. 60 Б. ($M=14$, референт – объединенные ушные электроды). Статистически значимые различия сигналов у пациентов с СНВГ по сравнению со здоровыми испытуемыми наблюдались только в сигналах одного источника (см. Рис 76). Это различие наиболее выражено в интервале времени 800-1100 мс, $t = 8.6$, $p < 10^{-5}$. Форма сигналов других источников была приблизительно одинакова у двух групп испытуемых.

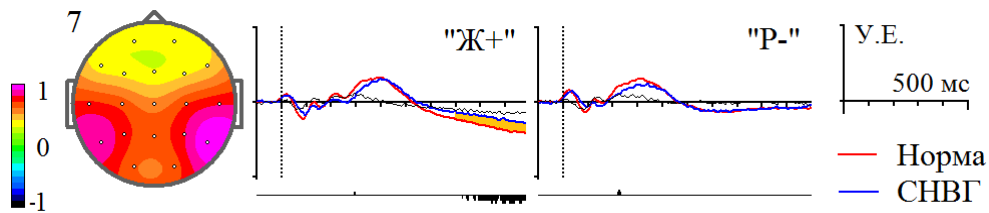


Рис. 76. Сигналы источников ПСС в GO/NOGO тесте после первого стимула для пары условий «Ж+» и «Р-» у здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ.

Источники ПСС и их нумерация соответствуют тем, которые представлены на Рис. 60 Б. ($M=14$, референт – объединенные ушные электроды). Б. Остальные обозначения те же, что на Рис. 75.

5 Обсуждение.

5.1 Скрытых источников ЭЭГ.

5.1.1 Интерпретация сигналов скрытых источников ЭЭГ.

В соответствии с традиционным подходом (см., например, Makeig, Onton, 2012), предполагается, что некоторое подмножество скрытых источников ЭЭГ имеет отношение к хорошо известным сигналам, которые имеют мозговое происхождение. В качестве возможных кандидатов рассматриваются такие феномены, как затылочный альфа-ритм, мю-ритм, лобно-срединный тета-ритм и другие. Оставшееся подмножество источников связывают либо с артефактами физиологического происхождения, такими как электроокулограммой, электромиограммой и другими, либо с внешними помехами и шумами. Такой подход имеет существенные ограничения.

Так, например, источники, имеющие максимумы на топографиях вблизи электродов С3 и С4 (Рис. 10, источники № 9 и № 11), часто связывают с мю-ритмом. И, действительно, в сигналах таких источников у некоторых испытуемых иногда наблюдаются осцилляции, которые по форме похожи на мю-ритм. Но у многих других испытуемых подобные осцилляции вообще не наблюдаются как в исходной ЭЭГ, так и в сигналах этих источников. И трудно быть уверенным, что эти источники имеют отношение к мю-ритму.

Также, большие сложности возникают при попытке связать какой-либо один источник с затылочным альфа-ритмом. Например, при закрывании глаз мощность сигналов в диапазоне 8-13 Гц увеличивается, по крайней мере, у 8-ми источников (см. Рис. 30). Аналогично, при предъявлении зрительных стимулов наблюдается уменьшение мощности сигналов в диапазоне альфа-ритма у 7-ми источников, локализованных в задних областях мозга (см. Рис. 38 А.). Хотя эти эффекты наиболее выражены в сигналах источников № 18 и № 19, весьма вероятно, что затылочный альфа-ритм является достаточно сложным и гетерогенным феноменом.

Ряд сигналов источников, локализованных в передних областях мозга, вообще, трудно связать с какими-либо известными феноменами ЭЭГ, поскольку свойства реактивности этих зон мозга относительно мало изучены.

С другой стороны, связь некоторых источников с артефактами также неоднозначна. Например, можно предположить, что в соответствии с формой топографии и сигнала источник № 1 на Рис. 11 А., Б. или Д. имеют отношение к артефактам морганий. Но в период между морганиями в сигнале этого источника наблюдаются осцилляции. Мало вероятно, что они имеют отношения к морганиям, и, следовательно, исключение этого источника является необоснованным, и будет приводить к потере данных.

Рассмотрим альтернативный подход к интерпретации сигналов скрытых источников. В соответствии моделью $gICA$ электрический потенциал, регистрируемый с помощью электрода, расположенного на поверхности головы, представляет собой взвешенную сумму сигналов от нескольких источников. Топографии большинства источников относительно локальны (см. Рис. 10-12). Такие источники оказывают относительно большое влияние на электрический потенциал только одного электрода. Причем, в соответствии с результатами локализации, генераторы этих сигналов находятся в окрестности электродов (Рис. 20). Также в моделях $gICA$ существуют один или два источника, например, источник № 5 в моделях $gICA^I$, $gICA^{IV}$, $gICA^V$ и $gICA^{VI}$, и источники № 1 и №5 в моделях $gICA^{II}$ и $gICA^{III}$, топографии которых пространственно широко распределены (см. Таблице 17). Эти источники значительно влияют на электрический потенциал сразу нескольких электродов.

Свойства плотности источников тока (CSD) и сигналов скрытых источников ЭЭГ с относительно локальными топографиями приблизительно подобны (см. Рис. 30, 40-42). Поэтому логично предположить, что сигналы этих источников соответствуют некоторой локальной электрической активности, которая генерируется в областях мозга, расположенных вблизи электродов. Причем, такая активность разных областей мозга взаимно

коррелированна относительно слабо (см. Рис. 23, 31 и Раздел 4.2.5). Другие источники с пространственно широко распределенными топографиями, по-видимому, моделируют другую составляющую электрической активности, которая относительно сильно коррелированна в пределах всего мозга.

При преобразовании исходной ЭЭГ в сигналы скрытых источников ЭЭГ исключения артефактов не выполняется. Как следствие, эти сигналы могут включать в себя как электрическую активность нейронных сетей мозга, так и артефакты, такие как ЭОГ, ЭМГ и другие. Поэтому при интерпретации особенностей сигналов скрытых источников ЭЭГ необходимо помнить, что некоторые эффекты могут быть обусловлены наличием артефактов.

В целом, подходы к интерпретации феноменов, наблюдаемых в исходной ЭЭГ, плотности источников тока и сигналов скрытых источников ЭЭГ в значительной степени подобны. Но в последнем случае, необходимо помнить, что эти сигналы слабо взаимно коррелированы и в зависимости от формы топографий их источников описывают качественно разные составляющие электрической активности мозга.

5.1.2 Ограничения групповой модели скрытых источников ЭЭГ.

Ряд косвенных наблюдений указывает на то, что модель скрытых источников ЭЭГ является относительно грубым приближением. И основное ограничение заключается в том, что число источников в модели *gICA* не может превышать число электродов: $M \leq N$. Рассмотрим эти наблюдения:

1. Как правило, теоретические информационные критерии AIC, KIC и MDL, а также Байесовский информационный критерий BIC являются монотонно убывающими функциями от числа источников (см. Раздел 4.1.3). Поскольку эти функции не имеют локальных минимумов, это показывает только то, что число независимых факторов, влияющих на исходную ЭЭГ, может быть больше или равно числу электродов, то есть $M \geq N$. То есть, возможно, что число сигналов превышает число электродов.

2. Несмотря на то, что при вычислении матрицы смешивания A использовались огромные массивы данных, надежность этой оценки не достигает максимально возможных значений (см. Таблицу 8). Такое поведение алгоритма может наблюдаться, если целевая функция имеет один плохо выраженный локальный минимум, или у нее их несколько. Эта ситуация возможна при низком соотношении сигнал-шум, или когда модель недостаточно точно описывает данные. Учитывая относительно слабое влияние шумов усилителей на оценку матрицы смешивания (см. Раздел 4.1.6), второе предположение кажется более вероятным.

3. Хотя взаимная зависимость сигналов скрытых источников ЭЭГ небольшая, но она значительно отличается от нуля даже в том случае, когда обучающая и тестовая выборки совпадают (см. Таблицу 13 и Рис. 22.) Но это не является следствием недостатка алгоритма, поскольку при использовании синтезированных данных величина взаимной зависимости сигналов значительно ниже (Anemuller, et al., 2003). Эти факты указывают на то, что модель $gICA$ не очень точно описывает данные.

4. Подобно тому, как это было описано для моделей $iICA$ (Onton, Makeig, 2006, Makeig, Onton, 2012, Delorme, et al., 2012), большинство топографий источников в моделях $gICA$ имеют относительно простую пространственную структуру, имеют единственный локальный максимум (см. Рис. 10-12) и могут быть достаточно точно аппроксимированы точечным диполем (см. Таблицу 12). Но в некоторых моделях $gICA$ наблюдаются источники, у которых топографии антисимметричны относительно срединной линии мозга (Рис. 11 А., Б., Д. Е, Рис. 12 Б., Д. и Е). В Разделе 4.1.5 показано, что при снижении размерности также наблюдаются источники с антисимметричными топографиями. Поэтому логично предположить, что появление источников с такими топографиями связано с особенностями использованного алгоритма оценки матрицы смешивания в случае, когда $M > N$.

5. Как правило, модели $gICA$ имеют один или два источника с пространственно широко распределенными топографиями. Другие

источники имеют топографии с одним относительно локальным максимумом. Было бы логично предположить, что относительно локальная активность должна существовать для всех зон мозга, расположенных вблизи электродов. Тогда, если учитывать также существование, по крайней мере, одного источника, описывающего активность, относительно сильно коррелированную по всему мозгу, реальное число источников должно быть больше числа электродов. По-видимому, в описанных моделях *gICA* локальная активность зон мозга, расположенных вблизи электрода Fz, поглощается одним или двумя источниками с пространственно широко распределенными топографиями и не доступна для анализа.

6. В Разделе 4.1.12 было показано, что в среднем топографии источников в моделях *iICA* и *gICA* немного отличаются: У большинства источников в моделях *gICA* топографии пространственно менее распределены, чем в моделях *iICA*. Но у небольшого числа источников: один или два, это соотношение обратное. С другой стороны, существование источников с пространственно распределенными топографиями, по-видимому, закономерно, и не является побочным эффектом обработки, поскольку наличие взаимная зависимость сигналов характерно для всех пар электродов (см. Рис. 7), хотя ее величина в ряде случаев относительно небольшая. Возможно, что различие между моделями *gICA* и *iICA* объясняется тем, что фактическое число скрытых источников превосходит число электродов. При этом модели *iICA* описывают только «локальные» составляющие активности, но в них не выделяются источники, ответственные за небольшую взаимную зависимость сигналов ЭЭГ между всеми парами электродов. При этом мощность сигналов последних перераспределяется между другими источниками. Напротив, в случае *gICA* выделяются источники, описывающие небольшую взаимную зависимость сигналов ЭЭГ между всеми парами электродов. Но поскольку $M > N$, этих источников включает в себя некоторую часть «локальной» активности.

К сожалению, все перечисленные наблюдения не являются прямыми доказательствами. И чтобы прояснить этот вопрос, необходимо провести анализ ЭЭГ, для записи которой использовалось большее число электродов.

Необходимо отметить еще одно ограничение использования моделей *gICA*. В ряде случаев необходимо оценить асимметрию свойств сигналов относительно срединной линии мозга. Такая задача возникает при исследовании различных латерализованных феноменов (см. Раздел 2.2.2.7). Но модели *gICA* не пригодны для решения таких задачи, поскольку сигналы источников можно оценить только с точностью до произвольного масштабирующего множителя.

5.1.3 Локализация скрытых источников ЭЭГ.

Для оценки пространственных координат скрытых источников ЭЭГ необходимо решить, так называемую, обратную задачу. При этом в качестве входных данных используются оценки топографий источников – столбцы матрицы смешивания A . Эти столбцы состоят из N элементов, где N – число электродов. Поскольку N много меньше числа потенциальных источников сигналов в мозге, такая задача является некорректно поставленной и не имеет единственного решения. Поэтому при решении задачи локализации источников трудно быть уверенным в том, что полученные оценки их координат являются несмещенными.

В Разделе 4.1.10 было показано, что топографии большинства скрытых источников ЭЭГ с высокой точностью моделируются эквивалентными точечными диполями. В то же время для многих источников эквивалентные точечные диполи находились вне мозга. По-видимому, такие результаты обусловлены следующими факторами. Во-первых, эквивалентный точечный диполь является слишком грубым приближением, например, для источников № 5, № 15 и № 18 на Рис. 10 Б. или Рис. 20. Во-вторых, ошибка может возникать благодаря краевым эффектам, если реальные мозговые источники

находятся вблизи границы электродной сетки, например, источники № 1, № 2, № 18 и № 19 на Рис. 10 Б. или Рис. 20. В-третьих, некоторые источники могут иметь слишком большой эксцентриситет за счет того, что оценки их топографий искажены влиянием ЭМГ, например, источники № 1, № 2, № 4, № 6, № 8 и № 12 на Рис. 10 Б. или Рис. 20.

Результаты локализации, полученные с помощью метода sLORETA, выглядят вполне правдоподобно, по крайней мере, для большинства источников с относительно локальными топографиями (см. Рис. 20). Эти источники были пространственно распределенными, но захватывали ограниченную область пространства, которая располагалась вблизи электродов, соответствующих максимумам на топографиях.

В то же время при локализации источников, имеющих пространственно широко распределенные топографии, необходимо иметь в виду известные ограничения метода sLORETA (см. Раздел 2.5.4). Учитывая это, к результатам локализации источников, имеющих пространственно широко распределенные топографии, следует относиться с осторожностью. В частности, было показано (см. Рис. 21), что для таких источников может наблюдаться сразу несколько локальных максимумов мощности плотности токов по sLORETA, расположенных в различных зонах мозга. В подобных случаях существует потенциальная возможность, что для таких источников, результаты локализации с помощью sLORETA дают смещенные оценки.

5.1.4 Зависимость сигналов скрытых источников ЭЭГ от состояния и вида деятельности.

5.1.4.1 Спектры мощности ЭЭГ при открытых и закрытых глазах.

Сравнительный анализ различий спектральной мощности сигналов ЭЭГ, плотности источников тока (CSD) и скрытых источников ЭЭГ в состояниях «Глаза открыты» (ГО) и «Глаза закрыты» (ГЗ), что результаты не противоречат друг другу (см. Раздел 4.2.1., Рис. 30). Так, наиболее

выраженное увеличение спектральной мощности α диапазоне в состоянии «ГЗ» наблюдается в сигналах ЭЭГ и CSD, соответствующих затылочным электродам. Аналогичное явление наблюдается в сигналах скрытых источников ЭЭГ, локализованных в задних областях мозга, и оно, по-видимому, связано с затылочным альфа-ритмом. Поскольку этот эффект наблюдается одновременно в сигналах нескольких скрытых источников ЭЭГ, можно заключить, что затылочный альфа-ритм является достаточно сложным и гетерогенным феноменом. Этот вывод подтверждается результатами ранее опубликованных исследований (Tenke, Kayser, 2005), в которых с помощью анализа главных компонент было выделено несколько факторов, описывающих дисперсию спектральной мощности в α диапазоне.

Заметное увеличение спектральной мощности в α диапазоне в состоянии «ГЗ» наблюдается также в сигналах источника № 5 для модели $gICA^I$ (Рис. 30 В.) и № 1 для модели $gICA^{II}$ (Рис. 30 Г.). Возможно, этот эффект также имеет отношение к затылочному альфа-ритму. Но, к сожалению, его происхождение недостаточно понятно. Одним из возможных объяснений является то, что некоторые источники затылочного альфа-ритма расположены относительно недалеко от мочек ушей, и их сигналы влияют на электрический потенциал, регистрируемый референтными электродами. Возможно также, что этот эффект возникает вследствие объемной проводимости мозга, за счет которой сигналы от источников затылочного альфа-ритма влияют на все электроды, расположенные на поверхности кожи головы. Хотя, теоретически, влияние объемной проводимости мозга может быть, по крайней мере, частично компенсировано с помощью разложения исходных сигналов ЭЭГ на независимые компоненты, фактически этого не происходит из-за ограниченного числа использованных электродов. Наконец, в недавно проведенных исследованиях (Geller, et al., 2014), в которых с помощью субдуральных и вживленных электродов регистрировалась электрокортикограмма, было показано, что при закрывании глаз наблюдается увеличение спектральной мощности осцилляций в α диапазоне в затылочных,

теменных и височных областях коры, включая гиппокамп, но не наблюдается в лобных. Но вследствие методических сложностей, в этих исследованиях отсутствовала возможность регистрации электрической активности медиальной и орбитофронтальной коры мозга. Поэтому не исключена возможность, что в этих отделах при закрывании глаз также может увеличиваться спектральная мощность в α диапазоне. Тогда возможно, что эффекты, наблюдаемые в сигналах источников № 5 в модели $gICA^I$ и № 1 в модели $gICA^{II}$, действительно отражает особенности электрической активности глубоко расположенных областей коры. Но чтобы прояснить этот вопрос, необходимо проведение дополнительных исследований.

Отметим также, что различие спектральной мощности сигналов этих источников в состояниях «ГЗ» и «ГО» наблюдается в широкой полосе частот, включая δ , θ , α и β диапазоны (см. Рис. 30). Модуляции различных ритмов ЭЭГ в δ , θ , и β диапазонах, наблюдаемые при закрывании глаз, описаны достаточно давно (Chapman, et al., 1962, Glass, Kwiatkowski, 1970, Härdle, et al., 1984). Но, к сожалению, детальному исследованию этих эффектов посвящено относительно немного работ (Barry, et al., 2007, 2009, Li, et al., 2009, Данько, Бойцова, 2010, Бойцова, Данько, 2011, Данько, и др. 2011б, Geller, et al., 2014). Высказывались предположения, что данные явления, возможно, связаны с особенностями организации зрительной системы (Geller, et al., 2014) или имеют отношение к механизмам внимания (Данько, Бойцова, 2010). Но, по-видимому, мозговые механизмы этих феноменов и их функциональное значение еще предстоит определить.

Различия спектральной мощности в состояниях «ГЗ» и «ГО» также бы выявлены в β_2 диапазоне в лобных и височных отделах. Причем они наблюдались только в спектрах мощности CSD и сигналов скрытых источников ЭЭГ, но не исходной ЭЭГ. По-видимому, данное явление связано с различным уровнем мышечной активности в состояниях «ГЗ» и «ГО», и, следовательно, является электромиографическим артефактом. В то же время,

эти результаты показывают, что первые два метода анализа более чувствительны для выявления локальных эффектов.

Рассматривая форму топографий скрытых источников ЭЭГ, можно предположить, что объемная проводимость мозга является одним из основных факторов, лежащих в основе взаимной зависимости сигналов ЭЭГ. Кроме того, спектры мощности CSD (Рис. 30 Б.) и сигналов скрытых источников ЭЭГ (Рис. 30 В. и Г.) в значительной степени подобны, что подтверждает это предположение. Но между CSD и сигналами моделей *gICA* также существуют различия. В частности, преобразование ЭЭГ в CSD приводит к частичной потере данных, поскольку при вычислении поверхностного Лапласиана происходит подавление составляющей сигнала, которая медленно изменяется в пространстве (Hjorth, 1980). Вследствие этого, хорошо выраженные различия в спектральной мощности сигналов источника №5 в модели *gICA*^I (Рис. 30 В.) и № 1 в модели *gICA*^{II} (Рис. 30 Г.) практически не наблюдаются на соответствующих графиках спектров CSD (см. Рис. 30 Б.). Кроме того, различается величина взаимной зависимости CSD и сигналов скрытых источников ЭЭГ, причем первая больше, чем вторая (см. Рис. 31).

5.1.4.2 Спектры мощности ЭЭГ у здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ.

Одним из широко известных и часто обсуждаемых в литературе феноменов является тот факт, что у детей и подростков с СНВГ, по сравнению со здоровыми испытуемыми, мощность сигналов ЭЭГ повышенная в θ диапазоне и понижена в β (Chabot, Serfontein, 1996, Clarke, et al., 2002, Barry, et al., 2003). При интерпретации этого феномена традиционно предполагается, что повышенная мощность сигналов ЭЭГ в θ диапазоне отражает снижение активности коры головного мозга (Chabot, Serfontein, 1996, Clarke, et al., 1998, Lazzaro, et al., 1998, El-Sayed et al., 2002).

Исследования спектральной мощности фоновой ЭЭГ также неоднократно проводились у взрослых пациентов с СНВГ (см. Таблицу 28).

Таблица 28. Выявленные отличия спектральной мощности ЭЭГ у пациентов с СНВГ от здоровых испытуемых.

Источник	(а) Референт; (б) Критерий исключения ЭОГ. (в) Параметры вычисления спектров	Испытуемые: объемы выборки	Состояние, задание	Локализация	Δ	⊕	A	B
Bresnahan, et al., 1999	(а) Объединенные уши. (б) ± 100 мкВ (в) 2 с; NE ≥ 15	СНВГ, Норма: Дети: 25, 25, Подростки: 25, 25, Взрослые: 25, 25.	ГО, смотреть на монитор	Fz, Cz, Pz	\uparrow^{***} Во всех, но Pz больше	\uparrow^{***} Во всех, но Pz больше	—	—
Bresnahan, Barry, 2002	(а) Объединенные уши. (б) ± 100 μ V (в) 2 с; NE ≥ 15	СНВГ, Не СНВГ, Норма: 50, 50, 50	ГО, смотреть на монитор	Fz, Cz, Pz	\uparrow^* Во всех, но Fz больше	\uparrow^{***} Во всех	\uparrow^* Во всех, но Pz больше	\uparrow^{***} Pz
Bresnahan, et al., 2006	(а) Объединенные уши. (б) ± 100 мкВ (в) 2 с; NE ≥ 15	СНВГ, Норма: 50, 50	ГО, смотреть на монитор	Fz, Cz, Pz	\uparrow^* Во всех	\uparrow^{***} Во всех	—	—

Примечание: \uparrow^* , \uparrow^{**} и \uparrow^{***} – больше у пациентов с СНВГ на уровне статистической значимости $p < 0.05$, $p < 0.01$ и $p < 0.001$ соответственно; \downarrow^* , \downarrow^{**} и \downarrow^{***} – меньше у пациентов с СНВГ. “(в) Параметры вычисления спектров” включают в себя (1) – Длительность эпохи; (2) – Минимальное число усредненных эпох (NE).

Таблица 28. (Продолжение)

<p>Hermens, et al., 2004</p>	<p>(а) Объединенные уши. (б) Коррекция ЭОГ (в) 2 с; NE = 60</p>	<p>СНВГ, Норма: Мужчины: 21, 21, Женщины: 14, 14</p>	<p>ГЗ, просто сидеть</p>	<p>Fz, Cz, Pz Спереди, Сзади</p>	<p>↑* ↑*</p>	<p>↑*, только мужчины Во всех ↑*, только мужчины Во всех</p>	<p>—</p>	<p>↓* Pz ↓** Сзади</p>
<p>Koehler, et al., 2009</p>	<p>(а) Средний референт (б) ± 100 мкВ (в) 2 с; NE ≥ 40;</p>	<p>СНВГ, Норма: 34, 34</p>	<p>ГЗ, глазами не двигать.</p>	<p>Спереди, Посредине, Сзади</p>	<p>—</p>	<p>↑* Сзади</p>	<p>↑** Сзади</p>	<p>—</p>
<p>Loo, et al., 2009</p>	<p>(а) Объединенные уши. (б) Визуально. (в) 1 с; не сообщается</p>	<p>СНВГ, Норма: 38, 42</p>	<p>ГО, не сообщается ГЗ, не сообщается</p>	<p>Лобные, Теменные</p>	<p>—</p>	<p>—</p>	<p>↓** Лобные</p>	<p>↑* Во всех</p>
<p>Liechti, et al., 2013</p>	<p>(а) Объединенные уши или средний референт. (б) ± 50 мкВ или Коррекция ЭОГ. (в) 2 с; NE ≥ 20</p>	<p>СНВГ, Норма: 32, 30</p>	<p>ГО, смотреть на монитор ГЗ, глазами не двигать.</p>	<p>Fz, Cz, Pz</p>	<p>—</p>	<p>—</p>	<p>—</p>	<p>—</p>

Результаты этих исследований во многом противоречивы. Например, в некоторых работах сообщается, что мощность сигналов фоновой ЭЭГ у пациентов с СНВГ в θ диапазоне повышена (Bresnahan, et al., 1999, 2006, Bresnahan, Barry, 2002, Hermens, et al., 2004, Koehler, et al., 2009). В последующих работах подобные свойства не были выявлены (Loo, et al., 2009, Liechti, et al., 2013). Аналогичная картина наблюдается и для сигналов ЭЭГ в δ , α и β диапазонах. Такое разнообразие наблюдений можно объяснить различными причинами: особенностями использованных методов анализа сигналов, тонкими различиями в критериях отбора групп здоровых испытуемых и пациентов и другими. Но подобная картина также может являться следствием статистических ошибок первого рода (ложноположительных тревог), если статистические сравнения выполняются многократно, размер эффекта небольшой и статистическая значимость различий низкая ($p < 0.05$ или $p < 0.01$). Причем, именно эту ситуацию иллюстрируется с помощью Таблицы 20.

Одним из факторов, уменьшающих размер эффекта различий, может являться то, что особенности локальной электрической активности коры мозга маскируются сигналами от соседних зон, распространяющимся по объемному проводнику. Если это предположение справедливо, то при использовании CSD и моделей *gICA* размер эффекта может увеличиться.

Сравнительный анализ спектральной плотности исходной ЭЭГ, CSD и сигналов моделей *gICA* подтвердил это предположение (см. Рис. 32 и 33). А результаты этих исследований показали, что у пациентов с СНВГ, прежде всего, понижен уровень «локальной» составляющей электрической активности коры головного мозга. Причины этого явления и его нейрофизиологические механизмы, в настоящее время неизвестны. Но можно предположить, что уровень «локальной» составляющей электрической активности коры головного мозга связан с ее функциональным состоянием.

Величина этого эффекта зависела от многих факторов: локализации электродов или источников, диапазона частот, а также от того, в каком состоянии находился человек: были ли у него глаза открыты или закрыты. Такие нестабильные, зависящие от состояния человека показатели достаточно сложно для классификации здоровых испытуемых и пациентов с СНВГ. Но для сигналов источника № 10 различия спектральной мощности в диапазоне частот 1.5-20 Гц наблюдались как при открытых, так и при закрытых глазах. Аналогично, для CSD подобное «стабильное» различие спектральной плотности наблюдалось для электрода Fz. Использование метода sLORETA показало, что источник № 10 локализован в области, расположенной вблизи срединной линии мозга, которая захватывает поля Бродмана 4, 5, 6 и 8, причем максимум находится в поле 6. С другой стороны, источник радиальной составляющей тока для электрода Fz, по-видимому, находится в пределах поля Бродмана 8. Поскольку предполагается, что, по крайней мере, некоторые из этих областей являются элементами системы, обеспечивающей механизмы внимания (di Michele, et al., 2005), возможно, что снижение активности этих зон у пациентов с СНВГ может оказаться подходящим биомаркером этого заболевания.

5.1.4.3 Динамика спектральной плотности ЭЭГ в GO/NOGO тесте.

Результаты анализа связанных с событиями изменений спектральной плотности ЭЭГ были представлены в Разделе 4.2.4. Сравнительный анализ спектральной плотности сигналов ЭЭГ, CSD и скрытых источников ЭЭГ (см. Рис. 35, 36 и 40-42), показал, что результаты не противоречат друг другу. Также этот анализ показал, что динамика спектральной плотности CSD и сигналов скрытых источников в значительной степени подобна, но не идентична. И, по-видимому, использование этих двух методов позволяет получить дополнительную информацию. В частности, анализ CSD позволяет лучше оценить динамику локальной электрической активности в области электрода Fz. Напротив, зональные особенности эффектов, наблюдаемых в

динамике спектральной плотности сигналов скрытых источников ЭЭГ, имеющих локальные топографии, более выражены, по сравнению с тем случаем, когда применялся анализ CSD.

Результаты этих исследований также показали, что после предъявления стимулов и при выполнении испытуемыми ответной реакции наблюдаются изменения спектральной плотности ЭЭГ во всех исследуемых диапазонах частот: θ , α и β . Причем пространственная локализация, величина и временная динамика этих изменений зависит как от диапазона частот, так и от вида ответной реакции (см. Рис. 37-39). В то же время необходимо отметить, что не все из наблюдаемых в динамике спектральной плотности ЭЭГ эффектов имеют однозначную интерпретацию.

5.1.4.3.1 θ диапазон.

В θ диапазоне в течение первых 600 мс после предъявления стимула наблюдается значительное увеличение спектральной мощности, величина и временная динамика которого зависят от вида деятельности (см. Рис. 34 А.). В этом же временном интервале также наблюдается увеличение фазовой синхронизации осцилляций с моментом предъявления стимула (см. Рис. 34 Б.). Но также в сигналах от тех же электродов наблюдаются ПСС (см. 51 А.), у которых характерные времена изменения электрического потенциала соответствуют θ диапазону, а их форма также зависит от вида деятельности. Вычитание усредненных ПСС из эпох ЭЭГ, соответствующих единичным пробам, приводит к значительному уменьшению величины эффектов, наблюдаемых в динамике спектральной мощности (см. Рис. 34 В.), а фазовая синхронизация осцилляций практически исчезает (см. Рис. 34 Г.).

Одна из возможных интерпретаций описанных выше наблюдений (Kalcher, Pfurtscheller, 1995) заключается в том, что увеличение спектральной мощности ЭЭГ в θ диапазоне рассматривается в виде суммы двух составляющих. Первая из них, так называемая, вызванная электрическая активность, связана со стимулом по фазе (phase-locked) и может быть

приблизительно описана с помощью ПСС. Вторая – так называемая, индуцированная электрическая активность, не связана со стимулом по фазе (nonphase-locked). Причем предполагается, что амплитуда индуцированной электрической активности изменяется в результате предъявления стимулов или выполнения каких-либо действий, тогда как фаза колебаний не меняется и является случайной по отношению к стимулу.

Хотя такое представление имеет право на существование, на практике достаточно сложно выделить индуцированную электрическую активность в θ диапазоне. Чтобы это можно было бы сделать, необходимо иметь оценки ПСС для каждой единичной пробы. Но форма ПСС в единичных пробах значительно искажена, поскольку на них за счет суперпозиции электрических полей накладывается спонтанная ЭЭГ. Вследствие этого, форма ПСС в единичных пробах, как правило, неизвестна. Оценка форму ПСС выполняется путем усреднения электрических потенциалов по пробам. Но хорошо известно, что форма ПСС варьирует от пробы к пробе. Поэтому такая оценка является приблизительной, и ее вычитание из эпох ЭЭГ, соответствующих единичным пробам, приводит лишь к частичному подавлению ПСС. Оставшаяся после вычитания составляющая ПСС будет накладываться на индуцированную активность, что в свою очередь будет приводить к увеличению спектральной плотности. При этом если латентность ПСС варьирует от пробы к пробе, то эта оставшаяся после вычитания составляющая может иметь случайную по отношению к стимулу фазу. Отсюда следует, что в наблюдаемые увеличения спектральной мощности ЭЭГ в θ диапазоне, полученные в том случае, когда усредненные ПСС вычитались из эпох ЭЭГ, соответствующих единичным пробам (см. Рис. 34 В.), вносит вклад как вызванная, так и индуцированная активность. Причем величины этих вкладов неизвестны. И даже более того, вполне возможно, что в данном интервале времени индуцированная активность вообще отсутствует, и наблюдаемые увеличения спектральной мощности ЭЭГ в θ диапазоне отражают особенности вызванной активности.

В альтернативном подходе, который мог бы быть использован для интерпретации особенностей динамики спектральной мощности в θ диапазоне, постулируется, что ПСС не являются аддитивной составляющей, накладывающейся на спонтанную ЭЭГ. Напротив, предполагается, что стимул непосредственно воздействует на осцилляции электрического потенциала, изменяя фазу их колебаний (Sayers, 1974, Basar, 1980, Makeig, et al., 2002, Penny, et al., 2002, Rizzuto, et al., 2003, Klimesch, et al., 2004, Gruber, Muller, 2005, Hanslmayr, et al., 2007), и, следовательно, ПСС являются результатом реорганизации спонтанной ЭЭГ. Из этих предположений следует, что связанные с событиями изменения спектральной мощности следует рассматривать как целое, и их разделение на две составляющие неоправданно. А для того чтобы охарактеризовать особенности этого процесса, необходимо оценить как мощность осцилляций, но и их фазу.

К сожалению, этот подход имеет ограничения. Во-первых, однозначно не доказана справедливость предположений, лежащих в его основе (см. Bastiaansen, et al., 2012 для обзора). Во-вторых, существующие методы анализа динамики спектральной мощности и фазы осцилляций имеют низкое временное разрешение. И это ограничение является, по-видимому, принципиальным, поскольку невозможно оценить величину мощности и фазу осцилляций для мгновенных значений потенциалов, и необходим анализ сигналов в течение интервала времени с длительностью порядка периода колебаний, то есть порядка 200 мс для θ диапазона.

С другой стороны, реорганизация спонтанной ЭЭГ, вызываемая каким-либо событием, может рассматриваться как переходной процесс. И этот процесс полностью характеризуется динамикой электрического потенциала в течение некоторого интервала времени. В идеальном случае, когда переходной процесс протекает одинаково от пробы к пробе, техника когерентного синхронного накопления, используемая для вычисления ПСС, не будет приводить к смещенным оценкам. В том же случае, когда параметры переходного процесса варьируют от пробы к пробе, будет

наблюдается увеличение ширины и снижение амплитуды его полувольт. Многочисленные исследования ПСС показали, что даже если существует такая нестабильность переходного процесса, то ее влияние относительно небольшое (см. Раздел 2.2.1). И, следовательно, усредненные по пробам ПСС являются вполне адекватной, хотя и приближенной, характеристикой данного переходного процесса.

Суммируя вышесказанное, может быть сделан вывод, что динамика спектральной плотности в θ диапазоне является очень грубой характеристикой переходного процесса, наблюдаемого в ЭЭГ после предъявления стимула. Кроме того, зависимость спектральной плотности от вида предъявляемых стимулов и выполняемой ответной реакции не имеет однозначной интерпретации, и может быть связана как с изменением амплитуды осцилляций в θ диапазоне, так и с трансформацией формы ПСС. Но данное ограничение относится только к тем экспериментальным парадигмам и тем интервалам времени, в которых выявляются ПСС, длительность полувольт которых соответствует θ диапазону.

5.1.4.3.2 α диапазон.

Описанная в предыдущем разделе проблема, по-видимому, свойственна и для динамики спектральной плотности в α диапазоне (см. Рис. 34). Но длительность интервала времени, в котором наблюдается влияние вызванной, связанной со стимулом по фазе, активности, значительно меньше: порядка 200-300 мс. Более того, на графиках динамики спектральной плотности в α диапазоне не наблюдается увеличения мощности сигналов в течение первых 200-300 мс, в том случае, когда в пробах предъявляются зрительные стимулы (см. Рис. 38 А. и Б.). Если же в пробах предъявляется слуховой стимул, то в течение первых 200 мс в сигналах отдельных электродов или источников (Рис. 38 В.) можно видеть кратковременное увеличение мощности сигналов в α диапазоне. Но величина, и, главное, продолжительность этого эффекта относительно невелика. Поэтому можно

принять, что в данном случае вызванная, связанная со стимулом по фазе, активность оказывает относительно малое влияние на оценки спектральной плотности индуцированной активности.

Согласно традиционному подходу, уменьшение спектральной плотности в α диапазоне мощности – так называемая, связанная с событиями десинхронизация (Event Related Desynchronization или ERD) может рассматриваться в качестве показателя увеличения возбудимости или активации областей коры головного мозга, в которых она наблюдается (Pfurtscheller, Lopes da Silva, 1999b, Lopes da Silva, 2006, Pfurtscheller, 2001, 2006). Напротив, увеличение спектральной плотности в этом диапазоне – так называемая, связанная с событиями синхронизация (Event Related Synchronization или ERS) является индексом снижения активности соответствующих областей мозга. Высказывалась гипотеза, что это торможение вызвано эндогенными нисходящими процессами (Klimesch, et al., 2007). Но следует подчеркнуть, что это правило не является универсальным, и из него могут быть исключения (см. Pfurtscheller, 2006), например, в том случае, когда человек находится в коматозном состоянии.

Данная интерпретация является обобщением многочисленных наблюдений динамики спектральной мощности ЭЭГ, регистрируемой на скальпе, при выполнении человеком различных видов деятельности (см. Pfurtscheller, Lopes da Silva, Pfurtscheller, 2006 для обзора). Кроме того, в основе этого предположения лежат результаты классических исследований нейронных механизмов таламо-кортикальной системы (см. Steriade, Llinas, 1988, Steriade, 1990, 2005), в которых, в частности, показано, что таламо-кортикальные нейроны могут генерировать потенциалы действия в двух качественно различных режимах: тонический и пачечный режимы разрядов. Первый из них наблюдается при нормальном уровне поляризации мембраны клеток, а второй – при ее гиперполяризации. Причем, генерация осцилляций электрического потенциала в α диапазоне наблюдается при пачечном режиме разрядов (подробнее см. Раздел 2.1.3). Показано (Steriade, Llinas, 1988), что

при относительно слабой, околопороговой стимуляции таламо-кортикальные нейроны, находящиеся в тоническом режиме, обладают большей возбудимостью, то есть чаще генерируют потенциалы действий. Поэтому предполагается, что в этом состоянии нейронные сети находятся на более высоком уровне активации.

Этот подход оказался весьма популярным и оказал значительное влияние на направления исследований электрической активности головного мозга. Тем не менее, необходимо отметить, что такая интерпретация имеет ряд противоречий. Во-первых, в классических исследованиях изучались клеточные механизмы генерации сонных веретен. Но сонные веретена наблюдаются во время сна, тогда как большинство исследований динамики спектральной плотности в α диапазоне были выполнены в состоянии бодрствования. Во-вторых, в недавно опубликованных работах (Hughes, et al., 2004, Hughes, Crunelli, 2005b, Hughes, Crunelli, 2007, Hughes, et al., 2008, Lorincz, et al., 2008, 2009b, Hughes, et al., 2011b) показано, что в основе клеточных механизмов генерации альфа- и мю- ритмов могут лежать свойства некоторой популяции таламо-кортикальных нейронов. Эти нейроны генерируют высокопороговые всплески, которые наблюдаются не при гиперполяризации, а при относительной деполяризации мембраны. И, следовательно, если эти нейроны находятся в режиме генерации высокопороговых всплесков, то они могут обладать большей возбудимостью при околопороговой стимуляции.

Для интерпретации динамики спектральной плотности в α диапазоне может быть использован другой подход (Sherman, 2001, Sherman, Guillery, 2002, 2006), в котором также рассматриваются два режима разрядов таламо-кортикальных нейронов. Но в этом случае принимаются во внимание результаты исследований, в которых было показано (Sherman, 2001), что при надпороговой стимуляции возбудимость таламо-кортикальных нейронов остается приблизительно одинаковой в обоих режимах. А различие заключается в том, что в тоническом режиме разрядов, таламо-кортикальные

нейроны обладают более линейной передаточной характеристикой, и, соответственно, передают информацию с меньшими искажениями. Напротив, в пачечном режиме разрядов передаточная характеристика таламо-кортикальных нейронов нелинейная, и относительно небольшие изменения величины сигнала на их входах приводят к значительным изменениям на выходе. Поэтому предполагается, что тонический режим используется для детального анализа информации, а пачечный режим больше подходит для детектирования стимулов. И в этом случае реакции десинхронизации и синхронизации альфа-ритма, по-видимому, отражают процессы переключения от одного режима обработки информации к другому.

Хотя в описанных подходах к интерпретации динамики спектральной плотности ЭЭГ в α диапазоне внимание обращается на различные аспекты работы нейронных сетей, они, по-видимому, не противоречат друг другу, поскольку детальный анализ информации может происходить при повышенном уровне активности, а детектирование стимулов – при пониженном. Так что, возможно, что это всего лишь разные стороны одной и той же медали.

Основываясь на этих теоретических предпосылках, рассмотрим более подробно динамику спектральной плотности в α диапазоне при выполнении человеком GO/NOGO теста. Картина изменения мощности сигналов ЭЭГ, показанная на Рис. 38, является достаточно сложной. Тем не менее, если исключить компоненты реакций, которые, возможно, связаны с движениями глаз, то можно выделить несколько составляющих динамики спектральной плотности, которые показаны на Рис. 77.

Составляющая «С1» (Рис. 77) наблюдается как после первого, так и после второго стимулов во всех пробах теста, и она наиболее выражена в затылочных областях коры (см. Рис. 38). По-видимому, эта составляющая описывает хорошо известную реакцию десинхронизации затылочного альфа-ритма, которая развивается в ответ на предъявление зрительного стимула

(Pfurtscheller, 1977, Aranibar, Pfurtscheller, 1978, Pfurtscheller, Berghold, 1989, Pfurtscheller, Klimesch, 1990, Pfurtscheller, et al., 1994).

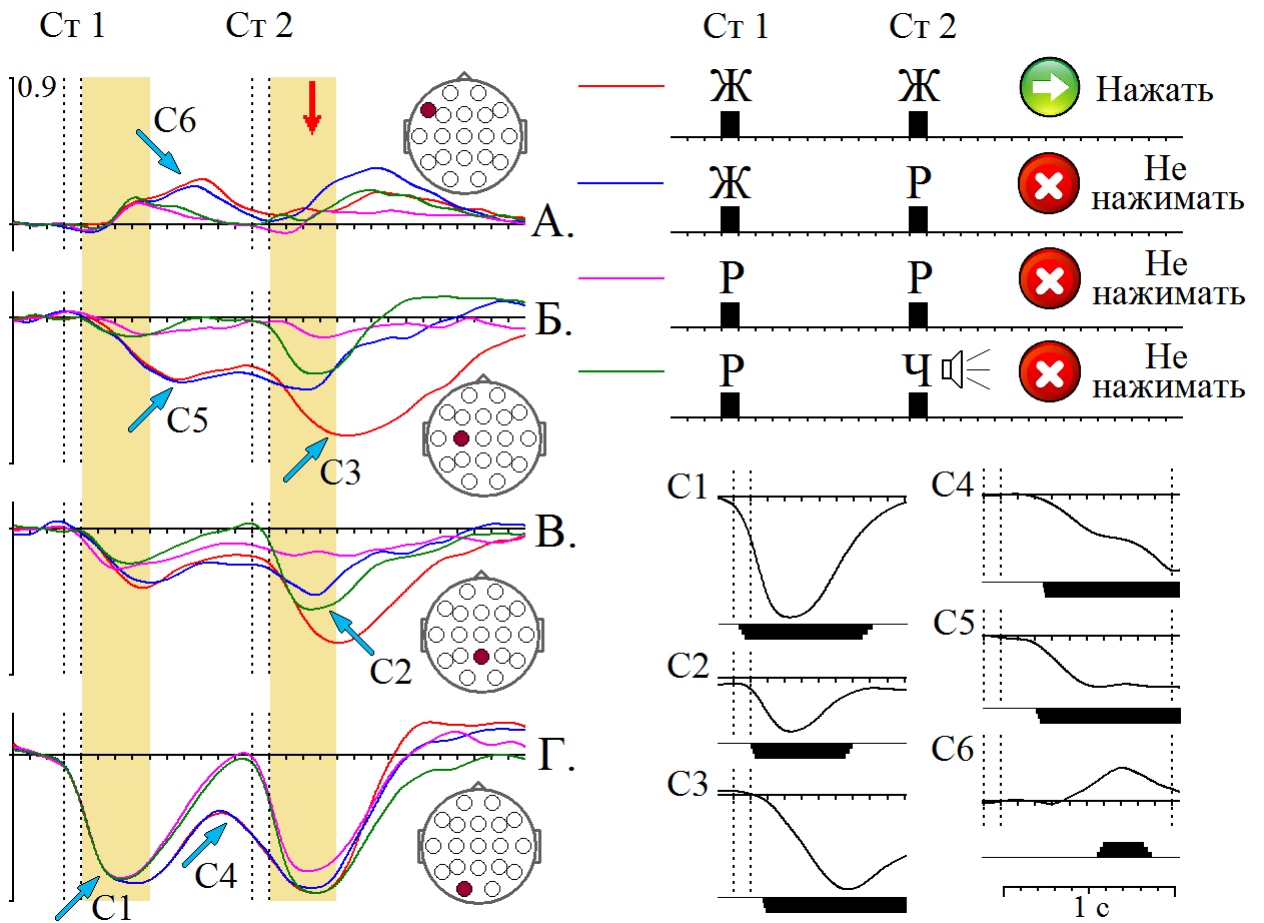


Рис. 77. Составляющие индуцированной активности ЭЭГ в α диапазоне, наблюдаемые в GO/NOGO тесте.

Слева – графики динамики спектральной плотности, построенные для модели *gICA*. По оси абсцисс – время, по оси ординат – нормированное отклонение мощности сигнала от ее среднего значения в интервале времени перед первым стимулом. Вертикальные пунктирные линии – моменты включения и выключения стимулов. Красная стрелка – среднее время реакции в go-пробах. Закрашенные красным цветом кружки на диаграммах топографически соответствуют источникам в модели *gICA*, для которых построены графики. Справа внизу – графики составляющих динамики спектральной плотности. С1 – динамика спектральной плотности после первого стимула для условия «Р-». Остальные – разностные кривые динамика спектральной плотности в пробах: С2 – «РЧ» - «РР», С3 – «ЖЖ» - «ЖР», С4, С5 и С6 – «Ж+» - «Р-». Вертикальные отрезки под графиками – статистическая значимость эффектов: $p < 10^{-4}$ – короткий, $p < 10^{-5}$ – средний и $p < 10^{-6}$ – длинный. Пояснения в тексте.

Составляющая «С2» (Рис. 77) описывает различия динамики спектральной плотности в пробах «Р-Ч» и «Р-Р» после второго стимула (Рис. 38 В.). Эта составляющая наблюдается только в пробах «Р-Ч» после второго стимула, и на разностных кривых этот эффект наиболее выражен не в затылочных, а в теменных областях. Кроме того, по сравнению с реакцией десинхронизации затылочного альфа-ритма (Составляющая «С1») различия в динамике спектральной плотности в пробах «Р-Ч» и «Р-Р» начинаются приблизительно на 100 мс позже и заканчиваются приблизительно на 200-300 мс раньше. Перечисленные факты показывают, что Составляющая «С1» и Составляющая «С2» отражают протекание различных процессов.

Существует, по крайней мере, два фактора, которые могли бы быть связаны с более мощной десинхронизацией альфа-ритма в пробах «Р-Ч». Во-первых, в пробах «Р-Р» предъявляются картинки с изображениями растений, а в пробах «Р-Ч» на втором месте – с изображениями людей. Во-вторых, в пробах «Р-Ч» одновременно предъявляются как зрительные, так и слуховые стимулы, тогда как в пробах «Р-Р» – только зрительные. Рассмотрим эти факторы более подробно.

Изображения растений и людей относятся к различным категориям, и, теоретически, этот фактор может оказывать влияние на электрическую активность мозга, в частности, на величину десинхронизации альфа-ритма (см. для обзора Klimesch, 1997, 1997, 2011, 2012, Klimesch, et al., 2011). Кроме того, после первого стимула в пробах «Ж+» и «Р-» в теменных областях также наблюдается небольшое различие в динамике спектральной плотности (Рис. 38 А.): десинхронизация альфа-ритма больше в том случае, когда предъявлялись изображения животных. С другой стороны, категория изображений, которые использовались в качестве первого стимула, была значимой для человека, поскольку она определяла последующее ответное действие. Напротив, в пробах «Р-Р» и «Р-Ч» после второго стимула от испытуемого не требовалось никакой ответной реакции, и, следовательно, категория предъявляемых изображений могла вообще игнорироваться,

поскольку была незначима для испытуемого. Кроме того, если сравнить различия в динамике спектральной плотности в пробах «Ж+» и «Р-» после первого стимула и в пробах «Р-Р» и «Р-Ч» после второго, то можно видеть, что в первом случае они значительно меньше и начинаются приблизительно на 100 мс позже. Маловероятно, что такой фактор, как категория изображений, может оказывать такое мощное и более раннее влияние на величину десинхронизации альфа-ритма в том случае, когда он не значим для человека. Тем не менее, необходима дополнительная экспериментальная проверка для подтверждения этих предположений.

С другой стороны, в пробах «Р-Ч» дополнительно предъявляются слуховые стимулы. Может ли это приводить к увеличению величины десинхронизации альфа-ритма в теменных областях? Ответить на этот вопрос достаточно сложно, поскольку связанные с событиями изменения мощности ЭЭГ в α диапазоне, вызываемые слуховыми стимулами, пока еще мало изучены. В серии работ (Krause, et al., 1994, 1995, 1996, 1997, 1999, 2001, Karrasch, et al., 2001, Pesonen, et al., 2006) исследовались особенности реакций синхронизации и десинхронизации альфа-ритма, вызываемые предъявлением речевых стимулов. Как отмечают авторы (Krause, 2006), в этих реакциях скорее отражается протекание процессов, которые связаны с вниманием и памятью, но не с восприятием слуховых стимулов самих по себе. И этот вывод подтверждается рядом других работ (Mazaheri, Picton, 2005, Shahin, et al., 2009, Hartmann, et al., 2012, Strauss, et al., 2014). Тем не менее, результаты некоторых работ показывают, что с помощью МЭГ (Tavabi, et al., 2011b, Weisz, et al., 2011), вживленных электродов (Weisz, et al., 2011) или специальных методов анализа ЭЭГ (Weisz, et al., 2011) может быть зарегистрировано уменьшение мощности осцилляций электрического потенциала в слуховой коре, которое вызывается предъявлением слуховых стимулов. Также была описана относительно небольшая по величине (около 10-15%) реакция десинхронизации альфа-ритма в центральных, теменных и затылочных областях, которая наблюдается после предъявления

стандартного стимула в слуховом oddball тесте (Sutoh, et al., 2000, Yordanova, et al., 2001) и отсутствует при пассивном восприятии звуков (Yordanova, et al., 2001). Относительно небольшая десинхронизация альфа-ритма в теменных областях также наблюдается в слуховой трехстимульной oddball парадигме на предъявление необычных стимулов (Kayser, et al., 2014). Наконец, было показано, что десинхронизация альфа-ритма в лобных центральных и теменных областях наблюдается при слуховом предъявлении собственного имени испытуемого (Holler, et al., 2011, Ruby, et al., 2013). Причем в последнем случае, как полагают авторы (Ruby, et al., 2013), эта реакция десинхронизации альфа-ритма связана с ориентировочной реакцией на собственное имя. В целом, из анализа литературных данных следует, что наблюдаемая в наших исследованиях десинхронизация альфа-ритма в теменных областях в пробах «Р-Ч», по-видимому, непосредственно не связано с процессами восприятия слуховых стимулов. В то же время, не исключена возможность того, что Составляющая «С2» может отражать более сложные процессы мультимодальной интеграции. Но это последнее предположение необходимо еще доказать.

По-видимому, также необходимо отметить еще одну возможность. Так, в наших исследованиях предъявление слуховых стимулов происходит относительно редко, в среднем, с интервалом около 12 секунд, и они представляют собой последовательность быстро сменяющихся тонов. Эти звуки являются неожиданными и необычными для человека и могут вызывать ориентировочную реакцию. Поэтому не исключена возможность того, что Составляющая «С2» отражает протекание некоторых процессов, связанных с ориентировочной реакцией. В пользу этого предположения также свидетельствуют результаты некоторых цитированных выше исследований (Holler, et al., 2011, Ruby, et al., 2013, Kayser, et al., 2014).

Составляющая «С3» (Рис. 77) наблюдается только после предъявления второго стимулов в пробах «Ж-Ж» и наиболее выражена в центральных областях коры, расположенных вблизи электродов С3 и С4. По-видимому,

эта составляющая описывает хорошо известную реакцию десинхронизации осцилляций в α диапазоне и, прежде всего, мю-ритма, которая наблюдается при выполнении самопроизвольных (Pfurtscheller, Aranibar, 1979, Pfurtscheller, Berghold, 1989, Toro, et al., 1994, Stancak, Pfurtscheller, 1996, Derambure, et al., 1997, Leocani, et al., 1997, Babiloni, et al., 1999, 2000, Alegre, et al., 2003b, 2004) или вызванных предъявлением стимула (Leocani, et al., 2001, Alegre, et al., 2003a, 2004b, 2006) движений.

Составляющая «С4» (Рис. 77), наблюдается в интервале между первым и вторым стимулами в пробах «Ж+», и она наиболее выражена в затылочных областях коры. Подобная динамика спектральной мощности затылочного альфа-ритма описана в ряде исследований (Bastiaansen, et al., 1999, 2001, 2002, Bastiaansen, Brunia, 2001, Babiloni, et al., 2003, 2004, Thut, et al., 2006, Siegel, et al., 2008, Trenner, et al., 2008, Yamagishi, et al., 2008, Rihs, et al., 2009, Min, Park, 2010, Deiber, et al., 2012), и ее связывают с процессами внимания и подготовкой к восприятию стимулов.

Составляющая «С5» (Рис. 77) также наблюдается в интервале между первым и вторым стимулами в пробах «Ж+», но она наиболее выражена в центральных областях коры, расположенных вблизи электрода С3, то есть с контралатеральной стороны по отношению к руке, которой выполнялось движение. По-видимому, эта составляющая описывает хорошо известную реакцию десинхронизации мю-ритма, наблюдаемую перед началом движения, которое инициируется предъявлением стимула (Pfurtscheller, Aranibar, 1977, Magnani, et al., 1998, Alegre, et al., 2003a, 2004b, 2006, Bender, et al., 2005, Funderud, et al., 2012) или самопроизвольно (Pfurtscheller, Berghold, 1989, Pfurtscheller, Neuper, 1992 Toro, et al., 1994). Считается, что эта составляющая отражает процессы подготовки к последующему моторному ответу.

Наконец, Составляющая «С6» (Рис. 77), которая также наблюдается только в интервале между первым и вторым стимулами в пробах «Ж+», и представляет собой увеличение спектральной плотности, которое наиболее

выражено в левых лобных областях коры. Эта составляющая не наблюдается в динамике спектральной плотности ЭЭГ и CSD. Но преобразование исходной ЭЭГ в сигналы скрытых источников ЭЭГ позволяет ее выделить (см. Рис. 40). На Рис. 38 и 40 форма кривой $I_{\text{д}}$ для этой составляющей, по-видимому, искажена артефактами движения глаз. Но в подгруппе испытуемых, которые в течение выполнения теста моргали относительно редко, ее динамика, по-видимому, оценивается с меньшими искажениями (Рис. 43). Кроме того, источник № 3, в сигнале которого наблюдается Составляющая «Сб», локализован в нескольких лобных областях коры левого полушария, включающих Зону Брока (Рис. 20).

Только одна Составляющая «Сб» представляет собой увеличение спектральной плотности сигналов в α диапазоне, тогда как остальные – уменьшение. Это, по-видимому, означает, что при выполнении задания в GO/NOGO наблюдаемая в интервале времени между первых и вторым стимулами активация ряда затылочных, височных, теменных и центральных зон коры сопровождается торможением некоторых лобных областей. В литературе были описаны аналогичные, но не идентичные явления. В частности, было показано, что при фотостимуляции (Brechet, Lecasble, 1965), зрительном предъявлении паттернов шахматной доски (Koshino, Niedermeyer, 1975) и чтении (Pfurtscheller, 1992) наблюдалось не только снижение амплитуды затылочного альфа-ритма, но и увеличение мощности мю-ритма. Также существует противоположный эффект, когда при произвольных движениях рукой наблюдаются уменьшение амплитуды мю-ритма и увеличение мощности затылочного альфа-ритма (Pfurtscheller, 1992). Аналогичное явление также существуют в пределах одной модальности (Pfurtscheller, Neuper, 1994, Pfurtscheller, et al., 1997). В частности, при произвольном движении рукой вблизи моторных и соматосенсорных областей коры может наблюдаться как уменьшение мощности мю-ритма, так и увеличение. Первое из них – в зоне руки, а второе – в зоне ноги. Если же движение выполняется ногой, то эффект будет противоположным.

По-видимому, увеличение спектральной плотности сигналов в α диапазоне, описываемое Составляющей «С6», которое сопровождается снижением мощности сигналов затылочного альфа-ритма и мю-ритма, является еще одним из вариантов, который характеризует перераспределение активации и торможения областей мозга при подготовке к восприятию зрительных стимулов и выполнению моторного ответа.

В ряде работ было показано, что в лобных и передне-височных зонах, в большей степени, левого полушария наблюдается уменьшение мощности сигналов ЭЭГ в α диапазоне при слуховом восприятии речи или при чтении (Rohm, et al., 2001, Bastiaansen, et al., 2005, 2008, Bastiaansen, Hagoort, 2006, Tavabi, et al., 2011a, 2011b, Kujala, et al., 2012, Mellem, et al., 2012, 2013, Wang, et al., 2012, Brennan, et al., 2014, Piai, et al., 2014). Причем величина этого уменьшения зависит от различных характеристик лингвистической информации. Иными словами, обработка лингвистической информации сопровождается активацией этих зон. Напротив, в наших исследованиях наблюдается торможение активности области мозга, включающей речевые зоны. Учитывая эти факты, можно предположить, что при подготовке к восприятию зрительных стимулов и выполнению моторного ответа происходит торможение речевой деятельности, что, в свою очередь, отражается в динамике мощности сигналов ЭЭГ в α диапазоне, описываемой Составляющей «С6». Но для подтверждения этого предположения необходимы дальнейшие исследования.

5.1.4.3.3 β диапазон.

Аналогично альфа- и мю- ритму предполагается (Pfurtscheller, Lopes da Silva, 1999b, Pfurtscheller, 2001, 2006), что уменьшение спектральной плотности в, так называемом, β_1 диапазоне, то есть в низкочастотной области β диапазона, является показателем активации соответствующих областей коры. Также, считается, что увеличение мощности этих осцилляций свидетельствует о торможении зон мозга, в которых оно наблюдается.

Данное предположение, прежде всего, основано на анализе многочисленных наблюдений динамики спектральной мощности ЭЭГ при выполнении различных видов действий. Но, следует подчеркнуть, что клеточные механизмы осцилляций электрического потенциала в β_1 диапазоне, а также нейронные процессы, протекающие при увеличении и уменьшении их мощности, пока еще изучены недостаточно (см. Раздел 2.1.6). Поэтому поиск доказательств указанных выше предположений, по-видимому, является актуальной проблемой.

Динамика спектральной плотности в α и β диапазонах имеет некоторые общие черты (см. Рис. 38-39). Но также существует ряд существенных различий. Во-первых, в α диапазоне спектральная мощность изменяется значительно медленнее, чем в β . И этот факт не может быть объяснен только различием ширины вейвлета, поскольку в β диапазоне во многих случаях после уменьшения спектральной мощности сигналов наблюдается ее увеличение. Во-вторых, эффекты, наблюдаемые в β диапазоне, по-видимому, более локальные, но, в то же время, могут быть подобны для близко расположенных зон мозга. В первом приближении могут быть выделены, по крайней мере, три различных вида динамики спектральной плотности в β диапазоне (см. Рис. 78), которые характерны для лобных, центрально-теменных и затылочно-височных областей.

Эффекты, наблюдаемые в динамике спектральной плотности в β диапазоне, которые характерны для центрально-теменных областей мозга, изучены достаточно хорошо. В частности, хорошо известно, что перед выполнением движения в соответствующих областях моторной коры наблюдается уменьшение мощности бета-ритма. Такая реакция бета ритма существует, как при произвольных движениях (Stancak, Pfurtscheller, 1996, Leocani, et al., 1997, Pfurtscheller, Lopes da Silva, 1999, Calmels, et al., 2006, Bai, et al., 2011, Namandi, et al., 2011), так и после предупреждающего стимула (Kaiser, et al., 2001, Doyle, et al., 2005, Fairhall, et al., 2007, Gladwin, et al., 2008, Tzagarakis, et al., 2011). Считается, что это эффект связан с

подготовкой к движению. В наших исследованиях подобное уменьшение мощности бета-ритма было выявлено в интервале между первым и вторым стимулами (Рис. 78, средний график). Причем его величина была наибольшей в соответствующих областях коры, расположенных контралатерально по отношению к руке, которой выполнялось движение.

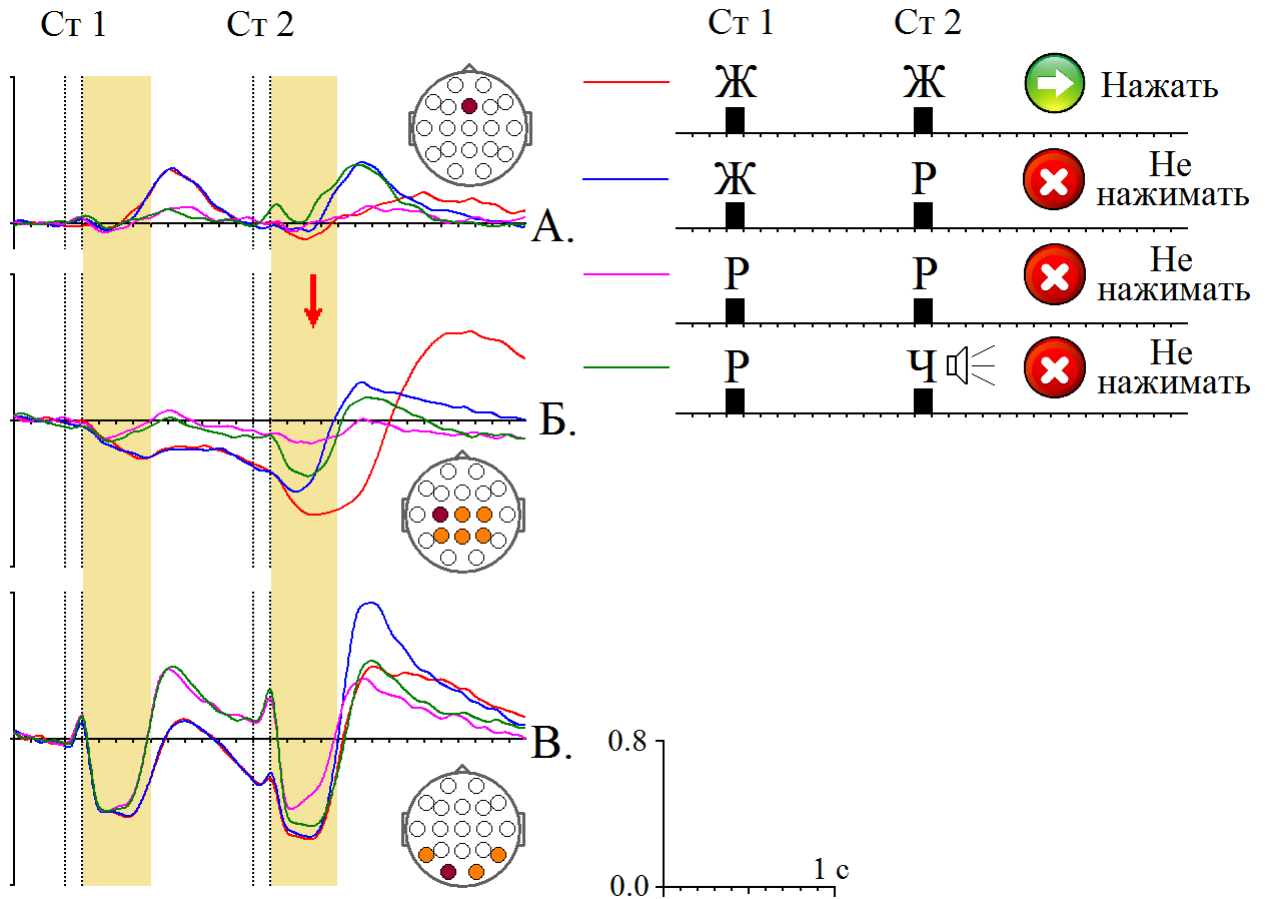


Рис. 78. Три вида динамики спектральной плотности в β диапазоне в GO/NOGO тесте, характерные для лобных (А.), центрально-теменных (Б.) и затылочно-височных (В.) областей мозга.

А. CSD для электрода Fz. Б. и В. Сигналы источников в модели *gICA*. Закрашенные красным цветом кружки на диаграммах топографически соответствуют электродам или источникам в модели *gICA*, для которых эти графики построены, желтым цветом – для которых динамика спектральной плотности похожа. Остальные обозначения те же, что на Рис. 77.

Также хорошо известно, что в момент выполнения движения, или даже при его мысленном представлении, наблюдается уменьшение мощности бета-ритма, которое впоследствии сменяется его увеличением (Salmelin, et

al., 1995, Neuper, Pfurtscheller, 1996, Pfurtscheller, et al., 1996, Leocani, et al., 1996, Cassim, et al., 2001, Pfurtscheller, et al., 2005, Jurkiewicz, et al., 2006, Neuper, et al., 2006, Pfurtscheller, Solis-Escalante, 2009). Считается, что более раннее уменьшение мощности связано с активацией моторной коры, а более позднее увеличение – с последующей реакцией торможения после возбуждения (rebound). В наших исследованиях также была выявлена подобная реакция бета ритма – кривая, изображенная красным цветом на Рис. 78, средний график. Причем эти эффекты также наиболее выражены с левой стороны, то есть контралатерально по отношению к руке, которой выполнялось движение.

Похожая динамика мощности бета-ритма после второго стимула – уменьшение с последующим увеличением – но более быстрая и менее выраженная, наблюдается в том случае, когда испытуемый не выполнял движение (кривые, изображенные синим и зеленым цветом на Рис. 78). В первом случае (синяя кривая на Рис. 78) это происходило тогда, когда после первого стимула испытуемые готовились нажать на кнопку, но предъявление второго стимула отменяло задание. Подобный вид реакции бета ритма также хорошо известен (Shibata, et al., 1999, Leocani, et al., 2001, Alegre, et al., 2004b, 2006, Zhang, et al., 2008, Blinowska, et al., 2010, Solis-Escalante, et al., 2012), и ее связывают с подавлением ответного движения. Но во втором случае (зеленая кривая на Рис. 78) испытуемый уже знал после предъявления первого стимула, что никакого последующего движения выполнять не требуется. Поэтому предъявление второго стимула не влияло на последующую реакцию испытуемого. Но, тем не менее, реакции бета ритма очень похожие. И такая динамика бета ритма кажется парадоксальной. Но в данном случае следует иметь в виду, что, во-первых, изображения людей предъявлялись с меньшей вероятностью, чем картинки с животными или растениями. И, во-вторых, одновременно с изображениями людей предъявлялись звуки. Оба эти обстоятельства могли вызывать ориентировочную реакцию, которая в контексте задания, выполняемого во

время теста, могла включать в себя принятие решения о том, что в данном случае не следует выполнять ответного движения. Тогда описанные ситуации становятся подобными, и схожесть реакции бета ритма становится закономерной. Но это только предположение, которое необходимо доказать.

В динамике спектральной плотности сигналов затылочных и височных областей мозга также наблюдается уменьшение мощности бета-ритма после предъявления стимула, которое сменяется его увеличением (Рис. 78, нижний график). Уменьшение мощности бета-ритма, по-видимому, связано с процессами восприятия зрительных изображений и внимания, и в настоящее время изучается достаточно интенсивно (см, например, Vázquez Marrufo, et al., 2001, Ihara, Kakigi, 2006, Krause, et al., 2006, Pesonen, et al., 2007, Zanto, et al., 2009, Tsoneva, et al., 2011, Mishra, et al., 2012, Zhang, et al., 2012, Van der Lubbe, et al., 2013, 2014). К сожалению, исследователи мало обращают внимание на более позднее увеличение мощности бета-ритма, которое наблюдается на графиках и диаграммах почти во всех перечисленных статьях, и только в некоторых работах она кратко рассматривается (Vázquez Marrufo, et al., 2001, Pesonen, et al., 2007, Tsoneva, et al., 2011). Поэтому свойства этой составляющей мало изучены, и ее функциональная роль неизвестна. Но иногда ее связывают с торможением зрительных зон во время выполнения движения (Tsoneva, et al., 2011). Такая трактовка данного явления, по-видимому, является некорректной. Во-первых, позднее увеличение мощности бета-ритма после предъявления зрительных стимулов наблюдается даже тогда, когда никакого движения не выполняется (см. Рис. 78), но когда на стимул направлено внимание (Vázquez Marrufo, et al., 2001). Во-вторых, этот эффект сильнее выражен у часто моргавших во время исследования испытуемых, и слабее – у тех, которые моргали редко (см. Рис. 44). При этом величина реакции других зон мозга в соответствующем интервале времени не зависела от того, как часто испытуемые моргали. Эти два факта позволяют предполагать, что позднее увеличение мощности бета-ритма не связано ответной реакцией испытуемого. И в этом случае, логично

было бы предположить, что по аналогии с моторной корой, позднее увеличение мощности бета-ритма является реакцией торможения зрительной коры после возбуждения.

Третьим эффектом, который наблюдается в динамике спектральной плотности сигналов затылочных и височных областей мозга, является уменьшение мощности бета-ритма при ожидании зрительного стимула в интервале между первым и вторым стимулами. Подобное явление также описано в литературе (Basile, et al., 2010, Funderud, et al., 2012), но его свойства, к сожалению, еще очень мало изучены.

В динамике спектральной плотности сигналов лобных областей мозга наблюдается увеличение мощности бета-ритма как после первого, так и после второго стимула (Рис. 78, верхний график). Этот эффект относительно локален, поэтому, для его выделения использовался анализ плотности источников токов, а не сигналов скрытых источников ЭЭГ.

Подобное явление описано в ряде других работ (Alegre, et al., 2004b, 2006, Funderud, et al., 2012). Но результаты наших исследований частично противоречат тем, что описаны ранее. В частности, ранее сообщалось (Alegre, et al., 2004b, Funderud, et al., 2012), что более выраженное увеличение мощности бета-ритма в лобных областях наблюдается в любой ситуации, когда человек принимает решение о том, что не нужно будет выполнять движение (условие «NoGo»). Причем это наблюдается как после первого стимула в пробе, так и после второго. Результаты других исследований не подтвердили этого вывода (Alegre, et al., 2006). В этих исследованиях последовательно предъявлялось два стимула. Первый определял, надо ли нажимать на кнопку (условие «Go») или нет (условие «NoGo»), а второй – разрешал ответную реакцию. В этих условиях реакция увеличения мощности бета-ритма после первого стимула была приблизительно одинаковой как в «Go», так и «NoGo» условиях. То есть реакция бета-ритма не зависела от того, какое конкретно принимается решение, и была одинаковой. Наконец, в наших исследованиях также наблюдается увеличение мощности бета-ритма

после второго стимула в пробах «Ж-Р», когда его предъявление отменяет задание (условие «NoGo»). Но также, после первого стимула наблюдается увеличение мощности бета-ритма, которое больше в пробах «Ж+», то есть тогда, когда принимается решение о том, что, возможно, на кнопку надо будет нажимать (условие «Go»). Иными словами, наблюдаются различные соотношения величины реакции лобного бета-ритма на первый предупреждающий (информационный) стимул в «Go» и «NoGo» условиях.

Вероятно, что величина реакции бета-ритма на первый информационный стимул зависит от задания, которое выполняет испытуемый. И действительно, тесты, используемые в наших и других, исследованиях отличаются в некоторых деталях. Во-первых, в нашем тесте предъявляются сложные зрительные стимулы, представляющие собой изображения, принадлежащие различным категориям, тогда как в цитируемых исследованиях – простые слуховые. Во-вторых, в нашем тесте используется четыре типа проб, тогда как в других – только два. В-третьих, в нашем тесте и первый, и второй стимулы влияют на принятие решения о последующем действии. Напротив, в других исследованиях единственный стимул: либо первый, либо второй, однозначно определял ответную реакцию. Наконец, вероятность «Go» и «NoGo» условий также варьировала от теста к тесту. Эти особенности задания могут по-разному влиять на стратегию, используемую человеком для его выполнения, сложность принятия решения о последующем действии и другие мозговые процессы.

Высказывалось предположение, что реакция увеличения мощности бета-ритма лобных областей мозга связана с принятием решения о последующем действии (Alegre, et al., 2004b, 2006). Это предположение может быть принято для объяснения динамики мощности бета-ритма, которая представлена на Рис. 78, но только с определенными оговорками. Поскольку в наших исследованиях при выполнении теста испытуемый в 75% проб не нажимает на кнопку. Более того, в 50% проб ему становится ясно, что никакого движения выполнять не требуется уже после предъявления первого

стимула. Поэтому, логично предположить, что нормальным состоянием человека является то, когда в течение всего теста он, прежде всего, поддерживает внимание к предъявляемым стимулам и распознает их. Поэтому, при предъявлении в качестве первого стимула изображения животного (пробы «Ж+»), испытуемый принимает решение о том, что необходимо начать выполнение другой задачи, включающей в себя запоминание особенностей предъявленного изображения и подготовку к выполнению движения. Иная ситуация наблюдается в пробах «Ж-Ж», «Ж-Р» и «Р-Ч». Во всех этих пробах наблюдается увеличение мощности бета-ритма, хотя оно менее выражено в пробах «Ж-Ж». Возможно, в этом случае также принимается решение о последующем действии, а частности, о том, что необходимо снова переключиться в состояние ожидания следующих стимулов. Кроме того, в пробах «Ж-Р» принимается решение о том, что не надо выполнять движение, а в пробах «Р-Ч» – что надо игнорировать неожиданные звуковые стимулы. В то же самое время следует иметь в виду, что увеличение мощности бета-ритма лобных областей мозга начинается достаточно поздно, приблизительно через 400 мс после предъявления стимула и достигает максимума с 600 мс. Это достаточно поздняя реакция ЭЭГ, которая начинается уже после начала выполнения движения в пробах «Ж-Ж», то есть тогда, когда, по-видимому, решение уже принято. Вероятно, это увеличение мощности бета-ритма отражает не сам процесс принятия решения, а является реакцией торможения лобной коры после выполнения действия, возможно, после принятия решения, аналогично тому, как это наблюдается в зрительной и моторной коре.

Как видно, необходимо сделать множество дополнительных предположений, чтобы объяснить зависимость динамики мощности бета-ритма в лобных областях коры от вида выполняемой деятельности. Эта ситуация оставляет значительную неопределенность, и, по-видимому, необходимы дополнительные исследования, чтобы ее прояснить.

5.1.5 Взаимная зависимость сигналов ЭЭГ.

Для проверки гипотезы, сформулированной в Разделе 2.5.5., был выполнен сравнительный анализ взаимной зависимости сигналов исходной ЭЭГ, CSD и скрытых источников ЭЭГ, котором использовались обычная когерентность $\gamma_{ij}^2(f, t)$, «мгновенная когерентность» $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f, t)$, «когерентность с ненулевой задержкой» $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f, t)$ и «индекс взаимной фазовой синхронизации» $PLV_{ij}(f, t)$ (см. Разделы 3.7 и 3.9). Анализ был выполнен как для стационарной ЭЭГ, регистрируемой в состояниях «ГО» и «ГЗ», так и для связанных с событиями перестроек биоэлектрической активности мозга в GO/NOGO тесте (см. Разделы 4.2.2 и 4.2.5).

На Рис. 47-49 видно, что форма кривых динамики $PLV_{ij}(f, t)$ и $\gamma_{ij}^2(f, t)$ для индуцированной активности в GO/NOGO тесте подобна. Но величина $PLV_{ij}(f, t)$ более чувствительна к влиянию вызванной активности, то есть к ПСС, что помогало выявить соответствующие интервалы времени и диапазоны частот, и исключить их из дальнейшего анализа. В частности, эффекты, наблюдаемые в θ диапазоне, вероятно, связаны с влиянием ПСС, поэтому ниже они рассматриваться не будут (см. для обсуждения Раздел 5.1.4.3.1). Однако в динамике $PLV_{ij}(f, t)$ для индуцированной активности не выявляются какие-либо специфические особенности. Причем форма кривых динамики $PLV_{ij}(f, t)$ менее гладкая, по сравнению с $\gamma_{ij}^2(f, t)$, то есть, вероятно, были более искажены шумами. Поэтому в дальнейшем внимание будем рассматривать динамику $\gamma_{ij}^2(f, t)$, $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f, t)$ и $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f, t)$.

Результаты исследований также показали, что совместный анализ динамики $\gamma_{ij}^2(f, t)$, $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f, t)$ и $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f, t)$ может давать дополнительную информацию (см. Рис. 47-49). Поэтому использование только показателя $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f, t)$ является неоправданным.

5.1.5.1 Взаимная зависимость сигналов скрытых источников ЭЭГ.

Сравнительный анализ динамики $\gamma_{ij}^2(f,t)$, $\gamma_{Inst_{ij}}^2(f,t)$ и $\gamma_{Lag_{ij}}^2(f,t)$ для сигналов исходной ЭЭГ, CSD и моделей *gICA* выявил следующие преимущества последних.

Во-первых, известно, что взаимная зависимость кортикограммы и локальных внеклеточных потенциалов уменьшается с расстоянием, и она относительно большая только для локальной области мозга с размерами порядка нескольких миллиметров (Bullock, McClune, 1989, Bullock, et al., 1995a, 1995b, 1997, Menon, et al., 1996, Steriade, et al., 1996, Destexhe, et al., 1999, Freeman, et al., 2000, Kreiman, et al., 2006, Katzner, et al., 2009, Nauhaus, et al., 2009). Причем это не противоречит существованию широкомасштабной синхронизации гамма-ритма, поскольку она относительно кратковременна и наблюдается в другом диапазоне частот (Eckhorn, et al., 1988, Gray, et al., 1989, Engel, et al., 1992, Frien, et al., 1994, Singer, Gray, 1995, Roelfsema, et al., 1997, Castelo-Branco, et al., 1998, Rodriguez, et al., 1999, Fries, et al., 2001, Pesaran, et al., 2002, Gross, et al., 2004, Fries, 2005, 2008, Schoffelen, et al., 2005). С другой стороны, источники в модели *gICA*, согласно результатам их локализации (Рис. 20), находятся далеко друг от друга, и логично предположить, что величина взаимной зависимости электрической активности соответствующих зон мозга должна быть небольшой. Поэтому оценки этой зависимости, полученные с помощью моделей *gICA*, для которых средняя величина взаимной когерентности сигналов наименьшая, по сравнению с исходной ЭЭГ и CSD, выглядят наиболее правдоподобно.

Во-вторых, известно, что при наличии шумов увеличение мощности сигналов двух взаимосвязанных источников будет также сопровождаться увеличением их когерентности, и наоборот (Бендат, Пирсол, 1989). Тогда логично предположить, что подобное свойство когерентности должно наблюдаться для сигналов ЭЭГ. Такое свойство характерно как для сигналов скрытых источников ЭЭГ, так и для CSD, но не для исходной ЭЭГ, где может наблюдаться противоположная картина (Рис. 31, см. также 45-49).

В-третьих, на диаграммах для CSD (Рис. 31 Б. и 45) видно, что существуют направления, для которых величина когерентности больше. В частности, это наблюдается для пар далеко расположенных электродов в низкочастотном диапазоне в направлении от одного виска к другому, а в высокочастотном диапазоне – между лбом и затылком. Но подобная картина не наблюдается для сигналов моделей *gICA*. Вероятно, что это свойство CSD связано с погрешностью ее оценки для относительно редкой сетки электродов. Кроме того, поскольку расчет поверхностного Лапласиана выполняются для каждого времени в отдельности, оценки CSD могут быть значительно искажены присутствием шумов и артефактов.

Перечисленные факты не являются строгими доказательствами, но они свидетельствуют в пользу того, что когерентность сигналов скрытых источников ЭЭГ, по сравнению с исходной ЭЭГ и CSD, является наименее смещенной оценкой величины функциональной взаимосвязи зон мозга. Но это не доказывает, что они, действительно, являются несмещенными.

Одной из особенностей сигналов в моделях *gICA* является то, что наиболее выраженная зависимость величины их взаимной когерентности от состояния и вида выполняемой деятельности характерна для пар близко расположенных источников, и уменьшается с расстоянием (см. Разделы 4.2.2 и 4.2.5). Из этого правила есть два исключения, которые, по-видимому, связаны с ограничениями используемой методологии. Во-первых, при сравнении состояний «ГО» и «ГЗ» наблюдается относительно большое изменение когерентности сигналов для некоторых пар источников, один из которых имеет пространственно широко распределенную топографию (№ 5 в модели *gICA^I* или №1 в модели *gICA^{II}*), а для второй – затылочную локализацию. Но это, вероятно, связано с тем, что для 19-ти канальной ЭЭГ число источников больше числа датчиков (см Раздел 5.1.2 для обсуждения). Поэтому получаемые модели *gICA* являются относительно грубым приближением. Во-вторых, относительно большая величина когерентности сигналов и ее зависимость от условий в GO/NOGO тесте наблюдается для

пар источников, одни из которых имеет лобную, а второй – затылочную локализацию (см. Рис. 45 Г.). Но это, по-видимому, связано с побочными эффектами процедуры коррекции артефактов морганий (см. Раздел 4.2.5).

По-видимому, наиболее важным наблюдением является то, что увеличение или уменьшение показателей взаимной зависимости сопровождается аналогичным изменением спектральной мощности сигналов источников или, по крайней мере, одного из них, в том же диапазоне частот и в соответствующем интервале времени. Но также существуют пары источников, для которых показатели взаимной зависимости остаются приблизительно постоянными при изменении спектральной плотности их сигналов. Для объяснения таких простых соотношений можно предложить бесконечное число моделей. При этом для выбора наилучшей модели можно сформулировать только весьма расплывчатые критерии. Поэтому, будем считать, что адекватной моделью является наиболее простая. Но чтобы ее выбрать, необходимо провести теоретический анализ. Для простоты, ограничимся линейными моделями смешивания сигналов с постоянными параметрами, имеющими несколько входов и два выхода.

5.1.5.2 Линейные системы с несколькими входами и двумя выходами.

Рассмотрим *линейную систему с постоянными параметрами*, которая имеет M входов и два выхода, и описывается следующими уравнениями:

$$\begin{aligned}x(t) &= \int_0^{\infty} h_{x1}(\tau) s_1(t-\tau) d\tau + \int_0^{\infty} h_{x2}(\tau) s_2(t-\tau) d\tau + \dots + \int_0^{\infty} h_{xM}(\tau) s_M(t-\tau) d\tau \\y(t) &= \int_0^{\infty} h_{y1}(\tau) s_1(t-\tau) d\tau + \int_0^{\infty} h_{y2}(\tau) s_2(t-\tau) d\tau + \dots + \int_0^{\infty} h_{yM}(\tau) s_M(t-\tau) d\tau\end{aligned}\quad (200)$$

где $h_{xj}(\tau)$ и $h_{yj}(\tau)$ – импульсные переходные функции и $j = 1, \dots, M$.

Для *стационарных сигналов* $s_i(t)$ и достаточно больших интервалов времени T эти уравнения эквивалентны следующим (Бендат, Пирсол, 1989):

$$\begin{aligned}
 X(f) &= \sum_{j=1}^M H_{xj}(f) S_j(f) = \sum_{j=1}^M |H_{xj}(f)| e^{-i\phi_{xj}(f)} S_j(f) \\
 Y(f) &= \sum_{j=1}^M H_{yj}(f) S_j(f) = \sum_{j=1}^M |H_{yj}(f)| e^{-i\phi_{yj}(f)} S_j(f).
 \end{aligned}
 \tag{201}$$

где f – частота, $X(f)$, $Y(f)$, $S_j(f)$ – преобразования Фурье для $x(t)$, $y(t)$ и $s_i(t)$ соответственно, а $H_{xj}(f)$ и $H_{yj}(f)$ – частотные характеристики.

$$\begin{aligned}
 H_{xj}(f) &= \int_0^{\infty} h_{xj}(\tau) e^{-i2\pi f\tau} d\tau = |H_{xj}(f)| e^{-i\phi_{xj}(f)}, \\
 H_{yj}(f) &= \int_0^{\infty} h_{yj}(\tau) e^{-i2\pi f\tau} d\tau = |H_{yj}(f)| e^{-i\phi_{yj}(f)},
 \end{aligned}
 \tag{202}$$

где $|H_{xj}(f)|$ и $|H_{yj}(f)|$ – амплитудные характеристики, а $\phi_{xj}(f)$ и $\phi_{yj}(f)$ – фазовые характеристики.

Рассмотрим случай, когда $s_j(t)$, $j = 1, \dots, M$ *взаимно некогерентны* (некоррелированы), то есть их взаимные спектральные плотности $G_{s_j s_k}(f) = 0$, для любых $j \neq k$. Несложно показать (Бендат, Пирсол, 1989), что для моделей, описываемых уравнениями (200), спектральные плотности и взаимная спектральная плотность $x(t)$, $y(t)$ вычисляются как

$$G_{xx} = \sum_{j=1}^M |H_{xj}|^2 G_{s_j s_j}, \tag{203}$$

$$G_{yy} = \sum_{j=1}^M |H_{yj}|^2 G_{s_j s_j}, \tag{204}$$

$$G_{xy} = \sum_{i=1}^M |H_{xi}| |H_{yi}| e^{i(\phi_{xi} - \phi_{yi})} G_{s_i s_i} = \sum_{i=1}^M |H_{xi}| |H_{yi}| e^{i\phi_{xyi}} G_{s_i s_i}, \tag{205}$$

где $\phi_{xyj} = \phi_{xj} - \phi_{yj}$. В формулах (203-205) аргумент f опущен для краткости.

Тогда, в соответствии с определениями, данными в Разделе 3.7 (формулы 172, 173 и 174), функции обычной когерентности, «мгновенной когерентности» и «когерентности с ненулевой задержкой» определяются как

$$\gamma_{xy}^2 = \frac{\left| \sum_{j=1}^M |H_{xj}| |H_{yj}| e^{i\phi_{xyj}} G_{s_j s_j} \right|^2}{\sum_{j=1}^M |H_{xj}|^2 G_{s_j s_j} \sum_{j=1}^M |H_{yj}|^2 G_{s_j s_j}}, \quad (206)$$

$$\gamma_{Inst_{xy}}^2 = \frac{\left[\operatorname{Re} \left(\sum_{j=1}^M |H_{xj}| |H_{yj}| e^{i\phi_{xyj}} G_{s_j s_j} \right) \right]^2}{\sum_{j=1}^M |H_{xj}|^2 G_{s_j s_j} \sum_{j=1}^M |H_{yj}|^2 G_{s_j s_j}} \quad (207)$$

$$\gamma_{Lag_{xy}}^2 = \frac{\left[\operatorname{Im} \left(\sum_{j=1}^M |H_{xj}| |H_{yj}| e^{i\phi_{xyj}} G_{s_j s_j} \right) \right]^2}{\sum_{j=1}^M |H_{xj}|^2 G_{s_j s_j} \sum_{j=1}^M |H_{yj}|^2 G_{s_j s_j} - \left[\operatorname{Re} \left(\sum_{j=1}^M |H_{xj}| |H_{yj}| e^{i\phi_{xyj}} G_{s_j s_j} \right) \right]^2} \quad (208)$$

Эти формулы показывают, что функции γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2$ зависят от величины спектральной плотности входных сигналов $G_{s_i s_i}$.

Рассмотрим линейную систему без памяти, когда смешивание сигналов происходит мгновенно, то есть

$$h_{xj}(\tau) = \begin{cases} a_{xj}, & \tau = 0 \\ 0, & \tau > 0 \end{cases} \text{ и } h_{yj}(\tau) = \begin{cases} a_{yj}, & \tau = 0 \\ 0, & \tau > 0 \end{cases}. \quad (209)$$

Тогда $\phi_{xj} = 0$, $\phi_{yj} = 0$, $H_{xj} = |H_{xj}| = a_{xj}$ и $H_{yj} = |H_{yj}| = a_{yj}$, и для таких моделей всегда $\gamma_{xy}^2 = \gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2 = 0$. Следовательно, *линейные системы с постоянными параметрами без памяти* не подходят для описания большинства явлений, наблюдаемых в динамике когерентности сигналов скрытых источников ЭЭГ (см. Рис. 47-49).

Рассмотрим модели, структура которых показана на Рис. 79. Зависимость функций γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2$ от величины $G_{s_j s_j}$ в этих моделях показана на Рис. 80-84. Расчеты выполнены при фиксированных значениях параметров, которые представлены в Таблице 29.

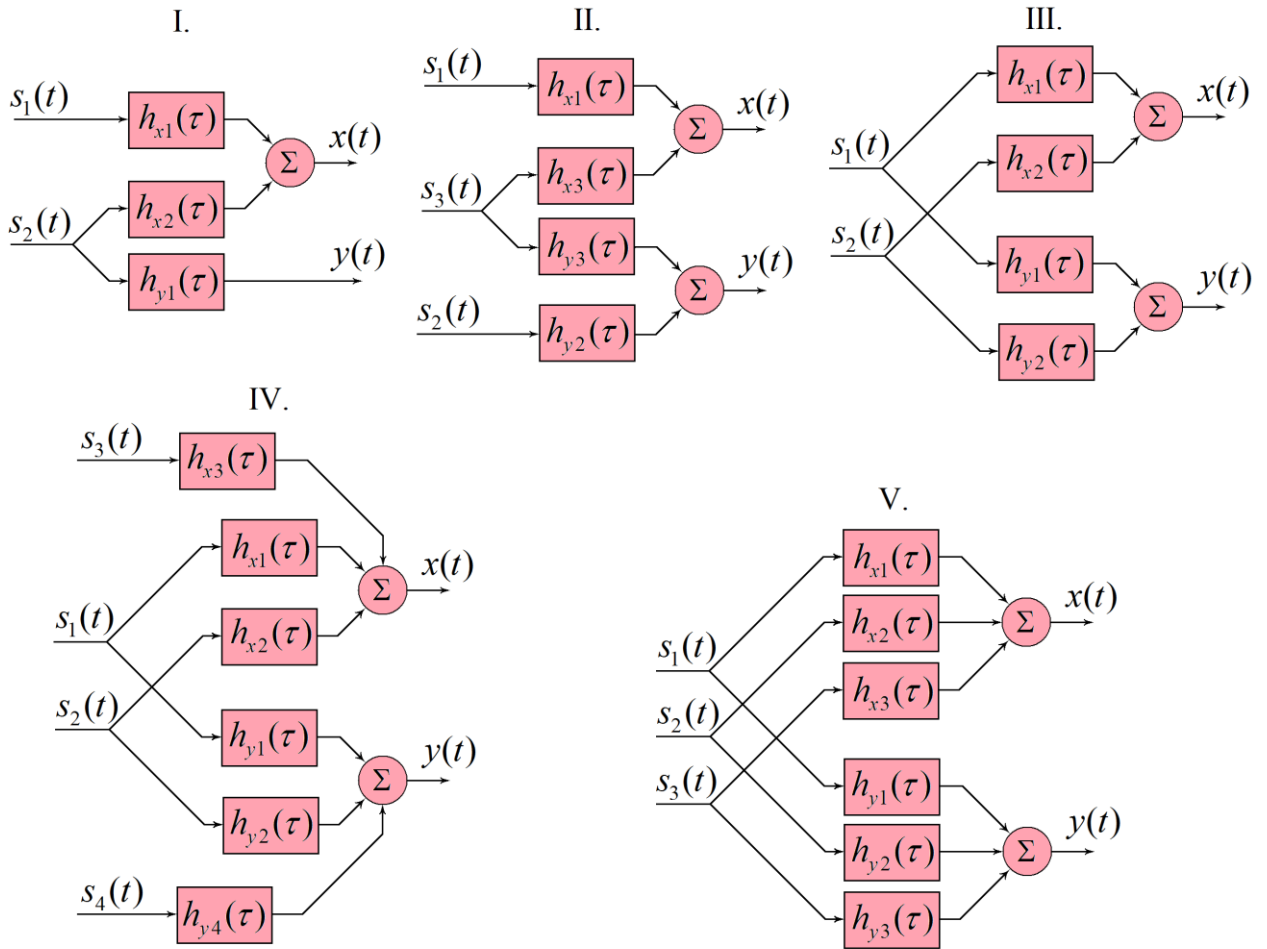


Рис. 79. Структура моделей I., II., III., IV. и V.

Таблица 29. Параметры моделей, для которых получены зависимости функций γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2$ от величины $G_{s_j s_j}$, представленные на Рис. 80-84.

Модель	Фиксированные параметры в моделях
I	$ H_{x2} / H_{x1} =0.1, \phi_{xy1} = \pi/4$
II	$ H_{x1} / H_{x3} = H_{y2} / H_{y3} = 1, \phi_{xy1} = \pi/4$
III	$ H_{x2} / H_{x1} = H_{y1} / H_{y2} = 0.1, \phi_{xy1} = \pi/4, \phi_{xy2} = -\pi/8$
IV	$ H_{x2} / H_{x1} = H_{x3} / H_{x1} = H_{y4} / H_{y2} = 0.1, \phi_{xy1} = \pi/4, \phi_{xy2} = -\pi/8$
V	$ H_{x2} / H_{x1} = H_{y1} / H_{y2} = H_{x3} / H_{x1} = H_{y3} / H_{y2} = 0.1, \phi_{xy1} = \pi/4, \phi_{xy2} = -\pi/8,$ А. $\phi_{xy3} = 0$, Б. $\phi_{xy3} = \pi/6$, В. $\phi_{xy3} = \pi/3$, Г. $\phi_{xy3} = \pi/2$

В модели I функции γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2$ являются монотонно возрастающими от величины $G_{s_1s_1}$ и монотонно убывающими от $G_{s_2s_2}$ (см. Рис. 80). Очевидно, что такая модель не подходит для описания большинства явлений, наблюдаемых в динамике когерентности сигналов скрытых источников ЭЭГ (см. Рис. 47-49).

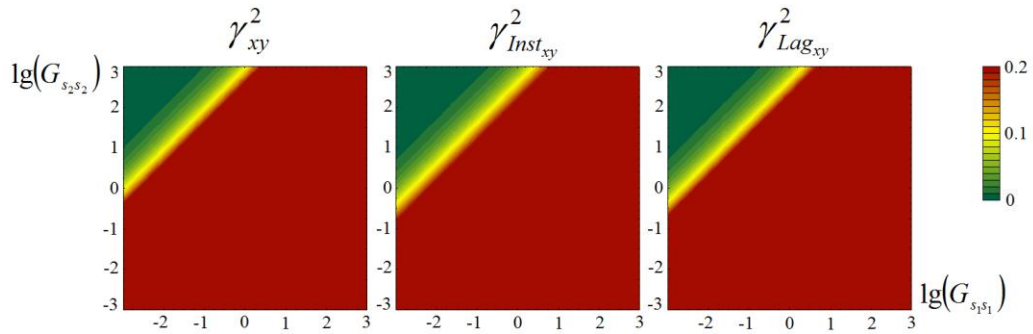


Рис. 80. Зависимость величины γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2$ от $G_{s_j s_j}$ в модели I.

По оси абсцисс и оси ординат – логарифм мощности входных сигналов для фиксированной частоты f . Цветом кодируется величин γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2$.

В модели II функции γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2$ – монотонно возрастающие от величины $G_{s_3s_3}$ и монотонно убывающие от $G_{s_1s_1}$ и $G_{s_2s_2}$ (см. Рис. 81).

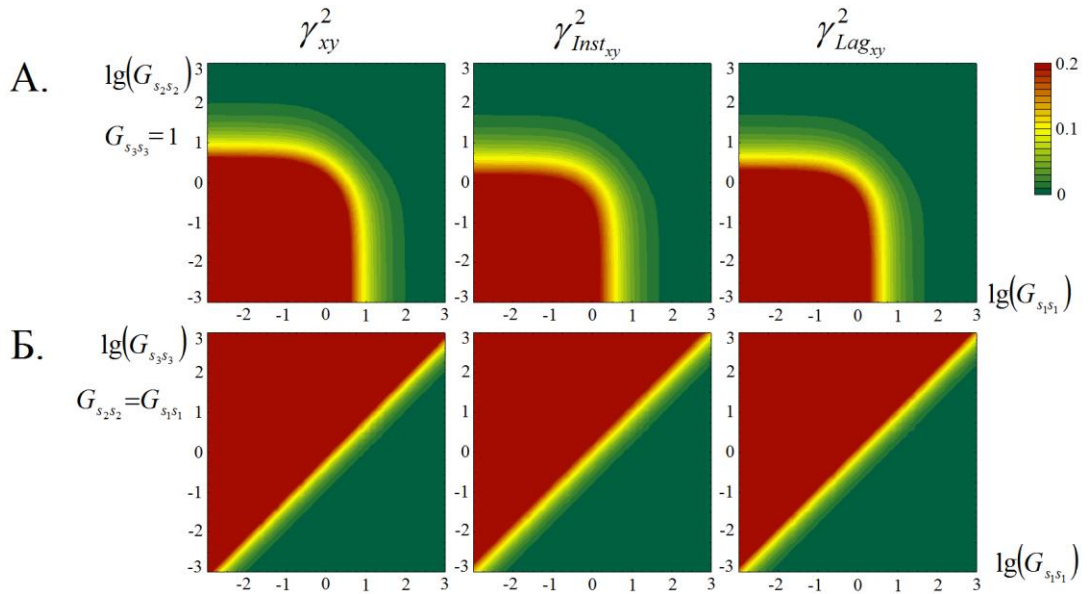


Рис. 81. Зависимость величины γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2$ от $G_{s_j s_j}$ в модели II. Обозначения те же, что на Рис. 80.

Модель II подходит для описания динамики γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2$ в том случае, когда эти функции изменяются однонаправленно. Например, она объясняет увеличение когерентности сигналов, связанное с влиянием ПСС, которое наблюдается в θ диапазоне, а также в α диапазоне в пробах «Р-Ч» (Рис. 46). Но эта модель не объясняет случая, когда $\gamma_{Lag_{xy}}^2 \neq 0$ и остается постоянной, но при этом γ_{xy}^2 и $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ изменяются (см. Рис. 47 и 48).

Особенностью моделей III и IV является то, что γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2$ могут оставаться приблизительно постоянными, если при изменении $G_{s_1s_1}$ и $G_{s_2s_2}$ величина их отношения сохраняется (см. Рис. 82 и 83).

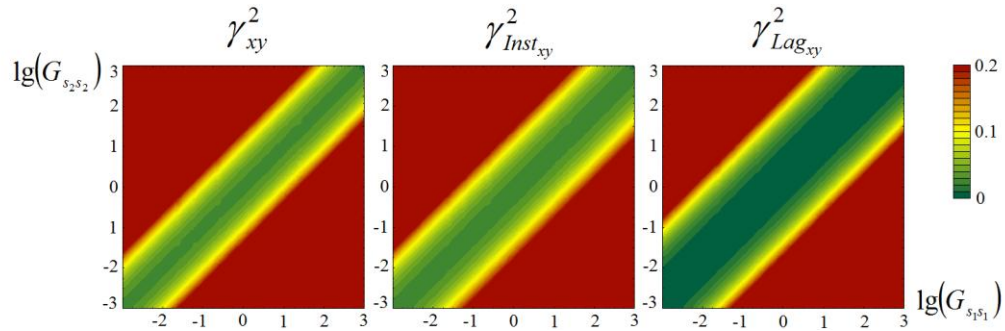


Рис. 82. Зависимость величины γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2$ от $G_{s_j s_j}$ в модели III. Обозначения те же, что на Рис. 80.

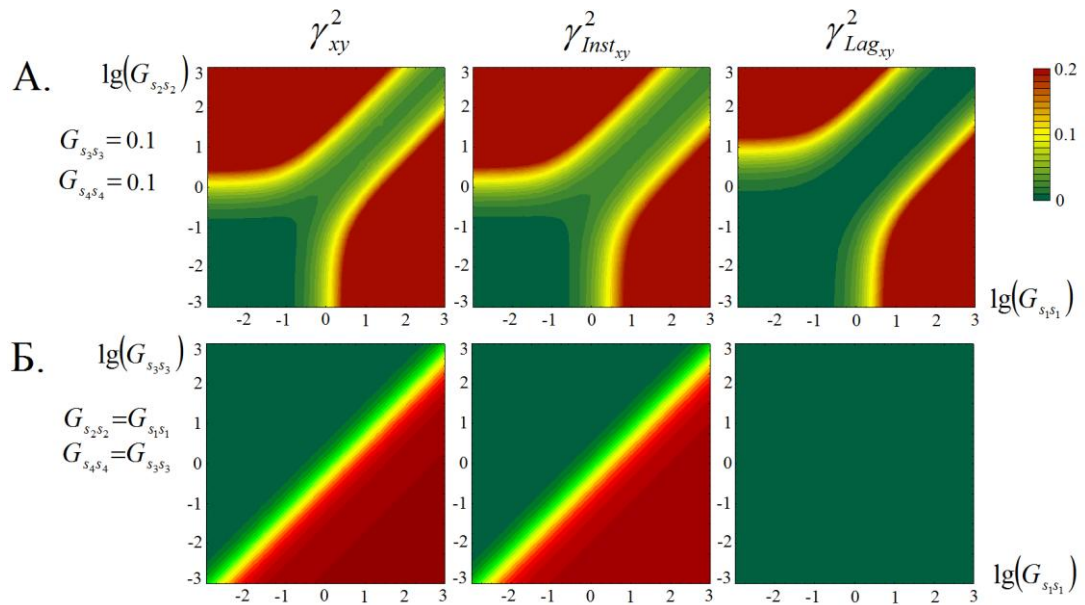


Рис. 83. Зависимость величины γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2$ от $G_{s_j s_j}$ в модели IV. Обозначения те же, что на Рис. 80.

С теоретической точки зрения, используя модели III или IV можно объяснить динамику когерентности, наблюдаемую на Рис. 47-49. Но для этого необходимо предположить, либо что мощности первого и второго источников различаются в десятки раз, либо что один из входов значительно сильнее влияет на выходы, чем второй. Такие предположения являются очень серьезными ограничениями, и, по-видимому, они несправедливы.

Свободной от указанных недостатков является модель V (см. Рис. 84).

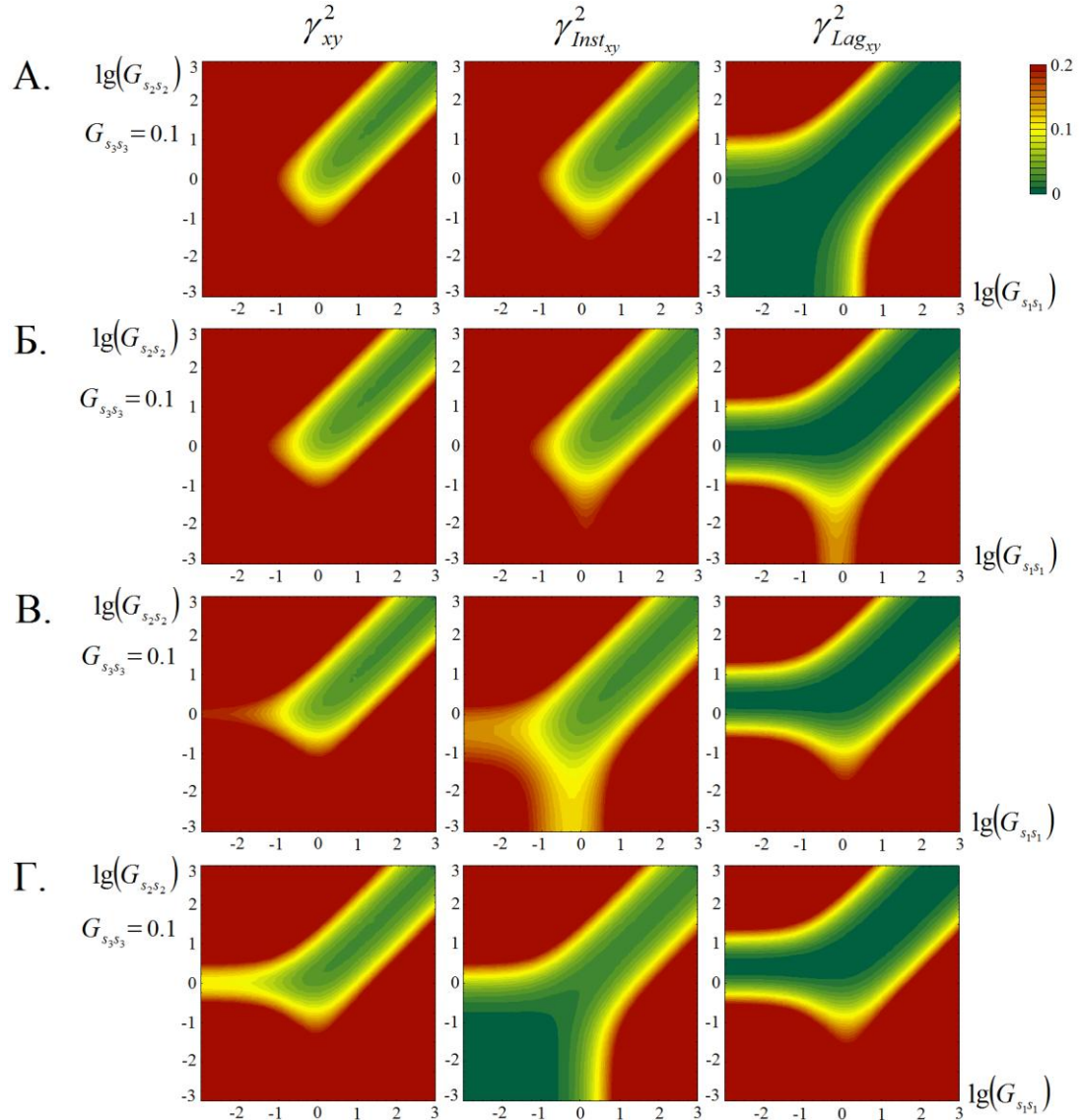


Рис. 84. Зависимость величины γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst,xy}^2$ и $\gamma_{Lag,xy}^2$ от $G_{s_j s_j}$ в модели V. Обозначения те же, что на Рис. 80.

Предположим, что $G_{s_3s_3}$ является постоянной. Это соответствует случаю, когда $s_3(t)$ описывает стационарный аддитивный шум. Тогда на диаграммах,

представленных на Рис. 84, могут быть выбраны такие начальные точки и направления изменения $G_{s_1s_1}$ и $G_{s_2s_2}$, для которых будут наблюдаться следующие соотношения:

1. Как γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2$, так и $G_{s_1s_1}$ и $G_{s_2s_2}$ изменяются однонаправленно: увеличиваются ли уменьшаются

2. γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$, $G_{s_1s_1}$ и $G_{s_2s_2}$ изменяются однонаправленно, а $\gamma_{Lag_{xy}}^2$ остается приблизительно одинаковой.

3. γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2$ не изменяются в зависимости от $G_{s_1s_1}$ и $G_{s_2s_2}$.

И при этом не требуется, чтобы $G_{s_1s_1}$ и $G_{s_2s_2}$ различались в десятки раз, или чтобы один из входов значительно сильнее влиял на выходы.

Иными словами, соотношения динамики мощности выходных сигналов и их когерентности, показанные на Рис. 47-49, можно объяснить, используя модель V, если предположить, что $G_{s_3s_3}$ является постоянной и $\phi_{xy1} \neq \pi n$, $\phi_{xy2} \neq \pi n$, $n = 0, 1, 2, \dots$. Но в модели V аналогичные соотношения мощности входов и когерентности выходов можно получить и при других параметрах, например, если $G_{s_3s_3}$ – постоянная, $\phi_{xy1} = 0$, $\phi_{xy2} = 0$ и $\phi_{xy3} \neq \pi n$. Поэтому, даже если модель V адекватна, но имеются только соотношения мощности и когерентности $x(t)$ и $y(t)$, то этого недостаточно, чтобы определить, какие входные сигналы смешиваются не мгновенно.

Модель V является частным случаем модели VI, представленной на Рис. 85, когда $h_{11}(\tau) = h_{x1}(\tau)$, $h_{21}(\tau) = h_{y1}(\tau)$, $h_{12}(\tau) = h_{x2}(\tau)$, $h_{22}(\tau) = h_{y2}(\tau)$ и

$$h_{x1}(\tau) = h_{y2}(\tau) = \begin{cases} 1, & \tau = 0 \\ 0, & \tau > 0 \end{cases}. \text{ Но левая половина модели VI и модель III имеют}$$

идентичную структуру. Также, правая половина модели VI и модель II имеют идентичную структуру, за исключением того, что сигналы $\tilde{z}_1(t)$ и $\tilde{z}_2(t)$ когерентны. Отсюда следует, что для объяснения динамики мощности

выходных сигналов и показателей их когерентности, представленных на Рис. 47-49, будет достаточно использовать более простую модель II, а не модель V, если $s_1(t)$ и $s_2(t)$ когерентны, и характер этой зависимости входных сигналов описывается моделью III.

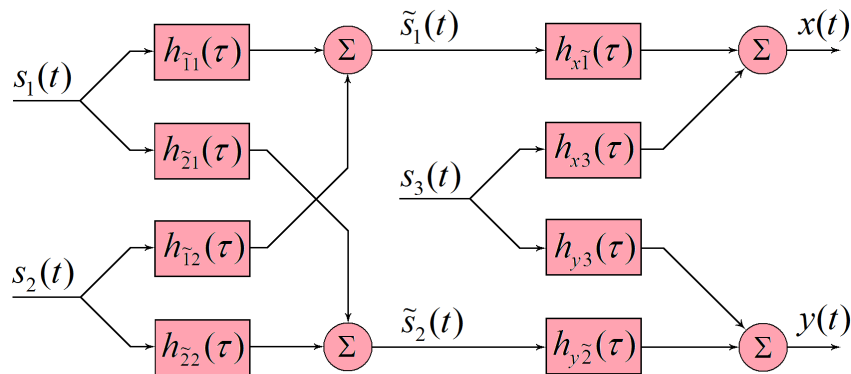


Рис. 85. Структура «Модели VI».

Теоретический анализ позволяет сделать следующие выводы.

Во-первых, существуют простые линейные модели с постоянными параметрами, имеющие три входа и два выхода, которые могут не противоречиво в первом приближении описать соотношение динамики мощности выходных сигналов $x(t)$ и $y(t)$, и показателей γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2$. Для некогерентных сигналов $s_1(t)$, $s_2(t)$ и $s_3(t)$ подходящей является модель V. А для когерентных сигналов $s_1(t)$, $s_2(t)$, для которых характер их зависимости описывается моделью III, подходит модель II. У этих моделей связи между входами и выходами постоянные, и выходы между собой не связаны, а увеличение или уменьшение γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst_{xy}}^2$ и $\gamma_{Lag_{xy}}^2$ является следствием изменения спектральной плотности входных сигналов. Такие модели могут быть адекватными, поскольку кора головного мозга получает афферентные входы от различных источников: соседних областей, таламуса, ствола головного мозга и других.

Во-вторых, если величина $\gamma_{Lag_{xy}}^2$ отличалась от нуля, то, по крайней мере, одна из импульсных переходных функций $h(\tau)$, описывающих связи между

входами и выходами, не удовлетворяет условию: $h(\tau) = 0$, если $\tau \neq 0$. Иными словами, смешивание сигналов от каких-либо источников не является мгновенным, и, следовательно, не может быть следствием суперпозиции полей. Но при этом невозможно определить, для каких конкретно связей это характерно, даже зная зависимость $\gamma_{Lag,xy}^2$ от мощности выходов $x(t)$ и $y(t)$.

В-третьих, при анализе зависимости величины γ_{xy}^2 , $\gamma_{Inst,xy}^2$ и $\gamma_{Lag,xy}^2$ от спектральной плотности входных сигналов не использовались какие-либо специфические особенности моделей *gICA*, поэтому указанные выводы справедливы и для сигналов ЭЭГ. Но, учитывая то, что картина соотношений показателей взаимной когерентности и спектральной плотности сигналов ЭЭГ более сложная, возможно, потребуется рассматривать линейные системы с постоянными параметрами, имеющие большее число входов. Адекватность таких более сложных моделей следует из того, что электрические потенциалы, регистрируемые на поверхности головы, представляют собой линейные комбинации сигналов от многих источников, вследствие существования объемной проводимости мозга.

5.2 *Скрытые источники ПСС.*

5.2.1 Особенности и ограничения метода оценки сигналов скрытых источников ПСС.

Для оценки сигналов скрытых источников ПСС был использован подход, использующий статистики второго порядка (см. Раздел 2.4.3.2). Детальное описание предложенного метода представлено в Разделе 3.11.1. Прототипом используемого в данной работе алгоритма является хорошо известный метод SOBI (Belouchrani, et al., 1997). В отличие от метода SOBI, который применяется для стационарных сигналов, данный алгоритм адаптирован к переходным процессам. При этом делается предположение о том, что индивидуальные отклонения сигналов скрытых источников ПСС от

средне-групповых взаимно некоррелированы или слабо коррелированы. Кроме того, в отличие от оригинального метода SOBI, в предложенном алгоритме выполняется, так называемая, неортогональная приближительная совместная диагонализация множества матриц взаимной ковариации.

Необходимость использования процедуры неортогональной приближительной совместной диагонализации матриц имеет как теоретическое обоснование, так и экспериментальные подтверждения. С теоретической точки зрения, топографии источников, расположенных друг от друга на небольшом расстоянии, должны пространственно перекрываться. Это является следствием физических законов распространения электрического поля в объемном проводнике. Скалярное произведение таких топографий (столбцов матрицы смешивания) совсем не обязательно должно быть равным нулю. Поэтому предположение о том, что топографии источников являются ортогональными, является слишком строгим ограничением. С другой стороны, было показано экспериментально, что при использовании ортогональной процедуры приближительной совместной диагонализации матриц, многие топографии источников имели несколько локальных максимумов и минимумов. Чтобы объяснить происхождение источников с такими топографиями, необходимо предположить наличие мощных и анизотропных связей между далеко расположенными зонами мозга. Но такое предположение, по-видимому, несправедливо.

Предложенный метод оценки сигналов скрытых источников ПСС имеет ряд ограничений. Во-первых, необходимым условием является вариабельность компонентов ПСС от испытываемого к испытываемому. Это не принципиальное ограничение, но для выборки наблюдений, в которой все индивидуальные ПСС одинаковы, метод будет неэффективен. Во-вторых, требуется большое количество записей ПСС, поскольку ковариационные матрицы необходимо оценивать с хорошей точностью. В-третьих, методы слепого разделения источников, основанные на статистиках второго порядка, не разделяют сигналы, имеющие одинаковые автокорреляционные функции

(Yeredor, 2010). Вследствие этого, сигналы источников ПСС, расположенных симметрично относительно срединной линии мозга, не разделяются.

Существует еще одно свойство предложенной реализации алгоритма, которое, по-видимому, не является принципиальным ограничением, но может стать причиной недоразумений. В модели скрытых источников ПСС, полученной с помощью данного алгоритма, практически всегда существуют источники, описывающие очень маленький процент мощности (в сумме, как правило, менее 3%), и имеющие шумоподобные сигналы. Появление таких источников, по-видимому, связано с тем, что сигналы (ПСС) и шум (спонтанная ЭЭГ) коррелированы. Поэтому, использованная процедура снижения размерности (см. Разделе 3.11.1.) не будет полностью исключать шум и может частично исказить данные. Но, как показали результаты исследований, погрешность, связанная со снижением размерности относительно невелика, и не превышает 1% (см. Рис. 72).

Для определения оптимального число источников M_{opt} был разработан Байесовский информационный критерий (см. Раздел 3.11.2). Но исследования показали, что функция $BIC(M)$ не имеет четко выраженного минимума, поэтому результаты использования этого критерия неоднозначные (см. Раздел 4.3.3). По-видимому, с помощью него может быть определен только диапазон значений M , в пределах которого находится M_{opt} . Поэтому для определения точного значения M_{opt} необходимо использовать дополнительные критерии. В качестве такого критерия использовалась повторяемость формы топографий наиболее мощных источников при варьировании подмножества входных данных и числа M (см. Раздел 4.3.3).

Можно выделить, по крайней мере, три причины, вследствие которых функция $BIC(M)$ не имеет четко выраженного минимума. Во-первых, при построении Байесовского информационного критерия предполагалось, что сигналы взаимно независимы. Но, строго говоря, это предположения выполняется только приблизительно, и, фактически, существует взаимная

корреляция между сигналами, хотя ее величина относительно небольшая. Во-вторых, предполагалось, что сигналы и шум взаимно независимы. Это предположение также выполняется только приблизительно, поскольку сигналы (ПСС) могут зависеть от спонтанной ЭЭГ, которая, в данном случае, рассматривается в качестве шума. В-третьих, использованная процедура снижения размерности также предполагает, что сигналы и шум взаимно независимы. И если это предположение несправедливо, то могут появляться источники с шумоподобными сигналами, причем их количество увеличивается с ростом M . Сигналы таких источников могут обладать свойствами шума: то есть их средние значения могут быть близки к нулю, а их ковариационная матрица – к матрице Теплица. Это, в свою очередь, будет приводить к увеличению $BIC(M)$ для больших M .

Наконец, необходимо отметить, что вычисление функции $BIC(M)$ требует значительных временных затрат, которые в ряде случаев превышали 100 часов непрерывной работы компьютера на базе 4-х ядерного процессора.

Несмотря на перечисленные ограничения, результаты исследований показали, что использование предложенного метода оценки сигналов скрытых источников ПСС позволяет выделить феномены, которые сложно или практически невозможно наблюдать при анализе исходных ПСС.

5.2.2 Локализация источников ПСС.

В разделе 4.3.4 приводятся результаты локализации источников ПСС, полученные с помощью метода sLORETA. Но эти результаты не дают возможности оценить, насколько точно определяется локализация источников ПСС, поскольку их истинные координаты неизвестны. Теоретический анализ позволяет выделить, по крайней мере, пять факторов, которые могли приводить к снижению точности локализации источников. Во-первых, для регистрации ПСС использовалось только 19 электродов, что, по-видимому, недостаточно. Во-вторых, анализ надежности оценок

топографий источников (см. Таблицы 21-23) косвенно показал, что в ряде случаев точность их определения относительно низкая. Для таких источников точность локализации тоже будет относительно низкая, поскольку их топографии используются в качестве входных данных для метода sLORETA. В-третьих, межсубъектная вариабельность положения источников относительно электродов также может оказывать влияние на точность оценок их топографий. Величину влияния этого фактора определить достаточно сложно, поскольку истинная локализация источников ПСС у каждого отдельного человека неизвестна. Но в Разделе 4.1.12 было показано, что этот фактор оказывает относительно небольшое влияние на топографии источников 19-ти канальной ЭЭГ. Поэтому, можно предположить, что аналогичное утверждение будет справедливо и для случая 19-канальных ПСС. В-четвертых, программное обеспечение sLORETA использует трехслойную сферическую модель головы, а не реалистическую. Наконец, метод решения обратной задачи sLORETA также обладает ограничениями (см. Раздел 2.5.4).

Сомнение вызывают результаты локализации источника № 4 на Рис. 68 А. и № 4 на Рис. 85 Б. Глядя на форму этих топографий, а также учитывая, что эти источники описывают один из субкомпонентов слухового N1, логично было бы предположить, что они должны находиться в слуховой коре. Но результаты локализации показывают, что в первом случае максимум плотности источников по sLORETA находится в центральных зонах мозга вблизи электрода Cz, а во втором – в теменных областях преимущественно слева (электрод P3). И в этом случае следует признать, что такие результаты локализация источников является ошибочными.

Тем не менее, за исключением некоторых случаев, результаты локализации источников не выглядят противоречиво. Но, учитывая вышесказанное, эти результаты следует считать приблизительными, причем ошибка локализации может оказаться достаточно большой.

5.2.3 Свойства сигналов скрытых источников ПСС.

Результаты исследований показали, сигналы источников ПСС представляют собой последовательность пиков (полувольт) с различной продолжительностью, пиковой латентностью и зависимостью от типа стимулов и вида выполняемого задания. Этот факт не противоречит свойствам локальных внеклеточных электрических потенциалов, которые регистрируются с помощью вживленных или субдуральных электродов. В частности, хорошо известно, что в ответ на внешнее раздражение в локальных зонах коры головного мозга развивается достаточно сложный переходной процесс, который отражается в изменении величины электрического потенциала, представляющем собой последовательность полувольт различной полярности и пиковой латентности (см. например, Kropotov, Ponomarev, 1991, Kropotov, et al., 2000).

В то же время, каждый из сигналов скрытых источников ПСС имел свои специфические особенности. Рассмотрим их более подробно.

5.2.3.1 Волны P1, N1 и P2.

5.2.3.1.1 Зрительная модальность.

После предъявления зрительного стимула наиболее раннее отклонение сигнала от изолинии с латентностью пика порядка 100 мс наблюдается в сигналах источников ПСС, у которых топографии имеют максимум вблизи электродов O1 и O2. Эти сигналы представлены на Рис. 66 А., источник №9; Рис. 66 Б., источник №6; Рис. 67 А., источник №7; Рис. 67 Б., источник №6; и Рис. 67 С., источник №6, а также Рис. 68, 73 и 74. В соответствии с латентностью, полярностью и топографическим распределением этот пик, по-видимому, описывает хорошо известную волну P1 (см. Раздел 2.2.2.1.2).

Следующий пик, наблюдаемый в сигналах этого источника, имеет противоположную полярность и достигает максимума приблизительно в интервале 140-160 мс после начала предъявления стимула. Величина этого

пика зависит от категории (животные, растения, люди) стимулов (см. Рис. 73 и 74), и его величина больше в случае предъявления изображения растений, по сравнению с животными (см. Рис. 86 Б.). Этот пик описывает хорошо известную волну N1, наблюдаемую в задних отделах (см. Раздел 2.2.2.1.3).

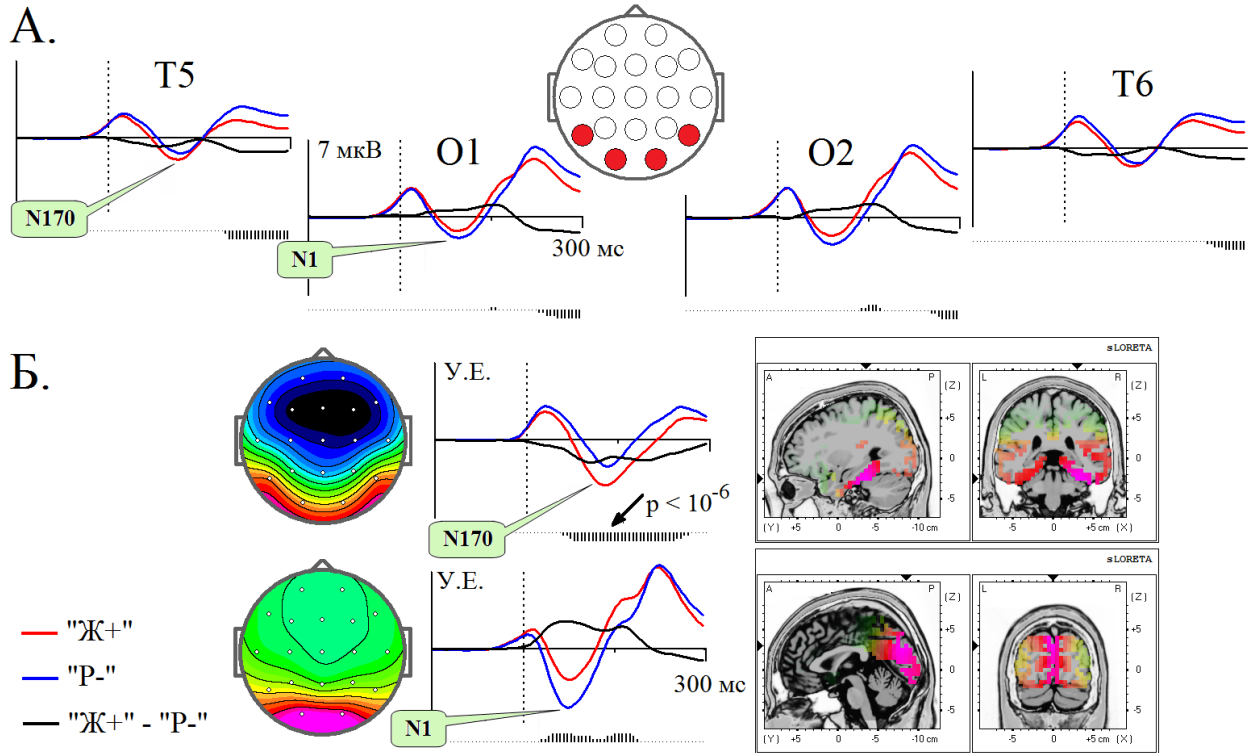


Рис. 86. Затылочный компонент N1 и височно-затылочный компонент N170. А. ПСС после первого стимула в пробах «Ж+» и «Р-». Б. Топографии и сигналы источников ПСС (слева) и результаты локализации источников и помощью sLORETA (справа). Линии красного цвета – пробы «Ж+», синего – «Р-», черного – разностные кривые. По оси абсцисс – время, по оси ординат – (А.) микровольты и (Б.) условные единицы. Момент включения стимула в начале координат. Вертикальные пунктирные линии – выключение стимула. Вертикальные отрезки под графиками – статистическая значимость различия сигналов: $p < 10^{-4}$ – короткий, $p < 10^{-5}$ – средний и $p < 10^{-6}$ – длинный.

Волна N1 также наблюдается в передних отделах, но ее пиковая латентность несколько меньше и находится в интервале 100-150 мс (см. Раздел 2.2.2.1.). Аналогичный пик с латентностью максимума порядка 110-120 мс наблюдается в сигналах источника, который локализован в веретенообразной извилине (см. Таблицу 24; Рис. 66 А., источник №8; Рис. 66 Б., источник №5; Рис. 67 А., источник №6; Рис. 67 Б., источник №5; Рис.

67 С., источник №6; и Рис. 68, 73, 74 и 86 Б.). В соответствии с топографией этого источника, данный пик имеет положительную полярность в височно-затылочных областях, и отрицательную полярность в лобных зонах. Его величина слабо зависит от типа предъявляемых стимулов, по сравнению с волной N1, наблюдаемой в задних отделах. Это различие подтверждает вывод о том, что волны N1, наблюдаемые в передних и задних отделах, имеют различные мозговые источники (Di Russo, et al., 2002, 2003).

Необходимо подчеркнуть, что пики с приблизительно такой же латентностью максимума (~100-120 мс) наблюдаются в сигналах других источников, хотя величина их значительно меньше (см. Рис. 66 и 67). Причем дополнительные пики более выражены в моделях ПСС, построенных для интервала времени между первым и вторым стимулом (Рис. 66), и менее заметны в сигналах источников после второго стимула (Рис. 67). По-видимому, это связано с методическими ограничениями, в результате чего разделение сигналов от различных источников оказалось неполным. Причем эти ограничения могут также влиять на точность локализации источников этой волны, поскольку ее топографическое распределение в передних отделах, отличается от топографий источников в моделях ПСС.

Следующий пик, наблюдаемый в сигналах этого источника (см. Рис. 86 Б.), имеет латентностью максимума порядка 188 мс. Величина этого пика, который обозначен как N170, зависит от категории стимулов, и она больше в случае предъявления животных, по сравнению с растениями. Если сравнить вид зависимости величины пиков N1 и N170 от категории стимулов, то видно, что она разнонаправленная (см. Рис. 86 Б.) Кроме того, результатами локализации источников с помощью метода sLORETA показывают, генераторы волн N1 и N170 пространственно разделены. Первый из них находится в экстрастриарной коре, а второй – в веретенообразной извилине. Эти данные указывают на то, что при категоризации стимулов в указанных зонах мозга протекают различные процессы, которые отражаются в волнах N1 и N170.

В ПСС зависимость величины пиков от категории стимулов выражена значительно хуже (Рис. 86 А.). Это связано с тем, что волны N1 и N170 перекрываются во времени, топографии их источников перекрываются в пространстве (Рис. 86 Б.) и влияние этого фактора разнонаправленное. Этот факт показывает преимущество анализа скрытых источников ПСС, так как он может выявить разнонаправленное влияние фактора на величину нескольких компонентов ПСС, если оно скрыто за счет суперпозиции сигналов.

Из литературных данных известно, что наличие зависимости ПСС от категории стимулов с латентностью порядка 200 мс характерно для двух компонентов: волны N170 с максимумами в височно-затылочных (T5 и T6) областях и волны P2 – в лобно-центральных (Fz и Cz) отделах (Ji, et al., 1998, Antal, et al., 2000, 2001, Kiefer, 2001, Pernet, et al., 2003, Codispoti, et al., 2006, Sitnikova, et al., 2006, Proverbio, et al., 2007, Kiefer, Pulvermüller, 2012). Подобная зависимость наблюдалась и в наших исследованиях (см. Рис. 87 А.).

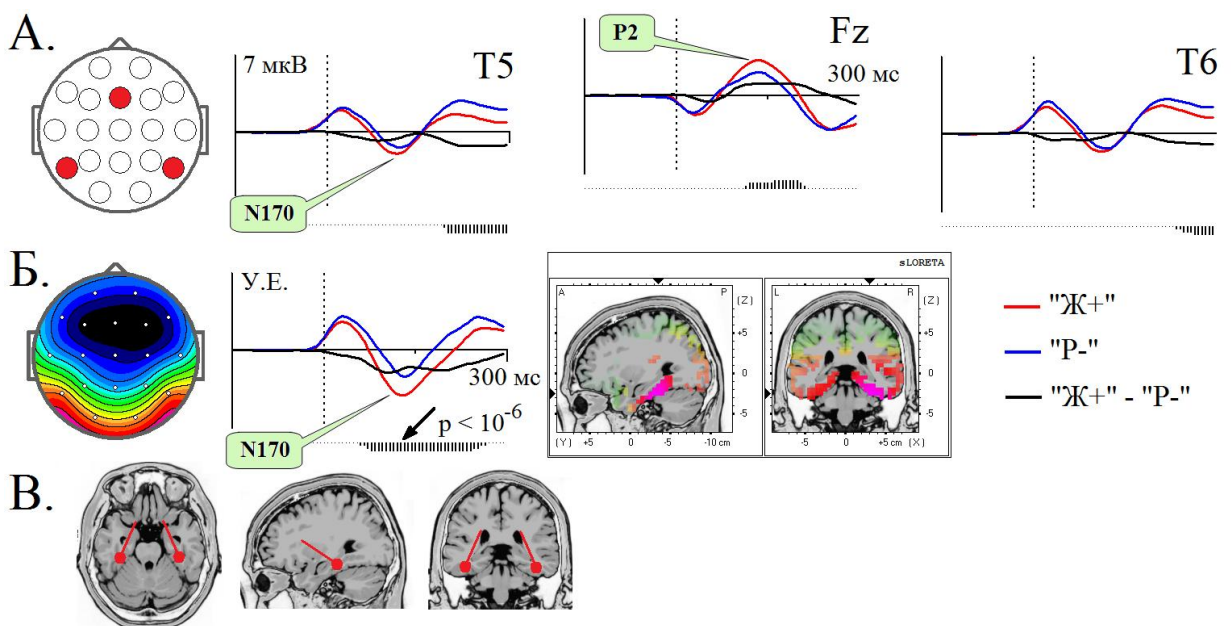


Рис. 87. Височно-затылочный компонент N170 и лобный компонент P2. А. ПСС после первого стимула в пробах «Ж+» и «Р-». Б. Топографии и сигналы источников ПСС (слева) и результаты локализации источников и помощью sLORETA (справа). В. Схема предполагаемой ориентации дипольных моментов источников. Обозначения те же, что на Рис. 86.

При использовании в качестве референта объединенных ушных электродов, латентности максимумов этих волн различаются приблизительно на 10 мс (176 и 188 мс соответственно). Но анализ CSD показал, что латентность максимума волны N170, по-видимому, также равна 188 мс. Иными словами, обе эти волны наблюдаются, приблизительно, в одинаковом интервале времени и достигают максимума одновременно. Кроме того, величина этих волн одинаково зависит от категории стимулов, и она больше в случае предъявления животных, чем – растений.

Аналогичный пик с латентностью максимума порядка 188 мс наблюдается в сигналах источника, локализованного в веретенообразной извилине (см. Таблицу 24, Рис. 66 А., источник №8; Рис. 66 Б., источник №5; Рис. 67 А., источник №6; Рис. 67 Б., источник №5; Рис. 67 С., источник №6; и Рис. 68, 73, 74 и 87 Б.). В соответствии с топографией этого источника, данный пик имеет отрицательную полярность в височно-затылочных областях и положительную полярность в лобных зонах. И величина этого пика также зависит от категории стимулов: она больше в случае предъявления животных по сравнению с растениями. Иными словами, волны N170 и P2 описываются сигналом от одного источника. Возможным объяснением этих фактов является то, что эти волны имеют общие источники, которые, по-видимому, находятся билатерально в передних отделах веретенообразной извилины (см. Рис. 66-68). А дипольные моменты этих источников ориентированы таким образом, что один из полюсов направлен в сторону задневисочных и затылочных областей, а второй – к лобно-центральному отведению (см. Рис. 87 В.). Необходимо также подчеркнуть, что пики с приблизительно такой же латентностью максимума (~170-200 мс) наблюдаются в сигналах других источников модели ПСС, построенной для интервала времени между первым и вторым стимулом, хотя величина их значительно меньше (см. Рис. 66). Поэтому, возможно, что локализация источников этих волн выполнена не точно.

В ряде исследований было показано (см. Раздел 2.2.2.1.4), что волна N170 имеет большую величину при предъявлении лиц по сравнению с изображениями других объектов. Причем моменты эквивалентных дипольных источников для этой волны направлены иначе: один из полюсов также направлен в сторону задневисочных и затылочных областей, тогда как другой – к вертексу (см., например, Jouse, et al., 2006), а сами источники находятся в задней части веретеновидной извилины. Но в нашем случае источники были локализованы в передних отделах веретенообразной извилины. По-видимому, в этих областях коры расположено несколько зон, которые участвуют в распознавании объектов, но обладают различной специализацией. При этом в ПСС, регистрируемых на поверхности головы, наблюдается достаточно сложная зависимость величины волны N170 от вида предъявляемых изображений, поскольку в результате суперпозиции полей сигналы от этих источников накладываются друг на друга.

5.2.3.1.2 Слуховая модальность.

Изучение особенностей слуховых ПСС не являлось задачей данного исследования. Тем не менее, в некоторых модификациях GO/NOGO теста («Тест 1», «Тест 3» и «Тест 4») одновременно с изображениями людей предъявлялись слуховые стимулы. Формально говоря, в этом не было необходимости. Более того, поскольку слуховые стимулы предъявлялись только в одной группе проб, было невозможно определить зависимость различных волн ПСС от типа стимулов и вида выполняемого задания. Но с другой стороны, все тесты были построены таким образом, что число проб, в которых в качестве первого стимула предъявлялись изображения животных или растений, было одинаковым. Число проб, в которых предъявлялись различные сочетания пар стимулов («Ж-Ж», «Ж-Р», «Р-Р» и «Р-Ч»), также было одинаковым. Но в соответствии с заданием в тесте «Тест 1», испытуемый нажимал на кнопку только в пробах «Ж-Ж», и мог игнорировать второй стимул в пробах «Р-Р» и «Р-Ч», что происходило в два раза чаще. С

точки зрения выполняемого задания, пробы «Р-Р» и «Р-Ч» были одинаковыми, исключая то, что в качестве второго стимула предъявлялись изображения различных категорий. В остальных тестах ситуация была аналогичной. Это открывало возможность попробовать получить дополнительную информацию, не увеличивая продолжительности теста.

Для этого в пробах «Р-Ч» одновременно с изображением человека, которое испытуемый мог игнорировать, предъявлялись слуховые стимулы, представляющие собой случайные последовательности быстро сменяющихся тонов различной частоты. С одной стороны, такие звуки были необычными для испытуемого и могли вызывать ориентировочную реакцию. С другой стороны, предъявление звуков во время теста привлекало внимание испытуемого и не позволяло отвлекаться от выполнения теста, по крайней мере, хотя бы частично. С третьей стороны, относительно редкое предъявление слуховых стимулов в пробах «Р-Ч» (в среднем 1 раз в течение 12 с) оказывало относительно маленькое влияние на содержание задачи, которую выполнял испытуемый. И, наконец, наличие таких записей ПСС позволяло оценить возможности и ограничения метода разделения сигналов от скрытых источников, который был использован в этой работе.

Но это оказалось нетривиальной проблемой. В частности, чтобы оценить возможности и ограничения метода разделения сигналов от скрытых источников, необходимо предположить, что предъявление зрительных и слуховых стимулов приводит к активации различных независимых мозговых источников, сигналы от которых, вследствие суперпозиции, полей суммируются с различными весами в зависимости от расположения электродов. В общем случае, такое предположение, очевидно, несправедливо. Например, было неоднократно показано, что ПСС, развивающиеся после одновременного предъявления нескольких стимулов различной модальности, отличаются от простой суммы тех ПСС, которые наблюдаются после каждого из этих стимулов в отдельности (Giard, Peronnet, 1999, Molholm, et al., 2002, 2004, 2007, Brandwein, et al., 2011, 2013).

Считается, что данные эффекты связаны с интеграцией мульти-сенсорной информации, и они могут быть выявлены не только с помощью ПСС, но и используя психофизические методы (Stein, et al., 1989, Ross, et al., 2007a, 2007b, 2011, Gingras, et al., 2009, Fiebelkorn, et al., 2011), анализ импульсной активности нейронов (Stein, et al., 1988, 2009, Stein B.E., Rowland, 2011) или спектральной плотности сигналов ЭЭГ (Senkowski, et al., 2008, Sella, et al., 2014) и функциональную магнитно-резонансную томографию (Werner, Noppeney, 2010). Характер указанных различий ПСС зависит от множества различных факторов, таких как внимание (Molholm, et al., 2007, Talsma, et al., 2007, Potts, et al., 2008, Zimmer, et al., 2010), смысловое соответствие зрительных и слуховых стимулов (Molholm, et al., 2004, Potts, et al., 2008, Russo, et al., 2012), и индивидуальные особенности испытуемых или пациентов (Brandwein, et al., 2011, 2013, Russo, et al., 2012, Sinke, et al., 2014). Тем не менее, в течение первых 200 мс величина этих эффектов относительно небольшая по сравнению с самими ПСС, если предъявляются не связанные по смыслу простые изображения и звуки, и задание не требует привлечения внимания к одной из модальностей (Giard, Peronnet, 1999, Molholm, et al., 2002, Brandwein, et al., 2013).

На исходных ПСС, представленных на Рис. 52 А., видно, что предъявление слухового стимула приводит к появлению дополнительных волн, которые наиболее выражены в лобно-центрально-теменных областях. Первые три пика в порядке возрастания латентности являются хорошо известным комплексом «P1–N1–P2», в котором волны N1 и P2 имеют большую величину. В соответствии с моделью ПСС (Рис. 68) источники волн N1 и P2 расположены в различных областях коры. Но, по-видимому, локализация этих источников выполнена с большой погрешностью.

Традиционно для локализации источников волн N1 и P2 используются модели локальных диполей с фиксированным пространственным положением (см. Раздел 2.3.3.1). Как правило, эти модели состоят из одной или двух пар локальных диполей, симметрично расположенных в двух

полушариях. В этом случае результаты локализации показывают, что источники расположены билатерально вблизи слуховой коры (Scherg, von Cramon, 1986a, 1986b, Huotilainen, et al., 1998, Ceponiene, et al., 2002, Ponton, et al., 2002, Scarff, et al., 2002, Shahin, et al., 2007a, 2007b, Mayhew, et al., 2010). В некоторых работах использовались модели, состоящие из трех и более пар локальных диполей (Picton, et al., 1999, Gallinat, et al., 2002). И в этом случае источники были локализованы не только вблизи слуховой коры, но и в других областях: передней поясной коре (Gallinat, et al., 2002) и лобной коре (Picton, et al., 1999). Похожие результаты были получены и для моделей распределенных источников, используя различные методы решения обратной задачи: LORETA (Gallinat, et al., 2002) и sLORETA (Pratt, et al., 2005, 2007).

Результаты локализации источников, представленные на Рис. 68, значительно отличаются. И это связано, прежде всего, с методикой регистрации ЭЭГ. Так, в данной работе ЭЭГ записывалась только от 19-ти электродов, тогда как в других случаях использовалось большее их число. Причем положение электродов выходило за пределы границ стандартной системы 10 x 20, и они располагались, в том числе и на сосцевидных отростках за ухом, где наблюдается инверсия полярности волны N1. Кроме того, для регистрации слуховых ПСС, как правило, используются другие референты: нос, подбородок, электрод Cz, но не объединенные ушные электроды. С другой стороны, также возможно, что на точность локализации повлияли и другие факторы: неполное разделение сигналов, или влияние эффектов, связанных с интеграцией мульти-сенсорной информации. Также не исключены ошибки локализации, связанные с ограничениями метода sLORETA (см. Раздел 2.5.4). В целом, результаты локализации источников слуховых ПСС следует признать неудовлетворительными.

Разделение сигналов от источников зрительных и слуховых ПСС, по-видимому, также оказалось неполным (см. Рис. 68 А., источники № 7 и № 8, Рис. 68 А., источники № 6 и № 7, Рис. 68 Б., источники № 6 и № 7, Рис. 68 В., источники № 5 и № 6). Это может быть следствием двух причин. Во-

первых, в височных областях коры источники зрительных и слуховых ПСС находятся относительно недалеко друг от друга. Поэтому эти сигналы не удастся полностью разделить при использовании относительно редкой сетки электродов. Во-вторых, не исключена возможность влияния эффектов, связанных с интеграцией мульти-сенсорной информации.

Тем не менее, результаты исследований показывают, что комплекс волн N1 и P2, по-видимому, имеет несколько мозговых источников, сигналы которых различаются по форме.

5.2.3.2 Группа волн N2.

В многочисленных работах было показано (Wang, et al., 1998, 2000, 2001, 2002, 2003a, 2003b, 2004, Cui, et al., 2000, Kong, et al., 2000, Tian, et al., 2001, Zhang Y., et al., 2001, Yang, Wang, 2002, Zhang X., et al., 2005, Kimura, et al., 2006a, Mao, Wang, 2005, 2007, 2008, Gao, et al., 2010, Zhou, et al., 2011), что волна N2b (или волна N270), имеющая максимальную величину в передних отделах, наблюдается при сравнении пар последовательно предъявляемых и различающихся по одному или нескольким признакам стимулов (см. Раздел 2.2.2.3.3). Но в ряде работ (Kimura, et al., 2005, 2006a, 2006b, 2008b) также описана волна положительной полярности, имеющая приблизительно такую же латентность пика и максимальную величину в височно-затылочных отделах. В наших исследованиях обе эти волны также наблюдались после второго стимула (см. Рис. 51 А. и Рис. 88 А.).

Для оценки зависимости этих волн от типа стимулов и вида выполняемого задания использовались четыре модификации GO/NOGO теста. Как показали результаты исследований (см. Рис. 72) исходных ПСС, обе эти волны имеют приблизительно одинаковую зависимость от типа стимулов и вида выполняемого задания. Они хорошо выражены в ПСС для тестов «Тест 1», «Тест 2» и «Тест 4», а которых испытуемый нажимал на кнопку после предъявления пары одинаковых изображений. Но если испытуемым нажимал на кнопку после предъявления пары разных

изображений («Тест 3») и игнорировать пары одинаковых картинок (Рис. 72 В.), эти волны не наблюдались в исходных ПСС.

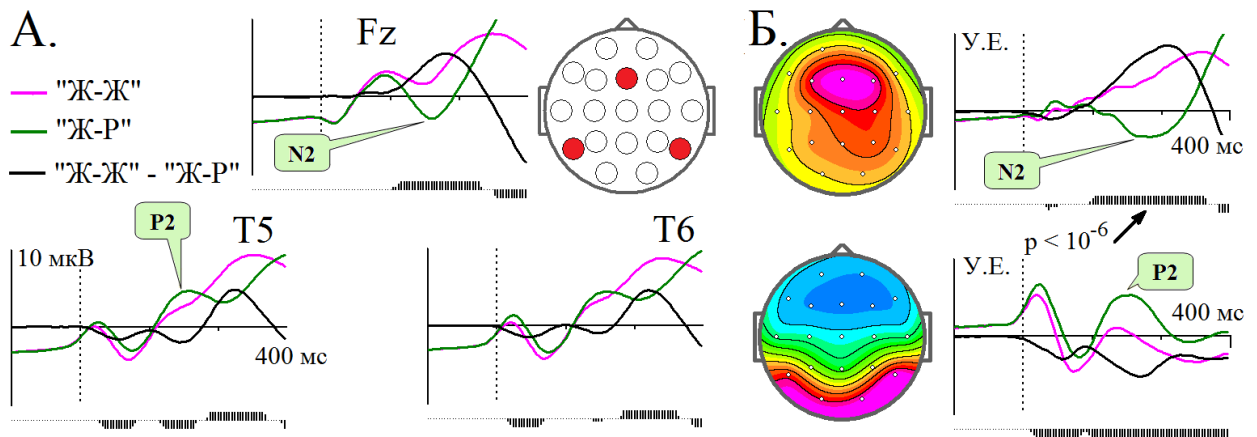


Рис. 88. Височно-затылочный компонент P2 и лобный компонент N2. А. ПСС после второго стимула в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р». Б. Топографии и сигналы источников ПСС. Сигналы, изображенные пурпурным цветом, соответствуют пробам «Ж-Ж», зеленым - «Ж-Р», черным – разностная кривая. Обозначения те же, что на Рис. 86.

В сигналах скрытых источников ПСС наблюдается более разнообразная картина. Во-первых, в сигналах источника № 5 (Рис. 74) наблюдается пик с латентностью максимума порядка 250 мс. В соответствии с топографией этого источника, данный пик имеет положительную полярность в височно-затылочных областях, и отрицательную полярность в лобных зонах (см. Рис. 88 Б. внизу). Причем, на разностных кривых этот пик имеет наименьшую величину, когда испытуемый нажимал на кнопку после предъявления пары разных изображений. Аналогичный пик наблюдается также в сигналах источника № 3 (Рис. 74). И в соответствии с топографией этот пик имеет отрицательную полярность в центральных областях. В тоже время в сигналах источника № 2 наблюдается пик, который в соответствии с топографией имеет отрицательную полярность в лобных областях (см. Рис. 88 Б. вверху), и обладает другими свойствами. Его величина наименьшая в тесте «Тест 4», в котором испытуемый нажимал на кнопку в обеих пробах. В остальных случаях величина этого пика приблизительно была одинаковой, а низкая статистическая значимость этого эффекта в тесте «Тест 2», по-видимому,

связана с маленьким объемом выборки. Иными словами, этот пик больше в по-го-пробах по отношению к го-пробам, независимо от пары предъявляемых изображений. Причем, эта волна начинается приблизительно через 230-250 мс после включения стимула, то есть, в среднем, более чем на 100 мс раньше момента нажатия на кнопку.

Эти результаты показывают, что волна N2b, наблюдаемая в ПСС в лобных отделах, по-видимому, является результатом суперпозиции сигналов от нескольких источников, расположенных на достаточно большом расстоянии друг от друга (см. Рис. 67 В.). И, вследствие этого, она обладает достаточно сложной зависимостью от типа стимулов и вида выполняемого задания (см. Раздел. 2.2.2.3.3), поэтому было трудно определить, протекание каких психологических процессов в ней отражается. Но если использовать модели скрытых источников ПСС, эта проблема может быть упрощена.

Результаты полученных исследований подтверждают гипотезу о том, что одна из составляющих волны N2b, наблюдаемая в лобных отделах (Рис. 74, источник № 3), связана с процессами подавления ответа (Gemba, Sasaki, 1989, Jodo, Kayama, 1992, Sasaki, Gemba, 1993) или с торможением и пересмотром программы действия перед двигательной реакцией (Falkenstein, et al., 1999, Smith, et al., 2007, 2008, Beste, et al., 2008, 2009, 2010a, 2010b, Sehlmeier, et al., 2010).

Но также, в этом же интервале времени в сигналах источников № 3 и 5 (Рис. 74) наблюдаются пики, имеющие другую зависимость от типа стимулов и вида выполняемого задания. Эти пики наблюдаются не во всех по-го-пробах, поэтому их сложно связать с процессами торможения и пересмотром программы действия перед двигательной реакцией. С другой стороны, при выполнении тестов человеку было необходимо сравнить первый стимул со вторым. Причем, в пробах, в которых предъявляемые изображения принадлежали одной категории, они были идентичными. Поэтому естественной стратегией человека было при предъявлении первого стимула запомнить изображение или какие-либо его характерные особенности, в том

числе и категорию, к которой они принадлежат. А при предъявлении второго стимула сравнить эти особенности. И, как видно на Рис. 74, эти пики наблюдаются в том случае, когда второе изображение отличается от первого по каким-либо ранее запомненным характеристикам. Иными словами, по-видимому, эти пики связаны с процессами сравнения предъявляемого изображения и образа, хранящегося в рабочей памяти.

Необходимо отметить, что эти пики, имеющие положительную полярность в ПСС в височно-затылочных областях, по-видимому, отличаются от другой волны, так называемой, негативности рассогласования (НР) в зрительной модальности (Pazo-Alvarez, et al., 2007, Kimura, et al., 2008a, 2008c, 2009, 2010a, 2010b, 2010c, 2011, Kimura, 2012, Stefanics, et al., 2014). Этот вывод может быть сделан на основании следующих данных. Во-первых, НР в зрительной модальности наблюдается в oddball парадигме после предъявления редкого девиантного стимула. Во-вторых, она имеет отрицательную полярность в затылочных областях. Наконец, у нее другое топографическое распределение, в результате чего ее источники были локализованы в зрительной коре в 19-м поле Бродмана (Kimura, et al., 2010a).

5.2.3.3 Группа волн P3.

Опубликовано огромное число работ, посвященных волне P3 (см. Раздел 2.2.2.4), в которых рассматриваются ее свойства и предполагаемые мозговые источники, а также обсуждаются гипотезы относительно психических процессов, которые в ней отражаются. Но до сих пор не существует единого мнения о том, какие нейронные и когнитивные процессы отражаются в волне P3. Это связано с тем, что в соответствующем интервале времени разворачивается множество нейронных процессов, сигналы от которых накладываются друг на друга, и их сложно разделить, манипулируя условиями эксперимента. Результаты исследований, представленные в данной работе, показывают, что использование методов слепого разделения источников позволяет, по крайней мере, частично разделить эти сигналы.

В ПСС после второго стимула волна P3 наблюдается как в go-, так и в no-go-пробах (Рис. 51 А. и Рис 89 А.). В дальнейшем эти волны будем называть волна P3go и волна P3no-go соответственно. Несмотря на то, что латентности максимумов и топографическое распределение этих волн различные, они перекрываются как во времени, так и в пространстве. И на них также накладываются более ранние волны ПСС. Преобразование исходных ПСС к среднему референту или в CSD (Рис. 51 Б. и Рис. 53 В.) позволяет охарактеризовать локальные особенности этих волн, но не приводит к их разделению. По-видимому, гораздо лучшие результаты разделения этих сигналов были получены в моделях скрытых источников ПСС (см. Рис. 67 и Рис 88 А.). При этом конечный результат относительно мало зависел от того, относительно какого референта были записаны исходные ПСС: объединенных ушных электродов (Рис. 67 А. и Рис. 67 Б) или среднего референта (Рис. 67 В.). Хотя, в последнем случае форма сигналов источника № 4 немного отличалась.

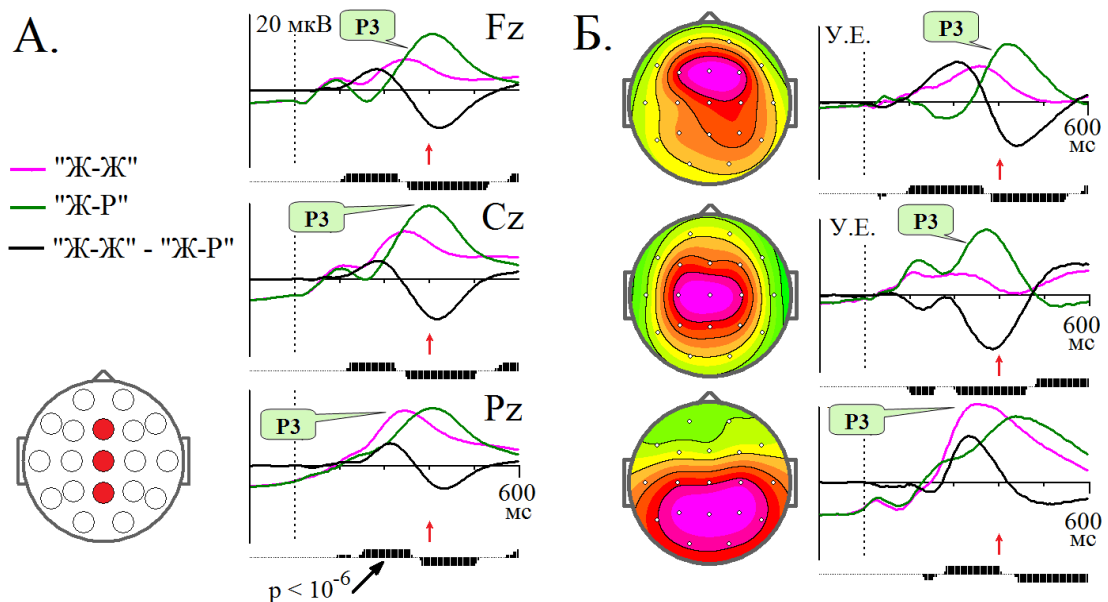


Рис. 89. Субкомпоненты волны P3.

А. ПСС после второго стимула в пробах «Ж-Ж» и «Ж-Р». Б. Топографии и сигналы источников ПСС. Стрелки на графиках – среднее время реакции. Обозначения те же, что на Рис. 88.

Различие сигналов источника № 4 на Рис. 74 (см. также Рис. 89 Б. внизу) в интервале 280-380 мс наблюдаются во всех четырех модификациях GO/NOGO теста. То есть, это различие наблюдается как между go- и по-go-пробами, так и в том случае («Тест 4»), когда нажатие на кнопку выполнялось разными руками. Причем, величина отклонения сигналов от изолинии в этом интервале была больше в go-пробах для первых трех тестов, и в пробах «Ж-Ж» – для четвертого. Другой особенностью сигналов этого источника является то, что величина их отклонения от изолинии больше у здоровых испытуемых по сравнению с СНВГ пациентами (Рис. 75, источника №5) как в go-, так и в по-go-пробах.

Сигналы источника № 3 на Рис. 74 (см. также Рис. 89 Б. посередине), по-видимому, характеризуются другой зависимостью от выполняемого задания. Во-первых, величина отклонения сигналов от изолинии в интервале 292-408 мс больше в по-go-пробах для первых трех тестов. Причем, это отклонение имеет вид колоколообразной кривой. Но подобного пика не наблюдается в сигналах, полученных при выполнении теста «Тест 4». Кроме того, величина этого пика в по-go-пробах меньше у пациентов с СНВГ, по сравнению со здоровыми испытуемыми (Рис. 75, источника № 3).

Иная картина наблюдается в сигналах источника № 2 на Рис. 72 (см. также Рис. 89 Б. вверху). В этом случае в интервале 336-444 мс также присутствуют различия сигналов для проб различного типа, но только в тестах «Тест 1», «Тест 2» и «Тест 4». Причем, в последнем случае, величина этого различия значительно меньше. При этом в тесте «Тест 3» подобного различия сигналов не наблюдается, в котором испытуемый нажимал на кнопку после предъявления пары разных изображений. Кроме того, величина этого пика у пациентов с СНВГ и здоровых испытуемых приблизительно одинаковая. И, наконец, латентный период максимума этого пика приблизительно на 40 мс больше, чем у источника № 3 на Рис. 74.

Эти результаты показывают, что волна P3no-go представляет собой суперпозицию нескольких субкомпонентов, величина которых различным

образом зависит от вида выполняемой деятельности. Причем, результаты локализации источников этих сигналов показывают (Рис. 67), что в их генерации участвуют различные области мозга, находящиеся на значительном расстоянии друг от друга. Функциональная роль мозговых процессов, протекание которых отражается в этих составляющих волн P3go и P3no-go до конца не ясна. Но эти данные не противоречат тем гипотезам, которые рассматривались ранее в Разделе 2.2.2.4.

В ПСС после первого стимула (Рис. 50) также наблюдается волна положительной полярности, величина которой больше в пробах «А+», по сравнению с пробами «Р-», в интервале, приблизительно 400-550 мс. И этот эффект наиболее выражен с теменной области вблизи электрода Pz. Величина этого различия мало зависела от того, какую из модификаций теста GO/NOGO выполняли испытуемые (Рис. 71). В многочисленных исследованиях показано, что приблизительно в этом же интервале времени и с таким же топографическим распределением наблюдается похожая волна в том случае, когда предъявление первого стимула в пробе информирует человека о том, что необходимо переключиться с выполнения одной задачи на другую, по сравнению с тем, когда такое переключение не требуется (Rushworth, et al., 2002, 2005, Swainson, et al., 2003, 2006, West, 2004, Kieffaber, Hetrick, 2005, Kray, et al., 2005, Miniussi, et al., 2005, Nicholson, et al., 2005, 2006a, 2006b, Astle, et al., 2006, 2008, Goffaux, et al., 2006, Tiegues, et al., 2007, Hsieh, Cheng, 2008, Jost, et al., 2008, Lavric, et al., 2008, Karayanidis, et al., 2009, Wylie, et al., 2009, Manzi, et al., 2011, Finke, et al., 2012, Kopp, Lange, 2013). Более того, подобный эффект наблюдается даже в том случае, когда предупреждающий стимул не предъявляется, но контекст выполнения задания предполагает, что переключение должно произойти (Karayanidis, et al., 2003, Wylie, et al., 2003, Hilgard, et al., 2014). Вероятно, что в наших исследованиях наблюдается аналогичная волна, хотя используется другая экспериментальная парадигма. Это следует из того, что при выполнении теста испытуемый в 75% проб не нажимает на кнопку. Более того, в 50%

проб ему становится ясно, что никакого движения выполнять не требуется уже после предъявления первого стимула. Поэтому, логично предположить, что нормальным состоянием человека является то, когда в течение всего теста он, прежде всего, поддерживает внимание к предъявляемым стимулам и распознает их. Но в половине проб после предъявления первого стимула человеку необходимо переключиться с этой деятельности, и начать выполнение другой задачи, включающей в себя запоминание особенностей предъявленного изображения и подготовку к выполнению движения.

В соответствии с моделью скрытых источников ПСС (Рис. 66 А.) эта волна состоит, по крайней мере, из двух субкомпонентов, поскольку она наблюдается в сигналах источников № 3 и № 6. Свойства этой волны отличаются от характеристик компонента P3, наблюдаемого после второго стимула. Для этой волны характерно более локальное топографическое распределение на скальпе и ее величина не снижена у пациентов с СНВГ. И, учитывая эти данные, можно предположить, что волна, наблюдаемая после первого стимула, и волна P3b связаны с различными мозговыми процессами.

5.2.3.4 Условно негативное отклонение (УНО) и предшествующая стимулу негативность (ПСН).

В ПСС перед вторым стимулом (Рис. 50 А. и Рис. 90 А.) наблюдается медленное пространственно широко распределенное смещение потенциала отрицательной полярности. Данная волна была описана еще в 1964 году (Walter, et al., 1964) и получила название «contingent negative variation» (CNV) или условное негативное отклонение (УНО). Последующие исследования показали, что УНО состоит из нескольких субкомпонентов (подробнее см. Раздел 2.2.2.6.2). Но чтобы выделить эти субкомпоненты, необходимо соблюдать ряд условий. Во-первых, для регистрации ЭЭГ должны использоваться усилители с полосой пропускания, позволяющей регистрировать медленные и сверхмедленные электрические процессы, оптимально – усилители постоянного тока (Reilly, 2005, Vanhatalo, , et al.,

2005). Во-вторых, интервал между первым и вторым стимулами должен быть достаточно длительным: 3 секунды и более.

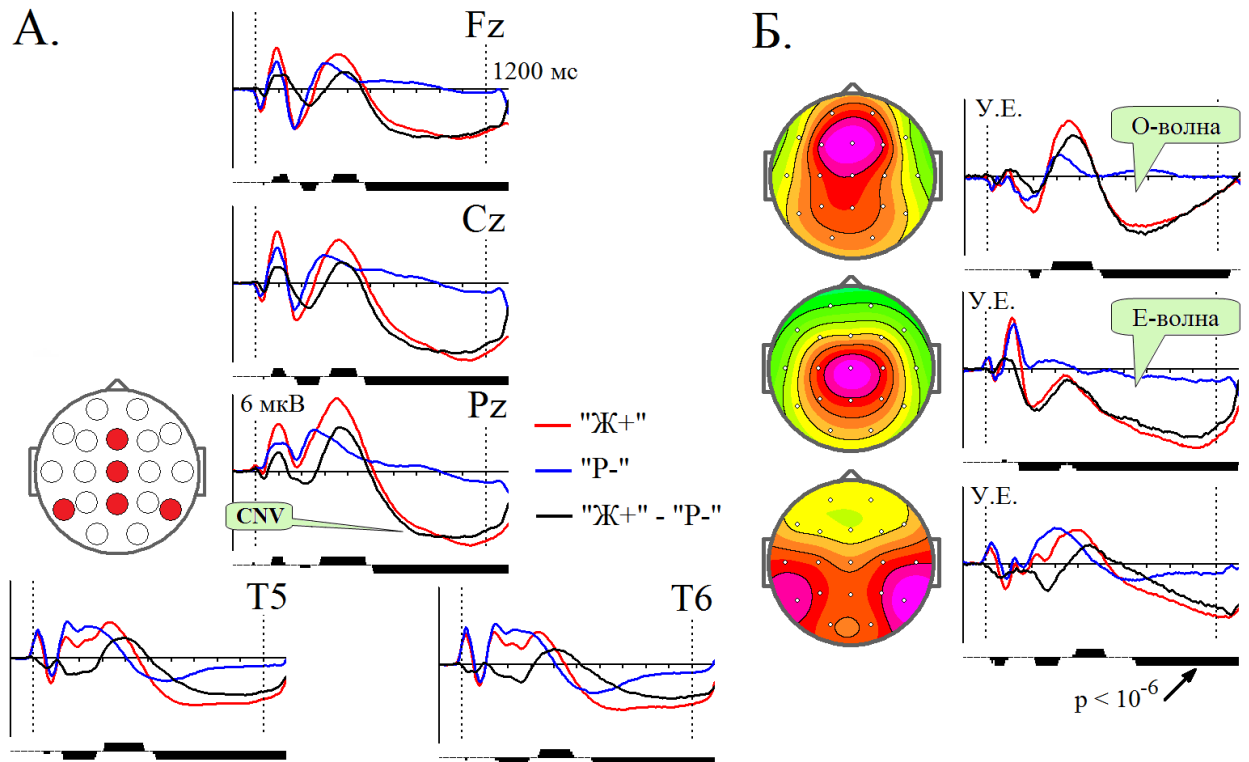


Рис. 90. Субкомпоненты волны CNV.

А. ПСС после первого стимула в пробах «Ж+» и «P-». Б. Топографии и сигналы источников ПСС. Обозначения те же, что на Рис. 88.

В наших исследованиях ни одно из перечисленных условий, необходимых для регистрации УНО, не выполнялось, поскольку полоса пропускания усилителей была от 0.53 Гц ($\tau = 0.3$ с) и 50 Гц, а интервал между включением первого и второго стимулов в пробе был равен 1100 мс. Поэтому, величина отклонения электрического потенциала от изолинии была порядка 5-6 мкВ, то есть значительно меньше, по сравнению с тем случаем, когда используются усилители постоянного тока (до 20 мкВ). Форма сигнала, по-видимому, тоже была искажена, поскольку волна достигала максимума раньше начала предъявления второго стимула (Рис. 90 А.).

В этих условиях традиционно используемые методы анализа, такие как преобразование исходных сигналов ПСС к среднему референту или в CSD не

позволяли выделить субкомпоненты УНО. В то же время, в соответствии с моделью скрытых источников ПСС, представленной на Рис. 66, эта волна состоит из трех субкомпонентов, которые наблюдаются в сигналах источников № 2, № 3 и № 6. Эти сигналы также представлены на Рис. 90 Б. сверху вниз соответственно. Учитывая форму топографий источников и их сигналов, можно сделать заключение, что первый субкомпонент (Рис. 90 Б. вверху) является О-волной, а второй (Рис. 90 Б. посередине) – Е-волной. Примечательным является тот факт, что с помощью анализа скрытых источников ПСС, О-волна и Е- волна были разделены даже при очень коротком интервале между стимулами, тогда как при анализе исходных ПСС для этого требуется интервал не менее 3 секунд.

Особый интерес вызывает третий субкомпонент УНО, наблюдаемый в сигналах источника № 6 на Рис. 66, и который в соответствии с топографией (см. Рис. 90 Б. внизу) имеет отрицательную полярность в височно-затылочных областях обоих полушарий и достигает максимальной величины перед началом второго стимула. При этом только величина этой волны снижена у пациентов с СНВГ, по сравнению со здоровыми испытуемыми (см. Рис. 76). Поэтому, вероятно, это субкомпонент является самостоятельным феноменом.

Волна с подобным топографическим распределением ранее не была описана в доступной литературе. Поэтому информации недостаточно, чтобы однозначно определить, с какими мозговыми процессами эта волна связана. Но в литературе описаны, по крайней мере, две волны ПСС, которые можно было бы принять в качестве аналогов.

Во-первых, это может быть, так называемая, предшествующая стимулу негативность (ПСН), которая, как предполагается, связана с ожиданием инструктирующего стимула, передающего информацию о деталях последующего действия (McCallum, et al., 1988, Gaillard, Van Beijsterveldt, 1991, Van Voxel, Brunia, 1994, Hillman, et al., 2000, Mnatsakanian, Tarkka, 2002). Но при этом следует иметь в виду, что топография источника № 6 на

Рис. 66 (см. также 90 Б. внизу) имеет два билатерально расположенных симметричных максимума, тогда как наибольшая величина волны ПСН наблюдается в теменных областях. Но ПСН изучена относительно плохо, и, возможно, что форма характерного для нее распределения электрического потенциала на поверхности головы зависит от вида выполняемой задачи.

Во-вторых, это может быть волна CDA «contralateral delay activity», которая, как предполагается, связана с рабочей памятью (Perez, Vogel, 2012). Волна CDA наблюдается в задачах, в которых предъявляются сложные зрительные стимулы, состоящие из набора объектов. При этом задачей испытуемого является кратковременно запомнить только те объекты, которые находятся в одной из половин поля зрения. В этом случае топографическое распределение потенциала, характерное для волны CDA, имеет максимум в височно-затылочных областях контралатеральной стороны по отношению к половине поля зрения. В наших исследованиях при выполнении тестов испытуемые также должны были запоминать изображение или какие-либо его характерные особенности, например, категорию. Но при этом стимулы предъявлялись в центре поля зрения. Поэтому возможно, что при выполнении такой задачи эффекты, связанные с рабочей памятью, будут наблюдаться билатерально. Но волна CDA начинается приблизительно через 275-300 мс после начала предъявления стимула, то есть значительно раньше, чем это наблюдается на Рис. 90 Б. (внизу). Поэтому трудно быть уверенным, что это одна и та же волна.

По-видимому, необходимы дополнительные исследования, чтобы охарактеризовать особенности и определить мозговые источники этой волны.

6 Заключение.

Результаты исследований показали, что использование моделей скрытых источников ЭЭГ и ПСС является эффективным подходом к исследованию механизмов мозга. Такие модели адекватно описывают известные свойства сигналов различных зон мозга. Причем локальные особенности этих сигналов лучше выражены в моделях скрытых источников ЭЭГ и ПСС, по сравнению с традиционными методами, что доказывает высокую эффективность такого подхода. В работе также показано, что этот подход позволяет выявить ряд характеристик мозговых процессов, которые сложно или, вообще, невозможно наблюдать, используя традиционные методы. Таким примером является увеличение спектральной плотности сигналов в α диапазоне в левых лобных областях коры при подготовке к восприятию зрительных стимулов и выполнению моторного ответа. Это явление хорошо выражено в сигналах модели скрытых источников ЭЭГ, но не наблюдается ни в исходной ЭЭГ, ни в плотности источников тока.

Результаты исследований показывают, что ряд хорошо известных компонентов ПСС, таких как N2b, P3 и УНО, состоят из нескольких субкомпонентов, различающихся по их зависимости от типа стимулов и вида выполняемой деятельности, или по степени снижения их величины у пациентов с СНВГ. Вероятно, что подобные зависимости компонентов ПСС могли бы быть выявлены с помощью традиционных подходов, манипулируя условиями эксперимента. Но сделать это было бы значительно сложнее, поскольку данные субкомпоненты ПСС перекрываются в пространстве и во времени. Наши исследования показали, что эту задачу можно упростить, если использовать модели скрытых источников ПСС.

Целесообразно перечислить выявлены в работе, но еще нерешенных проблем, которые могут стать предметом дальнейших исследований.

Во-первых, ряд косвенных наблюдений показывает, что модель скрытых источников ЭЭГ является приближением. Основное ограничение этой

модели связано с тем, что число источников не может превышать число электродов. Исследование ЭЭГ, записанной с помощью большого числа электродов, вероятно, дало бы возможность разработать более точную модель. Но эта задача может оказаться нетривиальной, поскольку неизвестно, сколько же электродов необходимо использовать. Кроме того, при большом числе электродов, предположение о то, что механизм смешивания сигналов одинаков для всех людей, может не выполняться, и возникнет необходимость разработки подходов, учитывающих эту неидентичность.

В-вторых, результаты исследований показывают, что существует сильно коррелированная в пределах головы составляющая ЭЭГ, которая соответствует источникам, влияющим на электрические потенциалы многих электродов одновременно. Но информации недостаточно, чтобы сделать выводы о природе этого явления и его функциональной значимости. Возможно, что исследования особенностей реактивности этой составляющей ЭЭГ позволит найти ответы на поставленные вопросы.

В-третьих, в сигналах модели скрытых источников ПСС наблюдается множество пиков. Большинство этих пиков удалось связать с известными феноменами, но не всегда неоднозначно. Кроме того, в сигналах источников ПСС наблюдаются пики с относительно большой латентностью максимумов, для которых не удастся найти аналогов в ПСС, поэтому было сложно сформулировать правдоподобную гипотезу относительно того, с какими психическими процессами они связаны. Возможно, дальнейшие исследования позволят прояснить эту ситуацию.

Но, несмотря на существование ряда нерешенных проблем, результаты представленных исследований позволяют сделать вывод о том, что анализ сигналов скрытых источников ЭЭГ и ПСС является эффективным и информативным подходом для исследования механизмов мозга, поскольку он позволяет выделить и оценить такие характеристики мозговых процессов, которые скрыты от наблюдения при использовании традиционных методов.

7 Выводы.

1. В пределах точности измерений, топографии скрытых источников для индивидуальной ЭЭГ и групповой модели подобны и не зависят от состояния и вида выполняемой деятельности. Поэтому групповая модель скрытых источников ЭЭГ является адекватным приближением.

2. Топографии большинства источников ЭЭГ имеют локальные максимумы около электродов. Такие источники находятся вблизи электродов. У других источников топографии распределенные, и это показывает, что они находятся в глубоких структурах мозга. В сигналах источников ЭЭГ в α и β диапазонах зональные особенности зависимости реактивности зон мозга от состояния и вида деятельности лучше выражены, по сравнению с традиционными методами.

3. При ожидании зрительных стимулов и подготовке к выполнению моторного ответа наблюдается торможение левых лобных областей коры, отражающееся в увеличении мощности α активности, которое, вероятно, связано с подавлением речевой деятельности.

4. Процессы, отражающиеся в увеличении мощности затылочного и лобного β ритмов через 400-500 мс после предъявления зрительных стимулов, непосредственно не связаны с движениями и принятием решения о последующем действии, как полагали ранее. Предполагается, что эти феномены отражают торможение затылочных и лобных областей коры после возбуждения.

5. У взрослых пациентов с СНВГ, по сравнению с нормой, снижена активность центральных областей коры, что отражается в относительном уменьшении спектральной плотности сигналов источников ЭЭГ в диапазоне 1.5-20 Гц, как при открытых, так и закрытых глазах.

6. Величина связанных с событиями изменений взаимной когерентности сигналов источников ЭЭГ в α и β диапазонах крайне мала (менее 0.05). При этом изменение когерентности сопровождается похожей динамикой мощности сигналов хотя бы одного из источников. Напротив, когерентность

сигналов источников может оставаться постоянной при изменении их мощности. Теоретический анализ показал, что такие соотношения могут наблюдаться даже в том случае, когда источники не связаны между собой, но на их входы поступают сигналы от других областей мозга, мощность которых изменяется.

7. Для описания ПСС достаточно небольшого числа источников (меньшего числа электродов), отличаются по топографиям и зависимости их сигналов от типа стимулов, вида деятельности и состояния человека. Эти модели скрытых источников ПСС являются адекватным приближением, поскольку аналогичные феномены также наблюдаются в ПСС. Но при этом анализ сигналов источников ПСС позволяют выявить такие характеристики мозговых процессов, которые скрыты от наблюдения при использовании традиционных подходов.

8. Затылочный компонент N1 и височно-затылочный компонент N170 имеют пространственно разделенные мозговые источники и отражают различные мозговые процессы, протекающие в зрительной системе при категоризации стимулов. Напротив, височно-затылочный компонент N170 и лобный компонент P2 имеют общие источники, которые находятся билатерально в веретенообразной извилине.

9. Сложный характер зависимости лобного компонента N2 от вида деятельности связана с тем, что в ПСС он представляет собой суперпозицию сигналов от нескольких источников, расположенных в лобно-центральных и височно-затылочных областях, которые связаны с различными мозговыми процессами, такими как подавление действия и сравнение зрительной информации с рабочей памятью соответственно.

10. Компонент P3 состоит из нескольких субкомпонент, которые различаются по латентности пиков, временной динамике, пространственному распределению и зависимости от вида деятельности и состояния человека.

11. Выявлена ранее не описанная волна ПСС, являющаяся субкомпонентом условно негативного отклонения, которая достигает

максимума в момент предъявления второго стимула и наиболее выражена в височно-затылочных областях. Предполагается, что эта волна связана с ожиданием зрительной информации или с процессами, протекающими в рабочей памяти.

12. Предложенный подход является информативным, и позволяют выделить и оценить такие характеристики мозговых процессов, которые скрыты от наблюдения при использовании традиционных методов.

Литература.

- Александров А.А., Полякова Н.В., Станкевич Л.Н. Вызванные потенциалы мозга у подростков в норме и при дефиците внимания при решении задачи распознавания акустических стимулов короткой длительности. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2003а. – Т. 89. – № 7. – С. 769–775.
- Александров А.А., Старостина Л.В., Станкевич Л.Н. Вызванные потенциалы мозга человека при распознавании коротких акустических стимулов, отличающихся по частоте. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2003б. – Т. 89. – № 8. – С. 913–918.
- Александров А.А., Тугин С.М. Изменение мю–ритма при различных формах двигательной активности и наблюдении движений. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2010. – Т. 96. – № 11. – С. 46–54.
- Андерсен Т. Введение в многомерный статистический анализ. – М: Физматгиз, 1963. – 500 с.
- Афтанас Л.И., Варламов А.А., Павлов С.В., Рева Н.В., Махнев В.П. Отражение знака эмоции в эффектах вызванной синхронизации и десинхронизации ЭЭГ. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2002. – Т. 88. – № 6. – С. 790–802.
- Афтанас Л.И., Павлов С.В., Рева Н.В., Варламов А.А. Анализ вызванной синхронизации и десинхронизации ЭЭГ при восприятии угрожающей и положительной эмоциональной информации: влияние фактора личностной тревожности. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2004б. – Т. 54. – № 4. – С. 473–481.
- Афтанас Л.И., Рева Н.В., Варламов А.А., Павлов С.В., Махнев В.П. Анализ вызванной синхронизации и десинхронизации ЭЭГ при эмоциональной активации у человека: временные и топографические характеристики. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2003. – Т. 53. – № 4. – С. 485–494.
- Афтанас Л.И., Савотина Л.Н. Махнев В.П., Рева Н.В. Анализ вызванной синхронизации и десинхронизации ЭЭГ в условиях восприятия эмоциогенных

- стимулов: связь с процессами вегетативной активации. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2004а. – Т. 90. – № 11. – С. 1314–1323.
- Базанова О.М. Современная интерпретация альфа– активности электроэнцефалограммы // Успехи физиол. наук. – 2009. – Т. 40. – №2. – С. 32–53.
- Базанова О.М. Современная интерпретация альфа– активности ЭЭГ. // Международный неврологический журнал. – 2011. – № 8. – С. 96–104.
- Базанова О.М. Успешность обучения и индивидуальные частотно– динамические характеристики альфа– активности электроэнцефалограммы. // Вестник Российской академии медицинских наук. – 2006. – № 6. – С. 30–33.
- Базанова О.М., Афтанас Л.И. Индивидуальные показатели альфа– активности электроэнцефалограммы и невербальная креативность. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2007. – Т. 93. – № 1. – С. 14–26.
- Барк Е.Д., Шевелев И.А., Куликов М.А., Каменкович В.М., Показаньева Л.Н. Траектории смещения по мозгу человека дипольного источника фоновой альфа– активности. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2005. – Т. 55. – № 3. – С. 336–346.
- Бендат Дж., Пирсол А. Прокладной анализ случайных данных. – М.: Мир, 1989. – 540 с.
- Бехтерева Н.П. Здоровый и больной мозг человека. 2– е издание, перераб. и доп. – Л.: Наука, 1988. – 262 с.
- Бехтерева Н.П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. – Л.: Медицина, 1971. – 119 с.
- Бехтерева Н.П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. 2– е издание, перераб. и доп. – Л.: Медицина, 1974. – 151 с.
- Бехтерева Н.П., Гоголицын Ю.Л., Кропотов Ю.Д., Медведев С.В. Нейрофизиологические механизмы мышления. – Л.: Наука, 1985. – 272 с.
- Бехтерева Н.П., Нагорнова Ж.В. Динамика когерентности ЭЭГ при выполнении заданий на невербальную (образную) креативность. // Физиол. человека. – 2007. – Т. 33. – № 5. – С. 5–13.

- Бойцова Ю.А., Данько С.Г. Изменения в картине ЭЭГ при деблокировании зрительного и слухового сенсорных каналов. // Физиол. человека. – 2011. – Т. 37. – № 2. – С. 129–132.
- Борисов С.В., Каплан А.Я., Горбачевская Н.Л., Козлова И.А. Анализ структурной синхронности ЭЭГ подростков, страдающих расстройствами шизофренического спектра. // Физиол. человека. – 2005а. – Т. 31. – № 3. – С. 1–8.
- Борисов С.В., Каплан А.Я., Горбачевская Н.Л., Козлова И.А. Структурная организация альфа-активности ЭЭГ подростков, страдающих расстройствами шизофренического спектра. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2005б. – Т. 55. – № 3. – С. 351–357.
- Васильев Ф.П. Методы оптимизации. – М.: Факториал Пресс, 2002. – 823 с.
- Вассерман Е.Л., Караташев Н.К., Полонников Р.И. Фрактальная динамика электрической активности мозга. – СПб.: Наука, 2004. – 208 с.
- Верхлютов В.М., Ушаков В.Л., Стрелец В.Б. Снижение латентности компонента ВП N170 при повторном предъявлении изображений лиц. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2009. – Т. 59. – № 3. – С. 272–282.
- Винер Н. Кибернетика, или Управление и связь в животном и машине. / Пер. с англ. И.В. Соловьева и Г.Н. Поварова; Под ред. Г.Н. Поварова. – 2-е издание. – М.: Наука; Главная редакция изданий для зарубежных стран, 1983. – 344 с.
- Вольф Н.В., Разумникова О.М., Пасынкова Н.Р., Брызгалов А.О. Половые различия изменений когерентности ЭЭГ при запоминании дихотически и монаурально предъявляемых словесных стимулов. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2004. – Т. 54. – № 5. – С. 592–600.
- Вольф Н.В., Тарасова И.В. Влияние вознаграждения на выполнение вербальных творческих задач: поведенческие и ЭЭГ эффекты. // Физиол. человека. – 2013. – Т. 39. – № 3. – С. 87–95.
- Вольф Н.В., Тарасова И.В. Электрофизиологические показатели и возможности повышения образной креативности при денежном вознаграждении. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2012. – Т. 62. – № 6. – С. 692–702.

- Вольф Н.В., Тарасова И.В., Разумникова О.М. Половые различия в изменениях когерентности биопотенциалов коры мозга при образном творческом мышлении: связь с эффективностью деятельности. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2009. – Т. 59. – № 4. – С. 429–436.
- Верхлютов В.М., Марьина И.В., Стрелец В.Б. Вызванная спектральная мощность ЭЭГ при предъявлении псевдослов и слов категорий «живое» и «неживое». // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2012. – Т. 62. – № 5. – С. 553–562.
- Верхлютов В.М., Щучкин Ю.В., Ушаков В.Л., Стрелец В.Б., Пирогов Ю.А. Оценка локализации и дипольного момента источников альфа и тета – ритмов ЭЭГ с использованием кластерного анализа в норме и у больных шизофренией. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2006. – Т. 56. – № 1. – С. 47–55.
- Воскобойников Ю.Е., Мицель А.А. Современные проблемы прикладной математики. Ч. 1. – Томск: Изд-во Томского государственного университета управления и радиоэлектроники, 2012. – 136 с.
- Гнездицкий В.В. Вызванные потенциалы мозга в клинической практике. – Таганрог: Издательство ТРГУ. – 1997. – 252 с.
- Гнездицкий В.В. Обратная задача ЭЭГ и клиническая электроэнцефалография. – М.: МЕДпресс–информ, 2004. – 624 с.
- Гнездицкий В.В., Коптелов Ю.М., Новожилов В.И. Возможности трехмерной локализации источников ЭЭГ на основе модели эквивалентного диполя // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 1981а. – Т. 31. – Вып. 2. – С. 323–332.
- Гнездицкий В.В., Коптелов Ю.М., Новожилов В.И. Пространственная локализация источников медленной активности ЭЭГ методом эквивалентного диполя // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 1981б. – Т. 31. – Вып. 4. С. – 780–788.
- Гоголицын Ю.Л., Кропотов Ю.Д. Исследование частоты разрядов нейронов мозга человека. – Л.: Наука, 1983. – 120 с.
- Гоголицын Ю.Л., Медведев С.В., Пахомов С.В. Компонентный анализ импульсной активности нейронов. – Л.: Наука, 1987. – 144 с.

- Гриндель О.М., Сазонова О.Б. Введение в клиническую ЭЭГ. // Нейрофизиологические исследования в клинике. / Под ред. Щекутьева Г.А.– М.: Антидор, 2001. – С.13–16.
- Данько С.Г. Об отражении различных аспектов активации мозга в электроэнцефалограмме: что показывает количественная электроэнцефалография состояний покоя с открытыми и закрытыми глазами. // Физиол. человека. – 2006. – Т. 32. – № 4. – С. 5–17.
- Данько С.Г., Бехтерева Н.П., Антонова Л.В., Шемякина Н.В. Влияние личного компонента на электроэнцефалографические корреляты индуцированных эмоциональных состояний. // Физиол. человека. – 2004. – Т. 30. – № 6. – С. 122–124.
- Данько С.Г., Бехтерева Н.П., Качалова Л.М., Соловьева М.Л. Электроэнцефалографические характеристики когнитивно– специфического внимания готовности при вербальном обучении. Сообщение 1. Характеристики локальной синхронизации ЭЭГ. // Физиол. человека. – 2008. – Т. 34. – № 2. – С. 5–12.
- Данько С.Г., Бехтерева Н.П., Качалова Л.М., Старченко М.Г., Шемякина Н.В. Электроэнцефалографические корреляты состояний мозга при вербальном обучении. Сообщение I. Характеристики локальной синхронизации ЭЭГ. // Физиол. человека. – 2005а. – Т. 31. – № 5. – С. 13– 20.
- Данько С.Г., Бехтерева Н.П., Качалова Л.М., Старченко М.Г., Шемякина Н.В. Электроэнцефалографические корреляты состояний мозга при вербальном обучении. Сообщение II. Характеристики пространственной синхронизации ЭЭГ. // Физиол. человека. – 2005б. – Т. 31. – № 6. – С. 5–12.
- Данько С.Г., Бехтерева Н.П., Шемякина Н.В., Антонова Л.В. Электроэнцефалографические корреляты мысленного переживания эмоциональных личных и сценических ситуаций. Сообщение I. Характеристики локальной синхронизации. // Физиол. человека. – 2003а. – Т. 29. – № 3. – С. 5–15.
- Данько С.Г., Бехтерева Н.П., Шемякина Н.В., Антонова Л.В. Электроэнцефалографические корреляты мысленного переживания

- эмоциональных личных и сценических ситуаций. Сообщение II. Характеристики пространственной синхронизации. // Физиол. человека. – 2003б. – Т. 29. – № 6. – С. 31–40.
- Данько С.Г., Бойцова Ю.А. Изменения ЭЭГ при сравнении состояний покоя с открытыми и закрытыми глазами в условиях темноты. // Физиол. человека. – 2010. – Т. 36. – № 3. – С. 138–141.
- Данько С.Г., Бойцова Ю.А., Грачева Л.В., Соловьева М.Л. Индукция эмоциональных состояний чтением вслух текстов различной эмоциональной валентности и динамика мощности ЭЭГ в частотных диапазонах бета и гамма. // Физиол. человека. – 2011а. – Т. 37. – № 5. – С. 46–50.
- Данько С.Г., Иваницкий Г.А., Бойцова Ю.А., Соловьева М.Л., Роик А.О. Общее и индивидуальное в различиях частотных спектров ЭЭГ при решении вербальных и пространственных задач. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2013. – Т. 63. – № 4. – 431–436.
- Данько С.Г., Качалова Л.М., Бойцова Ю.А. Динамика мощности ЭЭГ при неструктурированном видеовоздействии в условиях покоя и направленного внимания. // Физиол. человека. – 2011б. – Т. 37. – № 1. – С. 136–139.
- Данько С.Г., Качалова Л.М., Соловьева М.Л. Электроэнцефалографические характеристики когнитивно– специфического внимания готовности при вербальном обучении. Сообщение 2. Общие характеристики пространственной синхронизации ЭЭГ. // Физиол. человека. – 2009а. – Т. 35. – № 4. – С. 5–12.
- Данько С.Г., Качалова Л.М., Соловьева М.Л. Электроэнцефалографические характеристики когнитивно– специфического внимания готовности при вербальном обучении. Сообщение III. Топические характеристики пространственной синхронизации ЭЭГ. // Физиол. человека. – 2010. – Т. 36. – № 6. – С. 14–23.
- Данько С. Г., Старченко М. Г., Бехтерева Н. П. Локальная пространственная синхронизация ЭЭГ при выполнении теста на инсайтную стратегию решения творческих вербальных задач. // Физиол. человека. – 2003в– Т. 29. – № 4. – С. 129–132.

- Данько С.Г., Шемякина Н.В., Нагорнова Ж.В., Старченко М.Г. Сравнение воздействия субъективной сложности и творческого характера вербальной деятельности на спектральные показатели мощности ЭЭГ. // Физиол. человека. – 2009б. – Т. 35. – № 3. – С. 132–134.
- Евстигнеева М.Д., Александров А.А. Возникновение негативности рассогласования в ответ на изменение длительности короткой паузы на фоне непрерывной звуковой стимуляции. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2009. – Т. 95. – № 9. – С. 998–1006.
- Евстигнеева М.Д., Александров А.А. Негативность рассогласования: вклад различий в рефрактерности стимул– специфических нейрональных популяций. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова.– 2008. – Т. 94. – № 10. – С. 1147–1157.
- Зенков Л.Р. Клиническая электроэнцефалография с элементами эпилептологии. – 2– е изд., исп. и доп. – М.: МЕДпресс– информ, 2002. – 368 с.
- Зенков Л.Р., Ронкин М.А. Функциональная диагностика нервных болезней. (Руководство для врачей). 3– е изд., перераб. И доп. – М.: МЕДпресс– информ, 2004, – 488 с.
- Иваницкий Г.А., Николаев А.Р., Иваницкий А.М. Взаимодействие лобной и левой теменно– височной коры при вербальном мышлении. // Физиол. человека. – 2002. – Т. 28. – № 1. – С. 5–11.
- Каплан А.Я. Нестационарность ЭЭГ: методологический и экспериментальный анализ. // Успехи физиол. наук. – 1998. – Т. 29. – № 3. – С. 35–55.
- Каплан А.Я. Проблема сегментного описания электроэнцефалограммы человека. // Физиол. человека. – 1999. – Т. 25. – № 1. – С. 125–133.
- Каплан А.Я., Борисов С.В. Динамика сегментных характеристик альфа– активности ЭЭГ человека в покое и при когнитивных нагрузках. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2003. – Т. 53. – № 1. – С. 22–32.
- Каплан А.Я., Борисов С.В., Желиговский В.А. Классификация ЭЭГ подростков по спектральным и сегментным характеристикам в норме и при расстройстве шизофренического спектра. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2005. – Т. 55. – № 4. – С. 450–458.

- Каплан А.Я., Борисов С.В., Шишкин С.Л., Ермолаев В.А. Анализ сегментной структуры альфа- активности ЭЭГ человека. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова.– 2002. – Т. 88. – № 4. – С. 84–95.
- Каплан А.Я., Левичкина Е.В. Поздняя негативность в зрительных вызванных потенциалах у человека при изменении топологии простых невербальных стимулов. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2007. – Т. 57. – № 5. – С. 562–565.
- Карпун С.В. Мембранные и сетевые механизмы генерации тета- ритма в срезах гиппокампа. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2004. – С.32–43
- Киреев М.В., Пахомов С.В., Медведев С.В. Исследование механизмов мозгового "детектора ошибок" при ложных ответах в норме и под воздействием алкоголя. // Физиол. человека. – 2008. – Т. 34. – № 2. – С. 13–22.
- Киреев М.В., Старченко М.Г., Пахомов С.В., Медведев С.В. Этапы мозгового обеспечения заведомо ложных ответов. // Физиол. человека. – 2007. – Т. 33. – № 6. – С. 5–13.
- Коптелов Ю.М., Гнездицкий В.В. Анализ скальповых потенциальных полей и трехмерная локализация источников эпилептической активности мозга человека. // Журн. невропатологии и психиатрии. – 1989. – Т. 89. –Вып. 6. – С. 11–18.
- Костандов Э.А. Влияние контекста на пластичность когнитивной деятельности. // Физиол. человека. – 2010. – Т. 36. – № 5. – С. 19–28.
- Костандов Э.А., Курова Н.С., Черемушкин. Е.А., Петренко Н.Е. Динамика пространственной организации корковой электрической активности при формировании и актуализации когнитивной установки на лицевую экспрессию. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2007. – Т. 57. – № 1. – С. 33–42.
- Костандов Э.А., Фарбер Д.А., Петренко Н.Е., Черемушкин Е.А. Развитие функции опознания изображения сердитого лица у детей в возрасте от 5 до 11 лет. // Физиол. человека. – 2012а. – Т. 38. – № 6. – С. 5–14.
- Костандов Э.А., Фарбер Д.А., Черемушкин Е.А., Петренко Н.Е., Ашкинази М.Л. Пространственная синхронизация корковых электрических колебаний тета- и

- альфа– диапазонов при формировании установки на сердитое лицо у детей 5–11 лет. // Физиол. человека. – 2011а. – Т. 37. – № 5. – С. 5–12.
- Костандов Э.А., Фарбер Д.А., Мачинская Р.И., Черемушкин Е.А., Ашкинази М.Л., Петренко Н.Е. Пространственная организация корковой электрической активности на разных стадиях зрительной установки у детей дошкольного и младшего школьного возраста. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2008а. – Т. 58. – № 1. – С. 46–55.
- Костандов Э.А., Фарбер Д.А., Мачинская Р.И., Черемушкин Е.А., Ашкинази М.Л., Петренко Н.Е. Пространственная синхронизация корковой электрической активности на разных стадиях зрительной установки у детей дошкольного возраста. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2006. – Т. 56. – № 4. – С. 472–480.
- Костандов Э.А., Фарбер Д.А., Мачинская Р.И., Черемушкин Е. А., Петренко Н.Е., Ашкинази М. Л. Пространственная синхронизация корковой электрической активности на отдельных стадиях зрительной установки у детей 8– летнего возраста с разным уровнем развития фронто– таламической системы избирательного внимания. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2010а. – Т. 60. – № 1. – С. 3–11.
- Костандов Э.А., Черемушкин Е.А. Вызванная реакция синхронизации/ десинхронизации корковой электрической активности тета– и альфа– диапазонов на изображение лиц при увеличении нагрузки на рабочую память. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2011. – Т. 61. – № 1. – С. 35–46.
- Костандов Э.А. , Черемушкин Е.А. Изменения низко– и высокочастотных колебаний альфа– диапазона ЭЭГ в интервалах между значимыми зрительными стимулами. // Физиол. человека. – 2013а. – Т. 39. – № 4. – С. 5–12.
- Костандов Э.А., Черемушкин Е.А. Изменения пространственной синхронизации электрических потенциалов неокортекса на разных отрезках времени между стимулами при выработке установки на эмоционально–негативное выражение

лица. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2012. – Т. 62. – № 5. – С. 1–11.

Костандов Э.А., Черемушкин Е.А. Зависимость от нагрузки на рабочую память пространственной синхронизации предстимульной корковой электрической активности при опознании эмоционального выражения лица. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2010. – Т. 60. – № 2. – С. 166–174.

Костандов Э.А., Черемушкин Е.А. Психофизиологические признаки высокопластичных форм установки на эмоционально– негативное выражение лица. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2013б. – Т. 63. – № 2. – С. 175–194.

Костандов Э.А., Черемушкин Е.А., Ашкинази М.Л. Динамика индуцированной корковой электрической активности в паузах между целевым и пусковым стимулами при формировании установки на эмоциональное выражение лица. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2012б. – Т. 62. – № 3. – С. 311–321.

Костандов Э.А., Черемушкин Е.А., Ашкинази М.Л. Изменение опознания эмоционального выражения лица при введении в контекст дополнительной зрительно– пространственной задачи. // Физиол. человека. – 2011б. – Т. 37. – № 2. – С. 1–9.

Костандов Э.А., Черемушкин Е.А., Ашкинази М.Л., Яковенко И.А. Изменение вызванной корковой электрической активности на разных отрезках времени между предупреждающим и целевым стимулами. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2011в. – Т. 61. – № 6. – С. 675–687.

Костандов Э.А., Черемушкин Е.А., Козлов М.К. Вызванная синхронизация/ десинхронизация корковой электрической активности на лицевые стимулы при формировании установки на эмоционально– отрицательное выражение. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2009. – Т. 59. – № 2. – С. 144–154.

Костандов Э.А., Черемушкин Е.А., Курова Н.С., Ашкинази М.Л., Петренко Н.Е. Пространственная синхронизация ритмов ЭЭГ тета– и альфа– диапазонов при неосознаваемой установке на восприятие эмоционального выражения

- лица. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2008б. – Т. 58. – № 6. – С. 678–687.
- Костандов Э.А., Черемушкин Е.А., Яковенко И.А., Ашкинази М.Л. Роль контекста когнитивной деятельности в опознании эмоционального выражения лица. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2010б. – Т. 96. – № 11. – С. 33–45.
- Кропотов Ю.Д. Количественная ЭЭГ, когнитивные вызванные потенциалы мозга человека и нейротерапия. – Донецк: Издатель Заславский Ю.А., 2010. – 506 с.
- Кропотов Ю.Д., Пономарев В.А. Нейрофизиология целенаправленной деятельности. – СПб.: Наука, 1993. – 173 с.
- Кошельков Д.А., Мачинская Р.И. Функционально взаимодействие корковых зон в процессе выработки стратегии когнитивной деятельности. Анализ когерентности тета– ритма ЭЭГ. // Физиол. человека. – 2010. – Т. 36. – 55–60.
- Курганский А.В. Некоторые вопросы исследования корково_корковых функциональных связей с помощью векторной авторегрессионной модели многоканальной ЭЭГ // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2010. – Т. 60. – С. 630–649.
- Курганский А.В., Мачинская Р.И. Фронтальные билатерально_синхронные θ _волны на ЭЭГ детей 7–8 лет с трудностями обучения: качественный и количественный анализ // Физиол. человека. 2012. Т. 38. № 3. С. 37–47.
- Малахов А. Н. Кумулянтный анализ случайных негауссовых процессов и их преобразований. // М.: «Советское радио», 1978. – 376 с.
- Марьина И.В., Стрелец В.Б. Влияние смыслового содержания вербальных стимулов и их значимости на вызванные потенциалы мозга. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2010. – Т. 60. – № 1. – С. 22–31.
- Масленникова А.В., Варламов А.А., Стрелец В.Б. Вызванные изменения спектральной мощности ЭЭГ при восприятии консонансных и диссонансных аккордов. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2012. – Т.62. – №3. – С. 286–291.
- Масленникова А.В., Варламов А.А., Стрелец В.Б. Особенности вызванных изменений спектральной мощности и вызванных потенциалов ЭЭГ при

- восприятии музыкальной гармонии у музыкантов и немусыкантов. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2013. – Т.65. – №3. – 571–578.
- Мачинская Р.И., Курганский А.В. Сравнительное электрофизиологическое исследование регуляторных компонентов рабочей памяти у взрослых и детей 7– 8 лет. Анализ когерентности ритмов ЭЭГ. // Физиол. человека. – 2012. – Т. 38. – 5–19.
- Мачинская Р.И., Курганский А.В. Фронтальные билатерально– синхронные θ -волны и когерентность фоновой ЭЭГ у детей 7– 8 и 9– 10 лет с трудностями обучения. // Физиол. человека. – 2013. – Т. 39. – С. 71–83.
- Мачинская Р.И., Соколова Л.С., Крупская Е.В. Формирование функциональной организации коры больших полушарий в покое у детей младшегошкольного возраста с различной степенью зрелости регуляторных систем мозга. Сообщение II. Анализ когерентности α -ритма ЭЭГ // Физиол. человека. 2007. Т. 33. № 2. С. 5–15.
- Медведев С.В., Пахомов С.В. Динамическая организация мозговых систем. – Л.: Наука, 1989. – 247 с.
- Михайлова Е.С., Жила А.В., Славуцкая А.В., Куликов М.А., Шевелев И.А. Траектории смещения по мозгу человека дипольных источников зрительных вызванных потенциалов. Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2007. – Т. 57. – № 6. – С. 673–683.
- Михайлова Е.С., Славуцкая А.В., Конышев В.А., Пирогов Ю.А., Анисимов Н.В., Шевелев И.А. Локализация диполей волны P1 зрительного вызванного потенциала мозга человека. // Доклады РАН. – 2006. – Т. 409. – № 5. – С. 1–5.
- Михайлова Е.С., Славуцкая А.В., Конышев В.А., Шевелев И.А., Шараев Г.А. Вызванные потенциалы мозга человека на изображения полосок и крестообразных фигур. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2006. – Т. 56. – № 1. – 30–37.
- Муравлева К.Б., Кузьминова О.И., Петрова С.Э., Скорая М.В., Базанова О.М. Психофизиологические характеристики женщин в зависимости от фазы овариогормонального цикла и активности прогестерона (часть 1). // Бюллетень сибирской медицины. – 2013а. – Т. 12. – № 2. – С. 247–254.

- Муравлева К.Б., Кузьмина О.И., Петрова С.Э., Скорая М.В., Базанова О.М. Психофизиологические характеристики женщин в зависимости от фазы овариогормонального цикла и активности прогестерона (часть 2). Бюллетень сибирской медицины. – 2013б. – Т. 12. – № 2. – С. 257–264.
- Муравьева С.В., Дешкович А.А., Шелепин Ю.Е. Магно– и парвосистемы человека и избирательные нарушения их работы. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2008. – Т. 94. – №6. – С. 637–649.
- Муравьева С.В., Шелепин Ю.Е., Дешкович А.А. Зрительные вызванные потенциалы человека на шахматный паттерн разного контраста в условиях помехи при рассеянном склерозе. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2004. – Т. 90. – №4. – С. 463–473.
- Муравьева С.В., Фокин В.А., Ефимцев А.Ю., Шелепин Ю.Е. Пространственно– частотные каналы зрительной системы при рассеянном склерозе. // Сенсорные системы. – 2013. – Т. 27. – № 2. – С. 130–143.
- Наатанен Р. Внимание и функции мозга. – Москва: Издательство МГУ, 1998. – 560 с.
- Николаев А.Р., Иваницкий Г.А., Иваницкий А.М. Воспроизводящиеся паттерны альфа– ритма ЭЭГ при решении психологических задач. // Физиол. человека. – 1998. – Т. 24. – № 3. – С. 1–8.
- Николаев А.Р., Иваницкий Г.А., Иваницкий А.М. Исследование корковых взаимодействий в коротких интервалах времени при поиске вербальных ассоциаций. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2000. – Т. 50. – № 1. – С. 44–61.
- Панасевич Е.А., Цицерошин М.Н. Особенности пространственно– временной организации ЭЭГ при выполнении вербальных заданий мужчинами и женщинами. // Сенсорные системы. – 2004. – Т. 18. – № 2. – С. 150–161.
- Петренко Н.Е. Механизмы опознания глобальной и локальной информации детьми младшего школьного возраста. // Альманах «Новые исследования». – 2009. – № 1 (18) . – С. 14–25.

- Петренко Н.Е. Связанные с событием потенциалы при смене стратегии зрительного восприятия в ситуации опознания иерархического стимула. // Физиол. человека. – 2008. – Т. 34. – № 3. – С. 23–29.
- Петренко Н.Е., Фарбер Д.А. Возрастная динамика мозговой организации опознания фрагментарных изображений от 5– 6 к 7– 8 годам. // Альманах «Новые исследования». – 2011. – № 4 (29). – С. 5–13.
- Пономарев В.А., Гурская О.Е., Кропотов Ю.Д., Артюшкова Л.В. Сравнение методов кластеризации независимых компонент ЭЭГ у здоровых взрослых людей и больных с последствиями черепно– мозговой травмы // Физиол. человека. – 2010. – Т.36. – № 2. – С. 5–14.
- Рабинер Л., Гоулд Б. Теория и применение цифровой обработки сигналов. – М.: Мир, 1978. – 848 с.
- Разумникова О.М. Особенности фоновой активности коры мозга в зависимости от пола и личностных суперфакторов Айзенка. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2004б. – Т. № 4. – С. 455–465.
- Разумникова О.М. Связь частотно– пространственных параметров фоновой ЭЭГ с уровнем интеллекта и креативности. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2009. – Т. 59. – № 6. – С. 686–695.
- Разумникова О.М. Функциональное значение биопотенциалов альфа2– диапазона при конвергентном и дивергентном вербальном мышлении. // Физиол. человека. – 2007. – Т. 33. – № 2. – С. 23–34.
- Разумникова О.М. Частотно–пространственная организация активности коры мозга при конвергентном и дивергентном мышлении в зависимости от фактора пола. Сообщение I. Анализ мощности ЭЭГ. // Физиол. человека. 2004а. – Т. 30. – № 6. – С. 17–27.
- Разумникова О.М. Частотно–пространственная организация активности коры мозга при конвергентном и дивергентном мышлении в зависимости от фактора пола. Сообщение II. Анализ когерентности ЭЭГ. // Физиол. человека. – 2005. – Т. 31. – № 3. – С.39–49.

- Разумникова О.М., Вольф Н.В. Половые различия межполушарного взаимодействия при распределенном и направленном внимании. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2006. – Т. 56. – № 3. – С. 327–333.
- Разумникова О.М., Ларина Е.Н. Полушарные взаимодействия при поиске оригинальных вербальных ассоциаций: особенности когерентности биопотенциалов коры у креативных мужчин и женщин. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2005. – Т. 55. – № 6. – С. 777–787.
- Разумникова О.М., Тарасова И.В., Вольф Н.В. Особенности активации коры у лиц с высокой и низкой вербальной креативностью: анализ альфа_{1,2}- ритмов. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2009. – Т. 59. – № 5. – С. 581–586.
- Разумникова О.М., Фиников С.Б. Отражение социальной креативности в особенностях активности коры на частотах дельта-, альфа₂- и гамма₂- ритмов. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2011. – Т. 61. – № 6. – С. 706–710.
- Разумникова О.М., Фиников С.Б. ЭЭГ- корреляты социальной креативности. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2010. – Т. 60. – № 6. – С. 691–695.
- Ребрейкина А.Б., Новотоцкий– Власов В.Ю., Стрелец В.Б. Отражение в вызванном потенциале процессов переработки зрительно предъявляемых вербальных стимулов. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2008. – Т. 58. – №3. – С. 294–301.
- Ребрейкина А.Б., Стрелец В.Б. Особенности ранних этапов переработки целевых, нецелевых знакомых и незнакомых вербальных стимулов. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2012. – Т. 62. – № 5. – С. 563–572.
- Рожков В.П., Сороко С.И. Формирование взаимодействия между волновыми компонентами основных ритмов ЭЭГ у детей первых пяти лет жизни. // Физиол. человека. – 2000. – Т. 26. – № 6. – С. 5–19.
- Рожков В.П., Сороко С.И., Бекшаев С.С. "ЭЭГ-маркеры" нарушения системной деятельности при гипоксии. // Физиол. человека. – 2007. – Т. 33. – № 5. – С. 39.–53.

- Соколов Е.Н., Незлина Н.И. Вызванный потенциал как мера перцептивных и семантических различий. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2006. – Т. 56. – № 2. – С. 156–174.
- Сороко С.И., Бекшаев С.С., Рожков В.П. ЭЭГ корреляты генофенотипических особенностей возрастного развития мозга у детей аборигенного и пришлого населения Северо-Востока России. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2012. – Т. 98. – № 1. – С. 3–26.
- Сороко С.И., Бекшаев С.С., Рожков В.П., Нагорнова Ж.В., Шемякина Н.В. Общие закономерности формирования волновой структуры паттерна ЭЭГ у детей и подростков, проживающих в условиях Европейского Севера. // Физиол. человека. – 2015а. – Т. 41. – № 4. – С. 62–72.
- Сороко С.И., Нагорнова Ж.В., Рожков В.П., Шемякина Н.В. Возрастные особенности когерентности ЭЭГ у детей и подростков, проживающих на Европейском Севера. // Физиол. человека. – 2015б. – Т. 41. – № 5. – С. 74–89.
- Сороко С.И., Рожков В.П., Бекшаев С.С. Особенности сезонных перестроек центральных механизмов регуляции у детей-северян с разным уровнем социального риска. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2013. – Т. 99. – № 12. – С. 1435–1449.
- Ставцев А.Ю., Ушаков В.Л., Верхлютов В.М. Моделирование влияния толщины слоев и проводимости тканей головы и мозга на потенциалы ЭЭГ. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2007. – Т. 57. – № 6. – С. 177–187.
- Стрелец В.Б., Гарах Ж.В., Марьина И.В., Зайцева Ю.С., Гурович И.Я. Временные характеристики начальной стадии обработки вербальной информации в норме и при шизофрении. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2012. – Т. 62. – № 2. – С. 165–173.
- Суворов Н.Б., Божокин С.В., Полонский Ю.З. Электрофизиологические корреляты умственной деятельности человека. Вейвлет– анализ. // Информационно–управляющие системы. – 2012. – №3 (58). – С. 71–76.
- Тарасова И.В., Вольф Н.В., Разумникова О.М. Особенности корковых взаимодействий у лиц с высокой и низкой вербальной креативностью. // Физиол. человека. – 2010. – Т. 36. – № 1. – С. 93–99.

- Тарасова И.В., Разумникова О.М., Вольф Н.В. Связь изменений мощности ЭЭГ с инструкцией, стимулирующей творческое мышление у мужчин и женщин. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2006. – Т. 56. – № 5. – С. 611–617.
- Терещенко Е.П., Пономарев В.А., Кропотов Ю.Д., Мюллер А. Сравнение эффективности различных методов удаления артефактов морганий при анализе количественной электроэнцефалограммы и вызванных потенциалов // Физиол. человека. – 2009. – Т. 35. – № 2. – С. 124–131.
- Ткаченко О. Н., Фролов А. А., Верхлютов В. М. Использование метода граничных элементов для уточнения локализации дипольных источников ЭЭГ. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2008. – Т. 58. – № 2. – С. 247–254.
- Тумялис А.В., Афтанас Л.И. Вклад нейрофизиологического эндофенотипа индивидуальной частоты альфа– осцилляций ЭЭГ в механизмы эмоциональной реактивности. // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. – 2013. – Т.156. – № 12. – С. 665–671.
- Тумялис А.В., Коренек В.В., Брак И.В., Махнев В.П., Рева Н.В., Афтанас Л.И. Индивидуальная частота альфа– активности и переживание положительных и отрицательных эмоций // Бюллетень СО РАМН. – 2010. – Т. 30. – № 4. – С. 132–142.
- Тихонов А.Н., Арсенин В.Я. Методы решения некорректных задач – М: Наука, 1979. – 284 с.
- Фарбер Д.Л., Алферова В.В. Электроэнцефалограмма детей и подростков. – М.: Педагогика, 1972. – 215 с.
- Фарбер Д.А., Мачинская Р.И., Курганский А.В., Петренко Н.Е. Функциональная организация коры больших полушарий при подготовке к опознанию неполных изображений у детей 7– 8 лет и взрослых. // Физиол. человека. – 2014а. – Т. 40. – С. 5–13.
- Фарбер Д.А., Мачинская Р.И., Курганский А.В., Петренко Н.Е. Функциональная организация мозга в период подготовки к опознанию фрагментарных изображений. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2014б. – Т. 64. – С. 190–200.

- Фарбер Д.А., Петренко Н.Е. Индивидуальные особенности зрительного опознавания у детей дошкольного возраста. // Альманах «Новые исследования». – 2012а. – № 1 (30). – С. 31–44.
- Фарбер Д.А., Петренко Н.Е. Нейрофизиологические механизмы опознавания фрагментарных изображений в 5– 6 летнем возрасте. // Физиол. человека. – 2011. – Т. 37. – № 6. – С. 5–17.
- Фарбер Д.А., Петренко Н.Е. Опознавание фрагментарных изображений и механизмы памяти // Физиол. человека. – 2008. – Т. 34. – № 1. – С. 5–18.
- Фарбер Д.А., Петренко Н.С. Особенности опознавания фрагментарных изображений в 7– 8 летнем возрасте. Анализ ССП. // Физиол. человека. – 2009. – Т. 35. – № 3. – С. 1–8.
- Фарбер Д.А., Петренко Н.Е. Особенности опознавания фрагментарных изображений в 9– 10 летнем возрасте. Анализ ССП. // Альманах «Новые исследования». – 2010. – № 1 (22). – С.5–18.
- Фарбер Д.А., Петренко Н.Е. Формирование механизмов опознавания неполных изображений в дошкольном и младшем школьном возрасте. // Физиол. человека. – 2012б. – Т. 38. – № 5. – С. 5–15.
- Фролов А.А., Болдырева Г.Н., Коптелов Ю.М. Поиск источников патологической альфа- активности ЭЭГ человека при поражении лимбических структур. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 1998. – Т. 48. – № 4. – С. 687–696.
- Фролов А.А., Михайлова Е.С., Прокопенко Р.А., Шевелев И.А., Славуцкая А.В., Конышев В.А. Роль фильтрации в локализации дипольных источников вызванных потенциалов в мозге человека: эксперимент и модель. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2005. – Т. 55. – № 2. – С. 262–271.
- Хараузов А.К., Шелепин Ю.Е., Пронин С.В., Красильников Н.Н., Муравьева С.В. Зрительные вызванные потенциалы при диоптрическом предъявлении тестовых синусоидальных решеток и помехи. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2001. – Т.87. – №2. – С. 261–270.
- Хараузов А.К., Шелепин Ю.Е., Пронин С.В., Красильников Н.Н., Муравьева С.В. Сравнительные электрофизиологические и психофизические измерения

пространственно– частотных характеристик зрительной системы в условиях помехи. // Оптический журнал. – 1999. – Т. 66. – №10. – С. 46–51.

Цапарина Д.М., Цицерошин М.Н., Шеповальников А.Н. Возрастные особенности формирования нейрофизиологических механизмов обеспечения различных уровней языка: фонематического, грамматического и семантического. // Физиол. человека. – 2008. – Т.34. – № 5. – С. 13–25.

Цапарина Д.М., Цицерошин М.Н., Шеповальников А.Н. Реорганизация межполушарного взаимодействия при речемыслительной деятельности, направленной на синтез слов и предложений // Физиол. человека. – 2007. –Т. 33. – № 1. – С. 1–12.

Цапарина Д. М., Шеповальников А.Н. Роль межполушарного взаимодействия в процессе опознания ошибок в предъявляемом на слух вербальном материале. // Сенсорные системы. – 2004. – Т. 18. – № 2. – С. 160–169.

Цицерошин М.Н., Гальперина Е.И. Коррелятивное формирование функций как один из механизмов функциональной эволюции (на примере становления в онтогенезе ребенка центрального обеспечения стереогноза и функции речи). // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 2012. – Т. 48. – № 3. – С. 296–310.

Цицерошин М.Н., Зайцева Л.Г., Гальперина Е.И. Становление нейрофизиологических механизмов стереогностической функции (ЭЭГ–исследование). // Физиол. человека. – 2010. – Т. 36. – № 1. – С. 18–31.

Цицерошин М.Н., Цапарина Д.М., Зайцева Л.Г. Роль межполушарного взаимодействия у детей 5– 6 лет и у взрослых в обеспечении вербально–мнестической деятельности, связанной с формированием и анализом речевого высказывания. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2012. – Т. 98. – № 1. – С. 27–47.

Шагас Ч. Вызванные потенциалы мозга в норме и патологии. – М.: Мир, 1975. – 318 с.

Шевелев И.А., Барк Е.Д., Верхлютов В.М. Альфа сканирование зрительной коры: данные ЭЭГ и МРТ. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2002. – Т. 87. – № 8. – С. 1050–1059.

- Шевелев И.А., Михайлова Е.С., Куликов А.В. Трассирование диполей вызванных потенциалом мозга человека. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2008. – Т. 58. – № 2. – С. 151–162.
- Шемякина Н.В., Данько С.Г. Влияния эмоциональной окраски воспринимаемого сигнала на электроэнцефалографические корреляты творческой деятельности. // Физиол. человека. – 2004. – Т. 30. – № 2. – С. 22–29.
- Шемякина Н.В., Данько С.Г. Изменения мощности и когерентности бета2–диапазона ЭЭГ при выполнении творческих заданий с использованием эмоционально– значимых и эмоционально– нейтральных слов. // Физиол. человека. – 2007. – Т. 33. – № 1. – С. 27–33.
- Шемякина Н.В., Данько С.Г., Нагорнова Ж.В., Старченко М.Г., Бехтерева Н.П. Динамика спектров мощности и когерентности ритмических компонентов ЭЭГ при решении вербальной творческой задачи преодоления стереотипа ритмических компонентов. // Физиол. человека. – 2007. – Т. 33. – № 5. – С. 14–21.
- Шеповальников А.Н., Цицерошин М.Н. Анализ пространственно– временной организации ЭЭГ – путь к познанию нейрофизиологических механизмов интегративной деятельности мозга. // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. – 2007. – Т. 57. – № 6. – С. 663–672.
- Шеповальников А.Н., Цицерошин М.Н. Формирование межрегионального взаимодействия кортикальных полей при речемыслительной деятельности. // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 2004. – Т. 40. – № 5. – С. 411–422.
- Шеповальников А.Н., Цицерошин М.Н., Гальперина Е.И., Рожков В.П., Кручинина О.В., Зайцева Л.Г., Панасевич Е.А. Об особенностях организации целостной деятельности мозга при различных стадиях сна и в переходных состояниях. // Физиол. человека. – 2012. – Т. 38. – № 3. – С. 5–17.
- Шеповальников А.Н., Цицерошин М.Н., Рожков В.П., Гальперина Е.И., Зайцева Л.Г., Шеповальников Р.А. Особенности межрегионального взаимодействия корковых полей при разных стадиях естественного и гипнотического сна (по данным ЭЭГ). // Физиол. человека. – 2005. – Т. 31. – № 2. – С. 45–59.

- Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. – Тольятти: Кассандра, 2013. – 314 с.
- Шишкин С.Л., Каплан А.Я. Некоторые топографические закономерности синхронности сдвигов мощности альфа- активности в ЭЭГ человека. // Физиол. человека. – 1999. – Т. 25. – № 6. – С. 5–14.
- Шошина И.И., Шелепин Ю. Е., Конкина С. А., Пронин С. В., Бендера А. П. Исследование парвоцеллюлярных и магноцеллюлярных зрительных каналов в норме и при психопатологии. // Рос. физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 2012. – Т. 98. – № 5. – С. 657–664.
- Щекутьев Г.А. (ред.) Нейрофизиологические исследования в клинике. – М.: Антидор, 2001. – 232.
- Abeyratne R., Kinouchi Y., Oki H., Okada J., Shichijo F., Matsumoto K. Artificial neural networks for source localization in the human brain. // Brain Topogr. – 1991. – V. 4. – P. 3–21.
- Abeyratne R., Zhang G., Saratchandran P. EEG source localization: a comparative study of classical and neural network methods. // Int. J. Neural. Syst. – 2001. – V. 11. – P. 349–360.
- Acar E., Yener B. Unsupervised multiway data analysis: a literature survey. // IEEE Trans. Knowl. Data Eng. – 2009. – V. 21. – P. 6–20.
- Achermann P., Borbely A.A. Low- frequency (< 1 Hz) oscillations in the human sleep electroencephalogram. // Neuroscience. – 1997. – V. 81. – P. 213– 222.
- Adey W.R. Hippocampal states and functional relations with corticosubcortical systems in attention and learning. // Prog. Brain Res. – 1967. – V. 27. – P. 228–245.
- Adjamian P., Holliday I.E., Barnes G.R., Hillebrand A., Hadjipapas A., Singh K.D. Induced visual illusions and gamma oscillations in human primary visual cortex. // Eur. J. Neurosci. – 2004. – V. 20. – P. 587–592.
- Adler G., Adler J. Influence of stimulus intensity on AEP components in the 80– to 200– millisecond latency range. // Audiology. – 1989. – V. 28. – P. 316–324.
- Adrian E. Olfactory reactions in the brain of the hedgehog. // J. Physiol. – 1942. – V. 100. – P. 459–473.

- Adrian E. The electrical activity of the mammalian olfactory bulb. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1950. – V. 2. – P. 377–388.
- Adrian E.D., Matthews B. H. C. The Berger rhythm. Potential changes from the occipital lobes in man. // *Brain* – 1934a. – V. 57. – P. 356–385.
- Adrian E.D., Matthews B. H. C. The interpretation of potential waves in the cortex. // *J. Physiol.* – 1934b. – V. 81. – P. 440– 471.
- Afsari B. Simple LU and QR based non- orthogonal matrix joint diagonalization. // *Independent Component Analysis and Blind Signal Separation. Proceedings of 6th International Conference, ICA 2006, Charleston, SC, USA, March 5– 8, 2006.* / Rosca J., Erdogmus D., Principe J.C., Haykin S. eds. – Berlin Heidelberg: Springer Verlag, 2006. – P. 17–24,
- Aftanas L.I., Golocheikine S.A. Human anterior and frontal midline theta and lower alpha reflect emotionally positive state and internalized attention: high- resolution EEG investigation of meditation. // *Neurosci. Lett.* – 2001. – V. 310. – P. 57–60.
- Ahlfors S.P., Ilmoniemi R.J., Hamalainen M.S. Estimates of visually evoked cortical currents. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1992. – V. 82. – P. 225–236.
- Ainsworth M., Lee S., Cunningham M.O., Roopun A., Traub R.D., Kopell N.J., Whittington M.A. Dual Gamma Rhythm Generators Control Interlaminar Synchrony in Auditory Cortex. // *J. Neurosci.* – 2011. – V. 31. – P. 17040 –17051.
- Akaike H. A new look at statistical model identification. // *IEEE Trans. Auto. Con.* – 1974. – V. 19. – P. 716–723.
- Akaike H. Fitting autoregressive models for prediction. // *Ann. Inst. Statist. Math.* – 1969. – V. 21. –P. 243–247.
- Akalin- Acar Z., Gencer N. An advanced boundary element method BEM implementation for the forward problem of electromagnetic source imaging. // *Phys. Med. Biol.* – 2004. – V. 49. – P. 5011–5028.
- Akyurek E.G., Dinkelbach A., Schubo A., Muller H.J. Electrophysiological correlates of detecting a visual target and detecting its absence: the role of feature dimensions. // *Neuropsychologia.* – 2010. – V. 48. – P. 3365–3370.
- Albera L., Comon P., Parra L.C., Karfoul A., Kachenoura A., Senhadji L. Biomedical applications. // *Handbook of blind source separation: Independent component*

- analysis and applications. / Comon P., Jutten C. eds. – Oxford: Academic Press, 2010. – P. 737–778.
- Alcaini M., Giard M.H., Echallier J.F., Pernier J. Selective auditory attention effects in tonotopically organized cortical areas. A topographic ERP study. // *Hum. Brain Mapp.* – 1995. – V. 2. – P. 159–169.
- Alcaini M., Giard M.H., Thevenet M., Pernier J. Two separate frontal components in the N1 wave of the human auditory evoked response. // *Psychophysiology.* – 1994. – V. 31. – P. 611–615.
- Alegre M., de Gurtubay I.G., Labarga A., Iriarte J., Malanda A., Artieda J. Alpha and beta oscillatory activity during a sequence of two movements. // *Clin. Neurophysiol.* – 2004a. – V. 115. – P. 124–130.
- Alegre M., Gurtubay I.G., Labarga A., Iriarte J., Malanda A., Artieda J. Alpha and beta oscillatory changes during stimulus– induced movement paradigms: effect of stimulus predictability. // *Neuroreport.* – 2003a. – 14. – P. 381–385.
- Alegre M., Gurtubay I.G., Labarga A., Iriarte J., Valencia M., Artieda J. Frontal and central oscillatory changes related to different aspects of the motor process: a study in go/no– go paradigms. // *Exp. Brain Res.* – 2004b. – V. 159. – P. 14–22.
- Alegre M., Labarga A., Gurtubay I.G., Iriarte J., Malanda A., Artieda J. Movement– related changes in cortical oscillatory activity in ballistic, sustained and negative movements. // *Exp. Brain Res.* – 2003b. – V. 148. – P. 17–25.
- Alegre M., Imirizaldu L., Valencia M., Iriarte J., Arcocha J., Artieda J., Alpha and beta changes in cortical oscillatory activity in a go/no go randomly– delayed– response choice reaction time paradigm. // *Clin. Neurophysiol.* – 2006. – V. 117. – P. 16–25.
- Alexandrov A.A., Boricheva D.O., Pulvermuller F., Shtyrov Y. Strength of word– specific neural memory traces assessed electrophysiologically. // *PLoS ONE.* – 2011. – V. 6. – e22999.
- Alho K., Sams M., Paavilainen P., Naatanen R. Small pitch separation and the selective– attention effect on the ERP. // *Psychophysiology.* – 1986. – V. 23. – P. 189–197.

- Alho K., Tottola K., Reinikainen K., Sams M., Naatanen R. Brain mechanism of selective listening reflected by event-related potentials. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1987. – V. 68. – P. 458–470.
- Alho K., Woods D.L., Algazi A. Processing of auditory stimuli during auditory and A. visual attention as revealed by event-related potentials. // *Psychophysiology.* – 1994. – V. 31. – P. 469–479.
- Alonso A., Garcia-Austt, E. Neuronal sources of theta rhythm in the entorhinal cortex of the rat. I. Laminar distribution of theta field potentials. // *Exp. Brain Res.* – 1987a. – V. 67. – P. 493–501.
- Alonso A., Garcia-Austt, E. Neuronal sources of theta rhythm in the entorhinal cortex of the rat. II. Phase relations between unit discharges and theta field potentials. // *Exp. Brain Res.* – 1987b. – V. 67. – P. 502–509.
- Amari S. Natural gradient works efficiently in learning. // *Neural Comput.* – 1998. – V. 10. – P. 251–276.
- Amari S.-I., Cichocki A., Yang H. A new learning algorithm for blind source separation. // *Advances in neural information processing systems*, vol. 8. // Touretzky D.S., Mozer M.C., Hasselmo M.E. eds. – Cambridge, MA: MIT Press, 1996. – P. 757–763.
- American Psychiatric Association. Diagnostic and statistical manual of mental disorders. 4th ed. – Washington, DC: American Psychiatric Association, 2000. – 943 p.
- Amodio D.M., Jost J.T., Master S.L., Yee C.M. Neurocognitive correlates of liberalism and conservatism. // *Nat. Neurosci.* – 2007. – V. 10. – P. 1246–1247.
- Amodio D.M., Master S.L., Yee C.M., Taylor S.E. Neurocognitive components of the behavioral inhibition and activation systems: implications for theories of self-regulation. // *Psychophysiology.* – 2008. – V. 45. – P. 11–19.
- Amzica F., Steriade M. The K-complex: Its low (<1 Hz) rhythmicity and relation to delta waves. // *Neurology.* – 1997. – V. 49. – P. 952–959.
- Amzica F., Steriade M. Cellular substrates and laminar profile of sleep K-complex. // *Neuroscience.* – 1998. – V. 82. – P. 671–86.

- Anderer P., Saletu B., Semlitsch H.V., Pascual– Marqui R.D. Non– invasive localization of P300 sources in normal aging and age– associated memory impairment. // *Neurobiol. Aging.* – 2003. – V. 24. – P. 463–479.
- Andersen P., Morris R., Amaral D., Bliss T., O'Keefe J. (Eds) *The hippocampus book.* – New York: Oxford University Press. – 2007. – P. 475–548.
- Anderson J.E., Holcomb P.J. Auditory and visual semantic priming using different stimulus onset asynchronies: An event– related brain potential study. // *Psychophysiology.* – 1995. – V. 32. – P. 177–190.
- Andrew C., Pfurtscheller G. Event– related coherence as a tool for studying dynamic interaction of brain regions. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1996. – V. 98. – P. 144–148.
- Andrew C., Pfurtscheller G. Lack of bilateral coherence of post– movement central beta oscillations in the human electroencephalogram. // *Neurosci. Lett.* 1999. – V. 273. – P. 89–92.
- Androulidakis A.G., Doyle L.M., Gilbertson T.P., Brown P. Corrective movements in response to displacements in visual feedback are more effective during periods of 13–35 Hz oscillatory synchrony in the human corticospinal system. // *Eur. J. Neurosci.* – 2006. – V. 24. – P. 3299–3304.
- Androulidakis A.G., Doyle L.M., Yarrow K., Litvak V., Gilbertson T.P., Brown P. Anticipatory changes in beta synchrony in the human corticospinal system and associated improvements in task performance. // *Eur. J. Neurosci.* – 2007. – V. 25. – P. 3758–3765.
- Anemuller J., Sejnowski T.J., Makeig S. Complex independent component analysis of frequency– domain electroencephalographic data. // *Neural Netw.* – 2003. – V. 16. – P. 1311–1123.
- Anllo– Vento L., Hillyard S.A. Selective attention to the color and direction of moving stimuli: Electrophysiological correlates of hierarchical feature selection. // *Percept. Psychophys.* – 1996. – V. 58. – P. 191–206.
- Anllo– Vento L., Luck S.J., Hillyard S.A. Spatio– temporal dynamics of attention to color: evidence from human electrophysiology. // *Hum. Brain Mapp.* – 1998. – V. 6. – P. 216–238.

- Anokhin A.P., Lutzenberger W., Birbaumer N. Spatiotemporal organization of brain dynamics and intelligence: an EEG study in adolescents. // *Int. J. Psychophysiol.* – 1999. – V. 33. – P. 259–273.
- Antal A., Keri S., Kovacs G., Janka Z., Benedek G. Early and late components of visual categorization: an event-related potential study. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2000. – V. 9. – P. 117–119.
- Antal A., Keri S., Kovacs G., Liszli P., Janka Z., Benedek G. Event-related potentials from a visual categorization task. // *Brain Res. Brain Res. Protoc.* – 2001. – V. 7. – P. 131–136.
- Aoki F., Fetz E.E., Shupe L., Lettich E., Ojemann G.A. Increased gamma-range activity in human sensorimotor cortex during performance of visuomotor tasks. // *Clin. Neurophysiol.* – 1999. – V. 110. – P. 524–537.
- Appelbaum L.G., Smith D.V., Boehler C.N., Chen W.D., Woldorff M.G. Rapid modulation of sensory processing induced by stimulus conflict. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2011. – V. 23. – P. 2620–2628.
- Aranibar A., Pfurtscheller G. On and off effects in the background EEG activity during one-second photic stimulation. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1978. – V. 44. – P. 307–316.
- Ardid S., Wang X.-J., Gomez-Cabrero D., Compte A. Reconciling coherent oscillation with modulation of irregular spiking activity in selective attention: gamma-range synchronization between sensory and executive cortical areas. // *J. Neurosci.* – 2010. – V. 30. – P. 2856–2870.
- Arellano A.P., Schwab R.S., Scalp and basal recording during mental activity. In: *Proceedings of the 1st International Congress of Psychiatry.* 1950. – V. 1. – P. 216–219.
- Arnolds D.E., Lopes da Silva F.H., Aitink J.W., Kamp A., Boeijinga P. The spectral properties of hippocampal EEG related to behavior in man. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1980. – V. 50. – P. 324–328.
- Arroyo S., Lesser R.P., Gordon B., Uematso S., Jackson D., Webber R. Functional significance of the mu rhythm of human cortex: An electrophysiological study with

- subdural electrodes. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1993. – V. 87. – P. 76–87.
- Arthur D.L., Lewis P.S., Medvick P.A., Flynn E.R. A neuromagnetic study of selective auditory attention. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1991. – V. 78. – P. 348–360.
- Ary J.P., Klein S.A., Fender D.H. Location of sources of evoked scalp potentials: corrections for skull and scalp thicknesses. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1981. – V. 28. – P. 447–452.
- Asada H., Nizutani M., Yasamo W., Yamaguchi Y. A comparison of frontal theta rhythms induced by hyperventilation with those of mental work. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1985. – V. 61. – S140.
- Asada H., Fukuda Y., Tsunoda S., Yamaguchi M., Tonoike M. Frontal midline theta rhythms reflect alternative activation of prefrontal cortex and anterior cingulate cortex in humans. // *Neurosci. Lett.* – 1999. – V. 274. – P. 4–14.
- Astle D.E., Jackson G.M., Swainson R. Dissociating neural indices of dynamic cognitive control in advance task– set preparation: an ERP study of task switching. // *Brain Res.* – 2006. – V. 1125. – P. 94–103.
- Astle D.E., Jackson G.M., Swainson R. Fractionating the cognitive control required to bring about a change in task: a dense– sensor event– related potential study. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2008. – V. 20. – P. 255–267.
- Astolfi L., Cincotti F., Mattia D., Marciani M.G., Fallani F.D.V., Miwakeichi F., Yamaguchi Y, Martinez P., Salinari S., Tocci A., Bakardjian H., Cichocki A., Babiloni F. Removal of ocular artifacts for high– resolution EEG studies: a simulation study. // *Int. J. Bioelectromagn.* – 2007. – V. 9. – P. 253–259.
- Atkinson C.M., Drysdale K.A., Fulham W.R. Event– related potentials to Stroop and reverse Stroop stimuli. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2003. – V. 47. – P. 1–21.
- Axmacher N., Henseler M.M., Jensen O., Weinreich I., Elger C.E., Fell J. Cross– frequency coupling supports multi– item working memory in the human hippocampus. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2010. – V. 107. – P. 3228–3233.

- Azizian A., Freitas A.L., Watson T.D., Squires, N.K. Electrophysiological correlates of categorization: P300 amplitude as an index of target similarity. // *Biol. Psychol.* – 2006. – V. 71. – P. 278–288.
- Babiloni C., Babiloni F., Carducci F., Cincotti F., Del Percio C., De Pino G., Maestrini S., Priori A., Tisei P., Zanetti O., Rossini P.M. Movement related electroencephalographic reactivity in Alzheimer disease. // *Neuroimage.* – 2000. – V. 12. – P. 139–146.
- Babiloni C., Bares M., Vecchio F., Bradzil M., Jurak P., Moretti D.V., Ubaldi A., Rossini P.M., Rektor I. Synchronization of gamma oscillations increases functional connectivity of human hippocampus and inferior– middle temporal cortex during repetitive visuomotor events. // *Eur. J. Neurosci.* – 2004. – V. 19. – P. 3088–3098.
- Babiloni C., Brancucci A., Babiloni F., Capotosto P., Carducci F., Cincotti F., Arendt–Nielsen L., Chen A.C., Rossini P.M. Anticipatory cortical responses during the expectancy of a predictable painful stimulation. A high– resolution electroencephalography study. // *Eur. J. Neurosci.* – 2003. – V. 18. – P. 1692–1700.
- Babiloni C., Carducci F., Cincotti F., Rossini P.M., Neuper C., Pfurtscheller G., Babiloni F. Human movement– related potentials vs desynchronization of EEG alpha rhythm: a highresolution EEG study. // *Neuroimage.* – 1999. – V. 10. – P. 658–665.
- Babiloni C., Miniussi C., Babiloni F., Carducci F., Cincotti F., Del Percio C., Sirello G., Fracassi C., Nobre A.C., Rossini P.M. Sub– second "temporal attention" modulates alpha rhythms. A high– resolution EEG study. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2004. – V. 19. – P. 259–268.
- Babiloni F., Babiloni C., Carducci F., Fattorini L., Onorati P., Urbano A. Spline Laplacian estimate of EEG potentials over a realistic magnetic resonance– constructed scalp surface model. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1996. – V. 98. – P. 363–373.
- Babloyantz A., Nicolis C., Salazar J.M. Evidence of chaotic dynamics of brain activity during the sleep cycle. // *Phys. Lett.* – 1985. – V. 111. – P. 152–156.
- Baddeley A. *Working Memory.* – Oxford: Clarendon Press, 1986. – 289 p.
- Badgaiyan R.D., Posner M.I. Mapping the cingulate cortex in response selection and monitoring. // *Neuroimage.* – 1998. – V. 7. – P. 255–260.

- Badzakova– Trajkov G., Barnett K.J., Waldie K.E., Kirk I.J. An ERP investigation of the Stroop task: the role of the cingulate in attentional allocation and conflict resolution. // *Brain Res.* – 2009. – V. 1253. – P. 139–148.
- Bai O., Rathi V., Lin P., Huang D.D., Battapady H., Fei D.Y., Schneider L., Houdayer E., Chen X., Hallett M. Prediction of human voluntary movement before it occurs. // *Clin. Neurophysiol.* – 2011. – V. 122. – P. 364–372.
- Baillet S., Garnero L. A Bayesian approach to introducing anatomo– functional priors in the EEG/MEG inverse problem. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1997. – V. 44. – P. 374–85.
- Baillet S., Mosher J.C., Leahy R.M. Electromagnetic brain mapping. // *IEEE Signal Process. Mag.* – 2001. – V. 18. – P. 14–30.
- Baker S.N. Oscillatory interactions between sensorimotor cortex and the periphery. // *Curr. Opin. Neurobiol.* – 2007. – V. 17. – P. 649– 655.
- Baker S., Olivier E., Lemon R. Coherent oscillations in monkey motor cortex and hand muscle EMG show task– dependent modulation. // *J. Physiol.* – 1997. – V. 501. – P. 225–241.
- Baker S., Pinches E., Lemon R. Synchronization in monkey motor cortex during a precision grip task. II. Effect of oscillatory activity on corticospinal output. // *J. Neurophysiol.* – 2003. – V. 89. – P. 1941–1953.
- Baker S., Spinks R., Jackson A., Lemon R. Synchronization in monkey motor cortex during a precision grip task. I. Task– dependent modulation in single– unit synchrony. // *J. Neurophysiol.* – 2001. – V. 85. – P. 869–885.
- Bal T., Von Krosigk M., McCormick D. A. Synaptic and membrane mechanisms underlying synchronized oscillations in the ferret lateral geniculate nucleus in vitro. // *J. Physiol.* – 1995. – V. 483. – P. 641–663.
- Ball T., Schreiber A., Feige B., Wagner M., Lücking C.H., Kristeva– Feige R. The role of higher– order motor areas in voluntary movement as revealed by high– resolution EEG and fMRI. // *Neuroimage.* – 1999. – V. 10. – P. 682–694.
- Band G.P., Ridderinkhof K.R., van der Molen M.W. Speed– accuracy modulation in case of conflict: The roles of activation and inhibition. // *Psychol. Res.* – 2003. – V. 67. – P. 266–279.

- Banquet J.P. Spectral analysis of the EEG in meditation. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1973. – V. 35. – P. 143–151.
- Bares M., Nestrasil I., Rektor I. The effect of response type (motor output versus mental counting) on the intracerebral distribution of the slow cortical potentials in an externally cued (CNV) paradigm. // *Brain Res. Bull.* – 2007. – V. 71. – P. 428–435.
- Barkley R.A., Murphy K.R., Fischer M. ADHD in adults. What the science says. . – N.Y.: Guilford Press, 2008. – 500 p.
- Barlow J.S. An electronic method for detecting evoked responses of the brain and for reproducing their average waveforms. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1957. – V. 9. – P. 340–343.
- Barnard A.C.L., Duck I.M., Lynn M.S. The application of electromagnetic theory to electrocardiography: I. Derivation of the integral equations. // *Biophys. J.* – 1967a. – V. 7. – P. 443–462.
- Barnard A.C.L., Duck I.M., Lynn M.S., Timlake W.P. The application of electromagnetic theory to electrocardiography: II. Numerical solution of the integral equations. // *Biophys. J.* – 1967b. – V. 7. – P. 463–491.
- Barrett S.E., Rugg M.D. Event– related potentials and the semantic matching of faces. // *Neuropsychologia.* – 1989. – V. 27. – P. 913–922.
- Barret, S.E., Rugg M.D. Event– related potentials and phonological matching of picture names. // *Brain Lang.* – 1990a. – V. 38. – P. 424–437.
- Barrett S.E., Rugg M.D. Event– related potentials and the semantic matching of pictures. // *Brain Cogn.* – 1990b. – V. 14. – P. 201–212.
- Barry R.J., Clarke A.R., Johnstone S.J. A review of electrophysiology in attention– deficit/hyperactivity disorder: I. Qualitative and quantitative electroencephalography. // *Clin. Neurophysiol.* – 2003. – V. 114. – P. 171–183.
- Barry R.J., Clarke A.R., Johnstone S.J., Brown C.R. EEG differences in children between eyes– closed and eyes– open resting conditions. // *Clin. Neurophysiol.* – 2009. – V. 120. – P. 1806–1811.
- Barry R.J., Clarke A.R., Johnstone S.J., Magee C.A., Rushby J.A. EEG differences between eyes– closed and eyes– open resting conditions. // *Clin. Neurophysiol.* – 2007. – V. 118. – P. 2765–2773.

- Barry R.J., Clarke A.R., McCarthy R., Selikowitz M. EEG coherence in attention deficit/hyperactivity disorder: a comparative study of two DSM-IV types. // *Clin. Neurophysiol.* – 2002. – V. 113. – P. 579–585.
- Barry R.J., Clarke A.R., McCarthy R., Selikowitz M., Johnson S.J., Rushby J.A. Age and gender effects in EEG coherence: I. Developmental trends in normal children. // *Clin Neurophysiol.* – 2004. – V. 115. – P. 2252–2258.
- Barry R.J., Rushby J.A. An orienting reflex perspective on anteriorisation of the P3 of the event-related potential. // *Exp. Brain Res.* – 2006. – V. 173. – P. 539–545.
- Bartels G., Shi L.C., Lu B.L. Automatic artifact removal from EEG – a mixed approach based on double blind source separation and support vector machine. // *Conf. Proc. IEEE Eng. Med. Biol. Soc.* 2010. – 2010. – P. 5383–5386.
- Bartholow B.D., Pearson M.A., Dickter C.L., Sher K.J., Fabiani M., Gratton G. Strategic control and medial frontal negativity: Beyond errors and response conflict. // *Psychophysiology.* – 2005. – V. 42. – P. 33–42.
- Bartos M., Vida I., Jonas P. Synaptic mechanisms of synchronized gamma oscillations in inhibitory interneuron networks. // *Nat. Rev. Neurosci.* – 2007. – V. 8. – P. 45–56.
- Basar E. EEG-Brain dynamics: relation between EEG and brain evoked potentials. Amsterdam: Elsevier, 1980. – 411 p.
- Bassett D.S., Meyer-Lindenberg A., Achard S., Duke T., Bullmore E. Adaptive reconfiguration of fractal small-world human brain functional networks. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2006. – V. 103. – P. 19518–19523.
- Basile L.F.H., Lozano M.D., Alvarenga M.Y., Pereira J.F.Jr., Machado S., Velasques B., Ribeiro P., Piedade R., Anghinah R., Knyazev G., Ramos T.R. Minor and unsystematic cortical topographic changes of attention correlates between modalities. // *PLoS ONE.* – 2010. – V. 5. – e15022.
- Bastiaansen M.C., Böcker K.B., Brunia C.H., de Munck J.C., Spekreijse H. Event-related desynchronization during anticipatory attention for an upcoming stimulus: a comparative EEG/MEG study. // *Clin. Neurophysiol.* – 2001. – V. 112. – P. 393–403.

- Bastiaansen M.C., Bocker K.B., Cluitmans P.J., Brunia C.H. Event-related desynchronization related to the anticipation of a stimulus providing knowledge of results. // *Clin. Neurophysiol.* – 1999. – V. 110. – P. 250–260.
- Bastiaansen M.C., Brunia C.H. Anticipatory attention: an event-related desynchronization approach. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2001. – V. 43. – P. 91–107.
- Bastiaansen M., Hagoort P. Oscillatory neuronal dynamics during language comprehension. // *Prog. Brain Res.* – 2006. – V. 159. – P. 179–196.
- Bastiaansen M., Mazaheri A., Jensen O. Beyond ERP's: oscillatory neuronal dynamics // *The Oxford handbook of event-related potential components.* / Luck S.J., Kappenman E.S. eds. – Oxford: Oxford University Press, 2012. –P. 31–50.
- Bastiaansen M.C.M., Oostenveld R., Jensen O., Hagoort P. I see what you mean: Theta power increases are involved in the retrieval of lexical semantic information. // *Brain Lang.* – 2008. – V. 106. – P. 15–28.
- Bastiaansen M.C.M., van der Linden M., Ter Keurs M., Dijkstra T., Hagoort P. Theta responses are involved in lexical-semantic retrieval during language processing. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2005. – V. 17. – P. 530–541.
- Baudena P., Halgren E., Heit G., Clarke J.M. Intracerebral potentials to rare target and distractor auditory and visual stimuli: 3. Frontal cortex. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1995. – V. 94. – P. 251–264.
- Bauer M., Oostenveld R., Peeters M., Fries P. Tactile spatial attention enhances gamma-band activity in somatosensory cortex and reduces low-frequency activity in parieto-occipital areas. // *J. Neurosci.* – 2006. – V. 26. – P. 490–501.
- Becker R., Ritter P., Villringer A. Influence of ongoing alpha rhythm on the visual evoked potential. // *Neuroimage.* – 2008. – V. 39. – P. 707–716.
- Beckmann C.F., Smith S.M. Tensorial extensions of independent component analysis for group fMRI data analysis. // *Neuroimage.* – 2005. – V. 25. – P. 294–311.
- Bekker E.M., Kenemans J.L., Verbaten M.N. Source analysis of the N2 in a cued Go/NoGo task. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2005. – 22. – 221–231.
- Bell A.J., Sejnowski T.J. An information-maximization approach to blind separation and blind deconvolution. // *Neural. Comput.* – 1995. – V. 7. – P. 1129–1159.

- Belluscio M.A., Mizuseki K., Schmidt R., Kempter R., Buzsáki G. Cross-frequency phase-phase coupling between theta and gamma oscillations in the hippocampus. // *J. Neurosci.* – 2012. – V. 32. – P. 423–435.
- Belouchrani A., Abed-Meraim K., Cardoso J.-F., Moulines E. A blind source separation technique using second-order statistics. // *IEEE Trans. Signal Process.* – 1997. – V. 45. – P. 434–444.
- Bender S., Weisbrod M., Bornfleth H., Resch F., Oelkers-Ax R. How do children prepare to react? Imaging maturation of motor preparation and stimulus anticipation by late contingent negative variation. // *Neuroimage.* – 2005. – V. 27. – P. 737–752.
- Benchenane K., Peyrache A., Khamassi M., Tierney P.L., Gioanni Y., Battaglia F.P., Wiener S.I. Coherent theta oscillations and reorganization of spike timing in the hippocampal-prefrontal network upon learning. // *Neuron.* – 2010. – V. 66. – P. 921–936.
- Benchenane K., Tiesinga P.H., Battaglia F.P. Oscillations in the prefrontal cortex: a gateway to memory and attention. // *Curr. Opin. Neurobiol.* – 2011. – V. 21. – P. 1–11.
- Bentin S., Carmel D. Accounts for the N170 face-effect: A reply to Rossion, Curran, & Gauthier. // *Cognition.* – 2002. – V. 85. – P. 197–202.
- Bentin S., Deouell L.Y. Structural encoding and identification in face processing: ERP evidence for separate mechanisms. // *Cogn. Neuropsychol.* – 2000. – V. 17. – P. 35–54.
- Bentin S., Kutas M., Hillyard S.A. Semantic processing and memory for attended and unattended words in dichotic listening: Behavior and electrophysiological evidence. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 1995. – V. 21. – P. 54–67.
- Bentin S., McCarthy G., Perez E., Puce A., Allison, T. Electrophysiological studies of face perception in humans. // *J. Cogn. Neurosci.* – 1996. – V. 8. – P. 551–565.
- Bentin S., McCarthy G., Wood C.C. Event-related potentials, lexical decision, and semantic priming. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1985. – V. 60. – P. 353–355.

- Bentin S., Sagiv N., Mecklinger A., Friederici A., von Cramon Y.D. Priming visual face-processing mechanisms: electrophysiological evidence. // *Psychol. Sci.* – 2002. – V. 13. – P. 190–193.
- Berg P., Scherg M. A fast method for forward computation of multiple-shell spherical head models. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1994. – V. 90. – P. 58–64.
- Berger H. Ueber das Elektrenkephalogramm des Menschen. // *Arch. Psychiat. Nervenkr.* – 1929. – B. 87. – S. 527–570.
- Berger H. Ueber das Elektrenkephalogramm des Menschen. Vierte Mitteilung // *Arch. Psychiat. Nervenkr.* – 1932. – B. 97. – S. 6–26.
- Berke J.D., Okatan M., Skurski J., Eichenbaum H.B. Oscillatory entrainment of striatal neurons in freely moving rats. // *Neuron.* – 2004. – V. 43. – P. 883–896.
- Besson M., Kutas M. The many facets of repetition: A behavioral and electrophysiological analysis of repeating words in same versus different sentence contexts. // *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* – 1993. – V. 19. – P. 1115–1133.
- Beste C., Baune B.T., Domschke K., Falkenstein M., Konrad C. Paradoxical association of the brain-derived neurotrophic factor val66met genotype with response inhibition. // *Neuroscience.* – 2010a. – V. 166. – P. 178–184.
- Beste C., Dziobek I, Hielscher H, Willemsen R, Falkenstein M. Effects of stimulus-response compatibility on inhibitory processes in Parkinson's disease. // *Eur. J. Neurosci.* – 2009. – 29. – 855–860.
- Beste C., Ness V., Lukas C., Hoffmann R., Stüwe S., Falkenstein M., Saft C. Mechanisms mediating parallel action monitoring in fronto-striatal circuits. // *Neuroimage.* – 2012. – V. 62. – P. 137–146.
- Beste C., Saft C., Andrich J., Gold R., Falkenstein M. Response inhibition in Huntington's disease—a study using ERPs and sLORETA. // *Neuropsychologia.* – 2008. – V. 46. – P. 1290–1297.
- Beste C., Willemsen R., Saft C., Falkenstein M. Response inhibition subprocesses and dopaminergic pathways: Basal ganglia disease effects. // *Neuropsychologia.* – 2010b. – V. 48. – P. 366–373.

- Beudel M., Tjepkema– Cloostermans M.C., Boersma J.H., van Putten M.J. Small– world characteristics of EEG patterns in post– anoxic encephalopathy. // *Front Neurol.* – 2014. – V. 5. – A. 97.
- Bischof W.F., Boulanger P. Spatial navigation in virtual reality environments: An EEG analysis. // *Cyberpsychol. Behav.* – 2003. – V. 6. – P. 487–495.
- Bichot N.P., Rossi A.F., Desimone R. Parallel and serial neural mechanisms for visual search in macaque area V4. // *Science.* – 2005. – V. 308. – P. 529– 534.
- Bland B.H. Physiology and pharmacology of hippocampal formation theta rhythms. // *Prog. Neurobiol.* – 1986. – V. 26. – P. 1–54.
- Bland B.H., Oddie S.D. Theta band oscillation and synchrony in the hippocampal formation and associated structures: the case for its role in sensorimotor integration. // *Behav Brain Res.* – 2001. – V. 127. – P. 119–136.
- Blankertz B., Lemm S., Treder M., Haufe S., Müller K.– R. Single– trial analysis and classification of ERP components – a Tutorial. // *Neuroimage.* – 2011. – V. 56. – P. 814–825.
- Blau V.C., Maurer U., Tottenham N., McCandliss B.D. The face– specific N170 component is modulated by emotional facial expression. // *Behav. Brain Funct.* – 2007. – V. 23. – P. 3–7.
- Bledowski C., Prvulovic D., Goebel R., Zanella F.E., Linden D.E.J. Attentional systems in target and distractor processing: a combined ERP and fMRI study. // *Neuroimage.* – 2004. – V. 22. – P. 530–540.
- Blethyn K.L, Hughes S.W., Crunelli V. Evidence for electrical synapses between neurons of the nucleus reticularis thalami in the adult brain in vitro. // *Thalamus Relat. Syst.* – 2008. – V. 4. – P. 13–20.
- Blethyn K.L., Hughes S.W., Toth T.I., Cope D.W., Crunelli V. Neuronal Basis of the Slow (<1 Hz) Oscillation in Neurons of the Nucleus Reticularis Thalami In Vitro. // *J. Neurosci.* – 2006. – V. 26. – P. 2474–2486.
- Blinowska K., Kus R., Kaminski M., Janiszewska J. Transmission of brain activity during cognitive task. // *Brain Topogr.* – 2010. – V. 23. – P. 205–213.
- Bobes M.A., Valdés– Sosa M., Olivares E. An ERP study of expectancy violation in face perception. // *Brain Cogn.* – 1994. – V. 26. – 1–22.

- Böcker K.B.E., Baas J.M.P., Kenemans J.L., Verbaten M.N. Stimulus– preceding negativity induced by fear: a manifestation of affective anticipation. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2001. – V. 43. – P. 77–90.
- Böcker K.B., Brunia C.H., Cluitmans P.J. A spatio– temporal dipole model of the readiness potential in humans. I. Finger movement. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1994a. – V. 91. – P. 275–285.
- Böcker K.B., Brunia C.H., Cluitmans P.J. A spatio– temporal dipole model of the readiness potential in humans. II. Foot movement. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1994b. – V. 91. – P. 286–294.
- Böcker K.B.E., Brunia C.H.M., van den Berg– Lensen M.C. A spatiotemporal dipole model of the stimulus preceding negativity (SPN) prior to feedback stimuli. // *Brain Topogr.* – 1994c. – V. 7. – P. 71–88.
- Bocquillon P., Bourriez J.– L., Palmero– Soler E., Betrouni N., Houdayer E., Derambure P., Dujardin K. Use of swLORETA to localize the cortical sources of target– and distracter– elicited P300 components. // *Clin. Neurophysiol.* – 2011. – V. 122. – P. 1991–2002.
- Bocquillon P., Bourriez J.L., Palmero– Soler E., Destée A., Defebvre L., Derambure P., Dujardin K. Role of basal ganglia circuits in resisting interference by distracters: a swLORETA study. // *PLoS One.* – 2012. – V. 7. – e34239.
- Bodizs R., Kantor S., Szucs A., Eross L., Halasz P. Rhythmic hippocampal slow oscillation characterizes REM sleep in humans. // *Hippocampus.* – 2001. – V. 11. – P. 747–753.
- Bokura H., Yamaguchi S., Kobayashi S. Electrophysiological correlates for response inhibition in a go/nogo task. // *Clin. Neurophysiol.* – 2001. – V. 112. – P. 224–232.
- Bollimunta A., Chen Y., Schroeder C.E., Ding M. Neuronal mechanisms of cortical alpha oscillations in awake– behaving macaques. // *Neurosci.* – 2008. – V. 28. – P. 9976–9988.
- Bollimunta A., Mo J., Schroeder C.E., Ding M. Neuronal mechanisms and attentional modulation of corticothalamic α oscillations. // *J. Neurosci.* – 2011. – V. 31. – P. 4935–4943.

- Bolstad A., Veen B.V., Nowak R. Space– time event sparse penalization for magneto– /electroencephalography. // *Neuroimage*. – 2009. – V. 46. – P. 1066–1081.
- Borgers C., Kopell N. Synchronization in networks of excitatory and inhibitory neurons with sparse, random connectivity. // *Neural Comput.* – 2003. – V. 15. – P. 509–538.
- Borhegyi Z., Freund T.F. Dual projection from the medial septum to the supramammillary nucleus in the rat. // *Brain Res. Bull.* 1998. – V. 46. – P. 453–459.
- Borisyuk R., Hoppensteadt F. Oscillatory models of the hippocampus: a study of spatio– temporal patterns of neural activity. // *Biol. Cybern.* – 1999. – V. 81. – P. 359–371.
- Bosch– Bayard J., Valdés– Sosa P., Virues– Alba T., Aubert– Vázquez E., John E.R., Harmony T., Riera– Díaz J., Trujillo– Barreto N. 3D statistical parametric mapping of EEG source spectra by means of variable resolution electromagnetic tomography (VARETA). // *Clin. Electroencephalogr.* – 2001. – V. 32. – P. 47–61.
- Botzel K., Grusser O.J. Electric brain potentials evoked by pictures of faces and non– faces – a search for “face– specific” EEG– potentials. // *Exp. Brain Res.* – 1989. – V. 77. – P. 349–360.
- Botzel K., Schulze S., Stodieck S.R.G. Scalp topography and analysis of intracranial sources of face– evoked potentials. // *Exp. Brain Res.* – 1995. – V. 104. – P. 135–143.
- Boucher L., Palmeri T.J., Logan G.D., Schall J.D. Inhibitory control in mind and brain: an interactive race model of counter– manding saccades. // *Psychol. Rev.* – 2007. – V. 114. – P. 376–397.
- Bouyer J.J., Montaron M.F., Vahnée J.M., Albert M.P., Rougeul A. Anatomical localization of cortical beta rhythms in cat. // *Neuroscience*. – 1987. – V. 22. – P. 863–869.
- Bouyer J.J., Rougeul A., Buser P. Somatosensory rhythms in the awake cat: a single unit exploration of their thalamic concomitant in nucleus ventralis posterior and vicinity. // *Arch. Ital. Biol.* – 1982. – V. 120. – P. 95–110.
- Bouyer J.J., Tilquin C., Rougeul A. Thalamic rhythms in cat during quiet wakefulness and immobility. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1983. – V. 55. – P. 180–187.

- Braff D.L., Freedman R. Endophenotypes in studies of the genetics of schizophrenia. // *Neuropsychopharmacology: The Fifth Generation of Progress.* / Davis K.L., Charney D.S., Coyle J.T., Nemeroff C. eds. – Philadelphia, PA: Lippincott Williams & Wilkins, 2002. – P. 703–716.
- Braff D.L., Light G.A. The use of neurophysiological endophenotypes to understand the genetic basis of schizophrenia. // *Dialogues Clin. Neurosci.* – 2005. – V. 7. – P. 125–135.
- Bragin A., Jando G., Nadasdy Z., Hetke, J., Wise K., Buzsaki G. Gamma frequency (40–100 Hz) patterns in the hippocampus of the behaving rat. // *J. Neurosci.* – 1995. – V. 15. – P. 47–60.
- Braitenberg V. Cortical architectonics: general and area // *Architectonic of the cerebral cortex* / Brazier M.A., Petsche H. eds. – New York: Raven Press, 1978. – P. 443–465.
- Brandwein A.B., Foxe J.J., Russo N.N., Altschuler T.S., Gomes H., Molholm S. The development of audiovisual multisensory integration across childhood and early adolescence: a high– density electrical mapping study. // *Cereb. – Cortex.* – 2011. – V. 21. – P. 1042–1055.
- Brandwein A.B., Foxe J.J., Butler J.S., Russo N.N., Altschuler T.S., Gomes H., Molholm S. The development of multisensory integration in high– functioning autism: high– density electrical mapping and psychophysical measures reveal impairments in the processing of audiovisual inputs. // *Cereb. Cortex.* – 2013. – V. 23. – P. 1329–1341.
- Brankack J., Stewart M., Fox S.E. Current source density analysis of the hippocampal theta rhythm: associated sustained potentials and candidate synaptic generators. // *Brain. Res.* – 1993. – V. 615. – P. 310–327.
- Braver T.S., Cohen J.D. On the control of control: The role of dopamine in regulating prefrontal function and working memory. // *Control of cognitive processes: Attention and performance XVIII* / Monsell S., Driver J. eds. – Cambridge, MA: MIT Press, 2002. – P. 713–737.
- Brazhnik E.S., Fox S.E. Action potentials and relations to the theta rhythm of medial septal neurons in vivo. // *Exp. Brain Res.* – 1999. – V. 127. – P. 244–258.

- Brazdil M., Dobsik M., Mikl M., Hlustík P., Daniel P., Pazourkova M., Krupa P., Rektor I. Combined event-related fMRI and intracerebral ERP study of an auditory oddball task. // *Neuroimage*. – 2005. – V. 26. – P. 285–293.
- Brazier M.A.B. Pioneers in the discovery of evoked potentials. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1984. – V. 59. – P. 2–8.
- Brazier M.A.B. Some uses of computers in experimental neurology. // *Exp. Neurol.* – 1960. – V. 2. – P. 123–143.
- Brazier M.A.B., Casby J.U. Crosscorrelation and autocorrelation studies of electroencephalographic potentials. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1952. – V. 4. – P. 201–211.
- Brechet R., Lecasble R. Reactivity of mu-rhythm to flicker. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1965. – V. 18. – P. 721–722.
- Brennan J., Lignos C., Embick D., Roberts T.P.L. Spectro-temporal correlates of lexical access during auditory lexical decision. // *Brain Lang.* – 2014. – V. 133. – P. 39–46.
- Bresnahan S.M., Anderson J.W., Barry R.J. Age-related changes in quantitative EEG in attention-deficit/hyperactivity disorder. // *Biol. Psychiatry.* – 1999. – V. 46. – P. 1690–1697.
- Bresnahan S.M., Barry R.J. Specificity of quantitative EEG analysis in adults with attention deficit hyperactivity disorder. // *Psychiatry Res.* – 2002. – V. 112. – P. 133–144.
- Bresnahan S.M., Barry R.J., Clarke A.R., Johnstone S.J. Quantitative EEG analysis in dexamphetamine-responsive adults with attention-deficit/hyperactivity disorder. // *Psychiatry Res.* – 2006. – V. 141. – P. 151–159.
- Breton F., Ritter W., Simson R., Vaughan, H.G.Jr. The N2 component elicited by stimulus matches and multiple targets. // *Biol. Psychol.* – 1988. – V. 27. – P. 23–44.
- Brookes M.J., Stevenson C.M., Barnes G.R., Hillebrand A., Simpson M.I., Francis S.T., Morris P.G. Beamformer reconstruction of correlated sources using a modified source model. // *Neuroimage*. – 2007. – V. 34. – P. 1454–1465.

- Brookings, J.B., Wilson G.F., Swain C.R. Psychophysiological responses to changes in workload during simulated air traffic control. // *Biol. Psychol.* – 1996. – V. 42. – P. 361–377.
- Brovelli A., Ding M., Ledberg A., Chen Y., Nakamura R., Bressler S. Beta oscillations in a large– scale sensorimotor cortical network: directional influences revealed by Granger causality. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2004. – V. 101. – P. 9849–9854.
- Brown P. Abnormal oscillatory synchronisation in the motor system leads to impaired movement. // *Curr. Opin. Neurobiol.* – 2007. – V. 17. – P. 656–664.
- Brown P., Marsden J. Cortical network resonance and motor activity in humans. // *Neuroscientist.* – 2001. – V. 7. – P. 518–527.
- Brown P., Salenius S., Rothwell J.C., Hari R. Cortical correlate of the Piper rhythm in humans. // *J. Neurophysiol.* – 1998. – V. 80. – P. 2911–2917.
- Brualla J., Romero M.F., Serrano M., Valdizán J.R. Auditory event– related potentials to semantic priming during sleep. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1998. – V. 108. – P. 283–290.
- Bruchmann M., Herper K., Konrad C., Pantev C., Huster R.J. Individualized EEG source reconstruction of Stroop interference with masked color words. // *Neuroimage.* – 2010. – V. 49. – P. 1800–1809.
- Bruin K.J., Wijers A.A. Inhibition, response mode, and stimulus probability: A comparative event– related potential study. // *Clin. Neurophysiol.* – 2002. – V. 113. – P. 1172–1182.
- Brumberg J.C., Nowak L.G., McCormick D.A. Ionic mechanisms underlying repetitive high– frequency burst firing in supragranular cortical neurons. // *J. Neurosci.* – 2000. – V. 20. – P. 4829–4843.
- Brunel N. Dynamics of sparsely connected networks of excitatory and inhibitory spiking neurons. // *J. Comput. Neurosci.* – 2000. – V. 8. – P. 183–208.
- Brunel N., Hakim V. Fast global oscillations in networks of integrate– and– fire neurons with low firing rates. // *Neural. Comput.* – 1999. – V. 11. – P. 1621–1671.
- Brunel N., Wang X.– J. What determines the frequency of fast network oscillations with irregular neural discharges? I. Synaptic dynamics and excitation– inhibition balance. // *J. Neurophysiol.* – 2003. – V. 90. – P. 415–430.

- Brunia C.H.M. CNV and SPN: Indices of anticipatory behavior. // The Bereitschaftspotential. Movement-related cortical potentials. / Jahanshahi M, Hallett M eds. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2003. – p. 207–228.
- Brunia C.H.M. Movement and stimulus preceding negativity. // Biol. Psychol. – 1988. – V. 26. – P. 165–178.
- Brunia C.H., Damen E.J. Distribution of slow brain potentials related to motor preparation and stimulus anticipation in a time estimation task.// Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. – 1988. – V. 69. – P. 234–243.
- Brunia C.H, de Jong B.M, van den Berg– Lensen M.M, Paans A.M. Visual feedback about time estimation is related to a right hemisphere activation measured by PET. // Exp. Brain Res. – 2000. – V. 130. – P. 328–337.
- Brunia C.H., Hackley S.A., van Boxtel G.J., Kotani Y., Ohgami Y. Waiting to perceive: reward or punishment? // Clin. Neurophysiol. – 2011. – V. 122. – P. 858–868.
- Brunia C.H., van Boxtel G.J. Anticipatory attention to verbal and non-verbal stimuli is reflected in a modality-specific SPN. // Exp. Brain Res. – 2004. – V. 156. – P. 231–239.
- Brunia C.H., van Boxtel G.J. Wait and see. // Int. J. Psychophysiol. – 2001. – V. 43. – P. 59–75.
- Brunia C.H.M., van Boxtel G.J.M., Bocker K.B.E. Negative slow waves as indices of anticipation: The Bereitschaftspotential, the Contingent Negative Variation, and the Stimulus Preceding Negativity. // The Oxford handbook of event-related potential components. / Luck S.J., Kappenman E.S. eds. – Oxford: Oxford University Press, 2012. – P. 189–207.
- Brunia C.H.M., Vingerhoets A.J.J.M. CNV and EMG preceding a plantar flexion of the foot. // Biol. Psychol. – 1980. – V. 11. – P. 181–191.
- Brunia C.H.M., Vingerhoets A.J.J.M. Opposite hemisphere differences in movement related potentials preceding foot and finger flexions. // Biol. Psychol. – 1981. – V. 13. – P. 261–269.
- Buchwald J.S., Rubinstein E.H., Schwafel J., Stranburg R.J. Midlatency auditory evoked responses: differential effects of a cholinergic agonist and antagonist. // Electroenceph. Clin. Neurophysiol. – 1991. – V. 80. – P. 303–309.

- Buhl E.H., Halasy K., Somogyi P. Diverse sources of hippocampal unitary inhibitory postsynaptic potentials and the number of synaptic release sites. // *Nature*. – 1994. – V. 368. – P. 823–828.
- Buhl D.L., Harris K.D., Hormuzdi S.G., Monyer H., Buzsaki G. Selective impairment of hippocampal gamma oscillations in connexin– 36 knock– out mouse in vivo. // *J. Neurosci*. – 2003. – V. 23. – P. 1013–1018.
- Buhl E.H., Tamas G., Fisahn A. Cholinergic activation and tonic excitation induce persistent gamma oscillations in mouse somatosensory cortex in vitro. // *J. Physiol*. – 1998. – V. 513. – P. 117–126.
- Bullock T.H., Achimowicz J.Z., Duckrow R.B., Spencer S.S., Iragui– Madoz V.J. Bicoherence of intracranial EEG in sleep, wakefulness and seizures. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol*. – 1997. – V. 103. – P. 661–678.
- Bullock T.H., Buzsaki G., McClune M.C. Coherence of compound field potentials reveals discontinuities in the CA1– subiculum of the hippocampus in freely– moving rats. // *Neuroscience*. – 1990. – V. 38. – P. 609–619.
- Bullock T.H., McClune M.C. Lateral coherence of the electrocorticogram: a new measure of brain synchrony. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol*. – 1989. – V. 73. – P. 479–498.
- Bullock T.H., McClune M.C., Achimowicz J.Z., Iragui– Madoz V.J., Duckrow R.B., Spencer S.S. EEG coherence has structure in the millimeter domain: subdural and hippocampal recordings from epileptic patients. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol*. – 1995a. – V. 95. – P. 161–177.
- Bullock T.H., McClune M.C., Achimowicz J.Z., Iragui– Madoz V.J., Duckrow RB, Spencer SS. Temporal fluctuations in coherence of brain waves. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1995b. – V. 92. – P. 11568–11572.
- Burra N., Kerzel D. Attentional capture during visual search is attenuated by target predictability: evidence from the N2pc, Pd, and topographic segmentation. // *Psychophysiology*. – 2013. – V. 50. – P. 422–430.
- Busch N.A., Herrmann C.S., Muller M.M., Lenz D., Gruber T. A cross– laboratory study of event– related gamma activity in a standard object– recognition paradigm. // *Neuroimage*. – 2006. – V. 33. – P. 1169–1177.

- Buschman T., Miller E. Top– down versus bottom– up control of attention in the prefrontal and posterior parietal cortices. // *Science*. – 2007. – V. 315. – P. 1860–1862.
- Buschman T.J, Miller E.K. Serial, covert shifts of attention during visual search are reflected by the frontal eye fields and correlated with population oscillations. // *Neuron*. – 2009. – V. 63. – P. 386–396.
- Buser P., Rougeul– Buser A. Visual attention in behaving cats: attention shifts and sustained attention episodes are accompanied by distinct electrocortical activities. // *Behav. Brain. Res.* – 2005. – V. 164. – P. 42–51
- Butler P.D., Hoptman M.J., Nierenberg J., Foxe J.J., Javitt D.C., Lim K.O. Subcortical visual dysfunction in schizophrenia drives secondary cortical impairments. // *Brain*. – 2007. – V. 130. – P. 417–430.
- Buzsaki G. The thalamic clock: emergent network properties. // *Neuroscience*. – 1991. – V.41. – P.351–364.
- Buzsaki G. Theta oscillations in the hippocampus. // *Neuron*. – 2002. – V. 33. – P. 325–340.
- Buzsaki G. *Rhythms of the Brain*. – Oxford, New York: Oxford University Press, 2006. – 448 p.
- Buzsaki G., Anastassiou C.A., Kocj C. The origin of extracellular fields and currents — EEG, ECoG, LFP and spikes. // *Nat Rev Neurosci*. – 2012. – V. 13. – P. 407–420.
- Buzsaki G., Bickford R.G., Ponomareff G., Thal L.J., Mandel R., Gage F.H. Nucleus basalis and thalamic control of neocortical activity in the freely moving rat. // *J .Neurosci*. – 1988. – V. 8. – P. 4007–4026.
- Buzsaki G., Bragin A., Chrobak J.J., Nadasdy Z., Sik A., Hsu M., Ylinen A. Oscillatory and intermittent synchrony in the hippocampus: relevance to memory trace formation. // *Temporal Coding in the Brain*, / Buzsaki G., Llinas R., Singer W., Bethoz A., Christen T., eds. Berlin: Springer– Verlag. – 1994. – P.145–172.
- Buzsaki G., Geisler C., Henze D.A., Wang X.– J. Interneuron diversity series: circuit complexity and axon wiring economy of cortical interneurons. // *Trends Neurosci*. – 2004. – V. 27. – P. 186–193.

- Buzsaki G., Leung L., Vanderwolf, C.H. Cellular bases of hippocampal EEG in the behaving rat. *Brain Res. // Brain Res.* – 1983. – V. 6. – P. 139–171.
- Buzsaki G., Lopes da Silva F. High frequency oscillations in the intact brain. // *Prog. Neurobiol.* – 2012. – V. 98. – P. 241–249.
- Buzsaki G., Smith A., Berger S., Fisher L.J., Gage F.H. Petit mal epilepsy and parkinsonian tremor: hypothesis of a common pacemaker. // *Neuroscience.* – 1990. – V. 36. – P. 1–14.
- Buzsaki G., Wang X,J, Mechanisms of Gamma Oscillations. // *Annu. Rev. Neurosci.* – 2012. – V. 35. – P. 203–225.
- Caldas A.L., Machado– Pinheiro W., Souza L.B., Motta– Ribeiro G.C., David I.A. The Stroop matching task presents conflict at both the response and nonresponse levels: an event– related potential and electromyography study. // *Psychophysiology.* – 2012. – V. 49. – P. 1215–1224.
- Calhoun V.D., Adali T., Pearlson G.D., Pekar J.J. A method for making group inferences from functional MRI data using independent component analysis. // *Hum. Brain Map.* – 2001. – V. 14. – P. 140–151.
- Calhoun V.D., Liu J., Adali T. A review of group ICA for fMRI data and ICA for joint inference of imaging, genetic, ERP data. // *Neuroimage.* – 2009. – V. 45. – Suppl. 1. – S163–172.
- Calmels C., Holmes P., Jarry G., Leveque J.M., Hars M., Stam C.J. Cortical activity prior to, and during, observation and execution of sequential finger movements. // *Brain Topogr.* – 2006. – V. 19. – 77–88.
- Campi C., Pascarella A., Sorrentino A., Piana M. A Rao– Blackwellized particle filter for magnetoencephalography. // *Inverse Problems.* – 2008. – V. 24. – A. 025023.
- Canolty R., Edwards E., Dalal S., Soltani M., Nagarajan S., Kirsch H., Berger M., Barbaro N., Knight R. High gamma power is phase– locked to theta oscillations in human neocortex. // *Science.* – 2006. – V. 313. – P. 1626–1628.
- Canolty R.T., Knight R.T. The functional role of cross– frequency coupling. // *Trends Cogn. Sci.* – 2010. – V. 14. – P. 506–515.

- Cantero J.L., Atienza M., Stickgold R., Kahana M.J., Madsen J.R., Kocsis B. Sleep-dependent α oscillations in the human hippocampus and neocortex. // *J. Neurosci.* – 2003. – V. 23. – P. 10897–10903.
- Caplan J.B., Glaholt M.G. The roles of EEG oscillations in learning relational information. // *Neuroimage.* – 2007. – V. 38. – P. 604–616.
- Caplan J.B., Madsen J.R., Raghavachari S., Kahana M.J. Distinct patterns of brain oscillations underlie two basic parameters of human maze learning. // *J. Neurophysiol.* – 2001. – V. 86. – P. 368–380.
- Caplan J.B., Madsen J.R., Schulze– Bonhage A., Aschenbrenner– Scheibe R., Newman E.L., Kahana M.J. Human theta oscillations related to sensorimotor integration and spatial learning. // *J. Neurosci.* – 2003. – V. 23. – P. 4726–4736.
- Cardin J.A., Carlren M., Meletis K., Knoblich U., Zhang F., Deisseroth K., Tsai L.H., Moore C.L. Driving fast– spiking cells induces gamma rhythm and controls sensory responses. // *Nature.* – 2009. – V. 459. – P. 663–667.
- Cardin J., Palmer L., Contreras D. Stimulus– dependent gamma (30–50 Hz) oscillations in simple and complex fast rhythmic bursting cells in primary visual cortex. // *J. Neurosci.* – 2005. – V. 25. – P. 5339–5350.
- Cardoso J.– F. High– order contrasts for independent component analysis. // *Neural Comput.* – 1999. – V. 11. – P. 157–192.
- Cardoso J.F. Infomax and maximum likelihood for source separation. // *IEEE Signal Process. Lett.* – 1997. – V. 4. – P. 112–114.
- Cardoso J.– F. Likelihood. // *Handbook of blind source separation: Independent component analysis and applications.* / Comon P., Jutten C. eds. – Oxford: Academic Press, 2010. – P. 107–154.
- Cardoso J.– F., Soudoumiac A. Blind beamforming for non– Gaussian signals. // *IEE Proc.* – F 140. – 1993. – P. 362–370.
- Cardoso J.– F., Soudoumiac A. Jacobi angles for simultaneous diagonalization. // *SIAM J. Matrix Anal. Appl.* – 1996. – V. 17. – P. 161–164.
- Carlson J.M., Foti D., Mujica– Parodi L.R., Harmon– Jones E., Hajcak G. Ventral striatal and medial prefrontal BOLD activation is correlated with reward– related

- electrocortical activity: a combined ERP and fMRI study. // *Neuroimage*. – 2011. – V. 57. – P. 1608–1616.
- Carmel D., Bentin S. Domain specificity versus expertise: Factors influencing distinct processing of faces. // *Cognition*. – 2002. – V. 83. – P. 1–29.
- Carter C.S., MacDonald A.M., Botvinick M., Ross L.L., Stenger V.A., Noll D., Cohen J.D. Parsing executive processes: strategic vs. evaluative functions of the anterior cingulate cortex. // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* – 2000. – V. 97. – P. 1944–1948.
- Cassim F., Monaca C., Szurhaj W., Bourriez J.L., Defebvre L., Derambure P., Guieu J.D. Does post-movement beta synchronization reflect an idling motor cortex? // *Neuroreport*. – 2001. – V. 12. – P. 3859–3863.
- Castelo-Branco M., Neuenschwander S., Singer W. Synchronization of visual responses between the cortex, lateral geniculate nucleus, and retina in the anesthetized cat. // *J. Neurosci.* – 1998. – V. 18. – P. 6395–6410.
- Castro-Alamancos M.A., Connors B.W. Cellular mechanisms of the augmenting response: short-term plasticity in a thalamocortical pathway. // *J. Neurosci.* – 1996. – V. 16. – P. 7742–7756.
- Cavanagh J.F., Cohen M.X., Allen J.J. Prelude to and resolution of an error: EEG phase synchrony reveals cognitive control dynamics during action monitoring. // *J. Neurosci.* – 2009. – V. 29. – P. 98–105.
- Cavanaugh J.E. A large-sample model selection criterion based on Kullback's symmetric divergence. // *Stat. Probab. Lett.* – 1999. – V. 44. – P. 333–344.
- Ceponiene R., Rinne T., Naatanen R. Maturation of cortical sound processing as indexed by event-related potentials. // *Clin. Neurophysiol.* – 2002. – V. 113. – P. 870–882.
- Chabot R., Serfontein G. Quantitative electroencephalographic profiles of children with attention deficit disorder. // *Biol. Psychiatry*. – 1996. – V. 40. – P. 951–963.
- Chakarov V., Naranjo J.R., Schulte-Monting J., Omlor W., Hueth F., Kristeva R. Beta-range EEG-EMG coherence with isometric compensation for increasing modulated low-level forces. // *J. Neurophysiol.* – 2009. – V. 102. – P. 1115–1120.

- Chao L.L., Nielsen– Bohlman L., Knight R.T. Auditory event– related potentials dissociate early and late memory processes. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1995. – V. 96. – P. 157–168.
- Chapman R.M., Armington J.C., Bragdon H.R. A quantitative survey of kappa and alpha EEG activity. // *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* – 1962. – V. 14. – P. 858–868.
- Chatila M., Milleret C., Buser P., Rougeul A. A 10 Hz “alpha– like” rhythm in the visual cortex of the waking cat. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1992. – V. 83. – P. 217–222.
- Chatila M., Milleret C., Rougeul A., Buser P. Alpha rhythm in the cat thalamus. // *C. R. Acad. Sci. III.* – 1993. –V. 316. – P. 51–58.
- Chatrian G.E. The mu rhythms. // *Handbook of Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, vol. 6A / Ed. A. Remond. – Amsterdam: Elsevier. 1976. – P. 46–69.
- Chatrian G.E., Petersen M.C., Lazarte J.A. The blocking of the rolandic wicket rhythm and some central changes related to movement. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1959. – V. 11. – P. 497–510.
- Chauveau N., Franceries X., Doyon B., Rigaud B., Morucci J.P., Celsis P. Effects of skull thickness, anisotropy, and inhomogeneity on forward EEG/ERP computations using a spherical threedimensional resistor mesh model. // *Hum. Brain Mapp.* – 2003. – V. 21. – P. 86–97.
- Chen A., Bickel P.J. Efficient independent component analysis. // *Ann. Stat.* – 2006. – V. 34. – P. 2824–2855.
- Chen Y., Dhamala M., Bollimunta A., Schroeder C.E., Ding M. Current source density analysis of ongoing neural activity: theory and application. // *Electrophysiological Recording Techniques Neuromethods*. Vol. 54. / Vertes R.P., Stackman R.W.Jr. eds. – Totowa, NJ: Humana Press, 2011. – P. 27–40.
- Cheyne D., Bells S., Ferrari P., Gaetz W., Bostan A.C. Self– paced movements induce highfrequency gamma oscillations in primary motor cortex. // *Neuroimage.* – 2008. – V. 42. – P. 332–342.

- Choi S. Independent Component Analysis. // Handbook of Natural Computing / Rozenberg G., Back T., Kok J.N. eds. – Berlin Heidelberg: Springer– Verlag, 2012. – P. 436–459.
- Choi S., Cichocki A., Amari S. Flexible independent component analysis. // J. VLSI Signal Process. Sys. – 2000. – V. 26. – P. 25–38.
- Choi S., Cichocki A., Park H.M., Lee S.Y. Blind source separation and independent component analysis: a review. – Neural. Inf. Process. Lett. Rev. – 2005. – V. 6. – P. 1–57
- Chrobak J.J., Buzsaki G.. Gamma oscillations in the entorhinal cortex of the freely behaving rat. // J. Neurosci. – 1998. – V. 18. – P. 388–398.
- Chwilla D.J., Brunia C.H. Event– related potentials to different feedback stimuli. // Psychophysiology. – 1991a. – V. 28. – P. 123–132.
- Chwilla D.J., Brunia C.H.M. Event– related potential correlates of nonmotor anticipation. // Biol. Psychol. – 1991b. – V. 32. – P. 125–141.
- Chwilla D.J., Brunia C.H.M. Effects of emotion on event– related potentials in an arithmetic task. // J. Psychophysiol. – 1992. – V. 6. – P. 321–332.
- Cichocki A., Amari S. Adaptive blind signal and image processing: learning algorithms and applications. – N.Y.: John Wiley & Sons, 2002. – 586 p.
- Cichocki A., Zdunek R., Phan A.– H., Amari S. Nonnegative matrix and tensor factorizations: Applications to exploratory multi– way data analysis and blind source separation. – N.Y.: John Wiley & Sons, 2009. – 500 p.
- Clark V.P., Fan S., Hillyard S.A. Identification of early visually evoked potential generators by retinotopic and topographic analyses. Hum. Brain Mapp. – 1995. – V. 2. – P. 170–187.
- Clark V.P., Hillyard S.A. Spatial selective attention affects early extrastriate but not striate components of the visual evoked potential. // J. Cogn. Neurosci. – 1996. – V. 8. – P. 387–402.
- Clark W.A., Goldstein M.H.J., Brown R.M., O'Brien D.F., Zieman H.E. The average response computer (ARC): a digital device for computing averages and amplitude and time histograms of electrophysiological response. // IRE Trans. Biomed. Electron. – 1961. – V. 8. – P. 46–51.

- Clarke A.R., Barry R.J., McCarthy R., Selikowitz M. EEG analysis in Attention-Deficit/Hyperactivity Disorder: A comparative study of two subtypes. // *Psychiatry Res.* – 1998. – V. 81. – P. 19–29.
- Clarke A.R., Barry R.J., McCarthy R., Selikowitz M. EEG analysis of children with attention- deficit/hyperactivity disorder and comorbid reading disabilities. // *J. Learn. Disabil.* – 2002. – V. 35. – P. 276–285.
- Clarke J.M., Halgren E., Chauvel P. Intracranial ERPs in humans during a lateralized visual oddball task: I. Occipital and peri- Rolandic recordings. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1999a. – V. 110. – P. 1210–1225.
- Clarke J.M., Halgren E., Chauvel P. Intracranial ERPs in humans during a lateralized visual oddball task: II. Temporal, parietal, and frontal recordings. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1999b. – V. 110. – P. 1226–1244.
- Cobb S.R., Buhl E.H., Halasy K., Paulsen O., Somogyi P. Synchronization of neuronal activity in hippocampus by individual GABAergic interneurons. // *Nature.* – 1995. – V. 378. – P. 75–78.
- Codispoti M., Ferrari V., Junghöfer M., Schupp H.T. The categorization of natural scenes: brain attention networks revealed by dense sensor ERPs. // *Neuroimage.* – 2006. – V. 32. – P. 583–591.
- Cohen D. Magnetoencephalography: evidence of magnetic fields produced by alpha rhythm currents. // *Science.* – 1968. – V. 161. – P. 784–786.
- Cohen M.X., Elger C.E., Fell J. Oscillatory activity and phase- amplitude coupling in the human medial frontal cortex during decision making. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2009. – 21. – P. 390–402.
- Coles M.G.H. Modern mind- brain reading: Psychophysiology, physiology, and cognition. // *Psychophysiology.* – 1989. – V. 26. – P. 251–269.
- Coles M.G.H., Gratton G., Bashore T.R., Eriksen C.W., Donchin E. A psychophysiological investigation of the continuous flow model of human information processing. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 1985. – V. 11. – P. 529–553.

- Coles M.G.H., Gratton G., Donchin E. Detecting early communication: using measures of movement-related potentials to illuminate human information processing. // *Biol. Psychol.* – 1988. – V. 26. – P. 69–89.
- Colgin L.L., Denninger T., Fyhn M., Hafting T., Bonnevie T., Jensen O., Moser M.– B., Moser E.I. Frequency of gamma oscillations routes flow of information in the hippocampus. // *Nature.* – 2009. – V. 462. – P. 353–357.
- Combs L.A., Polich J. P3a from white noise stimuli. // *Clin. Neurophysiol.* – 2006. – V. 117. – P. 1106–1112.
- Comerchero M.D., Polich J. P3a, perceptual distinctiveness, and stimulus modality. // *Cogn. Brain Res.* – 1998. – V. 7. – P. 41–48.
- Comerchero M.D., Polich, J. P3a and P3b from typical auditory and visual stimuli. // *Clin. Neurophysiol.* – 1999. – V. 110. – P. 24–30.
- Comon P. Independent component analysis: a new concept? // *Signal Process.* – 1994. – V. 36. – P. 287–314.
- Comon P., Jutten C. (eds.) *Handbook of blind source separation: Independent component analysis and applications.* – Oxford: Academic Press, 2010. – 831 p.
- Comon P., Lathauwer L.De Algebraic identification of undetermined mixture. // *Handbook of blind source separation: Independent component analysis and applications.* / Comon P., Jutten C. eds. – Oxford: Academic Press, 2010. – P. 325–366.
- Comon P., Luciani X., de Almeida A.L.F. Tensor decompositions, alternating least squares and other tales. // *J. Chemom.* – 2009. – V. 23. – P. 393–405.
- Compte A., Reig R., Descalzo V.F., Harvey M.A., Puccini G.D., Sanchez– Vives M.V. Spontaneous high– frequency (10–80 Hz) oscillations during up states in the cerebral cortex in vitro. // *J. Neurosci.* – 2008. – V. 28. – P. 13828–13844.
- Conci M., Gramann K., Muller H.J., Elliott M.A. Electrophysiological correlates of similarity– based interference during detection of visual forms. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2006. – V. 18. – P. 880–888.
- Cong F., He Z., Hämäläinen J., Cichocki A., Ristaniemi T. Determining the number of sources in high– density EEG recordings of event– related potentials by model order selection. // *Proc. IEEE MLSP*, vol. 2011. – 2011. – P. 1–6.

- Cong F., He Z., Hämäläinen J., Leppänen P.H., Lyytinen H., Cichocki A., Ristaniemi T. Validating rationale of group– level component analysis based on estimating number of sources in EEG through model order selection. // *J. Neurosci. Methods.* – 2013. – V. 212. – P. 165–172.
- Cong F., Huang Y., Kalyakin I., Li H., Huttunen– Scott T., Lyytinen H., Ristaniemi T. Frequency response based wavelet decomposition to extract children's mismatch negativity elicited by uninterrupted sound. // *J. Med. Biol. Eng.* – 2012. – V. 32. – P. 205–214.
- Cong F., Kalyakin I., Huttunen– Scott T., Li H., Lyytinen H., Ristaniemi T. Single– trial based independent component analysis on mismatch negativity in children. // *Int. J. Neural. Syst.* – 2010. – V. 20. – P. 279–292.
- Cong F., Kalyakin I., Li H., Huttunen– Scott T., Huang Y.X., Lyytinen H., Ristaniemi T. Answering six questions in extracting children's mismatch negativity through combining wavelet decomposition and independent component analysis. // *Cogn. Neurodyn.* – 2011a. – V. 5. – P. 343–359.
- Cong F., Kalyakin I., Ristaniemi T. Can back– projection fully resolve polarity indeterminacy of ICA in study of ERP? // *Biomed. Signal Process Control.* – 2011b. – V. 6. – P. 422–426.
- Cong F., Leppänen P.H., Astikainen P., Hämäläinen J., Hietanen J.K., Ristaniemi T. Dimension reduction: additional benefit of an optimal filter for independent component analysis to extract event– related potentials. // *J. Neurosci. Methods.* – 2011c. – V. 201. – P. 269–280.
- Cong F., Nandi A.K., He Z., Cichocki A., Ristaniemi T. Fast and effective model order selection method to determine the number of sources in a linear transformation model. // *Proceedings of the 2012 European signal processing conference (EUSIPCO– 2012).* – 2012. – P. 1870–1874.
- Congedo M., Gouy– Pailler C., Jutten C. On the blind source separation of human electroencephalogram by approximate joint diagonalization of second order statistics. // *Clin. Neurophysiol.* – 2008. – V. 119. – P. 2677–2686.

- Congedo M., John R.E., Ridder D.D., Prichep L. Group Independent Component Analysis of resting state EEG in large normative samples. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2010a. – V. 78. – P. 89–99.
- Congedo M., John R.E., De Ridder D., Prichep L., Isenhardt R. On the "dependence" of "independent" group EEG sources; an EEG study on two large databases. // *Brain Topogr.* – 2010b. – V. 23. – P. 134–138.
- Connor W.H., Lang P.J. Cortical slow wave and cardiac rate responses in stimulus orientation and reaction time conditions. // *J. Exp. Psychol.* – 1969. – V. 82. – P. 310–320.
- Conroy M.A., Polich J. Normative variation of P3a and P3b from a large sample (N=120): Gender, topography, and response time. // *J. Psychophysiol.* – 2007. – V. 21. – P. 22–32.
- Contreras D., Destexhe A., Steriade M. Spindle oscillations during cortical spreading depression in naturally sleeping cats. // *Neuroscience.* – 1997. – V. 77. – P. 933–936.
- Coppola R., Tabor R., Buchsbaum M.S. Signal to noise ratio and response variability measurements in single trial evoked potentials. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1978. – V. 44. – P. 214–222.
- Cornwell B.R., Johnson L.L., Holroyd T., Carver F.W., Grillon C. Human hippocampal and parahippocampal theta during goaldirected spatial navigation predicts performance on a virtual Morris water maze. // *J. Neurosci.* – 2008. – V. 28. – P. 5983–5990.
- Corriveau I., Fortier– Gauthier U., Pomerleau V.J., McDonald J., Dell’acqua R., Jolicoeur P. Electrophysiological evidence of multitasking impairment of attentional deployment reflects target– specific processing, not distractor inhibition. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2012. – V. 86. – P. 152–159.
- Cotter S.F., Rao B.D., Engan K., Kreutz– Delgado K. Sparse solutions to linear inverse problems with multiple measurement vectors. // *IEEE Trans. Signal Process.* – 2005. – V. 53. – P. 2477–2488.
- Coulson S. Cognitive neuroscience of figurative language. // *The Cambridge Handbook of Psycholinguistics.* / Spivey M.J, Joanisse M.F., McRae K. eds. – London: Cambridge University Press, 2012. – P. 523–538.

- Coulter D.A., Huguenard J.R., Prince D.A. Calcium currents in rat thalamocortical relay neurones: kinetic properties of the transient, low– threshold current. // *J. Physiol.* – 1989. – V. 414. – P. 587–604.
- Courchesne E., Hillyard S.A., Galambos R. Stimulus novelty, task relevance and the visual evoked potential in man. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1975. – V. 39. – P. 131–143.
- Crespo– Garcia M., Atienza M., Cantero J.L. Muscle artifact removal from human sleep EEG by using independent component analysis. // *Ann. Biomed. Eng.* – 2008. – V. 36. – P. 467–475.
- Crone N.E., Boatman D., Gordon B., Hao L. Induced electrocorticographic gamma activity during auditory perception. Brazier Award– winning article, 2001. // *Clin. Neurophysiol.* – 2001. – V. 112. – P. 565–582.
- Crone N.E., Miglioretti D.L., Gordon B., Sieracki J.M., Wilson M.T., Uematsu S., Lesser R.P. Functional mapping of human sensorimotor cortex with electrocorticographic spectral analysis. I. Alpha and beta event– related desynchronization. // *Brain.* – 1998a. – V. 121. – P. 2271–2299.
- Crone N.E., Miglioretti D.L., Gordon B., Lesser R.P. Functional mapping of human sensorimotor cortex with electrocorticographic spectral analysis. II. Event– related synchronization in the gamma band. // *Brain.* – 1998b. – V. 121. – P. 2301–2315.
- Crowley K.E., Colrain I.M. A review of the evidence for P2 being an independent component process: age, sleep and modality. // *Clin. Neurophysiol.* – 2004. – V. 115. – P. 732–744.
- Crunelli V., Cope D.W., Hughes S.W. Thalamic T– type Ca^{2+} channels and NREM sleep. // *Cell Calcium.* – 2006. – V. 40. – P. 175–190.
- Crunelli V., Errington A.C., Hughes S.W., Toth T.I. The thalamic low– threshold Ca^{2+} potential: a key determinant of the local and global dynamics of the slow (<1 Hz) sleep oscillation in thalamocortical networks. // *Philos. Transact. A Math. Phys. Eng. Sci.* – 2011. – V. 369. – P. 3820–3839.
- Crunelli V., Hughes S.W. The slow (<1 Hz) rhythm of non– REM sleep: a dialogue between three cardinal oscillators. // *Nat. Neurosci.* – 2010. – V. 13. – P. 9– 17.

- Crunelli V., Lightowler S., Pollard C.E. A T⁻ type Ca²⁺ current underlies low-threshold Ca²⁺ potentials in cells of the cat and rat lateral geniculate nucleus. // *J. Physiol.* – 1989. – V. 413. – P. 543–561.
- Crunelli V., Lorincz M.L., Errington A.C., Hughes S.W. Activity of cortical and thalamic neurons during the slow (<1 Hz) rhythm in the mouse in vivo. // *Pflügers Arch.* – 2012. – V. 463. – P. 73–88.
- Crunelli V., Toth T.I., Cope D.W., Blethyn K., Hughes S.W. The 'window' T⁻ type calcium current in brain dynamics of different behavioural states. // *J. Physiol.* – 2005. – V. 562. – P. 121–129.
- Csercsa R., Dombovari B., Fabo D., Wittner L., Eross L., Entz L., Solyom A., Rasonyi G., Szucs A., Kelemen A., Jakus R., Juhos V., Grand L., Magony A., Halasz P., Freund T.F., Magloczky Z., Cash S.S., Papp L., Karmos G., Halgren E., and Ulbert I. Laminar analysis of slow wave activity in humans. // *Brain.* – 2010. – V. 133. – P. 2814–2829.
- Csibra G., Davis G., Spratling M W., Johnson M.H. Gamma oscillations and object processing in the infant brain. // *Science.* – 2000. – V. 290. – P. 1582– 1585.
- Csicsvari J., Hirase H., Czurkro A., Mamiya A., Buzsaki G. Fast network oscillations in the hippocampal CA1 region of the behaving rat. // *J. Neurosci.* – 1999. – V. 19. – P. RC20
- Csicsvari J., Jamieson B., Wise K., Buzsaki G. Mechanisms of gamma oscillations in the hippocampus of the behaving rat. // *Neuron.* – 2003. – V. 37. – P. 311–322.
- Cuffin B.N. Effects of local variations in skull and scalp thickness on EEG's and MEG's. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1993. – V. 40. – P. 42–48.
- Cui L.L., Wang Y.P., Wang H.J., Tian S.J., Kong J. Human brain subsystems for discrimination of visual shapes. // *Neuroreport.* – 2000. – V. 11. – P. 2415–2418.
- Cui R.Q., Deecke L. High resolution DC-EEG analysis of the Bereitschaftspotential and post movement onset potentials accompanying uni- or bilateral voluntary finger movements. // *Brain Topogr.* – 1999. – V. 11. – P. 233–249.
- Cui R.Q., Egkher A., Huter D., Lang W., Lindinger G., Deecke L. High resolution spatiotemporal analysis of the contingent negative variation in simple or complex

- motor tasks and a non- motor task. // *Clin. Neurophysiol.* – 2000a. – V. 111. – P. 1847–1859.
- Cui R.Q., Huter D., Egkher A., Lang W., Lindinger G., Deecke L. High resolution DC-EEG mapping of the Bereitschaftspotential preceding simple or complex bimanual sequential finger movement. // *Exp. Brain Res.* – 2000b. – V. 134. – P. 49–57.
- Cui R.Q., Huter D., Lang W., Deecke L. Neuroimage of voluntary movement: topography of the Bereitschaftspotential, a 64- channel DC current source density study. // *Neuroimage.* – 1999. – V. 9. – P. 124–134.
- Cummins T.D.R., Finnigan S. Theta power is reduced in enhanced in healthy cognitive aging. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2007. – V. 66. – P. 10–17.
- Cunningham M.O., Davies C.H., Buhl E.H., Kopell N., Whittington M.A. Gamma oscillations induced by kainate receptor activation in the entorhinal cortex in vitro. // *J. Neurosci.* – 2003. – V. 23. – P. 9761–9769.
- Cunningham M., Whittington M., Bibbig A., Roopun A., LeBeau F., Vogt A., Monyer H., Buhl E., Traub R. A role for fast rhythmic bursting neurons in cortical gamma oscillations in vitro. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2004. – V. 101. – P. 7152–7157.
- Cunnington R., Windischberger C., Deecke L., Moser E. The preparation and execution of self- initiated and externally- triggered movement: a study of event- related fMRI. // *Neuroimage.* – 2002. – V. 15. – P. 373–385.
- Cunnington R., Windischberger C., Deecke L., Moser E. The preparation and readiness for voluntary movement: a high- field event- related fMRI study of the Bereitschafts- BOLD response. // *Neuroimage.* – 2003. – V. 20. – P. 404–412.
- Curro Dossi R., Nunez A., Steriade M. Electrophysiology of a slow (0.5– 4 Hz) intrinsic oscillation of cat thalamocortical neurones in vivo. // *J. Physiol.* – 1992. – V. 447. – P. 215– 234.
- Czigler I., Balazs L. Age- related effects of novel visual stimuli in a letter- matching task: An event- related potential study. // *Biol. Psychol.* – 2005. – V. 69. – P. 229–242.

- Czigler I., Csibra G., Ambro A. Aging, stimulus identification and the effect of probability: An event-related potential study. // *Biol. Psychol.* – 1996. – V. 43. – P. 27–40.
- Daffner K.R., Mesulam M.M., Scinto L.F., Calvo V., Faust R., Holcomb P.J. An electrophysiological index of stimulus unfamiliarity. // *Psychophysiology.* – 2000. – V. 37. – P. 737–747.
- Dalal S.S., Sekihara K., Nagarajan S.S. Modified beamformers for coherent source region suppression. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 2006. – V. 53. – P. 1357–1363.
- Dale A.M., Liu A.K., Fischl B.R., Buckner R.L., Belliveau J.W., Lewine J.D., Halgren E. Dynamic statistical parametric mapping: combining fMRI and MEG for high-resolution imaging of cortical activity. // *Neuron.* – 2000. – V. 26. – P. 55–67.
- Dale A., Sereno M. Improved Localization of Cortical Activity By Combining EEG and MEG with MRI Cortical Surface Reconstruction: A Linear Approach. // *J. Cogn. Neurosci.* – 1993. – V. 5. – P. 162–176.
- Damen E.J.P., Brunia C.H.M. Changes in heart rate and slow brain potentials related to motor preparation and stimulus anticipation in a time estimation task. // *Psychophysiology.* – 1987. – V. 24. – P. 700–713.
- Damen E.J., Brunia C.H. Is a stimulus conveying task-relevant information a sufficient condition to elicit a stimulus-preceding negativity? // *Psychophysiology.* – 1994. – V. 31. – P. 129–139.
- Davis P.A. Effects of acoustic stimuli on the waking brain. // *J. Neurophysiol.* – 1939. – V. 2. – P. 494–499.
- Davis H., Davis P.A., Loomis A.L., Harvey E.N., Hobart G. Electrical reactions of the human brain to auditory stimulation during sleep. // *J. Neurophysiol.* – 1939. – V. 2. – P. 500–514.
- Dawson G.D. A summation technique for detecting small signals in a large irregular background. // *J. Physiol.* – 1951. – V. 115. – P. 2–3.
- Dawson G.D. A summation technique for the detection of small evoked potentials. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1954. – V. 6. – P. 153–154.

- D'Arcy R.C., Service E., Connolly J.F., Hawco C.S. The influence of increased working memory load on semantic neural systems: a high-resolution event-related brain potential study. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2005. – V. 22. – P. 177–191.
- de Araujo D.B., Baffa O., Wakai R.T. Theta oscillations and human navigation: A magnetoencephalography study. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2002. – V. 14. – 70–78.
- De Gennaro L, Ferrara M Sleep spindles: An overview. // *Sleep Med. Rev.* – 2003. – V. 7. – P. 423–440.
- De Jong R., Coles M.G., Logan G.D., Gratton G. In search of the point of no return: The control of response processes. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 1990. – V. 16. – P. 164–182.
- De Jong R., Wierda M., Mulder G., Mulder, L.J.M. The use of partial information on response preparation. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 1988. – V. 14. – P. 682–692.
- De Kock C., Sakmann B. High frequency action potential bursts (≥ 100 Hz) in L2/3 and L5B thick tufted neurons in anaesthetized and awake rat primary somatosensory cortex. // *J. Physiol.* – 2008. – V. 586. – P. 3353–3364.
- de Lange F.P., Jensen O., Bauer M., Toni I. Interactions between posterior gamma and frontal alpha/beta oscillations during imagined actions. // *Front. Hum. Neurosci.* – 2008. – V. 2. – P. 1–7.
- De Lucia M., Michel C.M., Murray M.M. Comparing ICA-based and single-trial topographic ERP Analyses. // *Brain Topogr.* – 2010. – V. 23. – P. 119–127.
- de Lugt D.R., Loewy D.H., Campbell K.B. The effect of sleep onset on event related potentials with rapid rates of stimulus presentation. // *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* – 1996. – V. 98. – P. 484–492.
- de Martino F., Gentile F., Esposito F., Balsi M., Di Salle F., Goebel R., Formisano E. Classification of fMRI independent components using IC-fingerprints and support vector machine classifiers. // *Neuroimage.* – 2007. – V. 34. – P. 177–194.
- di Michele F., Prichep L., John E.R., Chabot R.J. The neurophysiology of attention-deficit/hyperactivity disorder. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2005. – V. 58. – P. 81–93.

- de Munck J.C. A linear discretization of the volume conductor boundary integral equation using analytically integrated elements. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1992. – V. 39. – P. 986–990.
- de Munck J.C., Peters M.J. A fast method to compute the potential in the multisphere model. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1993. – V. 40. – P. 1166–74.
- De Peralta– Menendez R.G., Hauk O., Gonzalez– Andino S., Vogt H., Michel C. Linear inverse solutions with optimal resolution kernels applied to electromagnetic tomography. // *Hum. Brain Mapp.* – 1997. – V. 5. – P. 454–467.
- Deacon D., Hewitt S., Yang C., Nagata M. Event– related potential indices of semantic priming using masked and unmasked words: Evidence that the N400 does not reflect a post– lexical process. // *Brain Res.Cogn. Brain Res.* – 2000. – V. 9. – P. 137–146.
- Deacon D., Shelley– Tremblay J. How automatically is meaning accessed: a review of the effects of attention on semantic processing. // *Front. Biosci.* – 2000. – V. 5. – P. 82–94.
- Debener S., Herrmann C.S, Kranczioch C., Gembris D., Engel A.K. Top– down attentional processing enhances auditory evoked gamma band activity. – *Neuroreport.* – 2003. – V. 14. – P. 683–686.
- Debener S., Makeig S., Delorme A., Engel A.K. What is novel in the novelty oddball paradigm? Functional significance of the novelty P3 event– related potential as revealed by independent component analysis. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2005. – V. 22. – P. 309–321.
- Deecke L., Kornhuber H.H. Human freedom, reasoned will, and the brain: The Bereitschaftspotential story. // *The Bereitschaftspotential. Movement– related cortical potentials.* / Jahanshahi M, Hallett M eds. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2003. – p. 283–320.
- Deecke L., Scheid P., Kornhuber H.H. Distribution of readiness potential, pre– motion positivity and motor potential of the human cerebral cortex preceding voluntary finger movement. // *Exp. Brain. Res.* – 1969. – V. 7. – P. 158–168.
- Deecke L., Weinberg H., Brickett P. Magnetic fields of the human brain accompanying voluntary movement: Bereitschaftsmagnetfeld. // *Exp. Brain Res.* – 1982. – V. 48. – P. 144–148.

- Deffke I., Sander T., Heidenreich J., Sommer W., Curio G., Trahms L., Lueschow A. MEG/EEG sources of the 170– ms response to faces are co– localized in the fusiform gyrus. // *Neuroimage*. – 2007. – V. 35. – P. 1495–1501.
- Dehaene S., Posner M.I., Don M.T. Localization of a neural system for error detection and compensation. // *Psychol. Sci.* – 1994. – V. 5. – P. 303–305.
- Deiber M.P., Missonnier P., Bertrand O., Gold G., Fazio– Costa L., Ibanez V., Giannakopoulos P, Distinction between perceptual and attentional processing in working memory tasks: a study of phase– locked and induced oscillatory brain dynamics. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2007. – V. 19. – P. 158–172.
- Deiber M.P., Sallard E., Ludwig C., Ghezzi C., Barral J., Ibañez V. EEG alpha activity reflects motor preparation rather than the mode of action selection. // *Front. Integr. Neurosci.* – 2012. – V. 6. – A. 59.
- Deleuze C., Huguenard J.R. Distinct electrical and chemical connectivity maps in the thalamic reticular nucleus: potential roles in synchronization and sensation. // *J. Neurosci.* – 2006. – V. 26. – P. 8633–8645.
- Dell’Acqua R., Sessa P., Jolicoeur P., Robitaille N. Spatial attention freezes during the attentional blink. // *Psychophysiology*. – 2006. – V. 43. – P. 394–400.
- Delorme A., Makeig S. EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single– trial EEG dynamics including independent component analysis. // *J. Neurosci. Methods*. – 2004. – V. 134. – P. 9–21.
- Delorme A., Makeig S., Fabre– Thorpe M., Sejnowski T. From single– trial EEG to brain area dynamics. // *Neurocomputing*. – 2002. – V. 44. – P. 1057–1064.
- Delorme A., Mullen T., Kothe C., Akalin Acar Z., Bigdely– Shamlo N., Vankov A., Makeig S. EEGLAB, SIFT, NFT, BCILAB, and ERICA: new tools for advanced EEG processing. // *Comput. Intell. Neurosci.* – 2011. – A. 2011:130714.
- Delorme A., Palmer J., Onton J., Oostenveld R., Makeig S Independent EEG sources are dipolar. // *PLoS One*. – 2012. – V. 7. – e30135.
- Delorme A., Sejnowski T., Makeig S. Enhanced detection of artifacts in EEG data using higher– order statistics and independent component analysis. // *Neuroimage*. – 2007a. – V. 34. – P. 1443–1449.

- Delorme A., Westerfield M., Makeig S. Medial prefrontal theta bursts precede rapid motor responses during visual selective attention. // *J. Neurosci.* – 2007b. – V. 27. – P. 11949–11959.
- Demiralp T., Ademoglu A., Comerchero M., Polich J. Wavelet analysis of P3a and P3b. // *Brain Topogr.* – 2001. – V. 13. – P. 251–267.
- Demiralp T., Bayraktaroglu Z., Lenz D., Junge S., Busch N.A., Maess B., Ergen M., Herrmann C.S. Gamma amplitudes are coupled to theta phase in human EEG during visual perception. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2007. – V. 64. – P. 24–30.
- Denham M.J., Borisyuk R.M. A model of theta rhythm production in the septal–hippocampal system and its modulation by ascending brain stem pathways. // *Hippocampus.* – 2000. – V. 10. – P. 698–716.
- Derambure P., Bourriez J.L., Defebvre L., Cassim F., Josien E., Duhamel A., Destee A., Guieu J.D. Abnormal cortical activation during planning of voluntary movement in patient with epilepsy with focal motor seizures: event– related desynchronization study of electroencephalographic mu rhythm. // *Epilepsia.* – 1997. – V. 38. – P. 655–662.
- Dering B., Martin C.D., Moro S., Pegna A.J., Thierry G. Face– sensitive processes one hundred milliseconds after picture onset. // *Front. Hum. Neurosci.* – 2011. – V. 5. – A. 93.
- Dering B., Martin C.D., Thierry G. Is the N170 peak of visual event– related brainpotentials car– selective? // *Neuroreport.* – 2009. – V. 20. – P. 902–906.
- Deschenes M., Paradis M., Roy J. P., Steriade M. Electrophysiology of neurons of lateral thalamic nuclei in cat: resting properties and burst discharges. // *J. Neurophysiol.* – 1984. – V. 51. – P. 1196–1219.
- Desmaisons D., Vincent J.D., Lledo P.M. Control of action potential timing by intrinsic subthreshold oscillations in olfactory bulb output neurons. // *J. Neurosci.* – 1999. – V. 19. – P. 10727–10737.
- Destexhe A., Contreras D., Sejnowski T.J., Steriade M. A model of spindle rhythmicity in the isolated thalamic reticular nucleus. // *J. Neurophysiol.* – 1994. – V. 72. – P. 803–818.

- Destexhe A., Contreras D., Steriade M. Spatiotemporal analysis of local field potentials and unit discharges in cat cerebral cortex during natural wake and sleep states. // *J. Neurosci.* – 1999. – V. 19. – P. 4595–4608.
- Destexhe A., Hughes S.W., Rudolph M., Crunelli V. Are corticothalamic UP states fragments of wakefulness? // *Trends Neurosci.* – 2007. – V. 30. – P. 334–342.
- Destexhe A., Sejnowski T. Thalamocortical assemblies: How ion channels, single neurons and large-scale networks organize sleep oscillations. – Oxford : Oxford University Press, 2001. – 472 p.
- Di Russo F., Martinez A., Hillyard S. A. Source analysis of event-related cortical activity during visuo-spatial attention. // *Cereb. Cortex.* – 2003. – V. 13. – P. 486–499.
- Di Russo F., Martínez A., Sereno M.I., Pitzalis S., Hillyard S.A. Cortical sources of the early components of the visual evoked potential. // *Hum. Brain Mapp.* – 2002. – V. 15. – P. 95–111.
- Di Russo F., Spinelli D. Sport is not always healthy: Executive brain dysfunction in professional boxers. // *Psychophysiology.* – 2010. – V. 47. – P. 425–434.
- Di Russo F., Taddei F., Apnile T., Spinelli D. Neural correlates of fast stimulus discrimination and response selection in top-level fencers. // *Neurosci. Lett.* – 2006. – V. 408. – P. 113–118.
- Dick J.P.R., Rothwell J.C., Day B.L., Cantello R., Buruma O., Gioux M., Benecke R., Berardelli A., Thompson P.D., Marsden C.D. The Bereitschaftspotential is abnormal in Parkinson's disease. // *Brain.* – 1989. – V. 113. – P. 233–244.
- Dien J., Spencer K.M., Donchin E. Parsing the late positive complex: Mental chronometry and the ERP components that inhabit the neighborhood of the P300. // *Psychophysiology.* – 2004. – V. 41. – P. 665–678.
- Dimoska A., Johnstone S.J. Effects of varying stop-signal probability on ERPs in the stop-signal task: do they reflect variations in inhibitory processing or simply novelty effects? // *Biol. Psychol.* – 2008. – V. 77. – P. 324–336.
- Dimoska A., Johnstone S.J., Barry R.J. The auditory-evoked N2 and P3 components in the stop-signal task: indices of inhibition, response-conflict or error-detection? // *Brain Cogn.* – 2006. – V. 62. – P. 98–112.

- Ding M., Bressler S.L., Yang W., Liang H. Short– window spectral analysis of cortical event– related potentials by adaptive multivariate autoregressive modeling: data preprocessing, model validation, and variability assessment. // *Biol. Cybern.* – 2000. – V. 83. – P. 35–45.
- Ding M., Chen Y., Bressler S.L. Granger causality: basic theory and application to neuroscience. // *Handbook of time series analysis* / Winterhalder M., Schelter B., Timmer J. eds. – Berlin: Wiley– VCH Verlag. – 2006. – P. 437–460.
- Doesburg S., Roggeveen A., Kitajo K., Ward L. Large– scale gamma– band phase synchronization and selective attention. // *Cereb. Cortex.* – 2008. – V. 18. – P. 386–396.
- Donald M.W. The timing and polarity of different attention– related ERP changes inside and outside of the attentional focus. // *Current trends in event– related potential research. Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Suppl. 40.* / Johnson R.J., Rohrbaugh J.W., Parasuraman R. eds. – Amsterdam: Elsevier, 1987. – P. 81–86.
- Donchin E. A multivariate approach to the analysis of average evoked potentials. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1966. – V. 13. – P. 131–139.
- Donchin E. Discriminant analysis in average evoked response studies: the study of single trial data. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1969. – V. 27. – P. 311–314.
- Donchin E. Surprise! . . . Surprise? // *Psychophysiology.* – 1981. – V. 18. – P. 493–513.
- Donchin E., Coles M. Is the P300 component a manifestation of context updating? // *Behav. Brain Sci.* – 1988. – V. 11. – P. 357–427.
- Donchin E., Herning, R.I. A simulation study of the efficacy of stepwise discriminant analysis in the detection and comparison of event related potentials. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1975. – V. 38. – P. 51–68.
- Donkers F.C., van Boxtel G.J.. The N2 in go/no– go tasks reflects conflict monitoring not response inhibition. // *Brain Cogn.* – 2004. – V. 56. – P. 165–176.
- Donner T.H., Siegel M., Oostenveld R., Fries P., Bauer M., Engel A.K. Population activity in the human dorsal pathway predicts the accuracy of visual motion detection. // *J. Neurophysiol.* – 2007. – V. 98. – P. 345–359.

- Donner T.H., Siegel M., Fries P., Engel A.K. Buildup of choicepredictive activity in human motor cortex during perceptual decision making. // *Curr. Biol.* 2009. – V. 19. – P. 1581–1585.
- Donoghue J.P., Sanes J.N., Hatsopoulos N.G., Gaal G. Neural discharge and local field potential oscillations in primate motor cortex during voluntary movements. // *J. Neurophysiol.* – 1998. – V. 77. – P. 159–173.
- Doppelmayr M., Klimesch W., Schwaiger J., Auinger P., Winkler T. Theta synchronization in the human EEG and episodic retrieval. // *Neurosci. Lett.* – 1998. – V. 257. – P. 41–44.
- Downar J., Crawley A.P., Mikulis D.J., Davis K.D. A cortical network sensitive to stimulus salience in a neutral behavioral context across multiple sensory modalities. // *J. Neurophysiol.* – 2002. – V. 87. – P. 615–620.
- Doyle L.M.F., Yarrow K., Brown P. Lateralization of event-related beta desynchronization in the EEG during pre-cued reaction time tasks. // *Clin. Neurophysiol.* – 2005. – V. 116. – P. 879–1888.
- Du Y., Fan Y. Group information guided ICA for fMRI data analysis. // *Neuroimage.* – 2013. – V. 69. – P. 157–197.
- Duncan-Johnson C.C., Donchin E. On quantifying surprise: The variation of event-related potentials with subjective probability. // *Psychophysiology.* – 1977. – V. 14. – P. 456–467.
- Duncan-Johnson C.C., Kopell B.S. The Stroop effect: Brain potentials localize the source of interference. // *Science.* – 1981. – V. 214. – P. 938–940.
- Earp B.D., Everett J.A.C. Is the N170 face specific? Controversy, context, and theory. // *Neuropsychological Trends.* – 2013. – V. 13. – P. 7–26.
- Ebmeier K.P., Steele J.D., MacKenzie D.M., O'Carroll R.E., Kydd R.R., Glabus M.F., Blackwood D.H.R., Rugg M.D., Goodwin G.M. Cognitive brain potentials and regional cerebral blood flow equivalents during two- and three- sound auditory “oddball tasks”. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1995. – V. 95. – P. 434–443.
- Eckhorn R., Bauer R., Jordan W., Brosch M., Kruse W., Munk M., Reitboeck H. Coherent oscillations: a mechanism of feature linking in the visual cortex? Multiple

- electrode and correlation analyses in the cat. // *Biol. Cybern.* – 1988. – V. 60. – P. 121–130.
- Economo M.N., White J.A. Membrane properties and the balance between excitation and inhibition control gamma– frequency oscillations arising from feedback inhibition. // *PLoS Comp. Biol.* – 2011. – V. 8. – № 1. – e1002354.
- Eddy M., Schmid A., Holcomb P.J. Masked repetition priming and event– related brain potentials: A new approach for tracking the time– course of object perception. // *Psychophysiology.* – 2006. – V. 43. – P. 564–568.
- Eeckman F.H., Freeman W.J. Correlations between unit firing and. EEG in the rat olfactory system // *Brain Res.* – 1990. – V. 528. – P. 238–244.
- Efferen A., Lehnertz K., Fernandez G., Grunwald T., David P., Elgera C.E. Single trial analysis of event related potentials: non– linear de– noising with wavelets. // *Clin. Neurophysiol.* – 2000a. – V. 111. – P. 2255–2263.
- Efferen A., Lehnertz K., Grunwald T., Fernandez G., David P., Elgera C.E. Time adaptive denoising of single trial eventrelated potentials in the wavelet domain. // *Psychophysiology.* – 2000b. – V. 37. – P. 859–865.
- Eichele T., Rachakonda S., Brakedal B., Eikeland R., Calhoun V.D. EEGIFT: Group Independent Component Analysis for event– related EEG data. // *Comput. Intell. Neurosci.* – 2011. – V. 2011. – A. 129365. – 9 p.
- Eimer M. An event– related potential (ERP) study of transient and sustained visual attention to color and form. // *Biol. Psychol.* – 1997. – V. 44. – P. 143–160.
- Eimer M. Does the face– specific N170 component reflect the activity of a specialized eye processor? // *Neuroreport.* – 1998. – V. 9. – P. 2945–2948.
- Eimer M. Effects of attention and stimulus probability on ERPs in a go/no– go task. // *Biol. Psychol.* – 1993. – V. 35. – P. 123–138.
- Eimer M. Spatial cueing, sensory gating and selective response preparation: an ERP study on visuo– spatial orienting. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1993. – V. 88. – P. 408–420.
- Eimer M. The face– sensitivity of the N170 component. // *Front. Hum. Neurosci.* – 2011. – V. 5: A 119.

- Eimer M. The N2pc component as an indicator of attentional selectivity. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1996. – V. 99. – P. 225–234.
- Eimer M., Kiss M. An electrophysiological measure of access to representations in visual working memory. // *Psychophysiology.* – 2010. – V. 47. – P. 197–200.
- Eimer M., van Velzen J., Driver J. Cross-modal interactions between audition, touch, and vision in endogenous spatial attention: ERP evidence on preparatory states and sensory modulations. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2002. – V. 14. – P. 254–271.
- Ekstrom A.D., Kahana M.J., Caplan J.B., Fields T.A., Isham E.A., Newman E.L., Fried I. Cellular networks underlying human spatial navigation. // *Nature.* – 2003. – V. 425. – P. 184–188.
- Ekstrom A.D., Caplan J.B., Ho E., Shattuck K., Fried I., Kahana M.J. Human hippocampal theta activity during virtual navigation. // *Hippocampus.* – 2005. – V. 15. – P. 881–889.
- El-Sayed E., Larsson J.O., Persson H.E., Rydelius P.A. Altered cortical activity in children with attention-deficit/hyperactivity disorder during attentional load task. // *J. Am. Acad. Child Adolesc. Psychiatry.* – 2002. – V. 41. – P. 811–819.
- Endrass T., Franke C., Kathmann N. Error awareness in a saccade countermanding task. // *J. Psychophysiol.* – 2005. – V. 19. – P. 275–280.
- Engel A.K., Fries P. Beta-band oscillations – signalling the status quo? // *Curr. Opin. Neurobiol.* – 2010. – V. 20. – P. 156–165
- Engel A., Fries P., Singer W. Dynamic predictions: oscillations and synchrony in top-down processing. // *Nat. Rev. Neurosci.* – 2001. – V. 2. – P. 704–716.
- Engel A.K., König P., Kreiter A.K., Schillen T.B., Singer W. Temporal coding in the visual cortex: new vistas on integration in the nervous system. // *Trends Neurosci.* – 1992. – V. 15. – P. 218–226.
- Engel A.K., König P., Kreiter A.K., Singer W. Interhemispheric synchronization of oscillatory neuronal responses in cat visual cortex. // *Science.* – 1991a. – V. 252. – P. 1177–1179
- Engel A.K., König P., Singer W. Direct physiological evidence for scene segmentation by temporal coding. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1991b. – V. 88. – P. 9136–9140.

- Enriquez– Geppert S., Konrad C., Pantev C., Huster R.J. Conflict and inhibition differentially affect the N200/P300 complex in a combined go/nogo and stop– signal task. // *Neuroimage*. – 2010. – V. 51. – P. 877–887.
- Erdler M., Beisteiner R., Mayer D., Kaindl T., Edward V., Windischberger C., Lindinger G., Deecke L. Supplementary motor area activation preceding voluntary movement is detectable with a whole– scalp magnetoencephalography system. // *Neuroimage*. – 2000. – V. 11. – P. 697–707.
- Erhardt E.B., Rachakonda S., Bedrick E.J., Allen E.A., Adali T., Calhoun V.D. Comparison of multi– subject ICA methods for analysis of fMRI data. // *Hum. Brain Mapp*. – 2011. – V. 32. – P. 2075–2095.
- Eriksen B.A., Eriksen C.W. Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task. // *Perception and Psychophysics*. – 1974. – V. 16. – P. 143–149.
- Eriksson J., Koivunen V. Identifiability, separability, uniqueness of linear ICA models. // *IEEE Signal Process. Lett*. – 2004. – V. 11. – P. 601–604.
- Ermentrout G., Kleinfeld D. Traveling electrical waves in cortex: insights from phase dynamics and speculation on a computational role. // *Neuron*. – 2001. – V. 29. – P. 33–44.
- Ermentrout G., Kopell N. Fine structure of neural spiking and synchronization in the presence of conduction delays. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1998. – V. 95. – P. 1259–1264.
- Ermer J.J., Mosher J.C., Huang M., Leahy R.M. Paired MEG Data Set Source Localization Using Recursively Applied and Projected (RAP) MUSIC. // *IEEE Trans. Biomed. Eng*. – 2000. – V. 47. – P. 1248–1260.
- Ermer J.J., Mosher J.C., Baillet S., Leahy R.M. Rapidly re– computable EEG forward models for realistic head shapes. // *Phys. Med. Biol*. – 2001. – V. 46. – P. 1265–1281.
- Errington A.C., Hughes S.W., Crunelli V. Rhythmic dendritic Ca^{2+} oscillations in thalamocortical neurons during slow non– REM sleep– related activity in vitro. // *J. Physiol*. – 2012. – V. 590. – P. 3691–3700.

- Errington A.C., Renger J.J., Uebele V.N., Crunelli V. State– dependent firing determines intrinsic dendritic Ca²⁺ signalling in thalamocortical neurons. // *J. Neurosci.* – 2010. – V. 30. – P. 14843–14853.
- Erwin R., Buchwald J.S. Midlatency auditory evoked responses: differential effects of sleep in the human. // *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* – 1986. – V. 65. – P. 383–392.
- Esposito F., Scarabino T., Hyvärinen A., Himberg J., Formisano E., Comani S., Tedeschi G., Goebel R., Seifritz E., Salle F.D. Independent component analysis of fMRI group studies by selforganizing clustering. // *Neuroimage.* – 2005. – V. 25. – P. 193–205.
- Evstigneeva M.D., Alexandrov A.A., Mathiassen S.E., Lyskov E. Muscle contraction force and fatigue: effects on mismatch negativity. // *Neuroreport.* – 2010. – V. 21. – P. 1152–1156.
- Fairhall S.L., Kirk I.J., Hamm J.P. Volition and the idle cortex: Beta oscillatory activity preceding planned and spontaneous movement. // *Conscious Cogn.* – 2007. – V. 16. – P. 221–228.
- Falkenstein M., Hohnsbein J., Hoormann J. Differential processing of motor errors. // *Recent advances in event– related brain potential research / Ogura C., Koga Y., Shimokochi M. eds. – Amsterdam: Elsevier, 1996. – P. 579–585.*
- Falkenstein M., Hohnsbein J., Hoormann J. Effects of crossmodal divided attention on late ERP components. 2. Error processing in choice reaction tasks. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1991. – V. 78. – P. 447–455.
- Falkenstein M., Hohnsbein J., Hoormann J. Event– related potential correlates of errors in reaction tasks. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Suppl.* – 1995. – V. 44. – P. 287–296.
- Falkenstein M., Hoormann J., Christ S., Hohnsbein J. ERP components on reaction errors and their functional significance: A tutorial. // *Biol. Psychol.* – 2000. – V. 51. – P. 87–107.
- Falkenstein M., Hoormann J., Hohnsbein J. ERP components in the go/no– go tasks and their relation to inhibition. // *Acta Psychol. (Amst.).* – 1999. – V. 101. – P. 267–291.

- Fan J., Byrne J., Worden M., Guise K., McCandliss B., Fossella J., Posner M. The relation of brain oscillations to attentional networks. // *J. Neurosci.* – 2007. – V. 27. – P. 6197–6206.
- Federmeier K.D. Thinking ahead: the role and roots of prediction in language comprehension. // *Psychophysiology.* – 2007. – V. 44. – P. 491–505.
- Federmeier K.D., Kutas M. A rose by any other name: Long-term memory structure and sentence processing. // *J. Mem. Lang.* – 1999. – V. 41. – P. 469–495.
- Federmeier K.D., Wlotko E.W., Meyer A.M. What's "right" in language comprehension: Event-related potentials reveal right-hemisphere language capabilities. // *Lang. Linguist. Compass.* – 2008. – V. 2. – P. 1–17.
- Fell J., Axmacher N. The role of phase synchronization in memory processes. // *Nat. Rev. Neurosci.* – 2011. – V. 12. – P. 105–118.
- Fell J., Klaver P., Lehnertz K., Grunwald T., Schaller C., Elger C.E., Fernandez G. Human memory formation is accompanied by rhinal-hippocampal coupling and decoupling. // *Nat. Neurosci.* – 2001. – V. 4. – P. 1259–1264.
- Fellous J.M., Sejnowski T.J. Cholinergic induction of oscillations in the hippocampal slice in the slow (0.5–2 Hz), theta (5–12 Hz), and gamma (35–70 Hz) bands. // *Hippocampus.* – 2000. – V. 10. – P. 187–197.
- Fernandez T., Harmony T., Silva-Pereyra J., Fernandez-Bouzas A., Gersenowies J., Galan L., Carbonell F., Marosi E., Otero G., Valdés S.I. Specific EEG frequencies at specific brain areas and performance. // *Neuroreport.* – 2000. – V. 11. – P. 2663–2668.
- Fernandez-Bouzas A., Harmony T., Bosch J., Aubert E., Fernandez T., Valdes P., Silva J., Marosi E., Martinez-Lopez M., Casizn G. Sources of abnormal EEG activity in the presence of brain lesions. // *Clin. Electroencephalogr.* – 1999. – V. 30. – P. 46–52.
- Ferrari V., Bradley M.M., Codispoti M., Lang P.J. Detecting novelty and significance. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2010. – V. 22. – P. 404–411.
- Ferree T.C. Spherical splines and average referencing in scalp electroencephalography. // *Brain Topogr.* – 2006. – V. 19. – P. 43–52.

- Ferri R., Rundo F., Bruni O., Terzano M.G., Stam C.J. The functional connectivity of different EEG bands moves towards small- world network organization during sleep. // *Clin. Neurophysiol.* – 2008. – V. 119. – P. 2026–2036.
- Fiebelkorn I.C., Foxe J.J., Butler J.S., Molholm S. Auditory facilitation of visual- target detection persists regardless of retinal eccentricity and despite wide audiovisual misalignments. // *Exp Brain Res.* – 2011. – V. 213. – P. 167–174.
- Fingelkurts An., Fingelkurts Al., Krause C., Kaplan A., Borisov S., Sams M. Structural (operational) synchrony of EEG alpha activity during an auditory memory task. // *Neuroimage.* – 2003. – V. 20. – P. 529–542.
- Finke M., Escera C., Barcelo F. The effects of foreknowledge and task- set shifting as mirrored in cue- and target- locked event- related potentials. // *PLoS ONE.* – 2012. – V. 7. – e49486.
- Fisahn A., Contractor A., Traub R.D., Buhl E.H., Heinemann S.F., McBain S.F. Distinct roles for the kainate receptor subunits GluR5 and GluR6 in kainate- induced hippocampal gamma oscillations. // *J. Neurosci.* – 2004. – V. 24. – P. 9658–9668.
- Fisahn A., Pike F.G., Buhl E.H., Paulsen O. Cholinergic induction of network oscillations at 40 Hz in the hippocampus in vitro. // *Nature.* – 1998. – V. 394. – P. 186–189.
- Flexer A., Bauer H., Pripfl J., Dorffner G. Using ICA for removal of ocular artifacts in EEG recorded from blind subjects. // *Neural Netw.* – 2005. – V. 18. – P. 998–1005.
- Flint A.C., Connors B.W. Two types of network oscillations in neocortex mediated by distinct glutamate receptor subtypes and neuronal populations. // *J. Neurophysiol.* – 1996. – V. 75. – P. 951–957.
- Florian G., Andrew C., Pfurtscheller G. Do changes in coherence always reflect changes in functional coupling? // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1998. – V. 106. – P. 87–91.
- Folstein J.R., Van Petten C. Influence of cognitive control and mismatch on the N2 component of the ERP: A review. // *Psychophysiology.* – 2008. – 45. – P. 152–170.
- Folstein J.R., Van Petten C., Rose S.A. Novelty and conflict in the categorization of complex stimuli. // *Psychophysiology.* – 2008. – V. 45. – P. 467–479.

- Fonaryova Key A.P., Dove G.O., Maguire M.J. Linking brainwaves to the brain: An ERP primer. // *Dev. Neuropsychol.* – 2005. – V. 27. – P. 183–215.
- Ford J.M., Hillyard S.A. Event– related potentials (ERPs) to interruptions of a steady rhythm. // *Psychophysiology.* – 1981. – V. 18. – P. 322–330.
- Ford J.M., Roth W.T., Kopell B.S. Attention effects on auditory evoked potentials to infrequent events. // *Biol. Psychol.* – 1976. – V. 4. – P. 65–77.
- Ford J.M., Roth W.T., Menon V., Pfefferbaum A. Failures of automatic and strategic processing in schizophrenia: comparisons of event– related brain potential and startle blink modification. // *Schizophr. Res.* – 1999. – V. 37. – P. 149–163.
- Forster B., Pavone E.F. Electrophysiological correlates of crossmodal visual distractor congruency effects: evidence for response conflict. // *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* – 2008. – V. 8. – P. 65–73.
- Foti D., Weinberg A., Dien J., Hajcak G. Event– related potential activity in the basal ganglia differentiates rewards from non– rewards: temporospatial principal components analysis and source localization of the feedback negativity. // *Hum. Brain Mapp.* – 2011. – V. 32. – P. 2207–2216.
- Freeman W.J. *Mass Action in the Nervous System.* – New York: Academic Press, 1975. – 489 p.
- Freeman W.J. Spatial properties of an EEG event in the olfactory bulb and cortex. // *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* – 1978. – V. 44. – P. 586–605.
- Freeman W.J. Tutorial on neurobiology: From single neurons to brain chaos. // *Int. J. Bifurc. Chaos.* – 1992. – V. 2. – P. 451–482.
- Freeman W.J., Rogers L.J., Holmes M.D., Silbergeld D.L. Spatial spectral analysis of human electrocorticograms including the alpha and gamma bands. // *J. Neurosci. Methods.* – 2000. – V. 95. – P. 111–121.
- Freeman W.J., van Dijk B.W. Spatial patterns of visual cortical fast EEG during conditioned reflex in a rhesus monkey. // *Brain Res.* – 1987. – V. 422. – P. 267– 276.
- Freund T.F., Buzsaki G. Interneurons of the hippocampus. // *Hippocampus.* – 1996. – V. 6. – P. 347–470.

- Friedman– Hill S., Maldonado P., Gray C. Dynamics of striate cortical activity in the alert macaque. I. Incidence and stimulus dependence of gamma– band neuronal oscillations. // *Cereb. Cortex.* – 2000. – V. 10. – P. 1105–1116.
- Frien A., Eckhorn R., Bauer R., Woelbern T., Kehr H. Stimulus specific fast oscillations at zero phase between visual areas V1 and V2 of awake monkey. // *Neuroreport.* – 1994. – V. 5. – P. 2273–2277.
- Fries P. A mechanism for cognitive dynamics: neuronal communication through neuronal coherence. // *Trends Cogn. Sci.* – 2005. – V. 9. – P. 474–480.
- Fries P. Neuronal gamma– band synchronization as a fundamental process in cortical computation. // *Annu. Rev. Neurosci.* – 2009. – V. 32. – P. 209–224.
- Fries P., Reynolds J., Rorie A., Desimone R. Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention. // *Science.* – 2001. – V. 291. – P. 1560–1563.
- Fries P., Scheeringa R., Oostenveld R. Finding gamma. // *Neuron.* – 2008. – V. 58. – P. 303–305.
- Fries P, Womelsdorf T, Oostenveld R, Desimone R. The effects of visual stimulation and selective visual attention on rhythmic neuronal synchronization in macaque area V4. // *J. Neurosci.* – 2008. – V. 28. – P. 4823–4935.
- Friese U, Köster M, Hassler U, Martens U, Trujillo– Barreto N, Gruber T. Successful memory encoding is associated with increased cross– frequency coupling between frontal theta and posterior gamma oscillations in human scalp– recorded EEG. // *Neuroimage.* – 2012. – V. 66. – P. 642–647.
- Friston K., Harrison L., Daunizeau J., Kiebel S., Phillips C., Trujillo– Barreto N., Henson R., Flandin G., Mattout J. Multiple sparse priors for the MEG/EEG inverse problem. // *Neuroimage.* – 2008. – V. 39. – P. 1104–1120.
- Friston K.J., Penny W., Phillips C., Kiebel S., Hinton G., Ashburner J. Classical and Bayesian inference in neuroimaging: theory. // *Neuroimage.* – 2002. – V. 16. – P. 465–483.
- Frijns J., de Snoo S., Schoonhoven R. Improving the accuracy of the boundary method by the use of second– order interpolation functions. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 2000. – V. 47. – P. 1336–1346.

- Fuchs A. Beamforming and its applications to brain connectivity. // Handbook of Brain Connectivity. / Jirsa V.K., McIntosh A.R. eds. – Berlin: Springer, 2007. – P. 357–378.
- Fuchs M., Drenckhahn R., Wischmann H.A., Wagner M. An improved boundary element method for realistic volume– conductor modeling. // IEEE Trans. Biomed. Eng. – 1998. – V. 45. – P. 980–997.
- Fuchs M., Wagner M., Kohler T., Wischmann H.A. Linear and nonlinear current density reconstructions. // J. Clin. Neurophysiol. – 1999. – V. 16. – P. 267–295.
- Fuentemilla L., Cucurell D., Marco– Pallarés J., Guitart– Masip M., Morís J., Rodríguez– Fornells A. Electrophysiological correlates of anticipating improbable but desired events. // Neuroimage. – 2013. – V. 78. – P. 135–44.
- Fuentemilla L., Penny W.D., Cashdollar N., Bunzeck N., Duzel E. Theta– coupled periodic replay in working memory. // Curr. Biol. – 2010. – V. 20. – P. 606–612.
- Fujioka T., Mourad N., Trainor L.J. Development of auditory– specific brain rhythm in infants. // Eur. J. Neurosci. – 2011. – V. 33. – P. 521–529,
- Fujisawa S., Buzsaki G. A 4 Hz Oscillation Adaptively Synchronizes Prefrontal, VTA, and Hippocampal Activities. // Neuron. – 2011. – V. 72. – P. 153–165
- Funderud I., Lindgren M., Lovstad M., Endestad T., Voytek B., Knight R.T., Solbakk A.– K. Differential Go/NoGo activity in both contingent negative variation and spectral power. // PLoS ONE. – 2012. – V. 7. –e. 48504.
- Gabriel A., Eckhorn R., A multi– channel correlation method detects traveling c– waves in monkey visual cortex. // J. Neurosci. Methods. – 2003. – V. 131. – P. 171–184.
- Gail A., Brinksmeyer H.J., Eckhorn R. Perception– related modulations of local field potential power and coherence in primary visual cortex of awake monkey during binocular rivalry. // Cereb. Cortex. – 2004. – V. 14. – P. 300–313.
- Gaillard A.W. Effects of warning– signal modality on the contingent negative variation (CNV). // Biol. Psychol. – 1976. – V. 4. – P. 139–154.
- Gaillard A.W.K., Van Beijsterveldt C.E.M. Slow brain potentials elicited by a cue signal. // J. Psychophysiol. – 1991. – V. 5. – P. 337–347.
- Galambos R., Makeig S., Talmachoff P. A 40– Hz auditory potential recorded from the human scalp. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1981. – V. 78. – P. 2643–2647.

- Galambos R., Sheatz G.C. An electroencephalographic study of classical conditioning. // *Am. J. Physiol.* – 1962. – V. 203. – P. 173–184.
- Gallinat J., Mulert C., Bajbouj M., Herrmann W.M., Schunter J., Senkowski D., Moukhtieva R., Kronfeldt D., Winterer G. Frontal and temporal dysfunction of auditory stimulus processing in schizophrenia. // *Neuroimage.* – 2002. – V. 17. – P. 110–127.
- Gamble M.L., Luck S.J. N2ac: An ERP component associated with the focusing of attention within an auditory scene. // *Psychophysiology.* – 2011. – V. 48. – P. 1057–1068.
- Ganis G., Kutas M. An electrophysiological study of scene effects on object identification. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2003. – V. 16. – P. 123–144.
- Ganis G., Kutas M., Sereno M.I. The search for “common sense”: An electrophysiological study of the comprehension of words and pictures in reading. // *J. Cogn. Neurosci.* – 1996. – V. 8. – P. 89–106.
- Ganushchak L.Y., Schiller N.O. Effects of time pressure on verbal self-monitoring: an ERP study. // *Brain Res.* – 2006. – V. 1125. – P. 104–115.
- Ganushchak L.Y., Schiller N.O. Motivation and semantic context affect brain error-monitoring activity: an event-related brain potentials study. // *Neuroimage.* – 2008. – V. 39. – P. 395–405.
- Gao J.F., Yang Y., Lin P., Wang P., Zheng C.X. Automatic removal of eye-movement and blink artifacts from EEG signals. // *Brain Topogr.* – 2010. – V. 23. – P. 105–114.
- Gao Z., Li J., Yin J., Shen M. Dissociated mechanisms of extracting perceptual information into visual working memory. // *PLoS One.* – 2010. – V. 5. – e14273.
- Garrido M., Kilner J., Stephan K., Friston K. The mismatch negativity: a review of underlying mechanisms. // *Clin. Neurophysiol.* – 2009. – V. 120. – P. 453–463.
- Gaspar C.M., Rousselet G.A., Pernet C.R. Reliability of ERP and single-trial analyses. // *Neuroimage.* – 2011. – V. 58. – P. 620–629.
- Gebber G.L., Zhong S., Lewis C., Barman S.M. Human brain alpha rhythm: Nonlinear oscillations or filtered noise. // *Brain Res.* – 1999. – V. 818. – P. 56–60.

- Gehring W.J., Coles M.G., Meyer D.E., Donchin E. A brain potential manifestation of error-related processing. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Suppl.* – 1995. – V. 44. – P. 261–272.
- Gehring W.J., Coles M.G.H., Meyer D.E., Donchin E. The error-related negativity: An event-related brain potential accompanying errors. // *Psychophysiology (Abstract)*. – 1990. – V. 21, S34.
- Gehring W.J., Fencsik D.E. Functions of the medial frontal cortex in the processing of conflict and errors. // *J. Neurosci.* – 2001. – V. 21. – P. 9430–9437.
- Gehring W.J., Gratton G., Coles M.G.H., Donchin E. Probability effects on stimulus evaluation and response processes. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 1992. – V. 18. – P. 198–216.
- Gehring W.J., Goss B., Coles M.G., Meyer D.E., Donchin E. A neural system for error detection and compensation. // *Psychol. Sci.* – 1993. – V. 4. – P. 385–390.
- Gehring W.J., Liu Y., Orr J.M., Carp J. The error-related negativity (ERN/Ne). // *The Oxford handbook of event-related potential components.* / Luck S.J., Kappenman E.S. eds. – Oxford: Oxford University Press, 2012. – P. 231–294.
- Gehring W.J., Willoughby A.R. The medial frontal cortex and the rapid processing of monetary gains and losses. // *Science.* – 2002. – V. 295. – P. 2279–2282.
- Geisler C., Brunel N., Wang X.-J. Contributions of intrinsic membrane dynamics to fast network oscillations with irregular neuronal discharges. // *J. Neurophysiol.* – 2005. – V. 94. – P. 4344–4361.
- Geller A.S., Burke J.F., Sperling M.R., Sharan A.D., Litt B., Baltuch G.H., Lucas T.H. 2nd, Kahana M.J. Eye closure causes widespread low-frequency power increase and focal gamma attenuation in the human electrocorticogram. // *Clin. Neurophysiol.* – 2014. – V. 125. – P. 1764–1763.
- Gemba H., Sasaki, K. Potential related to no-go reaction of go/no-go had movement task with color discrimination in human. // *Neurosci. Lett.* – 1989. – V. 101. – P. 262–268.
- Gencer N., Akalin-Acar Z. Use of the isolated problem approach for multi-compartment BEM models of electro-magnetic source imaging. // *Phys. Med. Biol.* – 2005. – V. 50. – P. 3007–3022.

- Gencer N.G., Tanzer I. Forward problem solution of electromagnetic source imaging using a new BEM formulation with higher-order elements. // *Phys. Med. Biol.* – 1999. – V. 44. – P. 2275–2287.
- Gencer N.G., Williamson S.J. Differential characterization of neural sources with the bimodal truncated SVD pseudo-inverse for EEG and MEG measurements. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1998. – V. 45. – P. 827–838.
- Gentsch A., Ullsperger P., Ullsperger M. Dissociable medial frontal negativities from a common monitoring system for self- and externally caused failure of goal achievement. // *Neuroimage.* – 2009. – V. 47. – P. 2023–2030.
- George N., Evans J., Fiori N., Davidoff J., Renault B. Brain events related to normal and moderately scrambled faces. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 1996. – V. 4. – P. 65–76.
- Georgieva P., Mihaylova L., Bouaynaya N., Jain L. Particle filters and beamforming for EEG source estimation. // *Neural Networks (IJCNN), The 2012 International Joint Conference on.* – Brisbane, Australia: IEEE, 2012. – P. 1–8.
- Gerloff C., Andres F.G. Bimanual coordination and interhemispheric interaction. // *Acta Psychol. (Amst.)*. – 2002. – V. 110. – P. 161–186.
- Gerloff C., Uenishi N., Hallett M. Cortical activation during fast repetitive finger movements in humans: dipole sources of steady-state movement-related cortical potentials. // *J. Clin. Neurophysiol.* – 1998a. – V. 15. – P. 502–513.
- Gerloff C., Uenishi N., Nagamine T., Kunieda T., Hallett M., Shibasaki H. Cortical activation during fast repetitive finger movements in humans: steady-state movement-related magnetic fields and their cortical generators. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1998b. – V. 109. – P. 444–453.
- Geselowitz D.B. On bioelectric potentials in an inhomogeneous volume conductor. // *Biophys. J.* – 1967. – V. 7. – P. 1–11.
- Gevens A. The future of electroencephalography in assessing neurocognitive functioning. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1998. – V. 106. – P. 165–172.

- Gevins A., Le J., Brickett P., Reutter B., Desmond J. Seeing through the skull: advanced EEGs use MRIs to accurately measure cortical activity from the scalp. // *Brain Topogr.* – 1991. – V. 4. – P. 125–131.
- Gevins A., Le J., Martin N.K., Brickett P., Desmond J., Reutter B. High resolution EEG: 124– channel recording, spatial deblurring and MRI integration methods. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1994. – V. 90. – P. 337–358.
- Gevins A., Smith M.E. Detecting transient cognitive impairment with EEG pattern recognition methods. // *Aviat. Space Environ. Med.* – 1999. – V. 70. – P. 1018–1024.
- Gevins A., Smith M.E. Neurophysiological measures of working memory and individual differences in cognitive ability and cognitive style. // *Cereb. Cortex.* – 2000. – V. 10. – P. 829–839.
- Gevins A., Smith M.E., Leong H., McEvoy L., Whitfield S., Du R., Rush G. Monitoring working memory load during computer– based tasks with EEG pattern recognition methods. // *Hum. Factors.* – 1998. – V. 40. – P. 79–91.
- Gevins A., Smith M.E., McEvoy L.K., Tracking the cognitive pharmacodynamics of psychoactive substances with combinations of behavioral and neurophysiological measures. // *Neuropsychopharmacology.* – 2002. – V. 26. – P. 27–39.
- Gevins A., Smith M.E., McEvoy L.K., Leong H., Le J. Electroencephalographic imaging of higher brain function. // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 1999. – P. 1125–1133.
- Gevins A., Smith M.E., McEvoy L.K., Yu D. High– resolution EEG mapping of cortical activation related to working memory: effects of task difficulty, type of processing, and practice. // *Cereb. Cortex.* – 1997. – V. 7. – P. 374–385.
- Gevins A.S., Zeitlin G.M., Doyle J.C., Yingling C.D., Schaffe, R.E., Callaway E., Yeager C.L. Electroencephalogram correlates of higher cortical functions. // *Science.* – 1979a. – V. 203. – P. 665–668.
- Gevins A.S., Zeitlin G.M., Yingling C.D., Doyle J.C., Dedon M.F., Schaffer R.E., Roumasset J.T., Yeager C.L. EEG patterns during ‘cognitive’ tasks. I. Methodology and analysis of complex behaviors. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1979b. – V. 47. – P. 693–703.

- Ghaderi F., Kim S.K., Kirchner E.A. Effects of eye artifact removal methods on single trial P300 detection, a comparative study. // *J. Neurosci. Methods.* – 2014. – V. 221. – P. 41–47.
- Ghazanfar A., Chandrasekaran C., Logothetis N. Interactions between the superior temporal sulcus and auditory cortex mediate dynamic face/voice integration in rhesus monkeys. // *J. Neurosci.* – 2008. – V. 28. – P. 4457–4469.
- Gherri E., Van Velzen J., Eimer M. Dissociating effector and movement direction selection during the preparation of manual reaching movements: evidence from lateralized ERP components. // *Clin. Neurophysiol.* – 2007. – V. 118. – P. 2031–2049.
- Gherri E., Van Velzen J., Eimer M. The instructed context of a motor task modulates covert response preparation and shifts of spatial attention. *Psychophysiology.* – 2009. – V. 46. – P. 655–667.
- Giard M.H., Pernier J., Perrin F., Peronnet F. Topographic study of auditory attention-related waveforms: a preliminary report. // *Current trends in event-related potential research. Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Suppl.* 40. / Johnson R.J., Rohrbaugh J.W., Parasuraman R. eds. – Amsterdam: Elsevier, 1987. – P. 92–98.
- Giard M.H., Perrin F., Echallier J.F., Thevenet M., Fromenet J.C., Pernier, J. Dissociation of temporal and frontal components in the human auditory N1 wave: A scalp current density and dipole model analysis. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1994. – V. 92. – P. 238–252.
- Giard M.H., Perrin F., Pernier J., Peronnet F. Several attention-related wave forms in auditory areas: A topographic study. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1988. – V. 69. – P. 371–384.
- Giard M.H., Peronnet F. Auditory-visual integration during multimodal object recognition in humans: a behavioral and electrophysiological study. // *J. Cogn. Neurosci.* – 1999. – V. 11. – P. 473–490.
- Gibbs F.A., Gibbs E.L., Lennox W.G. Epilepsy paroxysmal cerebral dysrhythmia. // *Brain.* – 1937. – V. 60. – P. 377–388.
- Gibson J., Beierlein M., Connors B. Two networks of electrically coupled inhibitory neurons in neocortex. // *Nature.* – 1999. – V. 402. – P. 75–79.

- Gilbert C.D. Circuitry, architecture, and functional dynamics of visual cortex. // *Cereb. Cortex.* – 1993. – V. 3. – P. 373–386.
- Gilbertson T., Lalo E., Doyle L., Di Lazzaro V., Cioni B., Brown P. Existing motor state is favored at the expense of new movement during 13–35 Hz oscillatory synchrony in the human corticospinal system. // *J. Neurosci.* – 2005. – V. 25. – P. 7771–7779.
- Gillies M.J., Traub R.D., LeBeau F.E., Davies C.H., Gloveli T., Buhl E.H., Whittington M.A. A model of atropine-resistant theta oscillations in rat hippocampal area CA1. // *J. Physiol.* – 2002. – V. 543. – P. 779–793.
- Gingras G., Rowland B.A., Stein B.E. The differing impact of multisensory and unisensory integration on behavior. // *J. Neurosci.* – 2009. – V. 29. – P. 4897–4902.
- Ginter Jr.J., Blinowska K.J., Kaminski M., Durka P.J. Phase and amplitude analysis in time– frequency space: application to voluntary finger movement. // *J. Neurosci. Methods.* – 2001. – V. 110. – P. 113–124.
- Gladwin T.E., Hart B.M., de Jong R. Dissociations between motor-related EEG measures in a cued movement sequence task. // *Cortex.* – 2008. – V. 44. – P. 521–536.
- Glass A., Kwiatkowski A.W. Power spectral density changes in the EEG during mental arithmetic and eye-opening. // *Psychol. Forsch.* – 1970. – V. 33. – P. 85–90.
- Gloveli T., Dugladze T., Saha S., Monyer H., Heinemann U., Traub R.D., Whittington M.A., Buhl E.H. Differential involvement of oriens/pyramidal interneurons in hippocampal network oscillations in vitro. // *J. Physiol.* – 2005. – V. 562. – P. 131–147.
- Godey B., Schwartz D., de Graaf J.B., Chauvel P., Liegeois-Chauvel C. Neuromagnetic source localization of auditory evoked fields and intracerebral evoked potentials: a comparison of data in the same patients. // *Clin. Neurophysiol.* – 2001. – V. 112. – P. 1850–1859.
- Goffaux P., Phillips N.A., Sinai M., Pushkar D. Behavioural and electrophysiological measures of task switching during single and mixed-task conditions. // *Biol. Psychol.* – 2006. – V. 72. – P. 278–290.

- Goffaux V., Gauthier I., Rossion B. Spatial scale contribution to early visual differences between face and object processing. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2003. – V. 16. – P. 416–424.
- Goffaux V., Mouraux A., Desmet S., Rossion B. Human non– phase– locked gamma oscillations in experience– based perception of visual scenes. // *Neurosci. Lett.* – 2004. – V. 354. – P. 14–17.
- Golob E.J., Irimajiri R., Starr A. Auditory cortical activity in amnesic mild cognitive impairment: relationship to subtype and conversion to dementia. // *Brain.* – 2007. – V. 130. – P. 740–752.
- Gómez C.M., Delinte A., Vaquero E., Cardoso M.J., Vázquez M., Crommelinck M., Roucoux A. Current source density analysis of CNV during temporal gap paradigm. // *Brain Topogr.* – 2001. – V. 13. – P. 149–159.
- Gómez C.M., Marco J., Grau C. Preparatory visuo– motor cortical network of the contingent negative variation estimated by current density. // *Neuroimage.* – 2003. – V. 20. – P. 216–224.
- Gomez Gonzalez C.M., Clark V.P., Fan S., Luck S.J., Hillyard S.A. Sources of attention– selective visual event– related potentials. // *Brain Topogr.* – 1994. – V. 7. – P. 41–51.
- Gonsalvez C.J., Polich J. P300 amplitude is determined by target– to– target interval. // *Psychophysiology.* – 2002. – V. 39. – P. 388–396.
- Gorodnitsky I., Rao B.D. Sparse signal reconstruction from limited data using FOCUSS: A re– weighted minimum norm algorithm. // *IEEE Trans. Signal Process.* – 1997. – V. 45. – P. 600–616.
- Gorodnitsky I.F., George J.S., Rao B.D. Neuromagnetic source imaging with FOCUSS: a recursive weighted minimum norm algorithm. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1995. – V. 95. – P. 231–251.
- Gramann K., Gwin J.T., Bigdely– Shamlo N., Ferris D.P., Makeig S. Visual evoked responses during standing and walking. // *Front. Hum. Neurosci.* – 2010. – V. 4. – A. 202.

- Grastyan E., Lissak K., Madarasz I., Donhoffer H. Hippocampal electrical activity during the development of conditioned reflexes. // *Electroencephal. Clin. Neurophysiol.* – 1959. – V. 11. – P. 409–430.
- Gratton G. The contralateral organization of visual memory: A theoretical concept and a research tool. // *Psychophysiology.* – 1998. – V. 35. – P. 638–647.
- Gratton G., Coles M.G.H., Sirevaag E.J., Eriksen C.W., Donchin E. Pre- and poststimulus activation of response channels: A psychophysiological analysis. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 1988. – V. 14. – P. 331–344.
- Grave de Peralta– Menendez R., Gonzalez– Andino S.L. A critical analysis of linear inverse solutions. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1998. – V. 4. – P. 440–448.
- Grave de Peralta Menenedez R., Gonzalez Andino S.L. Comparison of algorithms for the localization of focal sources: evaluation with simulated data and analysis of experimental data. // *Int. J. Bioelectromagn.* – 2002. – V. 4. – No. 1.
- Grave de Peralta Menendez R., Gonzalez Andino S.L., Lantz G., Michel C.M., Landis T. Noninvasive localization of electromagnetic epileptic activity. I. Method descriptions and simulations. // *Brain Topogr.* – 2001. – V. 14. – P. 131–137.
- Grave de Peralta Menenedez R., Murray M.M., Michel C.M., Martuzzi R, Gonzalez Andino SL. Electrical neuroimaging based on biophysical constraints. // *Neuroimage.* – 2004. – V. 21. – P. 527–539.
- Gray C.M. Synchronous oscillations in neuronal systems: mechanisms and functions. // *J. Comput. Neurosci.* – 1994. – V. 1. – P. 11–38.
- Gray C.M., Engel A., König P., Singer W. Stimulus– dependent neuronal oscillations in cat visual cortex: receptive field properties and feature dependence. // *Eur. J. Neurosci.* – 1990. – V. 2. – P. 607–619.
- Gray C.M., König P., Engel A., Singer W. Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter– columnar synchronization which reflects global stimulus properties. // *Nature.* – 1989. – V. 338. – P. 334–337.
- Gray C.M., McCormick D.A.. Chattering cells: superficial pyramidal neurons contributing to the generation of synchronous oscillations in the visual cortex. // *Science.* – 1996. – V. 274. – P. 109–113.

- Gray C.M., Singer W. Stimulus– specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1989. – V. 86. – P. 1698–1702.
- Gray C.M., Viana Di Prisco G. Stimulus– dependent neuronal oscillations and local synchronization in striate cortex of the alert cat. // *J. Neurosci.* – 1997. – V. 17. – P. 3239–3253.
- Grech R., Cassar T., Muscat J., Camilleri K.P., Fabri S.G., Zervakis M., Xanthopoulos P., Sakkalis V., Vanrumste B. Review on solving the inverse problem in EEG source analysis. // *J. Neuroeng. Rehabil.* – 2008. – V. 5. – A. 25.
- Green J.D., Arduini A.A. Hippocampal electrical activity in arousal. // *J. Neurophysiol.* – 1954. – V. 17. – P. 533–557.
- Green J.J., Conder J.A., McDonald J.J. Lateralized frontal activity elicited by attention– directing visual and auditory cues. // *Psychophysiology.* – 2008. – V. 45. – P. 579–587.
- Green J.J., Doesburg S.M., Ward L.M., McDonald J.J. Electrical neuroimaging of voluntary audiospatial attention: evidence for a supramodal attention control network. *J. Neurosci.* – 2011. – V. 31. – P. 3560–3564.
- Green J.J., McDonald J.J. An event– related potential study of supramodal attentional control and crossmodal attention effects. // *Psychophysiology.* – 2006. – V. 43. – P. 161–171.
- Green J.J., McDonald J.J. Electrical neuroimaging reveals timing of attentional control activity in human brain. // *PLoS Biology.* – 2008. – V. 6. – e81.
- Green J.J., McDonald J.J. The role of temporal predictability in the anticipatory biasing of sensory cortex during visuospatial shifts of attention. // *Psychophysiology.* – 2010. – V. 47. – P. 1057–1065.
- Green J.J., Teder– Sälejärvi W.A., McDonald J.J. Control mechanisms mediating shifts of attention in auditory and visual space: a spatio– temporal ERP analysis. // *Exp. Brain Res.* – 2005. – 166. – P. 358–369.
- Greenblatt R.E., Ossadtchi A., Pflieger M.E. Local linear estimators for the bioelectromagnetic inverse problem. // *IEEE Trans. Signal Process.* – 2005. – V. 53. – P. 3403–3412.

- Gregoriou G.G., Gotts S.J., Zhou H., Desimone R. High-frequency, long-range coupling between prefrontal and visual cortex during attention. // *Science*. – 2009. – V. 324. – P. 1207–1210.
- Grent- 't- Jong T, Woldorff M.G. Timing and sequence of brain activity in top-down control of visual-spatial attention. // *PLoS Biol.* – 2007. – V. 5. – e12.
- Gribonval R., Zibulevsky M. Sparse component analysis. // *Handbook of blind source separation: Independent component analysis and applications.* / Comon P., Jutten C. eds. – Oxford: Academic Press, 2010. – P. 367–420.
- Grice S. J., Spratling M.W., Karmiloff Smith A., Halit H., Csibra G., de Haan M., Johnson M.H. Disordered visual processing and oscillatory brain activity in autism and Williams Syndrome. // *Neuroreport*. – 2001. – V. 12. – P. 2697–2700.
- Griesmayr B., Gruber W.R., Klimesch W, Sauseng P. Human frontal midline theta and its synchronization to gamma during a verbal delayed match to sample task. // *Neurobiol. Learn. Mem.* – 2010. – V. 93. – P. 208–215.
- Grigor J., Van Toller S., Behan J., Richardson A. The effect of odour priming on long latency visual evoked potentials of matching and mismatching objects. // *Chem. Senses*. – 1999. – V. 24. – P. 137–144.
- Grin- Yatsenko V.A., Baas I., Ponomarev V.A., Kropotov J.D. Independent component approach to the analysis of EEG recordings at early stages of depressive disorders. // *Clin. Neurophysiol.* – 2010. – V. 121. – P. 281–289.
- Groppe D.M., Makeig S., Kutas M. Identifying reliable independent components via split-half comparisons. // *Neuroimage*. – 2009. – V. 45. – P. 1199–211.
- Gross J., Schmitz F., Schnitzler I., Kessler K., Shapiro K., Hommel B., Schnitzler A. Modulation of long-range neural synchrony reflects temporal limitations of visual attention in humans. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2004. – V. 101. – P. 13050–13055.
- Gross J., Schmitz F., Schnitzler I., Kessler K., Shapiro K., Hommel B., Schnitzler A. Anticipatory control of long-range phase synchronization. // *Eur. J. Neurosci.* – 2006. – V. 24. – P. 2057–2060.

- Gross J., Schnitzler A., Timmermann L., Ploner M. Gamma oscillations in human primary somatosensory cortex reflect pain perception. // *PLoS Biol.* – 2007. – V. 5. – e133
- Gruber T., Muller M.M. Effects of picture repetition on induced gamma band responses, evoked potentials, and phase synchrony in the human EEG. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2002. – V. 13. – P. 377–392.
- Gruber T., Malinowski P., Muller M.M. Modulation of oscillatory brain activity and evoked potentials in a repetition priming task in the human EEG. // *Eur. J. Neurosci.* – 2004a. – V. 19. – P. 1073–1082.
- Gruber T., Muller M.M. Oscillatory brain activity dissociates between associative stimulus content in a repetition priming task in the human EEG. // *Cereb. Cortex.* – 2005. – V. 15. – P. 109–116.
- Gruber T., Muller M., Keil A., Elbert T. Selective visual– spatial attention alters induced gamma band responses in the human EEG. // *Clin. Neurophysiol.* – 1999. – V. 110. – P. 2074–2085.
- Gruber T., Trujillo– Barreto N.J., Giabbiconi C.M., Valdes– Sosa P.A., Muller M.M. Brain electrical tomography (BET) analysis of induced gamma band responses during a simple object recognition task. // *Neuroimage.* – 2006. – V. 29. – P. 888–900.
- Gruber T., Tsivilis D., Montaldi D., Muller M.M. Induced gamma band responses: an early marker of memory encoding and retrieval. // *Neuroreport.* – 2004b. – V. 15. – P. 1837–1841.
- Grünwald– Zuberbier E., Grünwald G., Runge H., Netz J., Hömberg V. Cerebral potentials during skilled slow positioning movements. // *Biol. Psychol.* – 1981. – V. 13. – P. 71–87.
- Grunwald M., Weiss T., Krause W., Beyer L., Rost R., Gutberlet I., Gertz H.J. Power of theta waves in the EEG of human subjects increases during recall of haptic information. // *Neurosci. Lett.* – 1999. – V. 260. – P. 189–192.
- Grunwald T., Boutros N.N., Pezer N., von– Oertzen J., Fernandez G., Schaller C., Elger C.E. Neuronal substrates of sensory gating within the human brain. // *Biol. Psychiatry.* – 2003. – V. 53. – P. 511–519.

- Guderian S., Düzel E. Induced theta oscillations mediate large-scale synchrony with mediotemporal areas during recollection in humans. // *Hippocampus*. – 2005. – V. 15. – P. 901–912.
- Guderian S., Schott B.H., Richardson-Klavehn A., Düzel E. Medial temporal theta state before an event predicts episodic encoding success in humans. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2009. – V. 106. – P. 5365–5370.
- Gulyas A.I., Megias M., Emri Z., Freund T.F. Total number and ratio of excitatory and inhibitory synapses converging onto single interneurons of different types in the CA1 area of the rat hippocampus. // *J. Neurosci*. – 1999. – V. 19. – P. 10082–10097.
- Gulyas A.I., Miles R., Srik A., Troth K., Tamamaki N., Freund T.F.. Hippocampal pyramidal cells excite inhibitory neurons through a single release site. // *Nature*. – 1993. – V. 366. – P. 683–687.
- Guo Y. A general probabilistic model for group independent component analysis and its estimation methods. // *Biometrics*. – 2011. – V. 67. – P. 1532–1542.
- Guo Y., Pagnoni G. A unified framework for group independent component analysis for multi-subject fMRI data. // *Neuroimage*. – 2008. – V. 42. – P. 1978–1093.
- Gutfreund Y., Yarom Y., Segev I. Subthreshold oscillations and resonant frequency in guinea-pig cortical neurons: physiology and modelling. // *J. Physiol*. – 1995. – V. 483. – P. 621–640.
- Gwin J.T., Gramann K., Makeig S., Ferris D.P. Removal of movement artifact from high-density EEG recorded during walking and running. // *J. Neurophysiol*. – 2010. – V. 103. – P. 3526–3534.
- Haan H., Streb J., Bien S., Rösler F. Individual cortical current density reconstructions of the semantic N400 effect: Using a generalized minimum norm model with different constraints (L1 and L2 norm). // *Hum. Brain Mapp*. – 2000. – V. 11. – P. 178–192.
- Hackley S.A., Woldorff M., Hillyard S.A. Cross-modal selective attention effects on retinal, myogenic, brainstem, and cerebral evoked potentials. // *Psychophysiology*. – 1990. – V. 27. – P. 195–208.
- Hagen G.F., Gatherwright J.R., Lopez B.A., Polich J. P3a from visual stimuli: Task difficulty effects. // *Int. J. Psychophysiol*. – 2006. – V. 59. – P. 8–14.

- Hagoort P., Hald L., Bastiaansen M.C.M., Petersson K.M. Integration of word meaning and world knowledge in language comprehension. // *Science*. – 2004. – V. 304. – P. 438–441.
- Hajcak G., Holroyd C.B., Moser J.S., Simons R.F. Brain potentials associated with expected and unexpected good and bad outcomes. // *Psychophysiology*. – 2005. – V. 42. – P. 161–170.
- Hajcak G., McDonald N., Simons R.F. To err is autonomic: error– related brain potentials, ANS activity, and post– error compensatory behavior. // *Psychophysiology*. – 2003. – V. 40. – P. 895–903.
- Hajcak G., Weinberg A., MacNamara A., Foti D. ERPs and the study of emotion. // *The Oxford handbook of event– related potential components*. / Luck S.J., Kappenman E.S. eds. – Oxford: Oxford University Press, 2012. – P. 441–474.
- Hajos N., Katona I., Naiem S.S., Mackie K., Ledent C., Mody I., Freund T.F. Cannabinoids inhibit hippocampal GABAergic transmission and network oscillations. // *Eur. J. Neurosci*. – 2000. – V. 12. – P. 3239–3249.
- Hajos N., Palhalmi J., Mann E.O., Nemeth B., Paulsen O., Freund T.F. Spike timing of distinct types of GABAergic interneuron during hippocampal gamma oscillations in vitro. // *J. Neurosci*. – 2004. – V. 24. – P. 9127–9137.
- Hajos N., Paulsen O. Network mechanisms of gamma oscillations in the CA3 region of the hippocampus. // *Neural. Netw.* – 2009. – V. 22. – P. 1113–1119.
- Halgren E., Babb T.L., Crandall P.H. Responses of human limbic neurons to induced changes in blood gases. // *Brain Res.* – 1977. – V. 132. – P. 43–63.
- Halgren E., Babb T.L., Crandall P.H. Human hippocampal formation EEG desynchronizes during attentiveness and movement. // *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* – 1978. – V. 44. – P. 778–781.
- Halgren E., Baudena P., Clarke J.M., Heit G., Liegeois C., Chauvel P., Musolino A., Intracerebral potentials to rare target and distractor auditory and visual stimuli: 1. Superior temporal plane and parietal lobe. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1995a. – V. 94. – P. 191–220.
- Halgren E., Baudena P., Clarke J.M., Heit G., Marinkovic K., Devaux B., Vignal J., Birabin A. Intracerebral potentials to rare target and distractor stimuli: 2. Medial,

- lateral and posterior temporal lobe. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1995b. – V. 94. – P. 229–250.
- Halgren E., Baudena P., Heit G., Clarke M., Marinkovic K. Spatio– temporal stages in face and word processing. 1. depth recorded potentials in the human occipital and parietal lobes. // *J. Physiol. Paris.* – 1994a. – V. 88. – P. 1–50.
- Halgren E., Baudena P., Heit G., Clarke M., Marinkovic K., Chauvel P. Spatio– temporal stages in face and word processing. 2. depth– recorded potentials in the human frontal and rolandic cortices // *J. Physiol. Paris.* – 1994b. – V. 88. – P. 51–80.
- Halgren E., Dhond R.P., Christensen N., Van Petten C., Marinkovic K., Lewine J.D., Dale A.M. N400– like magnetoencephalography responses modulated by semantic context, word frequency, and lexical class in sentences. // *Neuroimage.* – 2002. – V. 17. – P. 1101–1116.
- Halgren E., Raji T., Marinkovic K., Jousmaki V., Hari R. Cognitive response profile of the human fusiform face area as determined by MEG. // *Cereb. Cortex.* – 2000. – V. 10. – P. 69–81.
- Halgren E., Squires N.K., Wilson C.L., Rohrbaugh J.W., Babb, T.L., Crandall P.H. Endogenous potentials generated in the human hippocampus formation and amygdala by infrequent events. // *Science.* – 1980. – V. 210. – P. 803–805.
- Hall S.D., Holliday I.E., Hillebrand A., Singh K.D., Furlong P. L., Hadjipapas A., Barnes G.R. The missing link: analogous human and primate cortical gamma oscillations. // *Neuroimage.* – 2005. – V. 26. – P. 13–17.
- Hallez H., De Vos M., Vanrumste B., Van Hese P., Asseondi S., Van Laere K., Dupont P., Van Paesschen W., Van Huffel S., Lemahieu I. Removing muscle and eye artifacts using blind source separation techniques in ictal EEG source imaging. // *Clin. Neurophysiol.* – 2009. – V. 120. – P. 1262–1272.
- Hallez H., Vanrumste B., Grech R., Muscat J., De Clercq W., Vergult A., D'Asseler Y., Camilleri K.P., Fabri S.G., Van Huffel S., Lemahieu I. Review on solving the forward problem in EEG source analysis. // *J. Neuroeng. Rehabil.* – 2007. – V. 4. – A. 46.
- Hallez H., Vanrumste B., Van Hese P., D'Asseler Y., Lemahieu I., Van de Walle R. A finite difference method with reciprocity used to incorporate anisotropy in

- electroencephalogram dipole source localization. // *Phys. Med. Biol.* – 2005. – V. 50. – P. 3787–3806.
- Hamainen M., Sarvas J. Realistic conductivity geometry model of the human head for interpretation of neuromagnetic data. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1989. – V. 36. – P. 165–171.
- Hamalainen M., Hari R., Ilmoniemi R.J., Knuutila J., Lounasmaa O.V. Magnetoencephalography – theory, instrumentation, and applications to noninvasive studies of the working human brain. // *Rev. Mod. Phys.* – 1993. – V. 65. – P. 413–497.
- Hamandi K., Singh K.D., Muthukumaraswamy S. Reduced movement– related beta desynchronisation in juvenile myoclonic epilepsy: A MEG study of task specific cortical modulation. // *Clin. Neurophysiol.* – 2011. – V. 122. – P. 2128–2138.
- Hamano T., Lüders H.O., Ikeda A., Collura T.F., Comair Y.G., Shibasaki H. The cortical generators of the contingent negative variation in humans: a study with subdural electrodes. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1997. – V. 104. – P. 257–268.
- Hamm J.P., Johnson B.W., Kirk I.J. Comparison of the N300 and N400 ERPs to picture stimuli in congruent and incongruent contexts. // *Clin. Neurophysiol.* – 2002. – V. 113. – P. 1339–1350.
- Hansch E., Syndulko K., Cohen S., Goldberg Z., Potvin A., Tourtellotte W. Cognition in Parkinson disease: An event– related potential perspective. // *Ann. Neurol.* – 1982. – V. 11. – P. 599–607.
- Hansen J.C., Hillyard S.A. Endogenous brain potentials associated with selective auditory attention. // *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* – 1980. – V. 49. – P. 277–290.
- Hansen J.C., Hillyard S.A. Effects of stimulation rate and attribute cuing on event– related potentials during selective auditory attention. // *Psychophysiology.* – 1984. – V. 21. – P. 394–405.
- Hansen J.C., Hillyard S.A. Selective attention to multidimensional auditory stimuli. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 1983. – V. 9. – P. 1–19.

- Hansen J.C., Woldorff M.G. Mechanisms of auditory selective attention as revealed by event-related potentials. // Event-related brain research. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Suppl.* 42. / Brunia C.H.M., Mulder G., Verbaten M.N. eds. – Amsterdam: Elsevier, 1991. – P. 195–209.
- Hansen L.K., Larsen J., Kolenda T. Blind detection of independent dynamic components // *Proceedings of IEEE International Conference on Acoustics, Speech, and Signal Processing (ICASSP '01)*. – 2001. – V. 5. – P. 3197–3200.
- Hansenne M., Pichot W., Gonzalez-Moreno A., Papart P., Timsit-Berthier M., Ansseau M. Catecholaminergic function and P300 amplitude in major depressive disorder (P300 and catecholamines). // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1995. – V. 96. – P. 194–196.
- Hanslmayr S., Klimesch W., Sauseng P., Gruber W., Doppelmayr M., Freunberger R., Pecherstorfer T., Birbaumer N. Alpha phase reset contributes to the generation of ERPs. // *Cereb. Cortex.* – 2007. – V. 17. – P. 1–8.
- Hanslmayr S., Pastotter B., Bauml K.H., Gruber S., Wimber M., Klimesch W. The electrophysiological dynamics of interference during the Stroop task. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2008. – V. 20. – P. 215–225.
- Härdle W., Gasser T., Bächer P. EEG responsiveness to eye opening and closing in mildly retarded children compared to a control group. // *Biol. Psych.* – 1984. – V. 18. – P. 185–199.
- Hari K., Kaila K., Katila T., Tuomisto T., Varpula T. Interstimulus interval dependence of the auditory vertex response and its magnetic counterpart: implications for their neural generation. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1982. – V. 54. – P. 561–569.
- Hari R., Pelizzone M., Makela J.P., Hallstrom J., Leinonen L., Lounasmaa O.V. Neuromagnetic responses of the human auditory cortex to on- and offsets of noise bursts. // *Audiology.* – 1987. – V. 26. – P. 31–43.
- Hari R., Salmelin R., Human cortical oscillations: a neuromagnetic view through the skull. // *Trends Neurosci.* – 1997. – V. 20. – P. 44–49.
- Hari R., Salmelin R., Makela J.P., Salenius S., Helle M. Magnetoencephalographic cortical rhythms. // *Int. J. Psychophysiol.* – 1997. – 26. – 51–62.

- Harris K.C., Wilson S., Eckert M.A., Dubno J.R. Human evoked cortical activity to silent gaps in noise: effects of age, attention, and cortical processing speed. // *Ear Hear.* – 2012. – V. 33. – P. 330–339.
- Harshman R.A. Foundations of the PARAFAC procedure: Models and conditions for an “explanatory” multi-modal factor analysis. // *UCLA Working Papers in Phonetics.* – 1970. – V. 16. – P. 1–84.
- Harter M.R., Guido W. Attention to pattern orientation: negative cortical potentials, reaction time, and the selection process. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1980. – V. 49. – P. 461–475.
- Harter M.R., Miller S.L., Price N.J., Lalonde M.E., Keyes A.L. Neural processes involved in directing attention. // *J. Cogn. Neurosci.* – 1989. – V. 1. – P. 223–237.
- Harter M.R., Previc F.H. Size-specific information channels and selective attention: visual evoked potential and behavioral measures. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1978. – V. 45. – P. 628–640.
- Hartmann T., Schlee W., Weisz N. It's only in your head: expectancy of aversive auditory stimulation modulates stimulus-induced auditory cortical alpha desynchronization. // *Neuroimage.* – 2012. – V. 60. – P. 170–178.
- Hasenstaub A., Shu Y., Haider B., Kraushaar U., Duque A., McCormick D. Inhibitory postsynaptic potentials carry synchronized frequency information in active cortical networks. // *Neuron.* – 2005. – V. 47. – P. 423–435.
- Hatsopoulos G. Rhythms in Motor Processing: Functional Implications for Motor behavior. // *Rhythms of the Neocortex: Where Do They Come From and What Are They Good For?* / Kopell N. Eds. – 2009. – P. 37–46.
- Hauck M., Lorenz J., Engel A. Attention to painful stimulation enhances gamma-band activity and synchronization in human sensorimotor cortex. // *J. Neurosci.* – 2007. – V. 27. – P. 9270–9277.
- He B., Lian J., Li G. High-resolution EEG a new realistic geometry spline Laplacian estimation technique. // *Clin. Neurophysiol.* – 2001. – V. 112. – P. 845–852.
- He B., Musha T., Okamoto Y., Homma S., Nakajima Y., Sato T. Electric dipole tracing in the brain by means of the boundary element method and its accuracy. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1987. – V. 34. – P. 406–414.

- He B., Yao D., Lian J., Wu D. An equivalent current source model and Laplacian weighted minimum norm current estimates of brain electrical activity. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 2002. – V. 49. – P. 277–288.
- He X., Fan S., Zhou K., Chen L. Cue validity and object– based attention. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2004. – V. 16. – P. 1085–1097.
- He X., Humphreys G., Fan S., Chen L., Han S. Differentiating spatial and object– based effects on attention: An event– related brain potential study with peripheral cueing // *Brain Res.* – 2008. – V. 1245. – P. 116–125.
- He Z., Cichocki A., Xie S. Efficient method for Tucker3 model selection. // *Electron Lett.* – 2009. – V. 45. – P. 805–806.
- He Z., Cichocki A., Xie S., Choi K. Detecting the number of clusters in n– way probabilistic clustering. // *IEEE Trans. Pattern Anal. Mach. Intell.* – 2010. – V. 32. – P. 2006–2021.
- Heil M., Osman A., Wiegelmann J., Rolke B., Hennighausen E. N200 in the Eriksen– task: Inhibitory executive processes? // *J. Psychophysiol.* – 2000. – V. 14. – P. 218–225.
- Heinze H.J., Luck S.J., Mangun G.R., Hillyard S.A. Visual event– related potentials index focused attention within bilateral stimulus arrays. I. Evidence for early selection. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1990. – V. 75. – P. 511–527.
- Helenius P., Salmelin R., Service E., Connolly J.F. Distinct time courses of word and context comprehension in the left temporal cortex. // *Brain.* – 1998. – V. 121. – P. 1133–1142.
- Henson R., Flandin G., Friston K., Mattout J. A parametric empirical Bayesian framework for fMRI– constrained MEG/EEG source reconstruction. // *Hum. Brain Mapp.* – 2010. – V. 31. – P. 1512–1531.
- Henson R.N., Mattout J., Singh K.D., Barnes G.R., Hillebrand A., Friston K. Population– level inferences for distributed MEG source localisation under multiple constraints: Application to face– evoked fields. // *Neuroimage.* – 2007. – V. 38. – P. 422–438.

- Herdman A.T., Wollbrink A., Chau W., Ishii R., Ross B., Pantev C. Determination of activation areas in the human auditory cortex by means of synthetic aperture magnetometry. // *Neuroimage*. – 2003. – V. 20. – P. 995–1005.
- Hermens D.F., Williams L.M., Lazzaro I., Whitmont S., Melkonian D., Gordon E. Sex differences in adult ADHD: a double dissociation in brain activity and autonomic arousal. // *Biol. Psychol.* – 2004. – V. 66. – P. 221–233.
- Hernandez– Cruz A., Pape H.– C. Identification of two calcium currents in acutely dissociated neurons from the rat lateral geniculate nucleus. // *J. Neurophysiol.* – 1989. – V. 61. – P. 1270–1283.
- Herrmann M.J., Ehlis A.C., Muehlberger A., Fallgatter A.J. Source localization of early stages of face processing. // *Brain Topogr.* – 2005. – V. 18. – P. 77–85.
- Herrmann M.J., Rommler J., Ehlis A.C., Heidrich A., Fallgatter A.J. Source localization (LORETA) of the error– related– negativity (ERN/Ne) and positivity (Pe). // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2004. – V. 20. – P. 294–299.
- Heslenfeld D., Kenemans J.L., Kok A., Molenaar P.C.M. Feature processing and attention in the human visual system: An overview. // *Biol. Psychol.* – 1997. – V. 45. – P. 183–215.
- Hewig J., Trippe R., Hecht H., Coles M.G.H., Holroyd C.B., Miltner W.H.R. Decision– making in blackjack: an electrophysiological analysis. // *Cereb. Cortex*. – 2007. – V. 17. – P. 865–877.
- Hickey C., Di Lollo V., McDonald J.J. Electrophysiological indices of target and distractor processing in visual search. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2009. – V. 21. – P. 760–775.
- Hickey C., McDonald J.J., Theeuwes J. Electrophysiological evidence of the capture of visual attention. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2006. – V. 18. – P. 604–613.
- Hicks B.M., Bernat E., Malone S.M., Iacono W.G., Patrick C.J., Krueger R., McGue M. Genes mediate the association between P3 amplitude and externalizing disorders. // *Psychophysiology*. – 2007. – V. 44. – P. 98–105.
- Hilgard J., Bartholow B.D., Dickter C.L., Blanton H. Characterizing switching and congruency effects in the Implicit Association Test as reactive and proactive cognitive control. // *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.* – 2015– V. 10. – P. 381–388.

- Hill S., Locke J., Zezza N., Kaplan B., Neiswanger K., Steinhauer S., Wipprecht G., Xu J. Genetic association between reduced P300 amplitude and the DRD2 dopamine receptor A1 allele in children at high risk for alcoholism. // *Biol. Psychiatry*. – 1998. – V. 43. – P. 40–51.
- Hillman C.H., Apparies R.J., Hatfield B.D. Motor and nonmotor event– related potentials during a complex processing task. // *Psychophysiology*. – 2000. – V. 37. – P. 731–736.
- Hillyard S.A. Selective auditory attention and early event– related potentials: a rejoinder. // *Can. J. Psychol.* – 1981. – V. 35. – P. 85–100.
- Hillyard S.A. The CNV and human behavior. // *Event– related slow potentials of the brain: Their relations to behavior (EEG Suppl. 33)* / McCallum W.C., Knott J.R. eds. – Amsterdam: Elsevier, 1973. – P. 161–171.
- Hillyard S.A., Anllo– Vento L. Event– related brain potentials in the study of visual selective attention // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1998. – V. 95. – P. 781–787.
- Hillyard S.A., Hink R.F., Schwent V.L., Picton T.W. Electrical signs of selective attention in the human brain. // *Science*. – 1973. – V. 182. – P. 177–180.
- Hillyard S.A., Munte T.F. Selective attention to color and location: an analysis with event– related brain potentials. // *Percept. Psychophys.* – 1984. – V. 36. – P. 185–198.
- Hillyard S.A., Vogel E.K., Luck S.J. Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention: Electrophysiological and neuroimaging evidence. // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 1998. – V. 353. – P. 1257–1270.
- Himberg J., Hyvarinen A. ICASSO: Software for investigating the reliability of ICA estimates by clustering and visualization // *Proceedings 2003 IEEE XIII Workshop on Neural Networks for Signal Processing – NNSP'2003, Tiulous, France 2003*. – P. 259–268.
- Himberg J., Hyvarinen A., Esposito F. Validating the independent components of neuroimaging time series via clustering and visualization. // *NeuroImage*. – 2004. – V. 22. – P. 1214–1222.
- Hjorth B. An on– line transformation of EEG scalp potentials into orthogonal source derivations. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1975. – V. 39. – P. 526–530.

- Hjorth B. Source derivation simplifies topographical EEG interpretation. // *Am. J. EEG Technol.* – 1980. – V. 20. – P. 121–132.
- Hoang T.N., El-Deredy W., Bentley D.E., Jones A.K., Lisboa P.J., McGlone F. Dipole source localisation using independent component analysis: single trial localization of laser evoked pain. // *Conf. Proc. IEEE Eng. Med. Biol. Soc.* – 2004. – V. 1. – P. 403–406.
- Hoffmann S., Falkenstein M. The correction of eye blink artefacts in the EEG: a comparison of two prominent methods. // *PLoS One.* – 2008. – V. 3. – e3004.
- Holcomb P.J. Automatic and attentional processing: An event-related brain potential analysis of semantic priming. // *Brain Lang.* – 1988. – V. 35. – P. 66–85.
- Holcomb P.J., Anderson J.E. Cross-modal semantic priming: A time-course analysis using event-related brain potentials. // *Lang. Cogn. Processes.* – 1993. – V. 8. – P. 379–411.
- Holcomb P.J., Anderson J., Grainger J. An electrophysiological study of cross-modal repetition priming. // *Psychophysiology.* – 2005. – V. 42. – P. 493–507.
- Holcomb P.J., Grainger J., O'Rourke T. An electrophysiological study of the effects of orthographic neighborhood size on printed word perception. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2002. – V. 14. – P. 938–950.
- Holcomb P.J., McPherson W.B. Event-related brain potentials reflect semantic priming in an object decision task. // *Brain Cogn.* – 1994. – V. 24. – P. 259–276.
- Holcomb P.J., Neville H.J. Auditory and visual semantic priming in lexical decision: A comparison using event-related brain potentials. // *Lang. Cogn. Process.* – 1990. – V. 5. – P. 281–312.
- Holler Y., Kronbichler M., Bergmann J., Crone J.S., Ladurner G., Golaszewski S. EEG frequency analysis of responses to the own-name stimulus. // *Clin. Neurophysiol.* – 2011. – V. 122. – P. 99–106.
- Holmes A., Vuilleumier P., Eimer M. The processing of emotional facial expression is gated by spatial attention: evidence from event-related brain potentials. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2003. – V. 16. – P. 174–184.

- Holroyd C.B., Coles M.G. The neural basis of human error processing: Reinforcement learning, dopamine, and the error-related negativity. // *Psychol. Rev.* – 2002. – V. 109. – P. 679–709.
- Holroyd C.B., Dien J., Coles M.G.H. Error-related scalp potentials elicited by hand and foot movements: evidence for an output-independent error-processing system in humans. // *Neurosci. Lett.* – 1998. – V. 242. – P. 65–68.
- Holsheimer J., Boer J., Lopes da Silva F., van Rotterdam, A. The double dipole model of theta rhythm generation: simulation of laminar field potential profiles in dorsal hippocampus of rat. // *Brain Res.* – 1982. – V. 235. – P. 31–50.
- Hong S., Harshman R.A. Shifted factor analysis part III: N-way generalization and application. // *J. Chemometrics.* – 2003. – V. 17. – P. 389–399.
- Hoogenboom N., Schoffelen J., Oostenveld R., Fries, P. Visually induced gamma-band activity predicts speed of change detection in humans. // *Neuroimage.* – 2010. – V. 51. – P. 1162–1167.
- Hoogenboom N., Schoffelen J.M., Oostenveld R., Parkes L.M., Fries P. Localizing human visual gamma band activity in frequency, time and space. // *Neuroimage.* – 2006. – V. 29. – P. 764–773.
- Hopf J.M., Luck S.J., Boelmans K., Schoenfeld M.A., Boehler C.N., Rieger J., Heinze H.J. The neural site of attention matches the spatial scale of perception. // *J. Neurosci.* – 2006. – V. 26. – P. 3532–3540.
- Hopf J.M., Luck S.J., Girelli M., Hagner T., Mangun G.R., Scheich H., Heinze H.J. Neural sources of focused attention in visual search. // *Cereb. Cortex.* – 2000. – V. 10. – P. 1233–1241.
- Hopf J.M., Mangun G.R. Shifting visual attention in space: an electrophysiological analysis using high spatial resolution mapping. // *Clin. Neurophysiol.* – 2000. – V. 111. – P. 1241–1257.
- Hopf J.– M., Vogel E.K., Woodman G.F., Heinze H.– J., Luck S.J. Localizing visual discrimination processes in time and space. // *J. Neurophysiol.* – 2002. – V. 88. – P. 2088–2095.

- Hori E., Nishio Y., Kazui K., Umeno K., Tabuchi E., Sasaki K., Endo S., Ono T., Nishijo H. Place-related neural responses in the monkey hippocampal formation in a virtual space. // *Hippocampus*. – 2005. – V. 15. – P. 991–996.
- Hormuzdi S.G., Pais I., LeBeau F.E.N., Towers S.K., Rozov A., Buhl E.H., Whittington M.A., Monyer H. Impaired electrical signaling disrupts gamma frequency oscillations in connexin 36-deficient mice. // *Neuron*. – 2001. – V. 31. – P. 487–495.
- Horowitz S.G., Skudlarski P., Gore J.C. Correlations and dissociations between BOLD signal and P300 amplitude in an auditory oddball task: A parametric approach to combining fMRI and ERP. // *Magn. Reson. Imaging*. – 2002. – V. 20. – P. 319–325.
- Howard M., Rizzuto D., Caplan J., Madsen J., Lisman J., Aschenbrenner-Scheibe R., Schulze-Bonhage A., Kahana M. Gamma oscillations correlate with working memory load in humans. // *Cereb. Cortex*. – 2003. – V. 13. – P. 1369–1374.
- Howard M.A., Volkov I.O., Mirsky R., Garell P.C., Noh M.D., Granner M., Damasio H., Steinschneider M., Reale R.A., Hind J.E., Brugge J.F. Auditory cortex on the human posterior superior temporal gyrus. // *J. Comp. Neurol.* – 2000. – V. 416. – P. 79–92.
- Howard R., Longmore F., Mason P. Contingent negative variation as an indicator of sexual object preference revisited. // *Int. J. Psychophysiol.* – 1992. – V. 13. – P. 185–188.
- Howe R.C., Sterman M.B. Cortical-subcortical EEG correlates of suppressed motor behavior during sleep and waking in the cat. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1972. – 32. – 681–695.
- Hsieh S., Cheng P. Task reconfiguration and carryover in task switching: an event-related potential study. // *Brain Res.* – 2006. – V. 1084. – P. 132–145.
- Hu S., Stead M., Worrell G.A. Automatic identification and removal of scalp reference signal for intracranial EEGs based on independent component analysis. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 2007. – V. 54. – P. 1560–1572.
- Hu L., Zhang Z.G., Hung Y.S., Luk K.D., Iannetti G.D., Hu Y. Single-trial detection of somatosensory evoked potentials by probabilistic independent component analysis and wavelet filtering. // *Clin. Neurophysiol.* – 2011. – V. 122. – P. 1429–1439.

- Huang H., Lee C., Federmeier K.D. Imagine that! ERPs provide evidence for distinct hemispheric contributions to the processing of concrete and abstract concepts. // *Neuroimage*. – 2010. – V. 49. – P. 1116–1123.
- Huang M.X., Shih J.J., Lee R.R., Harrington D.L., Thoma R.J., Weisend M.P., Hanlon F., Paulson K.M., Li T., Martin K., Millers G.A., Canive J.M. Commonalities and differences among vectorized beamformers in electromagnetic source imaging. // *Brain Topogr*. – 2004. – V. 16. – P. 139–58.
- Huang T.Y., Cherkas P.S., Rosenthal D.W., Hanani M. Dye coupling among satellite glial cells in mammalian dorsal root ganglia. // *Brain Res*. – 2005. – V. 1036. – P. 42–49.
- Hughes S.W., Cope D.W., Blethyn K.L., Crunelli V. Cellular mechanisms of the slow (<1 Hz) oscillation in thalamocortical neurons in vitro. // *Neuron*. – 2002. – V. 33. – P. 947–958.
- Hughes S.W., Crunelli V. Hardwiring goes soft: long– term modulation of electrical synapses in the mammalian brain. // *Cellscience*. – 2005a. – V. 2. – P. 1–9.
- Hughes S.W., Crunelli V. Thalamic mechanisms of EEG alpha rhythms and their pathological implications. // *Neuroscientist*. – 2005b. – V. 11. – P. 357–372.
- Hughes S.W., Crunelli V. Just a phase they're going through: the complex interaction of intrinsic high– threshold bursting and gap junctions in the generation of thalamic alpha and theta rhythms. // *Int. J. Psychophysiol*. – 2007. – V. 64. – P. 3–17.
- Hughes S.W., Errington A., Lorincz M.L., Kekesi K.A., Juhasz G., Orban G., Cope D.W., Crunelli V. Novel modes of rhythmic burst firing at cognitively– relevant frequencies in thalamocortical neurons. // *Brain Res*. – 2008. – V. 1235. – P. 12–20.
- Hughes S.W., Lorincz M.L., Blethyn K., Kekesi K.A., Juhasz G., Turmaine M., Parnavelas J.G., Crunelli V. Thalamic Gap Junctions Control Local Neuronal Synchrony and Influence Macroscopic Oscillation Amplitude during EEG Alpha Rhythms. // *Front Psychol*. – 2011b. – V.2. – A.193.
- Hughes S.W., Lorincz M., Cope D.W., Blethyn K.L., Kekesi K.A., Parri H.R., Juhasz G., Crunelli V. Synchronized oscillations at alpha and theta frequencies in the lateral geniculate nucleus.// *Neuron*. – 2004. – V. 42. – 253–268.

- Hughes S.W., Lorincz M.L., Parri H.R., Crunelli V. Infra- slow (<0.1 Hz) oscillations in thalamic relay nuclei: basic mechanisms and significance to health and disease states. // *Prog. Brain Res.* – 2011a. – V. 193. – P. 145–162
- Huguenard J. R., McCormick D. A. Simulation of the currents involved in rhythmic oscillations in thalamic relay neurons. // *J. Neurophysiol.* – 1992. – V. 68. – P. 1373–1383.
- Huguenard J. R., Prince D. A. A novel T- type current underlies prolonged Ca²⁺-dependent burst firing in GABAergic neurons of rat thalamic reticular nucleus. // *J. Neurosci.* – 1992. – V. 12. – P. 3804–3817.
- Huiskamp G., Vroeijsstijn M., van Dijk R., Wieneke G., van Huffelen A. The need for correct realistic geometry in the inverse EEG problem. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1999. – V. 46. – P. 1281–1287.
- Hultin L., Rossini P., Romani G.L., Hogstedt P., Tecchio F., Pizzella V. Neuromagnetic localization of the late component of the contingent negative variation. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1996. – V. 98. – P. 435–448.
- Huottilainen M., Winkler I., Alho K., Escera C., Virtanen J., Ilmoniemi R.J., Jaaskelainen I.P., Pekkonen E., Naatanen R. Combined mapping of human auditory EEG and MEG responses. // *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* – 1998. – V. 108. – P. 370–379.
- Huster R.J., Westerhausen R., Pantev C., Konrad C. The role of the cingulate cortex as neural generator of the N200 and P300 in a tactile response inhibition task. // *Hum. Brain Mapp.* – 2010. – V. 31. – P. 1260–1271.
- Huster R.J., Wolters C., Wollbrink A., Schweiger E., Wittling W., Pantev C., Junghöfer M. Effects of anterior cingulate fissurization on cognitive control during Stroop interference. // *Hum. Brain Mapp.* – 2008. – V. 30. – P. 1279–1289.
- Hyman J.M., Zilli E.A., Paley A.M., Hasselmo M.E. Medial prefrontal cortex cells show dynamic modulation with the hippocampal theta rhythm dependent on behavior. // *Hippocampus.* – 2005. – V. 15. – P. 739–749.
- Hyvärinen A. Fast and robust fixed- point algorithms for independent component analysis. // *IEEE Trans. Neural Net.* – 1999a. – V. 10. – P. 626–634.

- Hyvarinen A. Independent component analysis: recent advances. // *Philos. Trans. A Math. Phys. Eng. Sci.* – 2012. – V. 371. – A. (1984):20110534.
- Hyvärinen A. New approximations of differential entropy for independent component analysis and projection pursuit. // *Advances in Neural Information Processing Systems*, Vol. 10. – Cambridge, MA: MIT Press, 1998. – P. 273–279.
- Hyvarinen A. Survey on independent component analysis. // *Neural Comput. Surv.* – 1999b. – V. 2. – P. 94–128
- Hyvärinen A. Testing the ICA mixing matrix based on inter– subject or inter– session consistency. // *Neuroimage.* – 2011. – V. 58. – P. 122–136.
- Hyvarinen A., Kahrunen J., Oja E. Independent component analysis. – N.Y.: Wiley– Interscience, 2001. – 504 p.
- Hyvärinen A., Oja E. A fast fixed– point algorithm for independent component analysis. // *Neural Comput.* – 1997. – V. 9. – P. 1483–1492.
- Hyvarinen A., Oja E. Independent component analysis: algorithms and applications. // *Neural Netw.* – 2000. – V. 13. – P. 411–430.
- Hyvärinen A., Ramkumar P. Testing independent component patterns by inter– subject or inter– session consistency. // *Front. Hum. Neurosci.* – 2013. – V. 7. – A. 94.
- Hyvarinen A., Ramkumar P., Parkkonen L., Hari R. Independent component analysis of short– time Fourier transforms for spontaneous EEG/MEG analysis. // *Neuroimage.* – 2010. – V. 49. – P. 257–271.
- Ihara A., Kakigi R. Oscillatory activity in the occipitotemporal area related to the visual perception of letters of a first/second language and pseudoletters. // *Neuroimage.* – 2006. – V. 29. – P. 789–796.
- Ikeda A., Luders H.O., Burgess R.C., Shibasaki H. Movement– related potentials recorded from supplementary motor area and primary motor area. Role of supplementary motor area in voluntary movements. // *Brain.* – 1992. – V. 115. – P. 1017–1043.
- Ikeda A., Luders H.O., Burgess R.C., Shibasaki H. Movement– related potentials associated with single and repetitive movements recorded from human supplementary motor area. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1993. – V. 89. – P. 269–277.

- Ikeda A., Shibasaki H. Generator mechanisms of Bereitschaftspotentials as studied by epicortical recording in patients with intractable partial epilepsy. // *The Bereitschaftspotential. Movement-related cortical potentials.* / Jahanshahi M, Hallett M eds. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2003. – p. 45–59.
- Ilan A.B., Polich J. P300 and response time from a manual Stroop task. // *Clin. Neurophysiol.* – 1999. – V. 110. – P. 367–373.
- Ille N., Berg P., Scherg M. Artifact correction of ongoing EEG using spatial filters based on artifact and brain signal topographies. // *J. Clin. Neurophysiol.* – 2002. – V. 9. – P. 113–124.
- Inouye T., Shinosaki K., Iyama A., Matsumoto Y., Toi S., Ishihara T. Potential flow of frontal midline theta activity during a mental task in the human electroencephalogram. // *Neurosci. Lett.* – 1994. – V. 169. – P. 145–148.
- International Federation of Societies for Electroencephalography and Clinical Neurophysiology // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1974. – V. 37. – 521 p.
- Ioannides A.A., Bolton J.P., Clarke C.J.S. Continuous probabilistic solutions to the biomagnetic inverse problem. // *Inverse Probl.* – 1990. – V. 6. – P. 523–542.
- Iriarte J., Urrestarazu E., Valencia M., Alegre M., Malanda A., Viteri C., Artieda J. Independent component analysis as a tool to eliminate artifacts in EEG: A quantitative study. // *J. Clin. Neurophysiol.* – 2003. – V. 20. – P. 249–257.
- Irwin D.A., Knott J.R., McAdam D.W., Rebert C.S. The motivational determinants of the “contingent negative variation. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1966. – V. 21. – P. 538–543.
- Ishihara T., Yoshi N. Multivariate analytic study of EEG and mental activity in juvenile delinquents. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1972. – V. 33. – P. 71–80.
- Ishii R., Shinosaki K., Ukai S., Inouye T., Ishihara T., Yoshimine T., Hirabuki N., Asada H., Kihara T., Robinson S.E., Takeda M. Medial prefrontal cortex generates frontal midline theta rhythm. // *Neuroreport.* – 1999. – V. 10. – P. 675–679.
- Isomura Y., Sirota A., Ozen S., Montgomery S., Mizuseki K., Henze D.A., Buzsaki G. Integration and segregation of activity in entorhinal–hippocampal subregions by neocortical slow oscillations. // *Neuron.* – 2006. – V. 52. – P. 871–882.

- Isreal J.B., Chesney G.L., Wickens C.D., Donchin E. P300 and tracking difficulty: Evidence for multiple resources in dual- task performance. // *Psychophysiology*. – 1980. – V. 17. – P. 259–273.
- Itier R.J., Alain C., Sedore K., McIntosh A.R. Early face processing specificity: It's in the eyes! // *J. Cogn. Neurosci*. – 2007. – V. 19. – P. 1815–1826.
- Itier R.J., Taylor M.J. Inversion and contrast polarity reversal affect both encoding and recognition processes of unfamiliar faces: a repetition study using ERPs. // *Neuroimage*. – 2002. – V. 15. – P. 353–372.
- Itier R.J., Taylor M.J. Source analysis of the N170 to faces and objects. // *Neuroreport*. – 2004. – V. 15. – P. 1261–1265.
- Ivanitsky A.M., Nikolaev A.R., Ivanitsky G.A. Cortical connectivity during word association search. // *Int. J. Psychophysiol*. – 2001. – V. 42. – P. 35–53.
- Iversen J.R., Repp B.H., Patel A.D. Top- down control of rhythm perception modulates early auditory responses. // *Ann. N. Y. Acad. Sci*. – 2009. – V. 1169. – P. 58–73.
- Iyer D., Zouridakis G. Single- trial evoked potential estimation: comparison between independent component analysis and wavelet denoising. // *Clin. Neurophysiol*. – 2007. – V. 118. – P. 495–504.
- Jackson J., Goutagny R., Williams S. Fast and slow γ rhythms are intrinsically and independently generated in the subiculum. // *J. Neurosci*. – 2011. – V. 31. – P. 12104–12117.
- Jacobs J., Kahana M.J., Ekstrom A.D., Fried I. Brain Oscillations Control Timing of Single- Neuron Activity in Humans // *The Journal of Neuroscience*. – 2007. – V. 27. – P. 3839–3844.
- Jacobs J., Korolev I.O., Caplan J.B., Ekstrom A.D., Litt B., Baltuch G., Fried I., Schulze- Bonhage A., Madsen J.R., Kahana M.J. Right- lateralized brain oscillations in human spatial navigation. // *J. Cogn. Neurosci*. – 2010. – V. 22. –P. 824–836.
- Jacques C. d'Arripe O., Rossion B. The time course of the face inversion effect during individual face discrimination. // *J. Vis*. – 2007. – V.7. – A. 3.

- Jacques C, Rossion B. Misaligning face halves increases and delays the N170 specifically for upright faces: implications for the nature of early face representations. // *Brain Res.* – 2010. – V. 1318. – P. 96–109.
- Jahanshahi M., Hallett M., editors. *The Bereitschaftspotential. Movement– related cortical potentials.* – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2003. – 334 p.
- Jahanshahi M., Jenkins I.H., Brown R.G., Marsden C.D., Passingham R.E., Brooks D.J. Self– initiated versus externally triggered movements. I. An investigation using measurement of regional cerebral blood flow with PET and movement– related potentials in normal and Parkinson's disease subjects. // *Brain.* – 1995. – V. 118. – P. 913–933.
- Jahnsen H., Llinas R. Electrophysiological properties of guinea– pig thalamic neurones: an in vitro study. // *J. Physiol.* – 1984a. – V. 349. – P. 205–226.
- Jahnsen H., Llinas R. Ionic basis for the electroresponsiveness and oscillatory properties of guinea– pig thalamic neurons in vitro. // *J. Physiol.* – 1984b. – V. 349. – P. 227–247.
- James C.J., Gibson O.J. Temporally constrained ICA: An application to artifact rejection in electromagnetic brain signal analysis. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 2003. – V. 50. – P. 1108–1116.
- James C.J., Hesse C.W. Independent component analysis for biomedical signals. // *Physiol. Meas.* – 2005. – V. 26. – R15–39.
- Järvilehto T., Fruhstorfer H. Differentiation between slow cortical potentials associated with motor and mental acts in man. // *Exp. Brain Res.* – 1970. – V. 11. – P. 309–317.
- Jasper H., Andrews H. Human brain rhythms. I. Recording techniques and preliminary results. // *J. Gen. Psychol.* – 1936. – V. 14. – P. 98–126.
- Jasper H.H., Andrews H.L. Electroencephalography. III. Normal differentiation of occipital and precentral regions in man. // *Arch. Neurol. Psychiat. (Chicago).* – 1938. – V. 39. – P. 96–115.
- Jasper H.H., Penfield W. Electroencephalograms in man: Effects of voluntary movement upon the electrical activity of the precentral gyrus. // *Arch. Psychiat. Nervenkr.* – 1949. – V. 183. – P. 163–174.

- Jeffreys D.A. A face- responsive potential recorded from the human scalp . // Exp. Brain Res. – 1989. – V. 78. – P. 193–202.
- Jeffreys D.A., Axford J.G. Source locations of pattern- specific components of human visual evoked potentials. I. Component of striate cortical origin. // Exp. Brain Res. – 1972. – V. 16. – P. 1–21.
- Jeffreys D.A., Tukmachi E.S.A., Rockley G. Evoked- potential evidence for human brain mechanisms that respond to single, fixated faces. // Exp. Brain Res. – 1992. – V. 91. – P. 351–362.
- Jeffs B., Leahy R., Singh M. An evaluation of methods for neuromagnetic image reconstruction. // IEEE Trans. Biomed. Eng. – 1987. – V. 34. – 713–723.
- Jemel B., Schuller A.M., Cheref- Khan Y., Goffaux V., Crommelinck M., Bruyer R. Stepwise emergence of the face- sensitive N170 event- related potential component. // NeuroReport. – 2003. – V. 14. – P. 2035–2039.
- Jenkins I.H., Jahanshahi M., Jueptner M., Passingham R.E., Brooks D.J. Self- initiated versus externally triggered movements. II. The effect of movement predictability on regional cerebral blood flow. // Brain. – 2000. – V. 123. – P. 1216–1228.
- Jensen O., Colgin L. Cross- frequency coupling between neuronal oscillations. // Trends Cogn. Sci. – 2007. – V. 11. – P. 267–269.
- Jensen O., Kaiser J., Lachaux J. Human gamma- frequency oscillations associated with attention and memory. // Trends in Neurosci. – 2007. – V. 30. – P. 317–324.
- Jensen O., Tesche C.. Frontal theta activity in humans increases with memory load in a working memory task. // Eur. J. Neurosci. – 2002. – V. 15. – P. 1395–1399.
- Jentsch I. Independent component analysis separates sequence- sensitive ERP components. // Int. J. Bifurcation. – 2004. – V. 14. – P. 667–678.
- Jeon Y.W., Polich J. P3a from a passive visual stimulus task. // Clin. Neurophysiol. – 2001. – V. 112. – P. 2202–2208.
- Jerbi K., Baillet S., Mosher J.C., Nolte G., Garnero L., Leahy R.M. Localization of realistic cortical activity in MEG using current multipoles. // Neuroimage. – 2004. – V. 22. – P. 779–793.

- Jerbi K., Hamam C.M., Ossandn T., Dalal S.S. Role of posterior parietal gamma activity in planning prosaccades and antisaccades. // *J. Neurosci.* – 2008. – V. 28. – P. 13713–13715.
- Jerbi K., Mosher J.C., Baillet S., Leahy R.M. On MEG forward modeling using multipolar expansions. // *Phys. Med. Biol.* – 2002. – V. 47. – P. 523–555.
- Jervis B., Belal S., Camilleri K., Cassar T., Bigan C., Linden D.E., Michalopoulos K., Zervakis M., Besleaga M., Fabri S., Muscat J. The independent components of auditory P300 and CNV evoked potentials derived from single-trial recordings. // *Physiol. Meas.* – 2007. – V. 28. – P. 745–771.
- Jervis B.W., Nichols M.J., Johnson T.E., Allen E., Hudson N.R. A fundamental investigation of the composition of the auditory evoked potentials. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1983. – V. 30. – P. 43–50.
- Ji J., Porjesz B., Begleiter H. ERP components in category matching tasks. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1998. – V. 108. – P. 380–389.
- Jodo E., Kayama Y. Relation of negative ERP component to response inhibition in a go/no-go task. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1992. – V. 82. – P. 477–482.
- Johannes, S., Munte, T.F., Heinze, H.J., & Mangun, G.R. Luminance and spatial attention effects on early visual processing. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2003. – V. 2. – P. 189–205.
- John E.R., Ruchkin D.S., Vidal J.J. Measurement of event-related potentials. // *Event-related Brain Potentials in Man.* / Callaway E., Tueting P., Koslow S.H., eds. – New York: Academic Press, 1978. – P. 93–138.
- John E.R., Ruchkin D.S., Villegas, J. Signal analysis and behavioral correlates of evoked potentials configurations in cats. // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* – 1964. – V. 112. – P. 362–420.
- John E.R., Walker P., Cawood D., Rush M., Gehrmann J. Factor analysis of evoked potentials. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1973. – V. 33. – P. 33–34.
- Johnson R. Developmental evidence for modality dependent P300 generators: A normative study. // *Psychophysiology.* – 1989. – V. 26. – P. 651–667.

- Johnson R. On the neural generators of the P300 component of the event-related potential. // *Psychophysiology*. – 1993. – V. 30. – P. 90–97.
- Johnson R. A triarchic model of P300 amplitude. // *Psychophysiology*. – 1986. – V. 23. – P. 367–384.
- Johnstone S.J., Barry R.J., Clarke A.R. Behavioural and ERP indices of response inhibition during a Stop-signal task in children with two subtypes of Attention-Deficit Hyperactivity Disorder. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2007. – V. 66. – P. 37–47.
- Johnstone S.J., Barry R.J., Markovska V., Dimoska A., Clarke A.R. Response inhibition and interference control in children with AD/HD: a visual ERP investigation. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2009. – V. 72. – P. 145–153.
- Johnstone S.J., Galletta D. Event-rate effects in the flanker task: ERPs and task performance in children with and without AD/HD. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2013. – V. 87. – P. 340–348.
- Johnstone S.J., Watt A.J., Dimoska A. Varying required effort during interference control in children with AD/HD: task performance and ERPs. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2010. – V. 76. – P. 174–185.
- Joho M. Newton Method for Joint Approximate Diagonalization of Positive Definite Hermitian Matrices. // *SIAM J. Matrix Anal. Appl.* – 2008. – V. 30. – P. 1205–1218.
- Jokisch D., Jensen O. Modulation of gamma and alpha activity during a working memory task engaging the dorsal or ventral stream. // *J. Neurosci.* – 2007. – V. 27. – P. 3244–3251.
- Jolicoeur P., Brisson B., Robitaille N.. Dissociation of the N2pc and sustained posterior contralateral negativity in a choice response task. // *Brain Res.* – 2008. – V. 1215. – P. 160–72.
- Joliot M., Ribary U., Llinás R. Human oscillatory brain activity near 40 Hz coexists with cognitive temporal binding. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1994. – V. 91. – P. 11748–11751.
- Jones M.W., Wilson M.A. Theta rhythms coordinate hippocampal-prefrontal interactions in a spatial memory task. // *PLoS Biol.* – 2005. – V. 3. – e402.
- Jonkman L.M., Kenemans J.L., Kemner C., Verbaten M.N., van Engeland H. Dipole source localization of event-related brain activity indicative of an early visual

- selective attention deficit in ADHD children. // *Clin. Neurophysiol.* – 2004. – V. 115. – P. 1537–1549.
- Jonkman L.M., Sniedt F.L., Kemner C. Source localization of the Nogo– N2, a developmental study. // *Clin. Neurophysiol.* – 2007. – V. 118. – P. 1069–1077.
- Jost K., Mayr U., Rösler F. Is task switching nothing but cue priming? Evidence from ERPs. // *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* – 2008. – V. 8. – P. 74–84.
- Jouvet M. Biogenic amines and the states of sleep. // *Science.* – 1969. – V. 163. – P. 32–41.
- Joyce C.A., Gorodnitsky I.F., Kutas M. Automatic removal of eye movement and blink artifacts from EEG data using blind component separation. // *Psychophysiology.* – 2004. – V. 41. – P. 313–325.
- Joyce C.A., Schyns P.G., Gosselin F., Cottrell G.W., Rossion B. Early selection of diagnostic facial information in the human visual cortex. // *Vis. Res.* – 2006. – V. 46. – P. 800–813.
- Jung R., Kornmuller A.E. Eine Methodik der ableitung lokalisierter Potentialschwankungen aus subcorticalen Hirngebieten. // *Arch Psychiat Nervenkr.* – 1938. – V. 109. – P. 1–30.
- Jung T.– P., Makeig S., Humphries C., Lee T.W., McKeown M.J., Iragui V., Sejnowski T.J. Removing electroencephalographic artifacts by blind source separation. // *Psychophysiology.* – 2000a. – V. 37. – P. 163–178.
- Jung T.– P., Makeig S., Westerfield M., Townsend J., Courchesne E., Sejnowski T.J. Analysis and visualization of single– trial event– related potentials. // *Human Brain Mapping.* – 2001. – V. 14. – P. 166–185.
- Jung T.– P., Makeig S., Westerfield M., Townsend J., Courchesne E., Sejnowski T.J. Removal of eye activity artifacts from visual event– related potentials in normal and clinical subjects. // *Clin. Neurophysiol.* – 2000b. – V. 11. – P. – 1754–1758.
- Jurkiewicz M.T., Gaetz W.C., Bostan A.C., Cheyne D. Post– movement beta rebound is generated in motor cortex: evidence from neuromagnetic recordings. // *Neuroimage.* – 2006. – V. 32. – P. 1281–1289.
- Kachenoura A., Albera L., Senhadji L., Comon P. ICA: a potential tool for BCI systems. // *IEEE Signal Process. Mag.* – 2008. – V. 25. – P. 57–68.

- Kadobayashi I., Toyoshima A. Effects of attention on auditory evoked middle latency potentials. // *Folia Psychiatr. Neurol. Jpn.* – 1984. – V. 38. – P. 459–563.
- Kahana M.J., Seelig D., Madsen J.R. Theta returns. // *Neurobiology.* – 2001. – V. 11. – P. 739–744.
- Kahana M.J., Sekuler R., Caplan J.B., Kirschen M., Madsen J.R. Human theta oscillations exhibit task dependence during virtual maze navigation. // *Nature.* – 1999. – V. 399. – P. 781–784.
- Kaiser D.A. Basic Principles of Quantitative EEG. // *J. Adult Develop.* – 2005. – V. 12. – P. 99–104.
- Kaiser J., Buhler M., Lutzenberger W. Magnetoencephalographic gamma– band responses to illusory triangles in humans. // *Neuroimage.* – 2004. – V. 23. – P. 551–560.
- Kaiser J., Hertrich I., Ackermann H., Mathiak K., Lutzenberger W. Hearing lips: gamma– band activity during audiovisual speech perception. // *Cereb. Cortex.* – 2005. – V. 15. – P. 646–653.
- Kalcher J., Pfurtscheller G. Discrimination between phase– locked and nonphase– locked event– related EEG activity. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1995. – V. 94. – P. 381–384.
- Kappenman E.S., Luck S.J. ERP Components: The Ups and Downs of Brainwave Recordings // *The Oxford handbook of event– related potential components.* / Luck S.J., Kappenman E.S. eds. – Oxford: Oxford University Press, 2012. – P. 3–30.
- Kandel E., Schwartz J., Jessell T. (Eds.) *Principles of neural science*, 4th eds. – New York: McGraw– Hill, 2000. – 1414 p.
- Karayanidis F., Coltheart M., Michie P.T., Murphy K. Electrophysiological correlates of anticipatory and poststimulus components of task switching. // *Psychophysiology.* – 2003. – V. 40. – P. 329–348.
- Karayanidis F., Mansfield E.L., Galloway K.L., Smith J.L., Provost A., Heathcote A. Anticipatory reconfiguration elicited by fully and partially informative cues that validly predict a switch in task. // *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* – 2009. – V. 9. – P. 202–215.

- Karrasch M., Krause C.M., Laine M., Lang A.H., Lehto M. Event-related desynchronization and synchronization during an auditory lexical matching task. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1998. – V. 107. – P. 112–121.
- Karvanen J., Koivunen V. Blind separation methods based on Pearson system and its extensions. // *Signal Process.* – 2002. – V. 82. – P. 663–673.
- Kasai T., Morotomi T. Event-related brain potentials during selective attention to depth and form in global stereopsis. // *Vision Res.* – 2001. – V. 41. – P. 1379–1388.
- Katayama J., Polich J. Auditory and visual P300 topography from a 3-stimulus paradigm. // *Clin. Neurophysiol.* – 1999. – V. 110. – P. 463–468.
- Katayama J., Polich J. P300 from one-, two-, and three-stimulus auditory paradigms. // *Int. J. Psychophysiol.* – 1996. – V. 23. – P. 33–40.
- Katayama J., Polich J. Stimulus context determines P3a and P3b. // *Psychophysiology.* – 1998. – V. 35. – P. 23–33.
- Katayama S., Hori, Y., Inokuchi S., Hirata T., Hayashi Y. Electroencephalographic changes during piano playing and related mental tasks. *Acta Med. Okayama.* – 1992. – V. 46. – P. 23–29.
- Kawaguchi Y., Kubota Y. GABAergic cell subtypes and their synaptic connections in rat frontal cortex. // *Cereb Cortex.* – 1997. – V. 7. – P. 476–486.
- Kay L.M. Two species of gamma oscillations in the olfactory bulb: dependence on behavioral state and synaptic interactions. // *J. Integr. Neurosci.* – 2003. – V. 2. – P. 31–44.
- Kaiser J., Birbaumer N., Lutzenberger W. Event-related beta desynchronization indicates timing of response selection in a delayed-response paradigm in humans. // *Neurosci. Lett.* – 2001. – V. 312. – P. 149–152.
- Katzner S., Nauhaus I., Benucci A., Bonin V., Ringach D.L., Carandini M. Local origin of field potentials in visual cortex. // *Neuron.* – 2009. – V. 61. – P. 35–41.
- Kayser J., Tenke C.E. In search of the rosetta stone for scalp EEG: Converging on reference-free techniques. // *Clin. Neurophysiol.* – 2010. – V. 121. – P. 1973–1975.
- Kayser J., Tenke C.E. Principal components analysis of Laplacian waveforms as a generic method for identifying ERP generator patterns: I. Evaluation with auditory oddball tasks. // *Clin. Neurophysiol.* – 2006a. – V. 117. – P. 348–368.

- Kayser J., Tenke C.E. Principal components analysis of Laplacian waveforms as a generic method for identifying ERP generator patterns: II. Adequacy of low-density estimates. // *Clin. Neurophysiol.* – 2006b. – V. 117. – P. 369–380.
- Kayser J., Tenke C.E., Kroppmann C.J., Alschuler D.M., Fekri S., Ben-David S., Corcoran C.M. Bruder G.E. Auditory event-related potentials and alpha oscillations in the psychosis prodrome: Neuronal generator patterns during a novelty oddball task. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2014. – V. 91. – P. 104–120.
- Kaziianka H., Pilz J. A corrected criterion for selecting the optimum number of principal components. // *Austrian J. Stat.* – 2009. – V. 38. – P. 135–150.
- Keil A., Muller M.M., Ray W.J., Gruber T., Elbert T. Human gamma band activity and perception of a Gestalt. // *J. Neurosci.* – 1999. – V. 19. – P. 7152–7161.
- Kellenbach M.L., Wijers A.A., Mulder G. Visual semantic features are activated during the processing of concrete words: Event-related potential evidence for perceptual semantic priming. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2000. – V. 10. – P. 67–75.
- Keller I., Madler C., Schwender D., Poppel E. Analysis of oscillatory components in perioperative AEP-recordings: A nonparametric procedure for frequency measurement. // *Clin. Electroencephalogr.* – 1990. – V. 21. – P. 88–92.
- Kelly S.D., Kravitz C., Hopkins M. Neural correlates of bimodal speech and gesture comprehension. // *Brain Lang.* – 2004. – V. 89. – P. 243–260.
- Kelly S.P., Gomez-Ramirez M., Foxe J.J. Spatial attention modulates initial afferent activity in human primary visual cortex. // *Cereb. Cortex.* – 2008. – V. 18. – P. 2629–2636.
- Kelso J.A., Fuchs A. Self-organizing dynamics of the human brain: Critical instabilities and Sil'nikov chaos. // *Chaos.* – 1995. – V. 5. – P. 64–69.
- Kenemans J.L., Kok A., Smulders F.T. Event-related potentials to conjunctions of spatial frequency and orientation as a function of stimulus parameters and response requirements. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1993. – V. 88. – P. 51–63.
- Kenemans J.L., Lijffijt M., Camfferman G., Verbaten M.N. Split-second sequential selective activation in human secondary visual cortex. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2002. – V. 14. – P. 48–61.

- Khan O.I., Farooq F., Akram F., Choi M.T., Han S.M., Kim T.S. Robust extraction of P300 using constrained ICA for BCI applications. // *Med. Biol. Eng. Comput.* – 2012. – V. 50. – P. 231–241.
- Khan O.I., Kim S.H., Rasheed T., Khan A., Kim T.S. Extraction of P300 using constrained independent component analysis. // *Conf. Proc. IEEE Eng. Med. Biol. Soc.* – 2009. – P. 4031–4034.
- Kiebel S., Daunizeau J., Phillips C., Friston K. Variational Bayesian inversion of the equivalent current dipole model in EEG/MEG. // *Neuroimage.* – 2008. – V. 39. – P. 728–741.
- Kiefer M. Perceptual, and semantic sources of category– specific effects in object categorization: event– related potentials during picture and word categorization. // *Mem. Cognit.* – 2001. – V. 29. – P. 100–116.
- Kiefer M. The N400 is modulated by unconsciously perceived masked words: Further evidence for an automatic spreading activation account of N400 priming effects. // *Brain Res.Cogn. Brain Res.* – 2002. – V. 13. – P. 27–39.
- Kiefer M., Pulvermüller F. Conceptual representations in mind and brain: theoretical developments, current evidence and future directions. // *Cortex.* – 2012. – V. 48. – P. 805–825.
- Kieffaber P.D., Hetrick W.P. Event– related potential correlates of task switching and switch costs. // *Psychophysiology.* – 2005. – V. 42. – P. 56–71.
- Kiehl K.A., Laurens K.R., Duty T.L., Forster B.B., Liddle P.F. Neural sources involved in auditory target detection and novelty processing: an event– related fMRI study. // *Psychophysiology.* – 2001. – V. 38. – P. 133–142.
- Kilner J.M., Baker S.N., Salenius S., Jousmaki V., Hari R., Lemon R.N. Task– dependent modulation of 15–30 Hz coherence between rectified EMGs from human hand and forearm muscles. // *J. Physiol.* – 1999. – V. 516. – P. 559–570.
- Kimura M. Visual mismatch negativity and unintentional temporal– context– based prediction in vision. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2012. – V. 83. – P. 144–155.
- Kimura M., Katayama J., Murohashi H. An ERP study of visual change detection: effects of magnitude of spatial frequency changes on the change– related posterior positivity. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2006a. – V. 62. – P. 14–23.

- Kimura M., Katayama J., Murohashi H. Attention switching function of memory– comparison– based change detection system in the visual modality. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2008a. – V. 67. – P. 101–113.
- Kimura M., Katayama J., Murohashi H. Effects of feature and spatial attention on visual change detection. // *Neuroreport.* – 2008b. – V. 19. – P. 389–392.
- Kimura M., Katayama J., Murohashi H. Involvement of memory– comparison– based change detection in visual distraction. // *Psychophysiology.* – 2008c. – V. 45. – P. 445–457.
- Kimura M., Katayama J., Murohashi H. Independent processing of visual stimulus changes in ventral and dorsal stream features indexed by an early positive difference in event– related brain potentials. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2006b. – V. 59. – P. 141–150.
- Kimura M., Katayama J., Murohashi H. Positive difference in ERPs reflects independent processing of visual changes. – *Psychophysiology.* – 2005. – V. 42. – P. 369–379.
- Kimura M., Katayama J., Ohira H., Schröger E. Visual mismatch negativity: new evidence from the equiprobable paradigm. // *Psychophysiology.* – 2009. – V. 46. – P. 402–409.
- Kimura M., Ohira H., Schröger E. Localizing sensory and cognitive systems for pre– attentive visual deviance detection: an sLORETA analysis of the data of Kimura et al. (2009). // *Neurosci. Lett.* – 2010a. – V. 485. – P. 198–203.
- Kimura M., Schröger E., Czigler I. Visual mismatch negativity and its importance in visual cognitive sciences. // *Neuroreport.* – 2011. – V. 22. – P. 669–673.
- Kimura M., Widmann A., Schröger E. Human visual system automatically represents large– scale sequential regularities. // *Brain Res.* – 2010b. – V. 1317. – P. 165–179.
- Kimura M., Widmann A., Schröger E. Top– down attention affects sequential regularity representation in the human visual system. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2010c. – V. 77. – P. 126–134.
- King C., Recce M., O’Keefe, J. The rhythmicity of cells of the medial septum/diagonal band of Broca in the freely moving rat: relationships with behaviour and hippocampal theta. // *Eur. J. Neurosci.* – 1998. – V. 10. – P. 464–477.

- Kinouchi Y., Oki H., Okada J., Shichijo F., Matsumoto K. Artificial neural networks for source localization in the human brain. // *Brain Topogr.* – 1991. – V. 4. – P. 3–21.
- Kirchner W. K. Age differences in short– term retention of rapidly changing information. // *Journal of Experimental Psychology.* – 1958. – V. 55. – P. 352–358
- Kirino E., Belger A., Goldman– Rakic P., McCarthy G. Prefrontal activation evoked by infrequent target and novel stimuli in a visual target detection task: an eventrelated functional magnetic resonance imaging study. // *J. Neurosci.* – 2000. – V. 20. – P. 6612–6618.
- Kirk I.J., McNaughton N. Supramammillary cell firing and hippocampal rhythmical slow activity. // *Neuroreport.* – 1991. – V. 2. – P. 723–725.
- Kiss I., Dashieff R.M., Lordeon P. A parieto– occipital generator for P300: Evidence from human intracranial recordings. // *Int. J. Neurosci.* – 1989. – V. 49. – P. 133–139.
- Kiss M, Driver J, Eimer M. Reward priority of visual target singletons modulates event– related potential signatures of attentional selection. // *Psychol. Sci.* – 2009. – V. 20. – P. 245–251.
- Kiss M., Eimer M. Faster target selection in preview visual search depends on luminance onsets: behavioral and electrophysiological evidence. // *Atten. Percept. Psychophys.* – 2011. – V. 73. – P. 1637–1642.
- Kiss M., van Velzen J., Eimer M. The N2pc component and its links to attention shifts and spatially selective visual processing. // *Psychophysiology.* – 2008. – V. 45. – P. 240–249.
- Kisvarday Z.F., Beaulieu C., Eysel U.T. Network of GABAergic large basket cells in cat visual cortex (area 18): implication for lateral disinhibition. // *J. Comp. Neurol.* – 1993. – V. 327. – P. 398–415.
- Klaver P., Talsma D., Wijers A.A., Heinze H.– J., Mulder G. An event– related brain potential correlate of visual short– term memory. // *Neuroreport.* – 1999. – V. 10. – P. 2001–2005.
- Klein C., Feige B. An independent components analysis (ICA) approach to the study of developmental differences in the saccadic contingent negative variation. // *Biol. Psychol.* – 2005. – V. 70. – P. 105–114.

- Klimesch W. Alpha– band oscillations, attention, and controlled access to stored information. // *Trends Cogn. Sci.* – 2012. – V. 16. – P. 606–617.
- Klimesch W. EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis. // *Brain Research Reviews.* – 1999. – V. 29. – P. 169–195.
- Klimesch W. EEG– alpha rhythms and memory processes. // *Int. J. Psychophysiol.* – 1997. – V. 26. – P. 319–340.
- Klimesch W. Evoked alpha and early access to the knowledge system: the P1 inhibition timing hypothesis. // *Brain Res.* – 2011. – V. 1408. – P. 52–71.
- Klimesch W., Doppelmayr M., Russegger H., Pachinger T. Theta band power in the human scalp EEG and the encoding of new information. // *NeuroReport.* – 1996. – V. 7. – P. 1235–1240.
- Klimesch W., Doppelmayr M., Schwaiger J., Auinger P., Winkler T. ‘Paradoxical’ alpha synchronization in a memory task. // *Cogn. Brain Res.* – 1999. – V. 7. – P. 493–501.
- Klimesch W., Doppelmayr M., Schimke H., Ripper B. Theta synchronization and alpha desynchronization in a memory task. // *Psychophysiol.* – 1997. – V. 34. – P. 169–176.
- Klimesch W., Doppelmayr M., Stadler W., Pollhuber D., Sauseng P., Rohm D. Episodic retrieval is reflected by a process specific increase in human electroencephalographic theta activity. // *Neurosci. Lett.* – 2001a. – V. 302. – P. 49–52.
- Klimesch W., Doppelmayr M., Yonelinas A., Kroll N.E.A., Lazzara M., Rohm D., Gruber W. Theta synchronization during episodic retrieval: neural correlates of conscious awareness. // *Cogn. Brain Res.* – 2001b. – V. 12. – P. 33–38.
- Klimesch W., Fellingner R., Freunberger R. Alpha oscillations and early stages of visual encoding. // *Front. Psychol.* – 2011. – V. 2. – A. 118.
- Klimesch W., Hanslmayr S., Sauseng P., Gruber W., Brozinsky C.J., Kroll N.E.A., Yonelinas A.P., Doppelmayr M. Oscillatory EEG correlates of episodic trace decay. // *Cereb. Cortex.* – 2006. – V. 16. – P. 280–290.

- Klimesch W., Russegger H., Doppelmayr M., Pachinger T. A method for the calculation of induced band power: implications for the significance of brain oscillations. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1998. – V. 108. – P. 123–130.
- Klimesch W., Sauseng P., Hanslmayr S. EEG alpha oscillations: the inhibition– timing hypothesis. // *Brain Res. Rev.* – 2007. – V. 53. – P. 63–88.
- Klimesch W., Schack B., Schabus M., Doppelmayr M., Gruber W., Sauseng, P. Phase– locked alpha and theta oscillations generate the P1– N1 complex and are related to memory performance. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2004. – V. 19. – P. 302–316.
- Klimesch W., Schimke H., Schwaiger J. Episodic and semantic memory: an analysis in the EEG theta and alpha band. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1994. – V. 91. – P. 428–441.
- Klorman R., Ryan R.M. Heart rate, contingent negative variation, and evoked potentials during anticipation of affective stimulation. // *Psychophysiology.* – 1980. – V. 17. – P. 513–523.
- Klostermann F., Nikulin V.V., Kuhn A.A., Marzinzik F., Wahl M., Pogosyan A., Kupsch A., Schneider G.H., Brown P., Curio G. Task related differential dynamics of EEG alpha– and beta– band synchronization in cortico– basal motor structures. // *Eur. J. Neurosci.* – 2007. – V. 25. – P. 1604–1615.
- Knight R.T. Contribution of human hippocampal region to novelty detection. // *Nature.* – 1996. – V. 383. – P. 256–259.
- Knight R.T. Decreased response to novel stimuli after prefrontal lesions in man. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1984. – V. 59. – P. 9–20.
- Knight R.T., Grabowecky M., Scabini D. Role of human prefrontal cortex in attention control. // *Adv. Neurol.* – 1995. – V. 66. – P. 21–34.
- Knight R.T., Hillyard S.A., Woods D.L., Neville H.J. The effects of frontal and temporal– parietal lesions on the auditory evoked potential in man. // *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* – 1980. – V. 50. – P. 112–124.
- Knight R.T., Hillyard S.A., Woods D.L., Neville H.J. The effects of frontal cortex lesions on event– related potentials during auditory selective attention. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1981. – V. 52. – P. 571–582.

- Knight R.T., Scabini D. Anatomic bases of event-related potentials and their relationship to novelty detection in human. // *J. Clin. Neurophysiol.* – 1998. – V. 15. – P. 3–13.
- Knight R.T., Scabini D., Woods D., Clayworth C. Contributions of temporal parietal junction to the human auditory P3. // *Brain Res.* – 1989. – V. 502. – P. 109–116.
- Knösche T., Praamstra P., Stegeman D., Peters M. Linear estimation discriminates midline sources and a motor cortex contribution to the readiness potential. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1996. – V. 99. – P. 183–190.
- Knuth K.H., Shah A.S., Truccolo W.A., Ding M., Bressler S.L., Schroeder C.E. Differentially variable component analysis: Identifying multiple evoked components using trial-to-trial variability. // *J Neurophysiol.* – 2006. – V. 95. – P. 3257–3276.
- Kobayashi K., Akiyama T., Nakahori T., Yoshinaga H., Gotman J. Systematic source estimation of spikes by a combination of independent component analysis and RAP-MUSIC. I: Principles and simulation study. // *Clin. Neurophysiol.* – 2002a. – V. 113. – P. 713–724.
- Kobayashi K., Akiyama T., Nakahori T., Yoshinaga H., Gotman J. Systematic source estimation of spikes by a combination of independent component analysis and RAP-MUSIC. II: Preliminary clinical application. // *Clin. Neurophysiol.* – 2002b. – V. 113. – P. 725–734
- Koch S.P., Werner P., Steinbrink J., Fries P., Obrig H. Stimulus-induced and state-dependent sustained gamma activity is tightly coupled to the hemodynamic response in humans. // *J. Neurosci.* – 2009. – V. 29. – P. 13962–13970.
- Kocsis B., Bragin A., Buzsaki G. Interdependence of multiple theta generators in the hippocampus: a partial coherence analysis. // *J. Neurosci.* – 1999. – V. 19. – P. 6200–6212.
- Kocsis B., Vertes R.P. Phase relations of rhythmic neuronal firing in the supramammillary nucleus and mammillary body to the hippocampal theta activity in urethane anesthetized rats. // *Hippocampus.* – 1997. – V. 7. – P. 204–214.
- Koehler S., Lauer P., Schreppel T., Jacob C., Heine M., Boreatti-Hümmer A., Fallgatter A.J., Herrmann M.J. Increased EEG power density in alpha and theta bands in adult ADHD patients. // *J. Neural Transm.* – 2009. – V. 116. – P. 97–104.

- Koelewijn T., van Schie H.T., Bekkering H., Oostenveld R., Jensen O. Motor– cortical beta oscillations are modulated by correctness of observed action. // *Neuroimage*. – 2008. – V. 40. – P. 767–775.
- Kok A. Effects of degradation of visual stimulation on components of the event– related potential (ERP) in go/nogo reaction tasks. // *Biol. Psychol.* – 1986. – V. 23. – P. 21–38.
- Kok A. On the utility of P3 amplitude as a measure of processing capacity. // *Psychophysiology*. – 2001. – V. 38. – P. 557–577.
- Kok A., Ramautar J.R., De Rooter M.B., Band G.H., Ridderinkhof K.R. ERP components associated with successful and unsuccessful stopping in a stop– signal task. // *Psychophysiology*. – 2004. – V. 41. – P. 9–20.
- Kolda T.G., Bader B.W. Tensor decompositions and applications. // *SIAM Review*. – 2009. – V. 51. – P. 455–500.
- Koldovský Z., Tichavský P., Oja E. Efficient variant of algorithm FastICA for independent component analysis attaining the cramer– rao lower bound. // *IEEE Trans. Neural Net.* – 2006. – V. 17. – P. 1265–1277.
- Kolenda T., Hansen L.K., Larsen J. Signal detection using ICA: Application to chat room topic spotting // *Third International Conference on Independent Component Analysis and Blind Source Separation*. – 2001. – P. 540–545.
- Koles Z.J. Trends in EEG source localization. *Electroencephalogr. // Clin. Neurophysiol.* – 1998. – V. 106. – P. 127–137.
- Kong J., Wang Y.P., Zhang W., Wang H.J., Wei H., Shang H., Yang X., Zhuang D. Event– related brain potentials elicited by a number discrimination task. // *Neuroreport*. – 2000. – V. 11. – P. 1195–1197.
- Konno Y., Cao J., Arai T., Takeda T. Visualization of brain activities of single– trial and averaged multiple– trials MEG data. // *IEICE Trans. on Fundamentals*. – 2003. – V. E86– A. – P. 2294–2302.
- Konopacki J., MacIver M.B., Bland B.H., Roth S.H. Theta in hippocampal slices: relation to synaptic responses of dentate neurons. // *Brain Res. Bull.* – 1987. – V. 18. – P. 25–27.

- Kopell N., Ermentrout G.B. Mechanisms of phase– locking and frequency control in pairs of coupled neural oscillators. // Handbook on Dynamical Systems. / Fielder B. eds. –New York: Elsevier, 2002. – P. 3–54.
- Kopell N., Traub R.D., Whittington M.A. Modeling Rhythms: from Physiology to Function. // Rhythms of the Neocortex: Where Do They Come From and What Are They Good For? / Kopell N. Eds. – 2009. – P. 57–64.
- Kopp B., Lange F. Electrophysiological indicators of surprise and entropy in dynamic task– switching environments. // Front. Hum. Neurosci. – 2013. – V. 7. – A. 300.
- Kopp B., Mattler U., Goertz R., Rist, F. N2, P3 and the lateralized readiness potential in a nogo task involving selective response priming. // Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. – 1996a. – V. 99. – P. 19–27.
- Kopp B., Rist F., Mattler U. N200 in the flanker task as a neurobehavioral tool for investigating executive control. // Psychophysiology. – 1996b. – V. 33. – P. 282–294.
- Kopriva I., Wasyliwskyj W. Estimating number of sub– gaussian emitters in a narrowband DOA estimation problem by using independent component analysis. // Antennas and Propagation Society International Symposium, 2005 IEEE (Volume: 4B). – 2005. – P. 97–100.
- Kornhuber H.H., Deecke L. Hirnpotentialänderungen bei Willkürbewegungen und passiven Bewegungen des Menschen: Bereitschaftspotential und reafferente Potentiale. // Pflugers Arch. Gesamte Physiol. Menschen Tiere. – 1965. – V. 284. – P. 1–17
- Kornhuber H.H., Deecke L. Hirnpotentialänderungen beim Menschen vor und nach Willkürbewegungen, dargestellt mit Magnetbandspeicherung und Rückwärtsanalyse. // Pflugers Arch. Gesamte Physiol. Menschen Tiere. – 1964. – V. 281. – P. 52.
- Koshino Y., Niedermeyer E. Enhancement of rolandic mu– rhythm by pattern vision. // Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. – 1975. – V. 38. – P. 535–538.
- Kotani Y., Aihara Y. The effect of stimulus discriminability on stimulus– preceding negativities prior to instructive and feedback stimuli. // Biol. Psychol. – 1999. – V. 50. – P. 1–18.

- Kotani Y., Kishida S., Hiraku S., Suda K., Ishii M., Aihara Y. Effects of information and reward on stimulus– preceding negativity prior to feedback stimuli. // *Psychophysiology*. – 2003. – V. 40. – P. 818–826.
- Kotani Y., Ohgami Y., Kuramoto Y., Tsukamoto T., Inoue Y., Aihara Y. The role of the right anterior insular cortex in the right hemisphere preponderance of stimulus– preceding negativity (SPN): An fMRI study. // *Neurosci. Lett.* – 2009. – V. 450. – P. 75–79.
- Kotchoubey B.I., Jordan J.S., Grozinger B., Westphal K.P., Kornhuber H.H. Event– related brain potentials in a variedset memory search task: A reconsideration. // *Psychophysiology*. – 1996. – V. 33. – P. 530–540.
- Kounios J. Holcomb P.J. Concreteness effects in semantic processing: ERP evidence supporting dual– coding theory. // *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* – 1994. – V. 20. – P. 804–823.
- Kovacs G., Zimmer M., Banko E., Harza I., Antal A., Vidnyanszky Z. Electrophysiological correlates of visual adaptation to faces and body parts in humans. // *Cereb. Cortex*. – 2006. – V. 16. – P. 742–753.
- Kramer A.F., Strayer D.L., Buckley J. Task versus component consistency in the development of automatic processing: A psychophysiological assessment. // *Psychophysiology*. – 1991. – V. 28. – P. 425–437.
- Kramer A.F., Wickens C.D., Donchin E. Processing of stimulus properties: evidence for dual– task integrality. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 1985. – V. 11. – P. 393–408.
- Kramer M.A., Roopun A., Carracedo L.M., Traub R.D., Whittington M.A., Kopell N.J. Rhythm Generation through Period Concatenation in Rat Somatosensory Cortex. // *PLoS Comput. Biol.* – 2008. – V. 4. – № 9. – e1000169.
- Kramer U.M., Solbakk A.K., Funderud I., Lovstad M., Endestad T., Knight R.T. The role of the lateral prefrontal cortex in inhibitory motor control. // *Cortex*. – 2013. – V. 49. – P. 837–849.
- Kramis R., Vanderwolf C.H., Bland B.H. Two types of hippocampal rhythmical slow activity in both the rabbit and the rat: relations to behavior and effects of atropine, diethyl ether, urethane, and pentobarbital. // *Exp Neurol*. – 1975. – V. 49. – P. 58–85.

- Krancioch C., Debener S., Maye A., Engel A.K. Temporal dynamics of access to consciousness in the attentional blink. // *Neuroimage*. – 2007. – V. 37. – P. 947–955.
- Krancioch C., Mathews S., Dean P.J, Sterr A. On the equivalence of executed and imagined movements: evidence from lateralized motor and nonmotor potentials. // *Hum. Brain Mapp*. – 2009. – V. 30. – P. 3275–3286.
- Krause C.M. Cognition- and memory- related ERD/ERS responses in the auditory stimulus modality. // *Prog. Brain Res*. – 2006. – V. 159. – P. 197–207.
- Krause C.M., Astrom T., Karrasch M., Laine M., Sillanmaki L. Cortical activation related to auditory semantic matching of concrete versus abstract words. // *Clin. Neurophysiol*. – 1999. – V. 110. – P. 1371–1377.
- Krause C.M., Grönholm P., Leinonen A., Laine M., Säkkinen A.L., Söderholm C. Modality matters: the effects of stimulus modality on the 4- to 30- Hz brain electric oscillations during a lexical decision task. // *Brain Res*. – 2006. – V. 1110. – P. 182–192.
- Krause C.M., Lang H.A., Laine M., Helle S.I., Kuusisto M.J., Porn B. Event- related desynchronization evoked by auditory stimuli. // *Brain Topogr*. – 1994. – V. 7. – P. 107–112.
- Krause C.M., Lang H., Laine M., Kuusisto M., Porn B. Cortical processing of vowels and tones as measured by event- related desynchronization. // *Brain Topogr*. – 1995. – V. 8. – P. 47–56.
- Krause C.M., Lang A.H., Laine M., Kuusisto M., Porn, B. Event- related EEG desynchronization and synchronization during an auditory memory task. *Electroencephalogr*. // *Clin. Neurophysiol*. – 1996. – V. 98. – P. 319–326.
- Krause C.M., Porn B., Lang A.H., Laine M. Relative alpha desynchronization and synchronization during speech perception. // *Cogn. Brain Res*. – 1997. – V. 5. – P. 295–299.
- Krause C.M., Salminen P.A., Sillanmaki L., Holopainen I.E. Event- related desynchronization and synchronization during a memory task in children. // *Clin. Neurophysiol*. – 2001. – V. 112. – P. 2233–2240.
- Krause C.M., Sillanmaki L., Haggqvist A., Heino R. Test- retest consistency of the event- related desynchronization/event- related synchronization of the 4–6, 6–8, 8–

- 10 and 10–12 Hz frequency bands during a memory task. // *Clin. Neurophysiol.* – 2001. – V. 112. – P. 750–757.
- Krause C.M., Sillanmaki, L., Koivisto M., Saarela C., Haggqvist A., Laine M., Hamalainen H. The effects of memory load on event-related EEG desynchronization and synchronization. // *Clin. Neurophysiol.* – 2000. – V. 111. – P. 2071–2078.
- Kray J, Eppinger B., Mecklinger A. Age differences in attentional control: an event-related potential approach. // *Psychophysiology.* – 2005. – V. 42. – P. 407–416.
- Kreiman G., Hung C.P., Kraskov A., Quiroga R.Q., Poggio T., DiCarlo J.J. Object selectivity of local field potentials and spikes in the macaque inferior temporal cortex // *Neuron.* – 2006. – V. 49. – P. 433–445.
- Krishnaveni V., Jayaraman S., Kumar P., Shivakumar K., Ramadoss K. Comparison of independent component analysis algorithms for removal of ocular artifacts from electroencephalogram. // *Measurement Science Review.* – 2005. – V. 5. – P. 67–79.
- Kristeva R., Cheyne D., Deecke L. Neuromagnetic fields accompanying unilateral and bilateral voluntary movements: Topography and analysis of cortical sources. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1991. – V. 81. – P. 284–298.
- Kroonenberg P.M. Applied multiway data analysis. – New York: John Wiley & Sons, 2008. – 608 p.
- Kropotov J.D., Alho K., Naatanen R., Ponomarev V.A., Kropotova O.V., Anichkov A.D., Necheaev V.B. Human auditory-cortex mechanisms of preattentive sound discrimination. // *Neurosci. Lett.* – 2000. – V. 280. – P. 87–90.
- Kropotov J.D., Ponomarev V.A. Subcortical neuronal correlates of component P300 in man. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1991. – V. 78. – P. 40–49.
- Kubota Y., Sato W., Toichi M., Murai T., Okada T., Hayashi A., Sengoku A. Frontal midline theta rhythm is correlated with cardiac autonomic activities during the performance of an attention demanding meditation procedure. // *Cogn. Brain Res.* – 2001. – V. 11. – P. 281–287.
- Kujala J., Vartiainen J., Laaksonen H., Salmelin R. Neural interactions at the core of phonological and semantic priming of written words. // *Cereb. Cortex.* – 2012. – V. 22. – P. 2305–2312.

- Kunieda T., Ikeda A., Ohara S., Matsumoto R., Taki W., Hashimoto N., Baba K., Ioue Y., Mihara T., Yagi K., Shibasaki H. Role of lateral non– primary motor cortex in humans as revealed by epicortical recording of Bereitschaftspotentials. // *Exp. Brain Res.* – 2004. – V. 156. – P. 135–148.
- Kunieda T., Ikeda A., Ohara S., Yazawa S., Nagamine T., Taki W., Hashimoto N., Shibasaki H. Different activation of pre– supplementary motor area, supplementary motor area proper, and primary sensorimotor area, depending on the movement repetition rate in humans. // *Exp. Brain Res.* – 2000. – V. 135. – P. 163–172.
- Kuperberg G.R. Neural mechanisms of language comprehension: challenges to syntax. // *Brain Res.* – 2007. – V. 1146. – P. 23–49.
- Kutas M. In the company of other words: electrophysiological evidence for single– word and sentence context effects. // *Lang. Cogn. Process.* – 1993. – V. 8. – P. 533–572.
- Kutas M., Federmeier K.D. Electrophysiology reveals semantic memory use in language comprehension. // *Trends Cogn. Sci.* – 2000. – V. 4. – P. 463–470.
- Kutas M., Federmeier K.D. N400. // *Scholarpedia.* – 2009. – V. 4. – № 10. – P. 7790.
- Kutas M, Federmeier KD. Thirty years and counting: finding meaning in the N400 component of the event– related brain potential (ERP). // *Annu. Rev. Psychol.* – 2011. – V. 62. – P. 621–647.
- Kutas M., Hillyard S.A. Brain potentials reflect word expectancy and semantic association during reading. // *Nature.* – 1984. – V. 307. – P. 161–163.
- Kutas M., Hillyard S.A. Event– related brain potentials to semantically inappropriate and surprisingly large words. // *Biol. Psychol.* – 1980a. – V. 11. – P. 99–116.
- Kutas M., Hillyard S.A. Reading between the lines: Event– related brain potentials during natural speech processing. // *Brain Lang.* – 1980b. – V. 11. – P. 354–373.
- Kutas M., Hillyard S.A. Reading senseless sentences: Brain potentials reflect semantic incongruity. // *Science.* – 1980c. – V. 207. – P. 203–205.
- Kutas M., Hillyard S.A. The lateral distribution of event– related potentials during sentence processing. // *Neuropsychologia.* – 1982. – V. 20. – P. 579–590.
- Kutas M., McCarthy G., Donchin E. Augmenting mental chronometry: The P300 as a measure of stimulus evaluation. // *Science.* – 1977. – V. 197. – P. 792–795.

- Kutas M., Neville H.J., Holcomb P.J. A preliminary comparison of the N400 response to semantic anomalies during reading, listening, and signing. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1987. – Suppl. 39. – P. 325–330.
- Kutas M., Van Petten C. Event– related brain potential studies of language. // *Advances in Psychophysiology* / Ackles P.K., Jennings J.R., Coles M.G.H. eds. – Greenwich, CT: JAI Press Inc., 1988. – P. 139–187.
- Kutas M, Van Petten C. Psycholinguistics electrified: event– related brain potential investigations. // *Handbook of Psycholinguistics.* // Gernsbacher M.A. eds. – San Diego, CA: Academic Press, 1994. – P. 83–143.
- Laarne P., Hyttinen J., Dodel S., Malmivuo J., Eskola H. Accuracy of two dipolar inverse algorithms applying reciprocity for forward calculation. // *Comput. Biomed. Res.* – 2000a. – V. 33. – P. 172–185.
- Laarne P., Hyttinen J., Suihko V., Malmivuo J. Validation of a detailed computer model for the electric fields in the brain. // *J. Med. Eng. Technol.* – 1995. – V. 19. – P. 84–87.
- Laarne P.H., Tenhunen– Eskelinen M.L., Eskola H.J. Effect of EEG electrodes density on dipole localization accuracy using two realistically shaped skull resistivity models. // *Brain Topogr.* – 2000b. – V. 12. – P. 249–254.
- Lachaux J.P., George N., Tallon– Baudry C., Martinerie J., Hugueville L., Minotti L., Kahane P., Renault B. The many faces of the gamma band response to complex visual stimuli. // *Neuroimage.* – 2005. – V. 25. – P. 491–501.
- Lachaux J.P., Rodriguez E., Martinerie J., Varela F.J. Measuring phase synchrony in brain signals. // *Hum. Brain. Mapp.* – 1999. – V. 8. – P. 194–208.
- Lakatos P., Chen C., O’Connell M., Mills A., Schroeder C. Neuronal oscillations and multisensory interaction in primary auditory cortex. // *Neuron.* – 2007. – V. 53. – P. 279–292.
- Lakatos P., O’Connell M.N., Barczak A., Mills A., Javitt D.C., Schroeder C.E. The leading sense: supramodal control of neurophysiological context by attention. // *Neuron.* – 2009. – V. 64. – P. 419–430.

- Lakatos P., Shah A.S., Knuth K.H., Ulbert I., Karmos G., Schroeder C.E. An oscillatory hierarchy controlling neuronal excitability and stimulus processing in the auditory cortex. // *J. Neurophysiol.* – 2005. – V. 94. – P. 1904–1911.
- Lalo E., Gilbertson T., Doyle L., Di Lazzaro V., Cioni B., Brown P. Phasic increases in cortical beta activity are associated with alterations in sensory processing in the human. // *Exp. Brain. Res.* – 2007. – V. 177. – P. 137–145.
- Lam Y.W., Nelson C.S., Sherman S.M. Mapping of the Functional Interconnections between Reticular Neurons Using Photostimulation. // *J. Neurophysiol.* – 2006. – V. 96. – P. 2593–2600.
- Lamarche M., Louvel J., Buser P., Rektor I. Intracerebral recordings of slow potentials in a contingent negative variation paradigm: in exploration in epileptic patients. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1995. – V. 95. – P. 268–276.
- Landisman C.E., Connors B.W. Long-term modulation of electrical synapses in the mammalian thalamus. // *Science.* – 2005. – V. 310. – P. 1809–1813.
- Landisman C.E., Long M.A., Beierlein M., Deans M.R., Paul D.L., Connors B.W. Electrical synapses in the thalamic reticular nucleus. // *J. Neurosci.* – 2002. – V. 22. – P. 1002–1009.
- Lang W. Surface recordings of the Bereitschaftspotential in normals. // *The Bereitschaftspotential. Movement-related cortical potentials.* / Jahanshahi M, Hallett M eds. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2003. – p. 19–34.
- Lang W., Cheyne D., Kristeva R., Beisteiner R., Lindinger G., Deecke L. Three-dimensional localization of SMA activity preceding voluntary movement. A study of electric and magnetic fields in a patient with infarction of the right supplementary motor area. // *Exp. Brain Res.* – 1991. – V. 87. – P. 688–695.
- Lantz G., Grave de Peralta Menendez R., Gonzalez Andino S., Michel C.M. Noninvasive localization of electromagnetic epileptic activity. II. Demonstration of sublobar accuracy in patients with simultaneous surface and depth recordings. // *Brain Topogr.* – 2001. – V. 14. – P. 139–147.
- Laszlo S., Federmeier K.D. Minding the Ps, queues, and PXQs: Uniformity of semantic processing across multiple stimulus types. // *Psychophysiology.* – 2008. – V. 45. – P. 458–466.

- Lathauwer L. De Algebraic methods after prewhitening. // Handbook of blind source separation: Independent component analysis and applications. / Comon P., Jutten C. eds. – Oxford: Academic Press, 2010. – P. 155–178.
- Lau E.F., Phillips C., Poeppel D. A cortical network for semantics: (de)constructing the N400. // Nat. Rev. Neurosci. – 2008. – V. 9. – P. 920–933.
- Laukka S.J., Jarvilehto T., Alexandrov Y.I., Lindqvist J. Frontal midline theta related to learning in a simulated driving task. // Biol. Psychol. – 1995. – V. 40. – P. 313–320.
- Laurent G. Olfactory network dynamics and the coding of multidimensional signals. // Nat. Rev. Neurosci. – 2002. – V. 3. – P. 884–895.
- Lavric A., Mizon G.A., Monsell S. Neurophysiological signature of effective anticipatory task– set control: a task– switching investigation. // Eur. J. Neurosci. – 2008. – V. 28. – P. 1016–1129.
- Lavric, A., Pizzagalli, D.A., Forstmeier, S. When ‘go’ and ‘nogo’ are equally frequent: ERP components and cortical tomography. // Eur. J. Neurosci. – 2004. – V. 20. – P. 2483–2488.
- Lawson A.L., Liu X., Joseph J., Vagnini V.L., Kelly T.H., Jiang Y. Sensation seeking predicts brain responses in the old– new task: converging multimodal neuroimaging evidence. // Int. J. Psychophysiol. – 2012. – V. 84. – P. 260–269.
- Lawson V.H., Bland B.H. The role of the septohippocampal pathway in the regulation of hippocampal field activity and behavior: analysis by the intraseptal microinfusion of carbachol, atropine, and procaine. // Exp Neurol. – 1993. – V. 120. – P. 132–144.
- Lazzaro I., Gordon E., Whitmon S., Plahn M., Li W., Clarke S., Dosen A., Meares R. Quantified EEG activity in adolescent attention deficit hyperactivity disorder. // Clin. Electroencephalogr. – 1998. – V. 29. – P. 37–42.
- Le J., Gevins A. Method to reduce blur distortion from EEG's using a realistic head model. // IEEE Trans. Biomed. Eng. – 1993. – V. 40. – P. 517–528.
- Leahy R.M., Mosher J.C., Spencer M.E., Huang M.X., Lewine J.D. A study of dipole localization accuracy for MEG and EEG using a human skull phantom. // Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. – 1998. – V. 107. – P. 159–173.

- LeBeau F.E.N., Towers S.K., Traub R.D., Whittington M.A., Buhl E.H. Fast network oscillations induced by potassium transients in the rat hippocampus in vitro. // *J. Physiol.* – 2002. – V. 542. – P. 167–179.
- Lebedev M.A., Wise S.P. Oscillations in the premotor cortex: single– unit activity from awake, behaving monkeys. // *Exp. Brain. Res.* – 2000. – V. 130. – P. 195–215.
- Lee C., Federmeier K.D. To watch, to see, and to differ: An event– related potential study of concreteness effects as a function of word class and lexical ambiguity. // *Brain Lang.* – 2008. – V. 104. – P. 145–158.
- Lee D. Behavioral context and coherent oscillations in the supplementary motor area. // *J. Neurosci.* – 2004. – V. 24. – P. 4453–4459.
- Lee M.G., Chrobak J.J., Sik A., Wiley R.G., Buzsaki G. Hippocampal theta following selective lesion of the septal cholinergic system. // *Neuroscience.* – 1994. – V. 62. – P. 1033–1047.
- Lee T.W., Girolami M., Sejnowski T. Independent component analysis using an extended infomax algorithm for mixed sub– Gaussian and super– Gaussian sources. // *Neural Comput.* – 1999. – V. 11. – P. 609–633.
- Lee W.L., Tan T., Leung Y.H. An improved P300 extraction using ICA– R for P300– BCI speller. // *Conf. Proc. IEEE Eng. Med. Biol. Soc.* – 2013. – P. 7064–7067.
- Lehtela L., Salmelin R., Hari R. Evidence for reactive magnetic 10– Hz rhythm in the human auditory cortex. // *Neurosci. Lett.* – 1997. – V. 222. – P. 111–114.
- Lemieux L., McBride A., Hand J.W. Calculation of electrical potentials on the surface of a realistic head model by finite differences. // *Phys. Med. Biol.* – 1996. – V. 41. – P. 1079–1091.
- Lemm S., Blankertz B., Curio G., Müller K.– R. Spatio– spectral filters for improving the classification of single trial EEG. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 2005. – V. 52. – P. 1541–1548.
- Lemm S., Curio G., Hlushchuk Y., Müller K.R. Enhancing the signal– to– noise ratio of ICA– based extracted ERPs. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 2006. – V. 53. – P. 601–607.
- Leocani L., Toro C., Manganotti P., Zhuang P., Hallett M. Event– related coherence and event– related desynchronization/synchronization in the 10 Hz and 20 Hz EEG

- during self-paced movements. // *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* – 1997. – V. 104. – P. 199–206.
- Leocani L., Toro C., Zhuang P., Gerloff C., Hallett M. Event-related desynchronization in reaction time paradigms: a comparison with event-related potentials and corticospinal excitability. // *Clin. Neurophysiol.* – 2001. – V. 112. – P. 923–930.
- Leopold D., Murayama Y., Logothetis N. Very slow activity fluctuations in monkey visual cortex: implications for functional brain imaging. // *Cereb. Cortex.* – 2003. – V. 13. – P. 422–433.
- Leranth C., Carpi D., Buzsaki G., Kiss J. The entorhino-septo-supramammillary nucleus connection in the rat: morphological basis of a feedback mechanism regulating hippocampal theta rhythm. // *Neuroscience.* – 1999. – V. 88. – P. 701–718.
- Letourneau S.M., Mitchell T.V. Behavioral and ERP measures of holistic face processing in a composite task. // *Brain Cogn.* – 2008. – V. 67. – P. 234–245.
- Leuthold H., Jentzsch I. Distinguishing neural sources of movement preparation and execution – An electrophysiological analysis. // *Biol. Psychol.* – 2002. – V. 60. – P. 173–198.
- Leuthold H., Jentzsch I. Neural correlates of advance movement preparation: A dipole source analysis approach. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2001. – V. 12. – P. 207–224.
- Leuthold H., Jentzsch I. Planning of rapid aiming movements and the contingent negative variation: are movement duration and extent specified independently? // *Psychophysiology.* – 2009. – V. 46. – P. 539–550.
- Leuthold H., Sommer W. Postperceptual effects and P300 latency. // *Psychophysiology.* – 1998. – V. 35. – P. 34–46.
- Leung L.S. Model of gradual phase shift of theta rhythm in the rat. // *J. Neurophysiol.* – 1984. – V. 52. – P. 1051–1065.
- Leung L.S. Nonlinear feedback model of neuronal populations in hippocampal CA1 region. // *J. Neurophysiol.* – 1982. – V. 47. – P. 845–868.
- Leung L.W., Borst J.G. Electrical activity of the cingulate cortex. I. Generating mechanisms and relations to behavior. // *Brain Res.* – 1987. – V. 407. – P. 68–80.

- LeVan P., Urrestarazu E., Gotman J. A system for automatic artifact removal in ictal scalp EEG based on independent component analysis and Bayesian classification. // Clin Neurophysiol. – 2006. – V. 117. – P. 912–927.
- Lewis D., Hashimoto T., Volk D. Cortical inhibitory neurons and schizophrenia. // Nat. Rev. Neurosci. – 2005. – V. 6. – P. 312–324.
- Li K., Sankar R., Arbel Y., Donchin E. Single trial independent component analysis for P300 BCI system. // Conf. Proc. IEEE Eng. Med. Biol. Soc. – 2009. – P. 4035–4038.
- Li L., Xiao L., Chen L. Differences of EEG between eyes– open and eyes– closed states based on autoregressive method. // Journal of Electronic Science and Technology of China. – 2009. – V. 7. – P. 175–179.
- Li X.– L., Zhang X.D. Nonorthogonal joint diagonalization free of degenerate solutions. // IEEE Trans. Signal Process. – 2007. – V. 55. – P. 1803–1814.
- Li Y., Wang L.Q., Hu Y. Localizing P300 generators in high– density event–related potential with fMRI. // Med. Sci. Monit. – 2009. – V. 15. – MT47–53.
- Li Y.O., Adali T., Calhoun V.D.. Estimating the number of independent components for functional magnetic resonance imaging data. // Hum. Brain Mapp. – 2007. – V. 28. – P. 1251–1266.
- Liechti M.D., Valko L., Muller U.C., Dohnert M., Drechsler R., Steinhausen H.– C., Brandeis D. Diagnostic Value of Resting Electroencephalogram in Attention– Deficit/Hyperactivity Disorder Across the Lifespan. // Brain Topogr. – 2013. – V. 26. – P. 135–151.
- Liegeois– Chauvel C., deGraaf J.B., Laguitton V., Chauvel P. Specialization of left auditory cortex for speech perception in man depends on temporal coding. // Cereb. Cortex. – 1999. – V. 9. – P. 484–496.
- Liegeois– Chauvel C., Musolino A., Badier J.M., Marquis P., Chauvel P. Evoked potentials recorded from the auditory cortex in man: Evaluation and topography of the middle latency components. // Electroenceph. Clin. Neurophysiol. – 1994. – V. 92. – P. 204–214.
- Lin F.– H., Belliveau J.W., Dale A.M., Hamalainen M.S. Distributed current estimates using cortical orientation constraints. // Hum. Brain Mapp. – 2006. – V. 27. – P. 1–13.

- Lindsen J.P., Bhattacharya J. Correction of blink artifacts using independent component analysis and empirical mode decomposition. // *Psychophysiology*. – 2010. – V. 47. – P. 955–960.
- Linkenkaer– Hansen K., Palva J.M., Sams M., Hietanen J.K., Aronen H.J., Ilmoniemi R.J. Face– selective processing in human extrastriate cortex around 120 ms after stimulus onset revealed by magneto– and electroencephalography. // *Neurosci. Lett.* – 1998. – V. 253. – P. 147–150.
- Lio G., Boulinguez P. Greater robustness of second order statistics than higher order statistics algorithms to distortions of the mixing matrix in blind source separation of human EEG: implications for single– subject and group analyses. // *Neuroimage*. – 2013. – V. 67. – P. 137–152.
- Liotti M., Pliszka S.R., Perez R., 3rd Luus B., Glahn D., Semrud– Clikeman M. Electrophysiological correlates of response inhibition in children and adolescents with ADHD: influence of gender, age, and previous treatment history. // *Psychophysiology*. – 2007. – V. 44. – P. 936–948.
- Liotti M., Woldorff M.G., Perez R., Mayberg H.S. An ERP study of the temporal course of the Stroop color– word interference effect. // *Neuropsychologia*. – 2000. – V. 38. – P. 701–711.
- Liu H., Gao X., Schimpf P.H., Yang F., Gao S. A Recursive Algorithm for the Three– Dimensional Imaging of Brain Electric Activity: Shrinking LORETA– FOCUSS. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 2004. – V. 51. – P. 1794–1802.
- Liu H., Schimpf P.H., Dong G., Gao X., Yang F., Gao S. Standardized Shrinking LORETA– FOCUSS (SSLOFO): A New Algorithm for Spatio– Temporal EEG Source Reconstruction. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 2005. – V. 52. – P. 1681–1691.
- Liu J., Higuchi M., Marantz A., Kanwisher N. The selectivity of the occipitotemporal M170 for faces. // *Neuroreport*. – 2000. – V. 11. – P. 337–341.
- Llinas R., Grace A., Yarom Y. In vitro neurons in mammalian cortical layer 4 exhibit intrinsic oscillatory activity in the 10– to 50– Hz frequency range. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1991. – V. 88. – P. 897–901.

- Llinas R.R., Ribary U., Jeanmonod D., Kronberg E., Mitra P.P. Thalamocortical dysrhythmia: a neurological and neuropsychiatric syndrome characterized by magnetoencephalography. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1999. – V. 96. – P. 15222–15227.
- Logan G.D., Cowan W.B., Davis K. A. On the ability to inhibit simple and choice reaction time responses: A model and a method. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 1984. – V. 10. – P. 276–291.
- Long M.A., Landisman C.E., Connors B.W. Small clusters of electrically coupled neurons generate synchronous rhythms in the thalamic reticular nucleus. // *J. Neurosci.* – 2004. – V. 24. – P. 341–349.
- Loo S.K., Hale T.S., Macion J., Hanada G., McGough J.J., McCracken J.T., Smalley S.L. Cortical activity patterns in ADHD during arousal, activation and sustained attention. // *Neuropsychologia.* – 2009. – V. 47. – P. 2114–2119.
- Lopes da Silva F.H. Event– related neural activities: What about phase? // *Prog. Brain Res.* – 2006. – V. 159. – P. 3–17.
- Lopes da Silva F. Neural mechanisms underlying brain waves: from neural membranes to networks. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1991. – 79. – 81–93.
- Lopes da Silva F. Functional localization of brain sources using EEG and/or MEG data: volume conductor and source models. // *Magnetic Resonance Imaging.* – 2004. – V. 22. – P. 1533–1538
- Lopes da Silva F. Dynamics of EEGs as Signals of Neuronal Populations: Models and Theoretical Considerations Rhythms. // *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields*, 5th eds. / Niedermeyer E., Lopes da Silva F. eds. – Lippincott Williams and Wilkins, 2005a. – P. 85–106.
- Lopes da Silva F. Event– related potentials: Methodology and quantification. // *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields*, 5th eds. / Niedermeyer E., Lopes da Silva F. eds. – Lippincott Williams and Wilkins, 2005b. – P. 991–1001.
- Lopes da Silva F. EEG: Origin and Measurement // *EEG– fMRI, Physiological Basis, Technique and Applications* / Mulert C., Lemieux L. eds. – Berlin Heidelberg: Springer– Verlag, 2010. – P. 19–38.

- Lopes da Silva F.H., Hoeks A., Smits H., Zetterberg L.H. Model of brain rhythmic activity: The alpha rhythm of the thalamus. // *Kybernetik*. – 1974. – V. 15. – P. 27–37.
- Lopes da Silva F.H., Pijn J.P., Velis D., Nijssen P.C.G. Alpha rhythms: Noise, dynamics and models. // *Int. J. Psychophysiol.* – 1997. – V. 26. – P. 237–249.
- Lopes da Silva F., Storm van Leeuwen W.S. The cortical source of the alpha rhythm. // *Neurosci. Lett.* – 1977. – V. 6. – P. 237–241.
- Lopes da Silva F.H., van Lierop T.H., Schrijer C.F., van Leeuwen W.S. Essential differences between alpha rhythms and barbiturate spindles: spectra and thalamo–cortical coherences. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1973a. – V. 35. – P. 641–645.
- Lopes da Silva F.H., van Lierop T.H., Schrijer C.F., van Leeuwen W.S.. Organization of thalamic and cortical alpha rhythms: spectra and coherences. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1973b. – V. 35. – P. 627–639.
- Lopes da Silva F., van Rotterdam A. Biophysical Aspects of EEG and Magnetoencephalogram Generation // *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields*, 5th eds. / Niedermeyer E., Lopes da Silva F. eds. – Lippincott Williams and Wilkins, 2005. – P. 107–126.
- Lopes da Silva F.H., Vos J.E., Mooibroek J., van Rotterdam A. Relative contributions of intracortical and thalamo–cortical processes in the generation of alpha rhythms, revealed by partial coherence analysis. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1980. – V. 50. – P. 449–456.
- Lopes da Silva F.H., Witter M., Boeijinga P.H., Lohman A. Anatomic organization and physiology of the limbic cortex. // *Physiol. Rev.* – 1990. – V. 70. – P. 453–511.
- Lorenzo–Lopez L., Amenedo E., Cadaveira F. Feature processing during visual search in normal aging: electrophysiological evidence. // *Neurobiol. Aging.* – 2008. – V. 29. – P. 1101–1110.
- Lorincz M.L., Crunelli V., Hughes S.W. Cellular dynamics of cholinergically induced alpha (8–13 Hz) rhythms in sensory thalamic nuclei in vitro. // *J. Neurosci.* – 2008. – V. 28. – P. 660–671.

- Lorincz M.L., Geall F., Bao Y., Crunelli V., Hughes S.W. ATP- Dependent Infra- Slow (<0.1 Hz) Oscillations in Thalamic Networks. // PLoS One. – 2009a. – V. 4. – e4447.
- Lorincz M.L., Kekesi K.A., Juhasz G., Crunelli V., Hughes S.W. Temporal framing of thalamic relay- mode firing by phasic inhibition during the alpha rhythm. // Neuron. – 2009b. – V. 63. – P. 683–696.
- Loveless N.E., Sanford, A.J. Effects of age on the contingent negative variation and preparatory set in a reaction time task. // J. Gerontol. – 1974a. – V. 29. – P. 52–63.
- Loveless N.E., Sanford A.J. Slow potential correlates of preparatory set. // Biol. Psychol. – 1974b. – V. 1. – P. 303–314.
- Low M.D., Borda R.P., Frost J.D., Kellaway P. Surface- negative, slow potential shift associated with conditioning in man. // Neurology. – 1966. – V. 16. – P. 771–782.
- Lubenov E.V., Siapas A.G. Hippocampal theta oscillations are travelling waves. // Nature. – 2009. – V. 459. – P. 534–539.
- Luck S.J. An introduction to the event- related potential technique. – Cambridge, MA: MIT Press, 2005. – 374 p.
- Luck S.J. Electrophysiological Correlates of the Focusing of Attention within Complex Visual Scenes: N2pc and Related ERP Components Correlates. // The Oxford handbook of event- related potential components. / Luck S.J., Kappenman E.S. eds. – Oxford: Oxford University Press, 2012. – P. 329–360.
- Luck S.J., Fuller R.L., Braun E.L., Robinson B., Summerfelt A., Gold J.M. The speed of visual attention in schizophrenia: Electrophysiological and behavioral evidence. // Schizophr. Res. – 2006. – V. 85. – P. 174–195.
- Luck S.J., Heinze H.J., Mangun G.R., Hillyard, S.A. Visual event- related potentials index focused attention within bilateral stimulus arrays: II. Functional dissociation of P1 and N1 components. // Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. – 1990. – V. 75. – P. 528–542.
- Luck S.J., Hillyard S.A. Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. // Psychophysiology. – 1994a. – V. 31. – P. 291–308.
- Luck S.J., Hillyard S.A. Spatial filtering during visual search: Evidence from human electrophysiology. // J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform. – 1994b. – V. 20. – P. 1000–1014.

- Luck S.J., Hillyard S.A., Mouloua M., Woldorff M.G., Clark V.P., Hawkins H.L. Effect of spatial cuing on luminance detectability: Psychophysical and electrophysiological evidence for early selection. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 1994. – V. 20. – P. 887–904.
- Luck S.J., Kappenman E.S. ERP Components and Selective Attention. // *The Oxford handbook of event-related potential components.* / Luck S.J., Kappenman E.S. eds. – Oxford: Oxford University Press, 2012a. – P. 295–327.
- Luck S.J., Kappenman E.S. (Eds.), *The Oxford Handbook of Event-Related Potential Components.* – New York: Oxford University Press, 2012b. – 664 p.
- Lutkenhoner B., Steinstrater O. High-precision neuromagnetic study of the functional organization of the human auditory cortex. // *Audiol. Neurootol.* – 1998. – V. 3. – P. 191–213.
- Lutzenberger W., Pulvermüller F., Elbert T., Birbaumer N. Visual stimulation alters local 40-Hz responses in humans: An EEG study. // *Neurosci. Lett.* – 1995. – V. 183. – P. 39–42.
- Lutzenberger W., Ripper B., Busse L., Birbaumer N., Kaiser J. Dynamics of gamma-band activity during an audiospatial working memory task in humans. // *J. Neurosci.* – 2002. – V. 22. – P. 5630–5638.
- Luu P., Tucker D.M., Derryberry D., Reed M., Poulsen C. Electrophysiological responses to errors and feedback in the process of action regulation. // *Psychol. Sci.* – 2003. – V. 14. – P. 47–53.
- Luu P., Tucker D., Makeig S. Frontal midline theta and the error-related negativity: neurophysiological mechanisms of action regulation. // *Clin. Neurophysiol.* – 2004. – V. 115. – P. 1821–1835.
- Ma J., Bayram S., Tao P., Svetnik V. High-throughput ocular artifact reduction in multichannel electroencephalography (EEG) using component subspace projection. // *J. Neurosci. Methods.* – 2011. – V. 196. – P. 131–140.
- Macaluso E., Eimer M., Frith C.D., Driver J. Preparatory states in crossmodal spatial attention: spatial specificity and possible control mechanisms. // *Exp. Brain Res.* – 2003. – V. 149. – P. 62–74.

- MacKay D.J.C. Bayesian interpolation. // *Neural comput.* – 1992a. – V. 4. – P. 415–447.
- MacKay D.J.C. Bayesian model comparison and backprop nets. // *Proceedings of Neural Information Processing Systems 4.* – 1992b. – P. 839–846.
- MacKay J.C., Kirk I.J., Hamm J.P., Johnson B.W. Human theta oscillations in virtual maze navigation and Sternberg tasks. // *Int. J. Neurosci.* – 2001. – V. 109. – P. 179–225.
- Madler C, Keller I, Schwender D, Poppel E. Sensory information processing during general anaesthesia: effect of isoflurane on auditory evoked neuronal oscillations. // *Br. J. Anaesth.* – 1991. – V. 66. – P. 81–87.
- Magliero A., Bashore T.R., Coles M.G.H., Donchin E. On the dependence of P300 latency on stimulus evaluation processes. // *Psychophysiology.* – 1984. – V. 21. – P. 171–186.
- Magnani G., Cursi M., Leocani L., Volonte M.A., Locatelli T, Elia A., Comi G. Event-related desynchronization to contingent negative variation and self-paced movement paradigms in Parkinson's disease. // *Mov. Disord.* – 1998. – V. 13. – P. 653–660.
- Maier J., Chandrasekaran C., Ghazanfar A.. Integration of bimodal looming signals through neuronal coherence in the temporal lobe. // *Curr. Biol.* – 2008. – V. 18. – P. 963–968.
- Maier J., Neuhoff J., Logothetis N., Ghazanfar A.. Multisensory integration of looming signals by rhesus monkeys. // *Neuron.* – 2004. – V. 43. – P. 177–181.
- Makeig S., Bell A.J., Jung T.– P., Sejnowski T.J. Independent component analysis of electroencephalographic data. // *Advances in Neural Information Processing Systems 8.* / Touretzky D., Mozer M., Hasselmo M. eds. – Cambridge, MA: Mit Press. – 1996. – P. 145–151.
- Makeig S., Debener S., Onton J., Delorme A. Mining event-related brain dynamics. // *Trends. Cogn. Sci.* – 2004. – V. 8. – P. 204–210.
- Makeig S., Delorme A., Westerfield M., Jung T.– P., Townsend J., Courchesne E., Sejnowski T.J. Electroencephalographic brain dynamics following manually responded visual targets. // *PLOS Biol.* – 2004. – V. 2. – P. 747–762.

- Makeig S., Jung T.-P., Bell A.J., Ghahermani D., Sejnowski T.J. Blind separation of auditory event-related brain responses into independent components. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* – 1997. – V. 94. – P. 10979–10984.
- Makeig S., Onton J. ERP Features and EEG Dynamics: An ICA perspective // *The Oxford handbook of event-related potential components.* / Luck S.J., Kappenman E.S. eds. – Oxford: Oxford University Press, 2012. – P. 51–88.
- Makeig S., Westerfield M., Jung T.P., Enghoff S., Townsend J., Courchesne E., Sejnowski T.J. Dynamic brain sources of visual evoked responses. // *Science*. – 2002. – V. 295. – P. 690–694.
- Makinen V., Tiitinen H., May P. Auditory event-related responses are generated independently of ongoing brain activity. // *Neuroimage*. – 2005. – V. 24. – P. 961–968.
- Maldonado P., Friedman-Hill S., Gray C. Dynamics of striate cortical activity in the alert macaque. II. Fast time scale synchronization. // *Cereb. Cortex*. – 2000. – V. 10. – P. 1117–1131.
- Malmivuo J., Plonsey R. *Bioelectromagnetism: Principles and Applications of Bioelectric and Biomagnetic Fields.* – Oxford Univ. Press, 1995. – 482 p.
- Manganotti P., Gerloff C., Toro C., Katsuta H., Sadato N., Zhuang P., Leocani L., Hallett M. Task-related coherence and task-related spectral power changes during sequential finger movements. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1998. – V. 109. – P. 50–62.
- Mangun G.R. Neural mechanisms of visual selective attention. // *Psychophysiology*. – 1995. – V. 32. – P. 4–18.
- Mangun G.R., Hillyard S.A. Modulations of sensory-evoked brain potentials indicate changes in perceptual processing during visual-spatial priming. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 1991. – V. 17. – P. 1057–1074.
- Mangun G.R., Hillyard S.A., Luck S.J. Electrocortical substrates of visual selective attention. // *Attention and Performance XIV* / Meyer D., Kornblum S. eds. – Cambridge, Massachusetts: MIT Press, 1993. – P. 219–243.

- Mann E.O., Suckling J.M., Hajos N., Greenfield S.A., Paulsen O. Perisomatic feedback inhibition underlies cholinergically induced fast network oscillations in the rat hippocampus in vitro. // *Neuron*. – 2005. – V. 45. – P. 105–117.
- Manshanden I, De Munck JC, Simon NR, Lopes da Silva FH. Source localization of MEG sleep spindles and the relation to sources of alpha band rhythms. // *Clin. Neurophysiol.* – 2002. – 113. – 1937–1947.
- Manzi A., Nessler D., Czernochowski D., Friedman D. The development of anticipatory cognitive control processes in task– switching: an ERP study in children, adolescents, and young adults. // *Psychophysiology*. – 2011. – V. 48. – P. 1258–1275.
- Mao W., Wang Y. The active inhibition for the processing of visual irrelevant conflict information. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2008. – V. 67. – P. 47–53.
- Mao W., Wang Y. Various conflicts from ventral and dorsal streams are sequentially processed in a common system. // *Exp. Brain. Res.* – 2007. – V. 177. – P. 113–121.
- Mao W., Wang Y.P., Wang D.Q. Cognitive impairment in major depressive disorder revealed by event– related potential N270. // *Clin. EEG Neurosci.* – 2005. – V. 36. – P. 9–14.
- Marino F., Halgren E., Badier J.M., Gee M., Nenev V. A finite difference model of electric field propagation in the human head: implementation and validation. // *Proceedings of the 19th Annual Northeast Bioengineering Conference*. – 1993. – P. 82–85.
- Markela– Lerenc J., Ille N., Kaiser S., Fiedler P., Mundt C., Weisbrod M. Prefrontal– cingulate activation during executive control: which comes first? // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2004. – V. 18. – P. 278–287.
- Marois R., Leung H.C., Gore J.C. A stimulus– driven approach to object identity and location processing in the human brain. // *Neuron*. – 2000. – V. 25. – P. 717–728.
- Martin L.E., Potts G.F., Burton P.C., Montague P.R. Electrophysiological and hemodynamic responses to reward prediction violation. // *Neuroreport*. – 2009. – V. 20. – P. 1140–1143.
- Martin– Loeches M., Hinojosa J.A., Rubia F.J. Insights from event– related potentials into the temporal and hierarchical organization of the ventral and dorsal streams of

- the visual system in selective attention. // *Psychophysiology*. – 1999. – V. 36. – P. 721–736.
- Martinez A., Di Russo F., Anillo– Vento L., Hillyard S.A. Electrophysiological analysis of cortical mechanisms of selective attention to high and low spatial frequencies. // *Clin. Neurophysiol.* – 2001. – V. 112. – P. 1980–1998.
- Martínez A., Ramanathan D.S., Foxe J.J., Javitt D.C., Hillyard S.A. The role of spatial attention in the selection of real and illusory objects. // *J. Neurosci.* – 2007a. – V. 27. – P. 7963–7973.
- Martínez A., Teder– Sälejärvi W., Vazquez M., Molholm S., Foxe J.J., Javitt D.C., Di Russo F., Worden M.S., Hillyard S.A. Objects are highlighted by spatial attention. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2006 – V. 18. – P. 298–310.
- Martínez A., Teder– Sälejärvi W., Hillyard S.A. Spatial attention facilitates selection of illusory objects: evidence from event– related brain potentials. // *Brain Res.* – 2007b. – V. 1139. – P. 143–152.
- Martinovic J., Gruber T., Muller M.M. Induced Gamma Band Responses Predict Recognition Delays during Object Identification. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2007. – V. 19. – P. 921–934.
- Marzetti L., Nolte G., Perrucci M.G., Romani G.L., Del Gratta C. The use of standardized infinity reference in EEG coherency studies. // *Neuroimage*. – 2007. – V. 36. – P. 48–63
- Masaki H., Tanaka H., Takasawa N., Yamazaki K. Error– related brain potentials elicited by vocal errors. // *Neuroreport*. – 2001. – V. 12. – P. 1851–1855.
- Masaki H., Takeuchi S., Gehring W.J., Takasawa N., Yamazaki K. Affective– motivational influences on feedback– related ERPs in a gambling task. // *Brain Res.* – 2006. – V. 1105. – P. 110–121.
- Masaki H., Yamazaki K., Hackley S.H. Stimulus– preceding negativity is modulated by action– outcome contingency. // *Neuroreport*. – 2010. – V. 21. – P. 277–281.
- Massimini M., Huber R., Ferrarelli F., Hill S., Tononi G. The sleep slow oscillation as a traveling wave. // *J. Neurosci.* – 2004. – V. 24. – P. 6862–6870.

- Massimini M., Rosanova M., Mariotti M. EEG slow (~1 Hz) waves are associated with nonstationarity of thalamo– cortical sensory processing in the sleeping human. // *J. Neurophysiol.* – 2003. – V. 89. – P. 1205–1213.
- Mathalon D.H., Whitfield S.L., Ford J.M. Anatomy of an error: ERP and fMRI. // *Biol. Psychol.* – 2003. – V. 64. – P. 119–141.
- Mathews S., Ainsley Dean P.J., Sterr A. EEG dipole analysis of motor– priming foreperiod activity reveals separate sources for motor and spatial attention components. // *Clin. Neurophysiol.* – 2006. – V. 117. – P. 2675–2683.
- Matsuura K., Okabe Y. Selective minimum– norm solution of the biomagnetic inverse problem. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1995. – V. 42. – P. 608–615.
- Matsumura N., Nishijo H., Tamura R., Eifuku S., Endo S., Ono T. Spatial and task– dependent neuronal responses during real and virtual translocation in the monkey hippocampal formation. // *J. Neurosci.* – 1999. – V. 19. – P. 2381–2393.
- Mattout J., Phillips C., Penny W., Rugg M., Friston K. MEG source localization under multiple constraints: an extended Bayesian framework. // *Neuroimage.* – 2006. – V. 30. – P. 753–767.
- Mattox S.T., Valle– Inclan F., Hackley S.A. Psychophysiological evidence for impaired reward anticipation in Parkinson’s disease. // *Clin. Neurophysiol.* – 2006. – V. 117. – P. 2144–2153.
- May P.J., Tiitinen H. Mismatch negativity (MMN), the deviance– elicited auditory deflection, explained. // *Psychophysiology.* – 2010. – V. 47. – P. 66–122.
- Mayhew S.D., Dirckx S.G., Niazy R.K., Iannetti G.D., Wise R.G. EEG signatures of auditory activity correlate with simultaneously recorded fMRI responses in humans. // *Neuroimage.* – 2010. – V. 49. – P. 849–864.
- Mazaheri A., Jensen O. Posterior alpha activity is not phase– reset by visual stimuli. // *Proc Natl. Acad. Sci. USA.* – 2006. – V. 103. – P. 2948–2952.
- Mazaheri A., Picton T.W. EEG spectral dynamics during discrimination of auditory and visual targets. // *Cogn. Brain Res.* – 2005. – V. 24. – P. 81–96.
- Mazza V., Turatto M., Caramazza A. An electrophysiological assessment of distractor suppression in visual search tasks. // *Psychophysiology.* – 2009a. – V. 46. – P. 771–775.

- Mazza V., Turatto M., Caramazza A. Attention selection, distractor suppression and N2pc. // *Cortex*. – 2009b. – V. 45. – P. 879–890.
- Mazza V., Turatto M., Umiltà C., Eimer M. Attentional selection and identification of visual objects are reflected by distinct electrophysiological responses. // *Exp. Brain Res.* – 2007. – V. 181. – P. 531–536.
- McCallum W.C., Cooper R., Pocock, P.V. Brain slow potential and ERP changes associated with operator load in a visual tracking task. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1988. – V. 69. – P. 453–468.
- McCallum W.C., Curry S.H. Late slow wave components of auditory evoked potentials: their cognitive significance and interaction. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1981. – V. 51. – P. 123–137.
- McCallum W.C., Curry S.H., Cooper R., Pocock P.V., Papakostopoulos D. Brain event-related potentials as indicators of early selective processes in auditory target localization. // *Psychophysiology*. – 1983. – V. 20. – P. 1–17.
- McCallum W.C., Farmer S.F., Pocock P.V. The effects of physical and semantic incongruities on auditory event-related potentials. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1984. – V. 59. – P. 477–488.
- McCarthy G., Donchin E. A metric for thought: A comparison of P300 latency and reaction time. // *Science*. – 1981. – V. 211. – P. 77–80.
- McCarthy G., Luby M., Gore J., Goldman-Rakic P. Infrequent events transiently activate human prefrontal and parietal cortex as measured by functional MRI. // *J. Neurophysiol.* – 1997. – V. 77. – P. 1630–1643.
- McCarthy G., Nobre A.C., Bentin S., Spencer D.D. Language-related field potentials in the anterior-medial temporal lobe: I. Intracranial distribution and neural generators. // *J. Neurosci.* – 1995. – V. 15. – P. 1080–1089.
- McCarthy G., Wood C.C., Williamson P.D., Spencer D.D. Task-dependent field potentials in human hippocampal formation. // *J. Neurosci.* – 1989. – V. 9. – P. 4253–4268.
- McCollough A.W., Machizawa M.G., Vogel E.K. Electrophysiological measures of maintaining representations in visual working memory. // *Cortex*. – 2007. – V. 43. – P. 77–94.

- McCormick D.A. Cholinergic and noradrenergic modulation of thalamocortical processing. // Trends Neurosci. – 1989. – V. 12. – P. 215–221.
- McCormick D.A., Connors B.W., Lighthall J.W., Prince D.A. Comparative electrophysiology of pyramidal and sparsely spiny stellate neurons of the neocortex. // J. Neurophysiol. – 1985. – V. 54. – P. 782–806.
- McCormick D.A., Feuser H.R. Functional implications of burst firing and single spike activity in lateral geniculate relay neurons. // Neuroscience. – 1990. – V. 39. – P. 103–113.
- McCormick D.A., Pape H.– C. Properties of a hyperpolarizationactivated cation current and its role in rhythmic oscillation in thalamic relay neurones. // J. Physiol. – 1990a. – V. 431. – P. 291–318.
- McCormick D.A., Pape H.– C. Noradrenergic and serotonergic modulation of a hyperpolarization– activated cation current in thalamic relay neurones. // J. Physiol. – 1990b. – V. 431. – P. 319–342.
- McCormick D.A., Bal T. Sleep and arousal: Thalamocortical mechanisms. // Annu. Rev. Neurosci. – 1997. – V. 20. – P. 185–215.
- McDonald J.J., Green J.J. Isolating event– related potential components associated with voluntary control of visuo– spatial attention. // Brain Res. 2008. – V. 1227. – P. 96–109.
- McDonald J.J., Green J.J., Jannati A., Di Lollo V. On the electrophysiological evidence for the capture of visual attention. // J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform. – 2013. – V. 39. – P. 849–860.
- McEvoy L.K., Pellouchoud E., Smith M.E., Gevins A. Neurophysiological signals of working memory in normal aging. // Cogn. Brain Res. – 2001. – V. 11. – P. 363–376.
- McEvoy L.K., Smith M.E., Gevins A. Test– retest reliability of cognitive EEG. // Clin. Neurophysiol. – 2000. – V. 111. – P. 457–463.
- McGillem C.D., Aunon J.I. Measurement of signal components in single visually evoked brain potentials. // IEEE Trans. Biomed. Eng. – 1977. – V. 24. – P. 232–241.
- McKenna T.M., McMullen T.A., Shlesinger M.F. The brain as a dynamic physical system. // Neuroscience. – 1994. – V. 60. – P. 587–605.

- McMenamin B.W., Shackman A.J., Greischar L.L., Davidson R.J. Electromyogenic Artifacts and Electroencephalographic Inferences Revisited. // *Neuroimage*. – 2011. – V. 54. – P. 4–9.
- McMenamin B., Shackman A., Maxwell J., Bachhuber D., Koppenhaver A., Greischar L., Davidson R. Validation of ica– based myogenic artifact correction for scalp and source– localized EEG. // *Neuroimage*. – 2010. – V. 49. – P. 2416–2432.
- McPherson W.B., Holcomb P.J. An electrophysiological investigation of semantic priming with pictures of real objects. // *Psychophysiology*. – 1999. – V. 36. – P. 53–65.
- Medendorp W.P., Kramer G.F., Jensen O., Oostenveld R., Schoffelen J.M., Fries P. Oscillatory activity in human parietal and occipital cortex shows hemispheric lateralization and memory effects in a delayed double– step saccade task. // *Cereb. Cortex*. – 2007. – V. 17. – P. 2364– 2374.
- Megías M., Emri Z., Freund T.F., Gulyás A.I. Total number and distribution of inhibitory and excitatory synapses on hippocampal CA1 pyramidal cells. // *Neuroscience*. – 2001. – V. 102. – P. 527–540.
- Meijs J.W.H., Weier O.W., Peters M.J., van Oosterom A. On the numerical accuracy of the boundary element method. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1989. – V. 36. – P. 1038–1049.
- Meinecke F., Ziehe A., Kawanabe M., Müller K– R. A resampling approach to estimate the stability of one– dimensional or multidimensional independent components. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 2002a. – V. 49. – P. 1514–1525.
- Meinecke F., Ziehe A., Kawanabe M., Müller K– R. Estimating the reliability of ICA projections. // *Advances in Neural Information Processing Systems 14* . Vol.2, / Dietterich T.G., Becker S., Ghahramani Z. eds. – Cambridge, MA: MIT Press, 2002b. – P. 1181–1188.
- Mellem M.S., Bastiaansen M.C.M., Pilgrim L.K., Medvedev A.V., Friedman R.B. Word class and context affect alpha– band oscillatory dynamics in an older population. // *Front. Psychol.* – 2012. – V. 3. – A. 97.

- Mellem M.S., Friedman R.B., Medvedev A.V. Gamma- and theta- band synchronization during semantic priming reflect local and long- range lexical- semantic networks. // *Brain Lang.* – 2013. – V. 127. – P. 440–451.
- Meltzer J., Zaveri H., Goncharova I., Distasio M., Papademetris X., Spencer S., Spencer D., Constable R. Effects of working memory load on oscillatory power in human intracranial EEG. // *Cereb. Cortex.* – 2008. – V. 18. – P. 1843–1855.
- Mennes M., Wouters H., Vanrumste B., Lagae L., Stiers P. Validation of ICA as a tool to remove eye movement artifacts from EEG/ERP. // *Psychophysiology.* – 2010. – V. 47. – P. 1142–1150.
- Menon V., Adleman N.E., White C.D., Glover G.H., Reiss A.L. Error- related brain activation during a Go/NoGo response inhibition task. // *Hum. Brain Mapp.* – 2001. – V. 12. – P. 131–143.
- Menon V., Ford J.M., Lim K.O., Glover G.H., Pfefferbaum A. Combined event- related fMRI and EEG evidence for temporalparietal cortex activation during target detection. // *Neuroreport.* – 1997. – V. 8. – P. 3029–3037.
- Menon V., Freeman W.J., Cutillo B.A., Desmond J.E., Ward M.F., Bressler S.L., Laxer K.D., Barbaro N., Gevins A.S. Spatio- temporal correlations in human gamma band electrocorticograms. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1996. – V. 98. – P. 89–102.
- Mertens R., Polich J. P300 from a single- stimulus paradigm: Passive versus active tasks and stimulus modality. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1997. – V. 104. – P. 488–497.
- Mesloub A. Abeb- Meraim K., Belouchrani A. A new algorithm for complex non orthogonal joint diagonalization based on Shear and Givens rotations. arXiv:1306.0331 [stat.AP]. – 2013. – 13 p.
- Michalewski H.J., Starr A., Nguyen T.T., Kong Y.Y., Zeng F.G. Auditory temporal processes in normal- hearing individuals and in patients with auditory neuropathy. // *Clin. Neurophysiol.* – 2005. – V. 116. – P. 669–680.
- Michel C.M., Murray M.M., Lantz G., Gonzalez S., Spinelli L., Grave de Peralta R. EEG source imaging. // *Clin. Neurophysiol.* – 2004. – V. 115. – P. 2195–2222.

- Michie P.T., Bearpark H.M., Crawford J.M., Glue L.C.T. The nature of selective attention effects on auditory event-related potentials. // *Biol. Psychol.* – 1990. – V. 30. – P. 219–250.
- Middleton S., Jalics J., Kispersky T., LeBeau F.E.N., Roopun A., Kopell N.J., Whittington M.A., Cunningham M.O. NMDA receptor-dependent switching between different gamma rhythm-generating microcircuits in entorhinal cortex. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2008. – V. 105. – P. 18572–18577
- Milanesi M., James C.J., Martini N., Menicucci D., Gemignani A., Ghelarducci B., Landini L. Objective selection of EEG late potentials through residual dependence estimation of independent components. // *Physiol. Meas.* – 2009. – V. 30. – P. 779–794.
- Miljkovic N., Matic V., van Huffel S., Popovic M. Independent Component Analysis (ICA) methods for neonatal EEG artifact extraction: sensitivity to variation of artifact properties. // 10th Symposium on Neural Network Applications in Electrical Engineering, NEUREL 2010, Belgrade, Serbia 23– 25 September 2010. – IEEE Press, 2010. – P. 19–21.
- Miller K.J., Hermes D., Honey C.J., Hebb A.O., Ramsey N.F., Knight R.T., Ojemann J.G., Fetz E.E. Human motor cortical activity is selectively phase-entrained on underlying rhythms. // *PLoS Comput. Biol.* – 2012 Sep. – V. 8. – e1002655.
- Milne E., Scope A., Pascalis O., Buckley D., Makeig S. Independent component analysis reveals atypical electroencephalographic activity during visual perception in individuals with autism. // *Biol. Psychiatry.* – 2009. – V. 65. – P. 22–30.
- Miltner W.H.R., Braun C.H., Coles M.G.H. Event-related brain potentials following incorrect feedback in a time-estimation task: Evidence for a 'generic' neural system for error detection. // *J. Cogn. Neuroscience.* – 1997. – V. 9. – P. 788–798.
- Miltner W.H.R., Lemke U., Weiss T., Holroyd C., Scheffers M.K., Coles M.G.H. Implementation of error-processing in the human anterior cingulate cortex: A source analysis of the magnetic equivalent of the error-related negativity. // *Biol. Psychol.* – 2003. – V. 64. – P. 157–166.

- Mima T., Matsuoka T., Hallett M. Functional coupling of human right and left cortical motor areas demonstrated with partial coherence analysis. // *Neurosci. Lett.* – 2000. – V. 287. – P. 93–96.
- Min B.K., Park H.J. Task– related modulation of anterior theta and posterior alpha EEG reflects top– down preparation. // *BMC Neurosci.* – 2010. – V. 11. – A. 79.
- Miniussi C., Marzi C.A., Nobre A.C. Modulation of brain activity by selective task sets observed using event– related potentials. // *Neuropsychologia.* – 2005. – V. 43. – P. 1514–1528.
- Minka T.P. Automatic choice of dimensionality for PCA. // *Advances in Neural Information Processing Systems 13* / Leen T.K., Dietterich T.G., Tresp V. eds. – MIT Press, 2001. – P. 598–604.
- Mishra J., Martínez A., Schroeder C.E, Hillyard S.A. Spatial attention boosts short– latency neural responses in human visual cortex. // *Neuroimage.* – 2012. – V. 59. – P. 1968–1978.
- Mishra J., Martinez A., Sejnowski T., Hillyard S. Early cross– modal interactions in auditory and visual cortex underlie a sound– induced visual illusion. // *J. Neurosci.* – 2007. – V. 27. – P. 4120–4131.
- Misra M., Holcomb P.J. Event– related potential indices of masked repetition priming. // *Psychophysiology.* – 2003. – V. 40. – P. 115–130.
- Missonnier P., Deiber M.– P., Gold G., Millet P., Gey– Fabry Pun M., Fazio– Costa L., Giannakopoulos P., Ibarnez V. Frontal theta event– related synchronization: comparison of directed attention and working memory load effects. // *J. Neural Transm.* – 2006. – V. 113. – P. 1477–1486.
- Mitchell D.J., McNaughton N., Flanagan D., Kirk I.J. Frontal– midline theta from the perspective of hippocampal “theta”. // *Progress in Neurobiology.* – 2008. – V. 86. – P. 156–185.
- Mitchell S.J., Ranck J.B. Generation of theta rhythm in medial entorhinal cortex of freely moving rats. // *Brain Res.* – 1980. – V. 189. – P. 49–66.
- Mizuki Y., Tanaka M., Isozaki H., Nishijima H., Inanaga K. Periodic appearance of theta rhythm in the frontal midline area during performance of a mental task. *Electroencephalogr.* // *Clin. Neurophysiol.* – 1980. – V. 49. – P. 345–351.

- Mizuki Y., Kajimura N., Nishikori S., Imaizumi J., Yamada M. Appearance of frontal midline theta rhythm and personality traits. // *Folia Psychiatr. Neurol. Jpn.* – 1984. – V. 38. – P. 451–458.
- Mizuseki K., Diba K., Pastalkova E., Buzsaki G. Hippocampal CA1 pyramidal cells form functionally distinct sublayers. // *Nat. Neurosci.* – 2011. – V. 14. – P. 1174–1181.
- Mnatsakanian E.V., Tarkka I.M. Task– specific expectation is revealed in scalp– recorded slow potentials. // *Brain Topogr.* – 2002. – V. 15. – P. 87–94.
- Mo J., Schroeder C.E., Ding M. Attentional modulation of alpha oscillations in macaque inferotemporal cortex. Attentional modulation of alpha oscillations in macaque inferotemporal cortex. // *J. Neurosci.* – 2011. – V. 31. – P. 878–882.
- Mohammad– Djafari A., Knuth K.H. Bayesian approaches. // *Handbook of blind source separation: Independent component analysis and applications.* / Comon P., Jutten C. eds. – Oxford: Academic Press, 2010. – P. 467–514.
- Mohseni H.R., Ghaderi F., Wilding E.L., Sanei S. A beamforming particle filter for EEG dipole source localization. // *Proceedings of the 2009 IEEE International Conference on Acoustics, Speech and Signal Processing.* Washington, DC, USA: IEEE Computer Society. – 2009a. – P. 337–340
- Mohseni H.R., Nazarpour K., Wilding E.L., Sanei S. The application of particle filters in single trial event– related potential estimation. // *Physiol. Meas.* – 2009b. – V. 30. – P. 1101–1116.
- Mohseni H., Wilding E., Sanei S. Sequential monte carlo techniques for EEG dipole placing and tracking. // *Proceedings of 5th IEEE Sensor Array and Multichannel Signal Process. Workshop (SAM).* – 2008. – P. 95–98.
- Molholm S., Martinez A., Shpaner M., Foxe J.J. Object– based attention is multisensory: co– activation of an object’s representations in ignored sensory modalities. // *Eur. J. Neurosci.* – 2007. – V. 26. – P. 499–509.
- Molholm S., Ritter W., Javitt D.C., Foxe J.J. Multisensory visual– auditory object recognition in humans: a high– density electrical mapping study. // *Cereb. Cortex.* – 2004. – V. 14. – P. 452–465.

- Molholm S., Ritter W., Murray M.M., Javitt D.C., Schroeder C.E., Foxe J.J. Multisensory auditory– visual interactions during early sensory processing in humans: a high– density electrical mapping study. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2002. – V. 14. – P. 115–128.
- Molle M., Bergmann T.O., Marshall L., Born J. Fast and slow spindles during the sleep slow oscillation: disparate coalescence and engagement in memory processing. // *Sleep.* – 2011. – V. 34. – P. 1411–1421.
- Molle M., Marshall L., Fehm H.L., Born J., EEG theta synchronization conjoined with alpha desynchronization indicate intentional encoding. // *Eur. J. Neurosci.* – 2002a. – V. 15. – P. 923–928.
- Molle M., Marshall L., Gais S., Born J. Grouping of spindle activity during slow oscillations in human non– REM sleep. // *J. Neurosci.* – 2002b. – V. 22. – P. 10941–10947.
- Moreau E., Comon P. Contrasts. // *Handbook of blind source separation: Independent component analysis and applications.* / Comon P., Jutten C. eds. – Oxford: Academic Press, 2010. – P. 65–106.
- Morís J., Cobos P. L., Luque D., López F.J. Learning induced modulations of the Stimulus– Preceding Negativity. // *Psychophysiology.* – 2013. – V. 50. – P. 931–939
- Mormann F., Fell J., Axmacher N., Weber B., Lehnertz K., Elger C.E., Fernandez G. Phase/amplitude reset and theta– gamma interaction in the human medial temporal lobe during a continuous word recognition memory task. // *Hippocampus.* – 2005. – V. 15. – P. 890–900.
- Mormann F., Lehnertz K., David P., Elger C.E. Mean phase coherence as a measure for phase synchronization and its application to the EEG of epilepsy patients. // *Physica D.* – 2000. – V. 144. – P. 358–369.
- Mørup M. Applications of tensor (multiway array) factorizations and decompositions in data mining. // *Wiley Interdisc. Rev.: Data Mining and Knowledge Discovery.* – 2011. – V. 1. – P. 24–40.
- Mørup M., Hansen L.K.. Automatic relevance determination for multiway models. // *J. Chemometrics.* – 2009. – V. 23. – P. 352–363.

- Mørup M., Hansen L., Arnfred S.M. ERPWAVELAB a toolbox for multi-channel analysis of time-frequency transformed event related potentials. // *J. Neurosci. Methods.* – 2007a. – V. 161. – P. 361–368.
- Mørup M., Hansen L.K., Arnfred S.M., Lim L.H., Madsen K.H. Shift-invariant multilinear decomposition of neuroimaging data. // *Neuroimage.* – 2008. – V. 42. – P. 1439–1450.
- Mørup M., Hansen L.K., Hermann C.S., Parnas J., Arnfred S.M. Parallel factor analysis as an exploratory tool for wavelet transformed event-related EEG. // *Neuroimage.* – 2006. – V. 29. – P. 938–947.
- Mørup M., Hansen L.K., Madsen K.H. Frequency constrained ShiftCP modeling of neuroimaging data. // 2011 Conference Record of the Forty Fifth Asilomar Conference on Signals, Systems and Computers (ASILOMAR) . – IEEE, 2011a. – P. 127–131.
- Mørup M., Hansen L.K., Madsen K.H. Modeling latency and shape changes in trial based neuroimaging data. // 2011 Conference Record of the Forty Fifth Asilomar Conference on Signals, Systems and Computers (ASILOMAR). – IEEE, 2011b. – P. 439–444.
- Mørup M., Madsen K.H., Hansen L.K. Shifted independent component analysis. // *Independent Component Analysis and Signal Separation. Proceedings of 7th International Conference, ICA 2007, London, UK, September 9– 12, Volume 4666 2007.* / Davies M.E., James C.J., Abdallah S.A., Plumbley M.D. eds. – Berlin Heidelberg: Springer Verlag, 2007b. – P. 89–96.
- Moruzzi G., Magoun H.W. Brain stem reticular formation and activation of the EEG. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1949. – V. 1. – P. 455–473.
- Mosher J.C., Leahy R.M. Recursive MUSIC: A Framework for EEG and MEG Source Localization. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1998. – V. 45. – P. 1342–1354.
- Mosher J.C., Leahy R.M. Source Localization Using Recursively Applied and Projected (RAP) MUSIC. // *IEEE Trans. Signal Process.* – 1999. – V. 47. – P. 332–340.
- Mosher J.C., Leahy R.M., Lewis P.S. EEG and MEG: forward solutions for inverse methods. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1999. – V. 46. – P. 245–259.

- Mosher J.C., Lewis P.S., Leahy R.M. Multiple Dipole Modeling and Localization from Spatio– Temporal MEG Data. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1992. – V. 39. – P. 541–557.
- Muir G.M., Bilkey D.K. Synchronous modulation of perirhinal cortex neuronal activity during cholinergically mediated (type II) hippocampal theta. // *Hippocampus.* – 1998. – V. 8. – P. 526–532.
- Mulert C., Juckel G., Augustin H., Hegerl U. Comparison between the analysis of the loudness dependency of the auditory N1/P2 component with LORETA and dipole source analysis in the prediction of treatment response to the selective serotonin reuptake inhibitory citalopram in major depression. // *Clin. Neurophysiol.* – 2002. – V. 113. –P. 1566–1572.
- Mulert C., Pogarell O., Juckel G., Rujescu D., Giegling I., Rupp D., Mavrogiorgou P., Bussfeld P., Gallinat J., Möller H.J., Hegerl U. The neural basis of the P300 potential. Focus on the time– course of the underlying cortical generators. // *Eur. Arch. Psychiatry Clin. Neurosci.* – 2004. – V. 254. – P. 190–198.
- Muller K.– R., Vigário R., Meinecke F., Ziehe A. Blind source separation techniques for decomposing event related brain signals. // *Int. J. Bifurcat. Chaos.* – 2004. – V. 14. – P. 773–792.
- Muller M.M., Bosch J., Elbert T., Kreiter A., Sosa M.V., Sosa P.V., Rockstroh B. Visually induced gamma– based responses in human electroencephalographic activity – A link to animal studies. // *Exp. Brain Res.* – 1996. – V. 112. – P. 96–102.
- Muller S.V., Moller J., Rodriguez– Fornells A., Munte T.F., Brain potentials related to self– generated and external information used for performance monitoring. // *Clin. Neurophysiol.* – 2005. – V. 116. – P. 63–74.
- Murata A., Katayama J. An unnecessary response is detected faster than an insufficient response. // *Neuroreport.* – 2005. – V. 16. – P. 1595–1598.
- Murias M., Webb S.J., Greenson J., Dawson G. Resting state cortical connectivity reflected in EEG coherence in individuals with autism. // *Biol. Psychiatry.* – 2007. – V. 62. – P. 270–273.

- Murthy V., Fetz E. Coherent 25– to 35– Hz oscillations in the sensorimotor cortex of awake behaving monkeys. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1992. – V. 89. – P. 5670–5674.
- Murthy V.N., Fetz E.E. Oscillatory activity in sensorimotor cortex of awake monkeys: synchronization of local field potentials and relation to behavior. // *J. Neurophysiol.* – 1996a. – V. 76. – P. 3949–3967.
- Murthy V., Fetz E. Synchronization of neurons during local field potential oscillations in sensorimotor cortex of awake monkeys. // *J. Neurophysiol.* – 1996b. – V. 76. – P. 3968–3982.
- Muthuraman M., Hellriegel H., Hoogenboom N., Anwar A.R., Mideksa K.G., Krause H., Schnitzler A., Deuschl G., Raethjen J. Beamformer source analysis and connectivity on concurrent EEG and MEG data during voluntary movements. // *PLoS ONE.* – 2014. – V. 9. – e91441.
- Mutihac R., Mutihac R.C. A comparative study of independent component analysis algorithms for electroencephalography. // *Rom. Rep. Phys.* – 2007. – V. 59. – P. 831–860.
- Naatanen R. Orienting and Evoked Potentials. // *The orienting reflex in humans.* / Kimmel H.D., van Olst E.H., Orlebeke J.F. eds. – New Jersey: Erlbaum, 1979. – P. 61–75.
- Naatanen R. Processing negativity: an evoked– potential reflection of selective attention. // *Psychol. Bull.* – 1982. – V. 92. – P. 605–640.
- Naatanen R. Selective attention and evoked potentials in humans: A critical review. // *Biol. Psychol.* – 1975. – V. 2. – P. 237–307.
- Naatanen R., Gaillard A.W., Mantysalo S. Early selective– attention effect on evoked potential reinterpreted. // *Acta Psychol (Amst).* – 1978. – V. 42. – P. 313–329.
- Naatanen R., Gaillard A.W.K. The orienting reflex and the N2 deflection of the event related potential (ERP). // *Tutorials in event related potential research: Endogenous components (10th ed).* // Gaillard A.W.K., Ritter W. eds. – Amsterdam: North Holland, 1983. – P. 119–141.
- Naatanen R., Gaillard A.W.K., Mantysalo S. Early selective– attention effect on evoked potential reinterpreted. // *Acta Psychol.* – 1978. – V. 42. – P. 313–329.

- Naatanen R., Kreegipuu K. The Mismatch Negativity (MMN) // The Oxford handbook of event-related potential components. / Luck S.J., Kappenman E.S. eds. – Oxford: Oxford University Press, 2012. – P. 143–157.
- Naatanen R., Kujala T., Escera C., Baldeweg T., Kreegipuu K., Carlson S., Ponton C. The mismatch negativity (MMN) – a unique window to disturbed central auditory processing in ageing and different clinical conditions. // Clin. Neurophysiol. – 2012. – V. 123. – P. 424–458.
- Naatanen R., Michie P.T. Early selective attention effects on the evoked potential. A critical review and reinterpretation. // Biol. Psychol. – 1979. – V. 8. – P. 81–136.
- Naatanen R., Paavilainen P., Rinne T., Alho K. The mismatch negativity (MMN) in basic research of central auditory processing: A review. // Clin. Neurophysiol. – 2007. – V. 118. – P. 2544–2590.
- Naatanen R., Picton T. The N1 wave of the human electric and magnetic response to sound: A review and an analysis of the component structure. // Psychophysiology. – 1987. – V. 24. – P. 375–425.
- Naatanen R., Picton T.W. N2 and automatic versus controlled processes. // Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. – 1986. – V. 38. – P. 169–186.
- Nagamine T., Kajola M., Salmelin R., Shibasaki H., Hari R. Movement-related slow cortical magnetic fields and changes of spontaneous MEG- and EEG- brain rhythms. // Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. – 1996. – V. 99. – P. 274–286.
- Nagamoto H.T., Adler L.E., Waldo M.C., Griffith J., Freedman R. Gating of auditory response in schizophrenics and normal controls. Effects of recording site and stimulation interval on the P50 wave. // Schizophr. Res. – 1991. – V. 4. – P. 31–40.
- Nagarajan S., Attias H., Hild K., Sekihara K. A probabilistic algorithm for robust interference suppression in bioelectromagnetic sensor data. // Stat. Med. – 2007. – V. 26. – P. 3886–3910.
- Naik G.R., Kumar D.K. An overview of independent component analysis and its applications. // Informatica. – 2011. – V. 35. – P. 63–81.
- Nakagawa Y. Continuous observations of daytime EEG patterns in normal subjects under restrained conditions while sitting in armchair or on stool. Part 2. Awake state. // Jpn. J. Psychiatry Neurol. – 1988. – V. 42. – P. 247–264.

- Nakamura J., Mukasa H. Effects of thienodiazepine derivatives, etizolam and clotiazepam on the appearance of FM theta. // *Jpn. J. Psychiatry Neurol.* – 1992. – V. 46. – P. 927–931.
- Nakata H., Inui K., Nishihira Y., Hatta A., Sakamoto M., Kida T., Wasaka T., Kakigi R. Effects of a go/nogo task on event-related potentials following somatosensory stimulation. // *Clin. Neurophysiol.* – 2004. – V. 115. – P. 361–368.
- Nakata H., Inui K., Wasaka T., Tamura Y., Kida T., Kakigi R. Effects of ISI and stimulus probability on event-related go/nogo potentials after somatosensory stimulation. // *Exp. Brain. Res.* – 2005. – V. 162. – P. 293–299.
- Nakata H., Sakamoto K., Kakigi R. The relationship between reaction time and response variability and somatosensory No-go potentials. // *Eur. J. Appl. Physiol.* – 2012. – V. 112. – P. 207–214.
- Natsume K., Hallworth N.E., Szgatti T.L., Bland B.H. Hippocampal theta-related cellular activity in the superior colliculus of the urethane-anesthetized rat. // *Hippocampus.* – 1999. – P. 9. – P. 500–509.
- Nauhaus I., Busse L., Carandini M., Ringach D.L. Stimulus contrast modulates functional connectivity in visual cortex. // *Nat. Neurosci.* – 2009. – V. 12. – P. 70–76.
- Nazarpour K., Mohseni H.R., Hesse C.W., Chambers J.A., Sanei S. A novel semi-blind signal extraction approach incorporating PARAFAC for the removal of the removal of eye-blink artifact from EEGs. // *15th International Conference on Digital Signal Processing.* – 2007. – P. 127–130.
- Neilson L.A., Kovalyov M., Koles Z.J. A computationally efficient method for accurately solving the EEG forward problem in a finely discretized head model. // *Clin. Neurophysiol.* – 2005. – V. 116. – P. 2302–2314.
- Neshige R., Luders H., Shibasaki H. Recording of movement-related potentials from scalp and cortex in man. // *Brain.* – 1988. – V. 111. – P. 719–736.
- Neuper C., Klimesch W. (Eds.) *Event-Related Dynamics of Brain Oscillations.* Progress in Brain Research, Volume 159. – Amsterdam: Elsevier, 2006. – 448 p.

- Neuper C., Müller– Putz G.R., Scherer R., Pfurtscheller G. Motor imagery and EEG– based control of spelling devices and neuroprostheses. // *Prog. Brain Res.* – 2006. – V. 59. – P. 393–409.
- Neuper C., Pfurtscheller G. Post– movement synchronization of beta rhythms in the EEG over the cortical foot area in man. // *Neurosci. Lett.* – 1996. – V. 216. – P. 17– 20.
- Neuper C., Wortz M., Pfurtscheller G. ERD/ERS patterns reflecting sensorimotor activation and deactivation. // *Prog. Brain. Res.* – 2006. – V. 159. – P. 211–222.
- Nicholson C. Theoretical analysis of field potentials in anisotropic ensembles of neuronal elements. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1973. – V. 20. – P. 278–288.
- Nicholson C., Freeman J.A. Theory of current source– density analysis and determination of conductivity tensor for anuran cerebellum. // *J. Neurophysiol.* – 1975. – V. 38. – P. 356–368.
- Nicholson R., Karayanidis F., Bumak E., Poboka D., Michie P.T. ERPs dissociate the effects of switching task sets and task cues. // *Brain Res.* – 2006a. – V. 1095. – P. 107–123.
- Nicholson R., Karayanidis F., Davies A., Michie P.T. Components of task– set reconfiguration: differential effects of 'switch– to' and 'switch– away' cues. // *Brain Res.* – 2006b. – V. 1121. – P. 160–176.
- Nicholson R., Karayanidis F., Poboka D., Heathcote A., Michie P.T. Electrophysiological correlates of anticipatory task– switching processes. // *Psychophysiology.* – 2005. – V. 42. – P. 540–554.
- Nicolelis M.A., Baccala L.A., Lin R.C., Chapin J.K. Sensorimotor encoding by synchronous neural ensemble activity at multiple levels of the somatosensory system. // *Science.* – 1995. – 268. – 1353–1358.
- Niedermeyer E. Alpha– like rhythmical activity of the temporal lobe. // *Clin. Electroencephalogr.* – 1990. – V. 21. – P. 210– 224.
- Niedermeyer E. The «third rhythm»: further observations. // *Clin. Electroencephalogr.* – 1991. – V. 22. – P. 83–96.
- Niedermeyer E. Alpha rhythms as physiological and abnormal phenomena. // *Int. J. Psychophysiol.* – 1997. – V. 26. – P. 31–49.

- Niedermeyer E. The Normal EEG of the Waking Adult // *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields*, 5th eds. / Niedermeyer E., Lopes da Silva F. eds. – Lippincott Williams and Wilkins, 2005a. – P. 167–192.
- Niedermeyer E. Sleep and EEG // *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields*, 5th eds. / Niedermeyer E., Lopes da Silva F. eds. – Lippincott Williams and Wilkins, 2005b. – P. 193–209.
- Niedermeyer E. Maturation of the EEG: Development of Waking and Sleep Patterns // *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields*, 5th eds. / Niedermeyer E., Lopes da Silva F. eds. – Lippincott Williams and Wilkins, 2005c. – P. 209–234.
- Niedermeyer E., Lopes da Silva F. (Eds) *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields*, 5th eds. – Lippincott Williams and Wilkins, 2005. – 1309 p.
- Nieuwenhuis S. Learning, the P3, and the locus coeruleus– norepinephrine system. // *Neural Basis of Motivational and Cognitive Control*. / Mars R., Sallet J., Rushworth M., Yeung N. eds. – Cambridge: MIT Press, 2011. – P. 209–222.
- Nieuwenhuis S., Aston– Jones G., Cohen J.D. Decision making, the P3, and the locus coeruleus– norepinephrine system. // *Psychol. Bull.* – 2005. – V. 131. – P. 510–532.
- Nieuwenhuis S., Ridderinkhof K.R., Blom J., Band G.P.H., Kok A. Error– related brain potentials are differentially related to awareness of response errors: evidence from an antisaccade task. // *Psychophysiology*. – 2001. – V. 38. – P. 752–760.
- Nieuwenhuis S., Slagter H.A., von Geusau N.J.A., Heslenfeld D.J., Holroyd C.B. Knowing good from bad: differential activation of human cortical areas by positive and negative outcomes. // *Eur. J. Neurosci.* – 2005. – V. 21. – P. 3161–3168.
- Nieuwenhuis S., Yeung N., van den Wildenberg W., Ridderinkhof K.R. Electrophysiological correlates of anterior cingulate function in a go/no– go task: Effects of response conflict and trial type frequency. // *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* – 2003. – V. 3. – P. 17–26.
- Nigam A., Hoffman J.E., Simons R.F. N400 and semantic anomaly with pictures and words. // *J. Cogn. Neurosci.* – 1992. – V. 4. – P. 15–22.

- Nikolaev A., Ivanitsky G., Ivanitsky A., Posner M., Abdullaev Y. Correlation of brain rhythms between frontal and left temporal (Wernicke's) cortical areas during verbal thinking. // *Neurosci. Lett.* – 2001. – V. 298. – P. 107–110.
- Nobre A.C., Allison T.A., McCarthy G. Word recognition in the inferior temporal lobe. // *Nature.* – 1994. – V. 372. – P. 260–263.
- Nobre A.C., McCarthy G. Language-related ERPs: scalp distribution and modulation by word-type and semantic priming. // *J. Cogn. Neurosci.* – 1994. – V. 6. – P. 233–255.
- Nobre A.C., McCarthy G. Language-related field potentials in the anterior-medial temporal lobe: II. Effects of word type and semantic priming. // *J. Neurosci.* – 1995. – V. 15. – P. 1090–1098.
- Nobre A.C., Sebestyen G.N., Miniussi C. The dynamics of shifting visuospatial attention revealed by event-related potentials. // *Neuropsychologia.* – 2000. – V. 38. – P. 964–974.
- Nolte G., Bai O., Wheaton L., Mari Z., Vorbach S., Hallett M. Identifying true brain interaction from EEG data using the imaginary part of coherency. // *Clin. Neurophysiol.* – 2004. – V. 115. – P. 2292–2307.
- Nordby H., Roth W.T., Pfefferbaum A. Event-related potentials to breaks in sequences of alternating pitches or interstimulus intervals. // *Psychophysiology.* – 1988. – V. 25. – P. 262–268.
- Noudoost B., Chang M., Steinmetz N., Moore T. Top-down control of visual attention. // *Curr. Opin. Neurobiol.* – 2010. – V. 20. – P. 183–90.
- Nowak L.G., Azouz R., Sanchez-Vives M.V., Gray C.M., McCormick D.A. Electrophysiological classes of cat primary visual cortical neurons in vivo as revealed by quantitative analyses. // *J. Neurophysiol.* – 2003. – V. 89. – P. 1541–1566.
- Nummenmaa A., Auranen T., Hamalainen M.S., Jaaskelainen I.P., Lampinen J., Sams M., Vehtari A. Hierarchical Bayesian estimates of distributed MEG sources: theoretical aspects and comparison of variational and MCMC methods. // *Neuroimage.* – 2007. – V. 35. – P. 669–685.

- Nunez P.L. REST: A good idea but not the gold standard. // *Clinical Neurophysiol.* – 2010. – V. 121. – P. 2177–2180.
- Nunez A., de Andres I., Garcia– Austt E. Relationships of nucleus reticularis pontis oralis neuronal discharge with sensory and carbachol evoked hippocampal theta rhythm. // *Exp. Brain. Res.* – 1991. – V. 87. – P. 303–308.
- Nunez A., Curro Dossi R., Contreras D., Steriade M. Intracellular evidence for incompatibility between spindle and delta oscillations in thalamocortical neurons of cat. // *Neuroscience.* – 1992. – V. 48. – P. 75–85.
- Nunez P.L. Toward a quantitative description of large– scale neocortical dynamic function and EEG. // *Behav. Brain. Sci.* – 2000. – V. 23. – P. 371–398.
- Nunez P.L., Srinivasan R. *Electric Field of the Brain*, 2nd eds. – New York: Oxford University Press, 2006. – 611 p.
- Nunez P.L., Srinivasan R., Fields R.D. EEG functional connectivity, axon delays and white matter disease. // *Clin. Neurophysiol.* – 2014. – S1388–2457(14)00190–4.
- Nunez P.L., Silberstein R.B., Shi Z., Carpenter M.R., Srinivasan R., Tucker D.M., Doran S.M., Cadush P.J., Wijesinghe R.S. EEG coherence II: experimental measures of multiple EEG coherence measures. // *Clin. Neurophysiol.* – 1999. – V. 110. – P. 469–486.
- Nunez P.L., Srinivasan R., Westdorp A.F., Wijesinghe R.S., Tucker D.M., Silberstein R.B., Cadusch P.J. EEG coherency. I: Statistics, reference electrode, volume conduction, Laplacians, cortical imaging, and interpretation at multiple scales. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1997. – V. 103. – P. 499–515.
- Oades R.D., Dittmann– Balcar A., Zerbin D. Development and topography of auditory event– related potentials (ERPs): mismatch and processing negativity in individuals 8–22 years of age. // *Psychophysiology.* – 1997. – V. 34. – P. 677–693.
- O'Connell R.G., Balsters J.H., Kilcullen S.M., Campbell W., Bokde A.W., Lai R., Upton N., Robertson I.H. A simultaneous ERP/fMRI investigation of the P300 aging effect. // *Neurobiol. Aging.* – 2012. – V. 33. – P. 2448–2461.
- O'Connell R.G., Dockree P.M., Bellgrove M.A., Kelly S.P., Hester R., Garavan H., Robertson I.H., Foxe J.J. The role of cingulate cortex in the detection of errors with

- and without awareness: a high-density electrical mapping study. // *Eur.J.Neurosci.* – 2007. – V. 25. – P. 2571–2579.
- Ohara S., Mima T., Baba K., Ikeda A., Kunieda T., Matsumoto R., Yamamoto J., Matsushashi M., Nagamine T., Hirasawa K., Hori T., Mihara T., Hashimoto N., Salenius S., Shibasaki H. Increased synchronization of cortical oscillatory activities between human supplementary motor and primary sensorimotor areas during voluntary movements. // *J. Neurosci.* – 2001. – V. 21. – P. 9377–9386.
- Ohata M., Matsuoka K. Stability analysis of information-theoretic blind separation algorithms in the case where the sources are nonlinear processes. // *IEEE Trans. Signal. Process.* – 2002. – V. 50. – P. 69–77.
- Ohgami Y., Kotani Y., Hiraku S., Aihara Y., Ishii M. Effects of reward and stimulus modality on stimulus-preceding negativity. // *Psychophysiology.* – 2004. – V. 41. – P. 729–738.
- Ohgami Y., Kotani Y., Tsukamoto T., Omura K., Inoue Y., Aihara Y., Nakayama M. Effects of monetary reward and punishment on stimulus-preceding negativity. // *Psychophysiology.* – 2006. – V. 43. – P. 227–236.
- Okazaki M., Kaneko Y., Yumoto M., Arima K. Perceptual change in response to a bistable picture increases neuromagnetic beta-band activities. // *Neurosci. Res.* – 2008. – V. 61. – P. 319–328.
- O'Keefe J. Hippocampal neurophysiology in the behaving animal. // *The hippocampus book.* / Andersen P., Morris R., Amaral D., Bliss T., O'Keefe J. eds. – New York: Oxford University Press. – 2007. – P. 475–548.
- O'Keefe J., Nadel L. *The hippocampus as a cognitive map.* – Oxford University Press, 1978. – 570 p.
- Okita T. Event-related potentials and selective attention to auditory stimuli varying in pitch and localization. // *Biol. Psychol.* – 1979. – V. 9. – P. 271–284.
- Okita T. Slow negative shifts of the human event-related potentials associated with selective information processing. // *Biol. Psychol.* – 1981. – V. 12. – P. 63–75.
- Okita T., Konishi K., Inamori R. Attention-related negative brain potential for speech words and pure tones. // *Biol. Psychol.* – 1983. – V. 16. – P. 29–47.

- Okita T., Wijers A.A., Mulder G., Mulder L.J.M. Memory search and visual spatial attention: An event-related potential study. // *Acta Psychologica*. – 1985. – V. 60. – P. 263–292.
- Olbrich H., Maes H., Valerius G., Langosch J., Gann H., Feige B. Assessing cerebral dysfunction with probeevoked potentials in a CNV task—a study in alcoholics. // *Clin. Neurophysiol.* – 2002. – V. 113. – P. 815–825.
- O’Leary J.G., Hatsopoulos N.G. Early visuomotor representations revealed from evoked local field potentials in motor and premotor cortical areas. // *J. Neurophysiol.* – 2006. – V. 96. – P. 1492–1506.
- Onofrij M., Fulgente T., Nobiolio D., Malatesta G., Bazzano S., Colamartino P., Gambi D. P300 recordings in patients with bilateral temporal lobe lesions. // *Neurology*. – 1992. – V. 42. – P. 1762–1767.
- Onton J., Delorme A., Makeig S. Frontal midline EEG dynamics during working memory. // *Neuroimage*. – 2005. – V. 27. – P. 341–356.
- Onton J., Makeig S. High-frequency Broadband Modulations of Electroencephalographic Spectra. // *Front. Hum. Neurosci.* – 2009. – V. 3. – A. 61.
- Onton J., Makeig S. Information-based modeling of event-related brain dynamics. // *Prog. Brain. Res.* – 2006. – V. 159. – P. 99–120.
- Onton J., Westerfield M., Townsend J., Makeig S. Imaging human EEG dynamics using independent component analysis. // *Neurosci. Biobehav. Rev.* – 2006. – V. 30. – P. 808–822.
- Oostenveld R., Stegeman D.F., Praamstra P., van Oosterom A. Brain symmetry and topographic analysis of lateralized event-related potentials. // *Clin. Neurophysiol.* – 2003. – V. 114. – P. 1194–1202.
- Oranje B., Geyer M.A., Bocker K.B., Leon Kenemans J., Verbaten M.N. Prepulse inhibition and P50 suppression: commonalities and dissociations. // *Psychiatry Res.* – 2006. – V. 143. – P. 147–158.
- Osipova D., Takashima A., Oostenveld R., Fernandez G., Maris E., Jensen O. Theta and gamma oscillations predict encoding and retrieval of declarative memory. // *J. Neurosci.* – 2006. – V. 26. – P. 7523–7531.

- Ossadtchi A., Baillet S., Mosher J.C., Thyerlei D., Sutherling W., Leahy R.M. Automated interictal spike detection and source localization in magnetoencephalography using independent components analysis and spatio-temporal clustering. // *Clin. Neurophysiol.* – 2004. – V. 115. – P. 508–522.
- Ou W., Hamalainen M.S., Golland P. A distributed spatio-temporal EEG/MEG inverse solver. // *Neuroimage.* – 2009. – V. 44. – P. 932–946.
- Owen J.P., Sekihara K., Nagarajan S.S. Non-parametric statistical thresholding for sparse magnetoencephalography source reconstructions. // *Front. Neurosci.* – 2012a. – V. 6. – A. 186.
- Owen J.P., Wipf D.P., Attias H.T., Sekihara K., Nagarajan S.S. Performance evaluation of the Champagne source reconstruction algorithm on simulated and real M/EEG data. // *Neuroimage.* – 2012b. – V. 60. – P. 305–323.
- Pailing P.E., Segalowitz S.J. The error-related negativity as a state and trait measure: Motivation, personality, and ERPs in response to errors. // *Psychophysiology.* – 2004. – V. 41. – P. 84–84.
- Palmer J.A., Makeig S., Kreutz-Delgado K., Rao B. (2008) Newton Method for the ICA Mixture Model. // *Proceedings of the 33rd IEEE International Conference on Acoustics and Signal Processing (ICASSP 2008).* – Las Vegas, USA, 2008. – P. 1805–1808.
- Palva J., Palva S., Kaila K. Phase synchrony among neuronal oscillations in the human cortex. // *J. Neurosci.* – 2005. – V. 25. – P. 3962–3972.
- Pandey A.K., Kamarajan C., Tang Y., Chorlian D.B., Roopesh B.N., Manz N., Stimus A., Rangaswamy M., Porjesz B. Neurocognitive deficits in male alcoholics: an ERP/sLORETA analysis of the N2 component in an equal probability Go/NoGo task. // *Biol. Psychol.* – 2012. – V. 89. – P. 170–182.
- Pantev C., Eulitz C., Hampson S., Ross B., Roberts L.E. The auditory evoked “off” response: sources and comparison with the “on” and the “sustained” responses. // *Ear Hear.* – 1996a. – V. 17. – P. 255–265.
- Pantev C., Roberts L.E., Elbert T., Ross B., Wienbruch C. Tonotopic organization of the sources of human auditory steady-state responses. // *Hear Res.* 1996b. – V. 101. – P. 62–74.

- Paradiso G., Cunic D., Saint– Cyr J.A., Hoque T., Lozano A.M., Lang A.E., Chen R. Involvement of human thalamus in the preparation of self– paced movement. // *Brain*. – 2004. – V. 127. – P. 2717–2731.
- Parasuraman R. Effects of information processing demands on slow negative shift latencies and N100 amplitude in selective and divided attention. // *Biol. Psychol.* – 1980. – V. 11. – P. 217–233.
- Pare D., Collins D.R. Neuronal correlates of fear in the lateral amygdala: multiple extracellular recordings in conscious cats. // *J. Neurosci.* – 2000. – V. 20. – P. 2701–2710.
- Pare D., Gaudreau H. Projection cells and interneurons of the lateral and basolateral amygdala: distinct firing patterns and differential relation to theta and delta rhythms in conscious cats. // *J. Neurosci.* – 1996. – V. 16. – P. 3334–3350.
- Pascarella A., Sorrentino A. Statistical Approaches to the Inverse Problem. // *Magnetoencephalography*. / Pang E.W. ed. – Rijeka, Croatia. (ISBN: 978–953–307–255–5): InTech, 2011. – Chapter 5. – P. 93–112. Available from: <http://www.intechopen.com/books/magnetoencephalography>
- Pascarella A., Sorrentino A., Campi C., Piana M. Particle filtering, beamforming and RAP– MUSIC in the analysis of magnetoencephalography time series: a comparison of algorithms. // *Inverse Problems and Imaging*. – 2010. – V. 4. – P. 169–190.
- Pascual– Marqui R.D. Instantaneous and lagged measurements of linear and nonlinear dependence between groups of multivariate time series: frequency decomposition. // *arXiv:0711.1455 [stat.ME]*. – 2007. – <http://arxiv.org/abs/0711.1455>.
- Pascual– Marqui R.D. Review of methods for solving the EEG inverse problem. // *Inter. J. Bioelectromagnetism*. – 1999. – V. 1. – P. 75–86.
- Pascual– Marqui RD. Standardized low– resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): technical details. // *Methods Find Exp. Clin. Pharmacol.* – 2002. – V. 24. – Suppl D. – P. 5–12.
- Pascual– Marqui R.D., Esslen M., Kochi K., Lehmann D. Functional imaging with low resolution brain electromagnetic tomography (LORETA): review, new comparisons, and new validation. // *Jpn. J. Clin. Neurophysiol.* – 2002. – V. 30. – P. 81–94.

- Pascual– Marqui R.D., Lehmann D., Koukkou M., Kochi K., Anderer P., Saletu B., Tanaka H., Hirata K., John E.R., Prichep L., Biscay– Lirio R., Kinoshita T. Assessing interactions in the brain with exact low resolution electromagnetic tomography (eLORETA). // *Philos. Trans. R. Soc. A.* – 2011. – V. 369. – P. 3768–3784.
- Pascual– Marqui R.D., Michel C.M., Lehmann D. Low resolution electromagnetic tomography: a new method for localizing electrical activity in the brain. // *Int. J. Psychophysiol.* – 1994. – V. 18. – P. 49–65.
- Patel J., Fujisawa S., Berenyi A., Royer S., Buzsaki G. Traveling Theta Waves along the Entire Septotemporal Axis of the Hippocampus // *Neuron.* – 2012. – V. 75. – P. 410–417.
- Pavlova M., Birbaumer N., Sokolov A. Attentional modulation of cortical neuromagnetic gamma response to biological movement. // *Cereb. Cortex.* – 2006. – V. 16. – P. 321–327.
- Pazo– Alvarez P., Cadaveira F., Amenedo E. MMN in the visual modality: a review. // *Biol. Psychol.* – 2003. – V. 63. – P. 199–236.
- Pedemonte M., Pena J.L., Velluti R.A. Firing of inferior colliculus auditory neurons is phase– locked to the hippocampus theta rhythm during paradoxical sleep and waking. // *Exp. Brain. Res.* – 1996. – V. 112. – P. 41–46.
- Pedroarena C. and Llinas R. Dendritic calcium conductances generate high frequency oscillation in thalamocortical neurons. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1997. – V. 94. – P. 724–728.
- Pellouchoud E., Smith M.E., McEvoy L., Gevins A. Mental effort– related EEG modulation during video– game play: comparison between juvenile subjects with epilepsy and normal control subjects. // *Epilepsia.* – 1999. – V. 40. – P. 38–43.
- Penny W.D., Kiebel S.J., Kilner J.M., Rugg M.D. Event– related brain dynamics. // *Trends Neurosci.* – 2002. – V. 25. – P. 387–389.
- Penttonen M., Kamondi A., Acsady L., Buzsaki, G. Gamma frequency oscillation in the hippocampus of the rat: intracellular analysis in vivo. // *Eur. J. Neurosci.* – 1998. – V. 10. – P. 718–728.

- Perez V.B., Vogel E.K. What ERPs can tell us about Working Memory. // The Oxford handbook of event-related potential components. / Luck S.J., Kappenman E.S. eds. – Oxford: Oxford University Press, 2012. – P. 361–372.
- Pernet C., Basan S., Doyon B., Cardebat D., Demonet F., Celsis, P. Neural timing of visual implicit categorization. // Brain. Res. Cogn. Brain. Res. – 2003. – V. 17. – P. 327–328.
- Perrin F., Bertrand O., Pernier J. Scalp current density mapping: Value and estimation from potential data. // IEEE Trans. Biomed. Eng. – 1987. – V. 34. – P. 283–288.
- Perrin F., Pernier J., Bertrand O., Echallier J.F. Spherical splines for scalp potential and current density mapping. // Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. – 1989. – V. 72. – P. 184–187.
- Perrin F., Pernier J., Bertrand O., Echallier J.F. Corrigenda EEG 02274. // Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. – 1990. – V. 76. – P. 565.
- Perron R., Lefebvre C., Robitaille N., Brisson B., Gosselin F., Arguin M., Jolicoeur P. Attentional and anatomical considerations for the representation of simple stimuli in visual short-term memory: evidence from human electrophysiology. // Psychol. Res. – 2009. – V. 73. – P. 222–232.
- Pesaran B., Nelson M., Andersen R. Free choice activates a decision circuit between frontal and parietal cortex. // Nature. – 2008. – V. 453. – P. 406–409.
- Pesaran B., Pezaris J.S., Sahani M., Mitra P.P., Andersen R.A. Temporal structure in neuronal activity during working memory in macaque parietal cortex. // Nat. Neurosci. – 2002. – V. 5. – P. 805–811.
- Pesonen M., Hämäläinen H., Krause C.M. Brain oscillatory 4–30 Hz responses during a visual n-back memory task with varying memory load. // Brain Res. – 2007. – V. 1138. – P. 171–177.
- Pesonen M., Haarala C., Hamalainen H., Krause CM. Brain oscillatory 1–30 Hz EEG ERD/ERS responses during the different stages of an auditory memory search task. // Neurosci. Lett. – 2006. – V. 399. – P. 45–50.
- Petsche H., Stumpf C., Gogolak G. The significance of the rabbit's septum as a relay station between midbrain and the hippocampus: I. The control of hippocampus

- arousal activity by the septum cells. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1962. – V. 14. – P. 202–211.
- Peyrache A., Battaglia F.P., Destexhe A. Inhibition recruitment in prefrontal cortex during sleep spindles and gating of hippocampal inputs. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2011. – V. 108. – P. 17207–17212.
- Pfefferbaum A., Ford J.M., Weller B.J., Kopell B.S. ERPs to response production and inhibition. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1985. – V. 60. – P. 423–434.
- Pfurtscheller, G. Central beta rhythms and sensorimotor activities in man. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1981. – V. 51. – P. 253–264.
- Pfurtscheller G. Event related synchronization (ERS): An electrophysiological correlate of cortical areas at rest. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1992. – V. 82. – P. 62–69.
- Pfurtscheller G. Functional brain imaging based on ERD/ERS. // *Vision Res.* – 2001. – V. 41. – P. 1257–1260.
- Pfurtscheller G. Graphical display and statistical evaluation of event related desynchronization (ERD). // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1977. – V. 43. – P. 757–760.
- Pfurtscheller G. The cortical activation model (CAM). // *Prog. Brain Res.* – 2006. – V. 159. – P. 19–27.
- Pfurtscheller G, Andrew C. Event– related changes of band power and coherence: methodology and interpretation. // *J. Clin. Neurophysiol.* – 1999. – V. 16. – P. 512–519.
- Pfurtscheller G., Aranibar A. Event– related cortical desynchronization detected by power measurements of scalp EEG. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1977. – V. 42. – P. 817–826.
- Pfurtscheller G., Aranibar A. Evaluation of event– related desynchronization (ERD) preceding and following voluntary self– paced movements. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1979. – V. 46. – P. 138–146.
- Pfurtscheller G., Berghold A. Patterns of cortical activation during planning of voluntary movement. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1989. – V. 72. – P. 250–258.

- Pfurtscheller G., Flotzinger D., Neuper C.. Differentiation between finger, toe and tongue movement in man based on 40 Hz EEG. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1994. – V. 90. – P. 456–460.
- Pfurtscheller G., Klimesch W. Topographical display and interpretation of event-related desynchronization during a visual-verbal task. // *Brain Topogr.* – 1990. – V. 3. – P. 85–93.
- Pfurtscheller G., Lopes da Silva F.H. (eds). Event-related desynchronization. *Handbook of Electroencephalography and Clinical Neurophysiology. Vol. 6. Rev. ed.* – Amsterdam: Elsevier, 1999a. – 406 p.
- Pfurtscheller G., Lopes da Silva F.H. Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles. // *Clin. Neurophysiol.* – 1999b. – V. 110. – P. 1842–1857.
- Pfurtscheller G., Lopes da Silva F. EEG Event-Related Desynchronization (ERD) and Event-Related Synchronization (ERS). // *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields, 5th eds.* / Niedermeyer E., Lopes da Silva F. eds. – Lippincott Williams and Wilkins, 2005. – P. 1003–1016.
- Pfurtscheller G., Neuper C. Event-related synchronization of mu rhythm in the EEG over the cortical hand area in man. // *Neurosci. Lett.* – 1994. – V. 174. – P. 93–96.
- Pfurtscheller G., Neuper C. Motor imagery activates primary sensorimotor area in humans. // *Neurosci. Lett.* – 1997. – V. 239. – P. 65–68.
- Pfurtscheller G., Neuper C. Simultaneous EEG 10 Hz desynchronization and 40 Hz synchronization during finger movements. // *Neuroreport.* – 1992. – V. 3. – P. 1057–1060.
- Pfurtscheller G., Neuper C., Brunner C., Lopes da Silva F.H. Beta rebound after different types of motor imagery in man. // *Neurosci. Lett.* – 2005. – V. 378. – P. 156–159.
- Pfurtscheller G., Neuper C., Flotzinger D., Pregenzer M. EEG-based discrimination between imagination of right and left hand movement. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1997. – V. 103. – P. 642–651.
- Pfurtscheller G., Neuper C., Kalcher J. 40 Hz oscillations during motor behavior in man. // *Neurosci. Lett.* – 1993. – V. 164. – P. 179–182.

- Pfurtscheller G., Neuper C., Krausz G. Functional dissociation of lower and upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement. // *Clin. Neurophysiol.* – 2000. – V. 111. – P. 1873–1879.
- Pfurtscheller G., Neuper C., Mohl W. Event– related desynchronization (ERD) during visual processing. // *Int. J. Psychophysiol.* – 1994. – V. 16. – P. 147–153.
- Pfurtscheller G., Solis– Escalante T. Could the beta rebound in the EEG be suitable to realize a "brain switch"? // *Clin. Neurophysiol.* – 2009. – V. 120. – P. 24–29.
- Pfurtscheller G., Stancak Jr.A., Neuper C. Post– movement beta synchronization. A correlate of an idling motor area? // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1996. – V. 98. – P. 281–293.
- Pham D.T. Information. // *Handbook of blind source separation: Independent component analysis and applications.* / Comon P., Jutten C. eds. – Oxford: Academic Press, 2010. – P. 23–64.
- Pham D.– T. Joint approximate diagonalization of positive definite Hermitian matrices. // *SIAM J. Matrix Anal. Appl.* – 2001. – V. 22. – P. 1136–1152.
- Pham D.– T., Congedo M. Least square joint diagonalization of matrices under an intrinsic scale constraint. // *Independent Component Analysis and Blind Signal Separation. Proceedings of 8th International Conference, ICA 2009, Paraty, Brasil, March 15– 18, 2009.* / Adali T., Jutten C., Romano J.M.T., Barros A.K. eds. – Berlin Heidelberg: Springer Verlag, 2009. – P. 298–305.
- Pham D.T., Garat P. Blind separation of mixture of independent sources through a quasi– maximum likelihood approach. // *IEEE Trans. Signal Process.* – 1997. – V. 45. – P. 1712–1725.
- Phillips C., Mattout J., Rugg M., Maquet P., Friston K. An empirical Bayesian solution to the source reconstruction problem in EEG. // *Neuroimage.* – 2005. – V. 24. – P. 997–1011.
- Phillips C., Rugg M., Friston K. Anatomically informed basis functions for EEG source localization: Combining functional and anatomical constraints. // *Neuroimage.* – 2002. – V. 13. – P. 678–695.

- Piai V., Roelofs A., Maris E. Oscillatory brain responses in spoken word production reflect lexical frequency and sentential constraint. // *Neuropsychologia*. – 2014. – V. 53. – P. 146–156.
- Picton T.W. The P300 wave of the human event-related potential. // *J. Clin. Neurophysiol.* – 1992. – V. 9. – P. 456–479.
- Picton T.W., Alain C., Woods D.L., John M.S., Scherg M., Valdes-Sosa P., Bosch-Bayard J., Trujillo N.J. Intracerebral sources of human auditory-evoked potentials. // *Audiol. Neurootol.* – 1999. – V. 4. – P. 64–79.
- Picton T.W., Hillyard S.A., Krausz H.I., Galambos R. Human auditory evoked potentials. I. Evaluation of components. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1974. – V. 36. – P. 179–190.
- Picton T., Stuss D., Champagne S., Nelson R. The effects of age on human event-related potentials. // *Psychophysiology*. – 1984. – V. 21. – P. 312–325.
- Pike F.G. Goddard R.S., Suckling J.M., Ganter P., Kasthuri N., Paulsen O. Distinct frequency preferences of different types of rat hippocampal neurones in response to oscillatory input currents. // *J. Physiol.* – 2000. – V. 529. – P. 205–213.
- Pinault D., Deschrenes M. Voltage-dependent 40-Hz oscillations in the rat reticular thalamic neurons in vivo. // *Neuroscience*. – 1992. – V. 51. – P. 245–258.
- Pineda J.A. Are neurotransmitter systems of subcortical origin relevant to the electrogenesis of cortical ERPs? // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Suppl.* – 1995. – V. 44. – P. 143–150.
- Pizzagalli D.A., Lehmann D., Hendrick A.M., Regard M., Pascual-Marqui R.D., Davidson R.J. Affective judgments of faces modulate early activity (approximately 160 ms) within the fusiform gyri. // *Neuroimage*. – 2002. – V. 16. – P. 663–677.
- Pliszka S.R., Liotti M., Woldorff M.G. Inhibitory control in children with attention-deficit/hyperactivity disorder: Event-related potentials identify the processing component and timing of an impaired right-frontal response-inhibition mechanism. // *Biol. Psychiatry*. – 2000. – V. 48. – P. 238–246.
- Plumbley M.D., Cichocki A., Bro R. Non-negative mixtures. // *Handbook of blind source separation: Independent component analysis and applications*. / Comon P., Jutten C. eds. – Oxford: Academic Press, 2010. – P. 515–548.

- Pockett S., Whalen S., McPhail A.V.H., Freeman W.J. Topography, independent component analysis and dipole source analysis of movement related potentials. // *Cogn. Neurodyn.* – 2007. – V. 1. – P. 327–340.
- Pogosyan A., Gaynor L.D., Eusebio A., Brown P. Boosting cortical activity at beta-band frequencies slows movement in humans. // *Curr. Biol.* – 2009. – V. 19. – P. 1637–1641.
- Polich J. Bifurcated P300 peaks: P3a and P3b revisited? // *J. Clin. Neurophysiol.* – 1988. – V. 5. – P. 287–294.
- Polich J. Clinical application of the P300 event-related brain potential. // *Phys. Med. Rehabil. Clin. N. Am.* – 2004. – V. 15. – P. 133–161.
- Polich J. Neuropsychology of P300. // *The Oxford handbook of event-related potential components.* / Luck S.J., Kappenman E.S. eds. – Oxford: Oxford University Press, 2012. – P. 159–188.
- Polich J. P300, probability, and interstimulus interval. // *Psychophysiology.* – 1990. – V. 27. – P. 396–403.
- Polich J. Updating P300: An Integrative Theory of P3a and P3b. // *Clin. Neurophysiol.* – 2007. – V. 118. – P. 2128–2148.
- Polich J., Comerchero M.D. P3a from visual stimuli: Typicality, task, and topography. // *Brain Topogr.* – 2003. – V. 15. – P. 141–152.
- Polich J., Corey-Bloom J. Alzheimer's disease and P300: Review and evaluation of task and modality. // *Curr. Alzheimer Res.* – 2005. – V. 2. – P. 515–526.
- Polich J., Criado J.R. Neuropsychology and neuropharmacology of P3a and P3b. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2006. – V. 60. – P. 172–185.
- Polich J., Eischen S., Collins G. P300 from a single auditory stimulus. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1994. – V. 92. – P. 253–261.
- Polich J., Eischen S., Collins G. P300, stimulus intensity, modality and probability. // *Int. J. Psychophysiol.* – 1996. – V. 23. – P. 55–62.
- Polich J., Kok A. Cognitive and biological determinants of P300: An integrative review. // *Biol. Psychol.* – 1995. – V. 41. – P. 103–146.
- Polich J., Squire L. P300 from amnesic patients with bilateral hippocampal lesions. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1993. – V. 86. – P. 408–417.

- Ponton C.W., Eggermont J.J., Kwong B., Don M. Maturation of human central auditory system activity: evidence from multi-channel evoked potentials. // *Clin. Neurophysiol.* – 2000. – V. 111. – P. 220–236.
- Ponton C., Eggermont J.J., Khosla D., Kwong B., Don M. Maturation of human central auditory system activity: Separating auditory evoked potentials by dipole source modeling. // *Clin. Neurophysiol.* – 2002. – V. 113. – P. 407–420.
- Pool K.D., Finitzo T., Hong C.T., Rogers J., Pickett R.B. Infarction of the superior temporal gyrus: a description of auditory evoked potential latency and amplitude topology. // *Ear Hear.* – 1989. – V. 10. – P. 144–152.
- Pope P.A., Holton A., Hassan S., Kourtis D., Praamstra P. Cortical control of muscle relaxation: a lateralized readiness potential (LRP) investigation. // *Clin. Neurophysiol.* – 2007. – V. 118. – P. 1044–1052.
- Popescu A.T., Popa D., Pare D. Coherent gamma oscillations couple the amygdala and striatum during learning. // *Nat. Neurosci.* – 2009. – V. 12. – P. 801–807.
- Popescu M., Popescu E.A., Chan T., Blunt S.D., Lewine J.D. Spatio-temporal reconstruction of bilateral auditory steady-state responses using MEG beamformers. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 2008. – V. 55. – P. 1092–1102.
- Poree F., Kachenoura A., Gauvrit H., Morvan C., Carrault G., Senhadji L. Blind source separation for ambulatory sleep recording. // *IEEE Trans. Inf. Technol. Biomed.* – 2006. – V. 10. – P. 293–301.
- Posada A., Hugues E., Franck N., Vianin P., Kilner J. Augmentation of induced visual gamma activity by increased task complexity. // *Eur. J. Neurosci.* – 2003. – V. 18. – P. 2351–2356.
- Poschel B., Draguhn A., Heinemann, U. Glutamate-induced gamma oscillations in the dentate gyrus of rat hippocampal slices. // *Brain Res.* – 2002. – V. 938. – P. 22–28.
- Potts G., Dien J., Hartry-Speiser A., McDougal L., Tucker, D. Dense sensor array topography of the event-related potential to task-relevant auditory stimuli. // *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* – 1998. – V. 106. – P. 444–456.
- Potts G., Liotti M., Tucker D., Posner M.I. Frontal and inferior temporal cortical activity in visual target detection: evidence from high spatially sampled event-related potentials. // *Brain Topography.* – 1996. – V. 9. – P. 3–14.

- Potts G.F., Wood S.M., Kothmann D., Martin L.E. Parallel perceptual enhancement and hierarchic relevance evaluation in an audio– visual conjunction task. // *Brain Res.* – 2008. – V. 1236. – P. 126–139.
- Praamstra P. Prior information of stimulus location: effects on ERP measures of visual selection and response selection. // *Brain Res.* – 2006. – V. 1072. – P. 153–160.
- Praamstra P. Do's and don'ts with lateralized event– related brain potentials. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 2007. – V. 33. – P. 497–502.
- Praamstra P., Boutsen L., Humphreys G.W. Frontoparietal control of spatial attention and motor intention in human EEG. // *J. Neurophysiol.* – 2005. – V. 94. – P. 764–774.
- Praamstra P., Kourtis D. An early parietal ERP component of the frontoparietal system: EDAN not = N2pc. // *Brain Res.* – 2010. – V. 1317. – P. 203–210.
- Praamstra P., Kourtis D., Nazarpour K. Simultaneous preparation of multiple potential movements: opposing effects of spatial proximity mediated by premotor and parietal cortex. // *J. Neurophysiol.* – 2009. – V. 102. – P. 2084–2095.
- Praamstra P., Oostenveld R. Attention and movement– related motor cortex activation: a high– density EEG study of spatial stimulus– response compatibility. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2003. – V. 16. – P. 309–322.
- Praamstra P., Plat F.M. Failed suppression of direct visuomotor activation in Parkinson's disease. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2001. – V. 13. – P. 1–13.
- Praamstra P., Stegeman D.F., Horstink M.W., Cools A.R. Dipole source analysis suggests selective modulation of the supplementary motor area contribution to the readiness potential. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1996. – V. 98. – P. 468–477.
- Pratarelli M.E. Semantic processing of pictures and spoken words: Evidence from event– related brain potentials. // *Brain Cogn.* – 1994. – V. 24. – P. 137–157.
- Pratt H. Sensory ERP Components. // *The Oxford handbook of event– related potential components.* / Luck S.J., Kappenman E.S. eds. – Oxford: Oxford University Press, 2012. – P. 89–114.
- Pratt H., Bleich N., Mittelman N. The composite N1 component to gaps in noise. // *Clin. Neurophysiol.* – 2005. – V. 116. – P. 2648–2663.

- Pratt H., Starr A., Michalewski H.J., Bleich N., Mittelman N. The N1 complex to gaps in noise: Effects of preceding noise duration and intensity. // *Clin. Neurophysiol.* – 2007. – V. 118. – P. 1078–1087.
- Pratt H., Starr A., Michalewski H. J., Bleich N., Mittelman N. The auditory P50 component to onset and offset of sound. // *Clin. Neurophysiol.* – 2008. – V. 119. – P. 376–387.
- Previc F.H., Harter M.R. Electrophysiological and behavioral indicants of selective attention to multifeature gratings. // *Percept. Psychophys.* – 1982. – V. 32. – P. 465–472.
- Prime D.J., Jolicoeur P. Mental rotation requires visual short– term memory: evidence from human electric cortical activity. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2010. – V. 22. – P. 2437–2446.
- Pritchard W.S. Psychophysiology of P300. // *Psychol. Bull.* – 1981. – V. 89. – P. 506–540.
- Pritchard W., Houlihan M., Robinson J. P300 and response selection: a newlook using independent– component analysis. // *Brain Topogr.* – 1999. – V. 12. – P. 31–37.
- Pritchard W.S., Shappell S.A., Brandt M.E. Psychophysiology of N200/N400: A review and classification scheme. // *Advances in psychophysiology, Volume 4* / Ackles P. K., Jennings J. R., Coles M.G.H. eds. – London: Jessica Kingsley, 1991. – P. 43–106.
- Proverbio A.M., Del Zotto M., Zani A. The emergence of semantic categorization in early visual processing: ERP indices of animal vs. artifact recognition. // *BMC Neurosci.* – 2007. – V. 8. – A. 24.
- Pulvermüller F., Birbaumer N., Lutzenberger W., Mohr B. High– frequency brain activity: its possible role in attention, perception and language processing. // *Prog. Neurobiol.* – 1997. – V. 52. – P. 427–445.
- Qin Y., Xu P., Yao D. A comparative study of different references for EEG default mode network: the use of the infinity reference. // *Clin. Neurophysiol.* – 2010. – V. 121. – P. 1981–1991.
- Qiu J., Luo Y., Wang Q., Zhang F., Zhang Q. Brain mechanism of Stroop interference effect in Chinese characters. // *Brain Res.* – 2006. – V. 1072. – P. 186–193.

- Quraan M.A. Characterization of brain dynamics using beamformer techniques: advantages and limitations // *Magnetoencephalography.* / Pang E.W. ed. – Rijeka, Croatia. (ISBN: 978– 953– 307– 255– 5): InTech, 2011. – Chapter 4. – P. 67–92. Available from: <http://www.intechopen.com/books/magnetoencephalography>
- Quraan M.A., Cheyne D. Reconstruction of correlated brain activity with adaptive spatial filters in MEG. // *Neuroimage.* – 2010. – V. 49. – P. 2387–2400.
- Raghavachari S., Kahana M., Rizzuto D., Caplan J., Kirschen M., Bourgeois B., Madsen J., Lisman J.. Gating of human theta oscillations by a working memory task. // *J. Neurosci.* – 2001. – V. 21. – P. 3175–3183.
- Raghavachari S., Lisman J.E., Tully M., Madsen J.R., Bromfield E.B., Kahana M.J. Theta oscillations in human cortex during a working– memory task: evidence for local generators. // *J. Neurophysiol.* – 2006. – V. 95. – P. 1630–1638.
- Ramautar J.R., Kok A., Ridderinkhof K.R. Effects of stopsignal probability in the stop– signal paradigm: The N2/P3 complex further validated. // *Brain Cogn.* – 2004. – V. 56. – P. 234–252.
- Ramautar J.R., Kok A., Ridderinkhof K.R. Effects of stopsignal modality on the N2/P3 complex elicited in the stop– signal paradigm. // *Biol. Psychol.* – 2006. – V. 72. – P. 96–109.
- Ramirez R.R. Source localization // *Scholarpedia.* – 2008. – V. 3. – № 11. – P. 1733.
- Ranta R., Salido– Ruiz R., Louis– Dorr V. Reference estimation in EEG recordings. // *Conf. Proc. IEEE Eng. Med. Biol. Soc.* 2010. – 2010. – P. 5371–5374.
- Rao B., Kreutz– Delgado K. An affine scaling methodology for best basis selection. // *IEEE Trans. Signal Process.* – 1999. – V. 1. – P. 187–202.
- Rao B.D., Engan K., Cotter S.F., Palmer J., Kreutz– Delgado K. Subset selection in noise based on diversity measure minimization. // *IEEE Trans. Signal Process.* – 2003. – V. 51. – P. 760–770.
- Rasco L., Skinner R.D., Garcia– Rill E. Effect of age on sensory gating of the sleep state– dependent P1/P50 midlatency auditory evoked potential. // *Sleep Res. Online.* – 2000. – V. 3. – P. 97–105.
- Rasmussen P.M., Morup M., Hansen L.K., Arnfred S.M. Model order estimation for independent component analysis of epoched EEG signals // *Proceedings of the First*

- International Conference on Bioinspired Systems and Signal Processing BIOSIGNALS. – 2008. – V.2. – P. 3–10.
- Rauss K.S., Pourtois G., Vuilleumier P., Shwartz S. Attentional load modifies early activity in human primary visual cortex. // *Hum. Brain Mapp.* – 2009. – V. 30. – P. 1723–1733.
- Ray S., Hsiao S., Crone N., Franaszczuk P., Niebur E. Effect of stimulus intensity on the spike– local field potential relationship in the secondary somatosensory cortex. // *J. Neurosci.* – 2008a. – V. 28. – P. 7334–7343.
- Ray S., Maunsell J.H. Different origins of gamma rhythm and high– gamma activity in macaque visual cortex. // *PLoS Biol.* – 2011. – V. 9. – № 4. – e1000610
- Ray S., Niebur E., Hsiao S., Sinai A., Crone N. High– frequency gamma activity (80– 150Hz) is increased in human cortex during selective attention. // *Clin. Neurophysiol.* – 2008b. – V. 119. – P. 116–133.
- Rebert C.S. Neuroelectric measures of lateral specialization in relation to performance. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Suppl.* – 1978. – V. 34. – P. 231–238.
- Regan M., Howard R. Fear conditioning, preparedness, and the contingent negative– variation. // *Psychophysiology.* – 1995. – V. 32. – P. 208–214.
- Reilly E.L. EEG Recording and Operation of the Apparatus // *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields*, 5th eds. / Niedermeyer E., Lopes da Silva F. eds. – Lippincott Williams and Wilkins, 2005. – P. 139–160.
- Reite M., Teale P., Zimmerman J., Davis K., Whalen J. Source location of a 50– msec– latency auditory evoked field component. // *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* – 1988. – V. 70. – P. 490–498.
- Rektor I. Intracerebral recordings of the Bereitschaftspotential and related potentials in cortical and subcortical structures in human subjects. In: Jahanshahi M, Hallett M, editors. *The Bereitschaftspotential. Movement– related cortical potentials*. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers; 2003. p. 61–77.
- Rektor I., Bares M., Brázdil M., Kanovský P., Rektorová I., Sochurková D., Kubová D., Kuba R., Daniel P. Cognitive– and movement– related potentials recorded in the human basal ganglia. // *Mov. Disord.* – 2005. – V. 20. – P. 562–568.

- Rektor I., Bares M., Kanovský P., Brázdil M., Klajblová I., Streitová H., Rektorová I., Sochůrková D., Kubová D., Kuba R., Daniel P. Cognitive potentials in the basal ganglia– frontocortical circuits. An intracerebral recording study. // *Exp. Brain Res.* – 2004. – V. 158. – P. 289–301.
- Rektor I., Bares M., Kubova D. Movement– related potentials in the basal ganglia: a SEEG readiness potential study. // *Clin. Neurophysiol.* – 2001. – V. 112. – P. 2146–2153.
- Rektor I., Kanovsky P., Bares M., Brazdil M., Streitova H., Klajblova H., Kuba R. Daniel P. A SEEG study of ERP in motor and premotor cortices and in the basal ganglia. // *Clin. Neurophysiol.* – 2003. – V. 114. – P. 463–471.
- Revonsuo A., WileniusEmet M., Kuusela J., Lehto M. The neural generation of a unified illusion in human vision. // *Neuroreport.* – 1997. – V. 8. – P. 3867–3870.
- Ribary U., Ioannides A., Singh K., Hasson R., Bolton J., Lado F., Mogilner A., Llinás R. Magnetic field tomography of coherent thalamocortical 40– Hz oscillations in humans. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1991. – V. 88. – P. 11037–11041.
- Ridderinkhof K.R., Ullsperger M., Crone E.A., Nieuwenhuis S. The role of the medial frontal cortex in cognitive control. // *Science.* – 2004. – V. 306. – P. 443–447.
- Riddle C.N., Baker S.N. Digit displacement, not object compliance, underlies task dependent modulations in human corticomuscular coherence. // *Neuroimage.* – 2006. – V. 33. – P. 618– 627.
- Rif J., Hari R., Hamalainen M.S., Sams M. Auditory attention affects two different areas in the human supratemporal cortex. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1991. – V. 79. – P. 464–472.
- Righart R., de Gelder B. Rapid influence of emotional scenes on encoding of facial expressions: an ERP study. // *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.* – 2008. – V. 3. – P. 270–278.
- Rihs T.A., Michel C.M., Thut G. A bias for posterior alpha– band power suppression versus enhancement during shifting versus maintenance of spatial attention. // *Neuroimage.* – 2009. – V. 44. – P. 190–199.
- Rissanen J. Modeling by the shortest data description. // *Automatica.* – 1978. – V. 14. – P. 465–471.

- Ritter W., Rotkin L., Vaughan H.G Jr. The modality specificity of the slow negative wave. // *Psychophysiology*. – 1980. – V. 17. – P. 222–227.
- Ritter W., Simson R., Vaughan H.G. Event– related potential correlates of two stages of information processing in physical and semantic discrimination tasks. // *Psychophysiology*. – 1983. – V. 20. – P. 168–179.
- Ritter W., Simson R., Vaughan H.G. Effects of the amount of stimulus information processed on negative event– related potentials. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* –1988. – V. 69. – P. 244–258.
- Ritter W., Simson R., Vaughan H.G., Friedman D. A brain event related to the making of a sensory discrimination. // *Science*. – 1979. – V. 203. – P. 1358–1361.
- Ritter W., Simson R., Vaughan H.G., Macht M. Manipulation of event– related potential manifestations of information processing stages. // *Science*. – 1982. – V. 218. – P. 909–911.
- Rizzuto D.S., Madsen J.R., Bromfield E.B., Schulze– Bonhage A., Kahana M.J., Human neocortical oscillations exhibit theta phase differences between encoding and retrieval. // *Neuroimage*. – 2006. – V. 31. – P. 1352–1358.
- Rizzuto D.S., Madsen J.R., Bromfield E.B., Schulze– Bonhage A., Seelig D., Aschenbrenner– Scheibe R., Kahana M.J. Reset of human neocortical oscillations during a working memory task. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2003. – V. 100. – P. 7931–7936.
- Robert C., Gaudy J., Limoge A. Electroencephalogram processing using neural networks. // *Clin. Neurophysiol.* – 2002. – V. 113. – P. 694–701.
- Robinson S.E., Vrba J. Functional neuroimaging by Synthetic Aperture Magnetometry (SAM). // *Recent Advances in Biomagnetism*. / Yoshimoto T., Kotani M., Kuriki S., Karibe H., Nakasato N. eds. – Sendai, Japan: Tohoku Univ. Press, 1999. – P. 302–305.
- Robitaille N., Grimault S., Jolicoeur P. Bilateral parietal and contralateral responses during maintenance of unilaterally encoded objects in visual short– term memory: evidence from magnetoencephalography. // *Psychophysiology*. – 2009. – V. 46. – P. 1090–1099.

- Rodriguez E., George N., Lachaux J.P., Martinerie J., Renault B., Varela F.J. Perception's shadow: long– distance synchronization of human brain activity. // *Nature*. – 1999. – V. 397. – P. 430–433.
- Rodriguez– Fornells A, Kurzbuch AR, Münte TF. Time course of error detection and correction in humans: neurophysiological evidence. // *J. Neurosci*. – 2002. – V. 22. – P. 9990–9996.
- Roelfsema P.R., Engel A.K., König P., Singer W. Visuomotor integration is associated with zero time– lag synchronization among cortical areas. // *Nature*. – 1997. – V. 385. – P. 157–161.
- Roger C., Bénar C.G., Vidal F., Hasbroucq T., Burle B. Rostral cingulate zone and correct response monitoring: ICA and source localization evidences for the unicity of correct– and error– negativities. // *Neuroimage*. – 2010. – V. 51. – P. 391–403.
- Rohm D., Klimesch W., Haider H., Doppelmayr M. The role of theta and alpha oscillations for language comprehension in the human electroencephalogram. // *Neurosci. Lett*. – 2001. – V. 310. – P. 137–140.
- Rohrbaugh J.W., Syndulko K., Lindsley D.B. Brain wave components of the contingent negative variation in humans. // *Science*. – 1976. – V. 191. – P. 1055–1057.
- Rols G., Tallon– Baudry C., Girard P., Bertrand O., Bullier J. Cortical mapping of gamma oscillations in areas V1 and V4 of the macaque monkey. // *Vis. Neurosci*. – 2001. – V. 18. – P. 527–540.
- Romero S., Mañanas M.A., Barbanoj M.J. A comparative study of automatic techniques for ocular artifact reduction in spontaneous EEG signals based on clinical target variables: a simulation case. // *Comput. Biol Med*. – 2008. – V. 38. – P. 348–360.
- Roopun A., Cunningham M.O., Racca C., Alter K., Traub R.D., Whittington M.A. Region– Specific Changes in Gamma and Beta2 Rhythms in NMDA Receptor Dysfunction Models of Schizophrenia.// *Schizophr. Bull*. – 2008a. – V. 34. – P. 962–973.
- Roopun A., Kramer M.A., Carracedo L.M., Kaiser M., Davies C.H., Traub R.D., Kopell N.J., Whittington M.A. Period concatenation underlies interactions between gamma and beta rhythms in neocortex. // *Front. Cell. Neurosci*. – 2008b. – V. 2. – A. 1.

- Roopun A., LeBeau F.E.N., Rammell J., Cunningham M.O., Traub R.D., Whittington M.A. Cholinergic neuromodulation controls directed temporal communication in neocortex in vitro. // *Front. Neural Circuits.* – 2010. – V. 4. – A.8.
- Roopun A., Middleton S.J., Cunningham M.O., LeBeau F.E.N., Bibbig A., Whittington M.A., Traub R.D. A beta2– frequency (20–30 Hz) oscillation in nonsynaptic networks of somatosensory cortex. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2006. – V. 103. – P. 15646–15650.
- Rose M., Sommer T., Buchel C. Integration of local features to a global percept by neural coupling. // *Cereb. Cortex.* – 2006. – V. 16. – P. 1522– 1528.
- Rosenblum M.G., Pikovsky A.S., Kurths J. Phase synchronization of chaotic oscillators. // *Phys. Rev. Lett.* – 1996. – V. 76. – P. 1804–1807.
- Rosenblum M.G., Pikovsky A.S., Schäfer C., Tass P., Kurths J. Phase synchronization: from theory to data analysis. // *Handbook of Biological Physics, Vol. 4, Neuroinformatics.* / Moss F., Gielen S. eds. Amsterdam: Elsevier, 2001. – P. 279–321.
- Rosenfeld J.P., Skogsberg K.R. P300– based Stroop study with low probability and target Stroop oddballs: the evidence still favors the response selection hypothesis. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2006. – V, 60. – P. 240–250.
- Ross B., Tremblay K. Stimulus experience modifies auditory neuromagnetic responses in young and older listeners // *Hear Res.* – 2009. – V. 248. – P. 48–59.
- Ross L.A., Molholm S., Blanco D., Gomez– Ramirez M., Saint– Amour D., Foxe J.J. The development of multisensory speech perception continues into the late childhood years. // *Eur. J. Neurosci.* – 2011. – V. 33. – P. 2329–2337.
- Ross L.A., Saint– Amour D., Leavitt V.M., Javitt D.C., Foxe J.J. Do you see what I am saying? Exploring visual enhancement of speech comprehension in noisy environments. // *Cereb. Cortex.* – 2007a. – V. 17. – P. 1147–1153.
- Ross L.A., Saint– Amour D., Leavitt V.M., Molholm S., Javitt D.C., Foxe J.J. Impaired multisensory processing in schizophrenia: deficits in the visual enhancement of speech comprehension under noisy environmental conditions. // *Schizophr Res.* – 2007b. – V. 97. – P. 173–183.

- Rossion B., Curran T., Gauthier I. A defense of the subordinate– level expertise account for the N170 component. // *Cognition*. – 2002. – V. 85. – P. 189–196.
- Rossion B., Delvenne J.F., Debatisse D., Goffaux V., Bruyer R., Crommelinck M., Guerit J.M. Spatiotemporal localization of the face inversion effect: An event– related potentials study. // *Biol. Psychol.* – 1999. – V. 50. – P. 173–189.
- Rossion B., Jacques C. Does physical interstimulus variance account for early electrophysiological face sensitive responses in the human brain? Ten lessons on the N170. // *Neuroimage*. – 2008. – V. 39. – P. 1959–1979.
- Rossion B., Jacques C. The N170: Understanding the Time Course of Face Perception in the Human Brain. // *The Oxford handbook of event– related potential components.* / Luck S.J., Kappenman E.S. eds. – Oxford: Oxford University Press, 2012. – P. 115–142.
- Rossion B., Joyce C.A., Cottrell G.W., Tarr M.J. Early lateralization and orientation tuning for face, word, and object processing in the visual cortex. // *Neuroimage*. – 2003. – V. 20. – P. 1609–1624.
- Rossion B., Kung C.C., Tarr M.J. Visual expertise with nonface objects leads to competition with the early perceptual processing of faces in the human occipitotemporal cortex. // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* – 2004. – V. 101. – P. 14521–14526.
- Roth B., Gorbach A., Sato S. How well does a three– shell model predict positions of dipoles in a realistically shaped head? // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1993. – V. 87. – P. 175–184.
- Roth B.J., Ko D., von Albertini– Carletti I.R., Scaffidi D., Sato S. Dipole localization in patients with epilepsy using the realistic shaped head model. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1997. – V. 102. – P. 160–166.
- Roth S.R., Sterman M.B., Clemente C.D. Comparison of EEG correlates of reinforcement, internal inhibition and sleep. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1967. – 23. – 509–520.
- Roth W.T., Ford J.M., Lewis S.J., Kopell B.S. Effects of stimulus probability and task– relevance on event– related potentials. // *Psychophysiology*. – 1976. – V. 13. – P. 311–317.

- Rougeul A., Bouyer J., Dedet L., Debray O. Fast somato- parietal rhythms during combined focal attention and immobility in baboon and squirrel monkey. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1979. – V. 46. – P. 310–319.
- Rougeul- Buser A., Buser P. Rhythms in the alpha band in cats and their behavioural correlates. // *Int. J. Psychophysiol.* – 1997. – V. 26. – P. 191–203.
- Rougeul- Buser A., Bouyer J.J., Buser P. From attentiveness to sleep. A topographical analysis of localized “synchronized” activities on the cortex of normal cat and monkey. // *Acta Neurobiol. Exp. (Warsz)* . – 1975. – 35. – 805–819.
- Roy A., Steinmetz P., Hsiao S., Johnson K., Niebur E. Synchrony: a neural correlate of somatosensory attention. // *J. Neurophysiol.* – 2007. – V. 98. – P. 1645–1661.
- Rubino D., Robbins K.A., Hatsopoulos N.G. Propagating waves mediate information transfer in the motor cortex. // *Nat. Neurosci.* – 2006. – V. 9. – P. 1549– 1557.
- Ruby P., Blochet C., Eichenlaub J.– B., Bertrand O., Morlet D., Bidet- Caulet A. Alpha Reactivity to Complex Sounds Differs during REM Sleep and Wakefulness. // *PLoS ONE.* – 2013. – V. 8. – e79989.
- Ruchkin D.S., Johnson Jr.,R., Mahaffey D., Sutton S. Toward a functional categorization of slow waves. // *Psychophysiology.* – 1988. – V. 25. – P. 339–353.
- Ruchkin D.S., Sutton S., Mahaffey D., Glaser J. Terminal CNV in the absence of motor response. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1986. – V. 63. – P. 445–463.
- Ruchkin D.S., Villegas J., John E.R. An analysis of average evoked potentials making use of least mean square techniques. // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* – 1964. – V. 15. – P. 799–826.
- Ruckay L., Stastny J., Sovka P. ICA Model order estimation using clustering method. // *Radioengineering.* – 2007. – V. 16. – P. 51–57.
- Ruchsow M., Grothe J., Spitzer M., Kiefer M. Human anterior cingulate cortex is activated by negative feedback: evidence from event- related potentials in a guessing task. // *Neurosci. Lett.* – 2002. – V. 325. – P. 203–206.
- Rugg M.D. Event- related brain potentials dissociate repetition effects of high- and low- frequency words. // *Memory Cognit.* – 1990. – V. 18. – P. 367–379.
- Rugg M.D. The effect of semantic priming and word repetition on event- related potentials. // *Psychophysiology,* . – 1985. – V. 22. – P. 642–647.

- Rugg M., Pickles C., Potter D., Roberts R. Normal P300 following extensive damage to the left medial temporal lobe. // *J. Neurol. Neurosurg. Psychiatry.* – 1991. – V. 54. – P. 217–222.
- Rushworth M., Behrens T. Choice, uncertainty and value in prefrontal and cingulate cortex. // *Nat. Neurosci.* – 2008. – V. 11. – P. 389–397.
- Rushworth M.F., Passingham R.E., Nobre A.C. Components of switching intentional set. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2002. – V. 14. – P. 1139–1150.
- Rushworth M.F., Passingham R.E., Nobre A.C. Components of attentional set-switching. // *Exp. Psychol.* – 2005. – V. 52. – P. 83–98.
- Russo N., Mottron L., Burack J.A., Jemel B. Parameters of semantic multisensory integration depend on timing and modality order among people on the autism spectrum: evidence from event-related potentials. // *Neuropsychologia.* – 2012. – V. 50. – P. 2131–2141.
- Russeler J., Altenmüller E., Nager W., Kohlmetz C., Munte T.F. Event related brain potentials to sound omissions differ in musicians and non-musicians. // *Neurosci. Lett.* – 2001. – V. 308. – P. 33–36.
- Saalmann Y., Pigarev I., Vidyasagar T. Neural mechanisms of visual attention: how top-down feedback highlights relevant locations. // *Science.* – 2007. – V. 316. – P. 1612–1615.
- Sahani M., Nagarajan S. Reconstructing MEG sources with unknown correlations. // *Adv. Neural. Inf. Process. Syst.* – 2004. – A.16.
- Saleheen H., Kwong T. New finite difference formulations for general inhomogeneous anisotropic bioelectric problems. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1997. – V. 44. – P. 800–809.
- Salmelin R., Hamalainen M., Kajola M., Hari R. Functional segregation of movement-related rhythmic activity in the human brain. // *Neuroimage.* – 1995. – V. 2. – P. 237–243.
- Sams M., Hamalainen M., Antervo A., Kaukoranta E., Reinikainen K., Hari R. Cerebral neuromagnetic responses evoked by short auditory stimuli. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1985. – V. 61. – P. 254–266.

- Sams M., Hietanen J.K., Hari R., Ilmoniemi R.J., Lounasmaa O.V. Face-specific responses from the human inferior occipito-temporal cortex. // *Neuroscience*. – 1997. – V. 77. – P. 49–55.
- Sanes J., Donoghue J. Oscillations in local field potentials of the primate motor cortex during voluntary movement. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1993. – V. 90. – P. 4470–4474.
- Sanes J.N., Donoghue J.P. Oscillations in local-field potentials of the primate motor cortex during voluntary movement // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1993. – V. 90. – P. 4470–4474.
- Saper C.B., Scammell T.E., Lu J.. Hypothalamic regulation of sleep and circadian rhythms. // *Nature*. – 2005. – V. 437. – P. 1257–1264.
- Sarela J., Vigario R. Overlearning in marginal distribution-based ICA: Analysis and solutions. // *J. Mach. Learn. Res.* – 2003. – V. 4. – P. 1447–1469.
- Sarfarazi M., Cave B., Richardson A., Behan J., Sedgwick E.M. Visual event related potentials modulated by contextually relevant and irrelevant olfactory primes. // *Chem. Senses*. – 1999. – V. 24. – P. 145–154.
- Sarvas J. Basic mathematical and electromagnetic concepts of the biomagnetic inverse problem. // *Phys. Med. Biol.* – 1987. – V. 32. – P. 11–22.
- Sasaki K., Gemba H. Prefrontal cortex in the organization and control of voluntary movement. // *Brain mechanisms of perception and memory: From neuron to behavior* // Ono T., Squire L.R., Raichle M.E., Perret E.I., Fukuda M. eds. – New York: Oxford University Press, 1993. – P. 473–496.
- Sasaki K., Tsujimoto T., Nambu A., Matsuzaki R., Kyuhou S. Dynamic activities of the frontal association cortex in calculating and thinking. // *Neurosci. Res.* – 1994. – V. 19. – P. 229–233.
- Sasaki K., Tsujimoto T., Nishikawa S., Nishitani N., Ishihara T. Frontal mental theta wave recorded simultaneously with magnetoencephalography and electroencephalography. // *Neurosci. Res.* – 1996. – V. 26. – P. 79–81.
- Sato M., Yoshioka T., Kajihara S., Toyama K., Naokazu G., Doya K., Kawato M. Hierarchical Bayesian estimation for MEG inverse problem. // *Neuroimage*. – 2004. – V. 23. – P. 806–826.

- Sauseng P., Hoppe J., Klimesch W., Gerloff C., Hummel F.C. Dissociation of sustained attention from central executive functions: local activity and interregional connectivity in the theta range. // *Eur. J. Neurosci.* – 2007. – V. 25. – P. 587–593.
- Sauseng P., Griesmayr B., Freunberger R., Klimesch W. Control mechanisms in working memory: A possible function of EEG theta oscillations. // *Neurosci. Biobehav. Rev.* – 2010. – V. 34. – P. 1015–1022
- Sawada H., Winter S., Mukai R., Araki S., Makino S. Estimating the number of sources for frequency– domain blind source separation. // *Independent component analysis and blind signal separation. Proceedings of 8th International Conference, ICA 2004, Granada, Spain, September 22– 24, 2004.* / Puntinet C.G., Prieto Al. eds. – Berlin Heidelberg: Springer Verlag, 2004. – P. 610– 617
- Sawaki R., Katayama J. Stimulus context determines whether non– target stimuli are processed as task– relevant or distractor information. // *Clin. Neurophysiol.* – 2006. – V. 117. – P. 2532–2539.
- Sayers P., Beagley H.A., Hanshall, W.R. The mechanisms of auditory evoked EEG responses. // *Nature.* – 1974. – V. 247. – P. 481–483.
- Scarff C.J., Reynolds A., Goodyear B.G., Ponton C.W., Dort J.C., Eggermont J.J. Simultaneous 3– T fMRI and high– density recording of human auditory evoked potentials. // *Neuroimage.* – 2004. – V. 23. – P. 1129–1142.
- Scharfman H. E., Lu S.– M., Guido W., Adams P. R., Sherman S. M. N– methyl– d– aspartate (NMDA) receptors contribute to excitatory postsynaptic potentials of cat lateral geniculate neurons recorded in thalamic slices. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1990. – V. 87. – P. 4548–4552.
- Schaul N. The fundamental neural mechanisms of electroencephalography. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1998. – V. 106. – P. 101–107.
- Schechter I., Butler P.D., Zemon V.M., Revheim N., Saperstein A.M., Jalbrzikowski M., Pasternak R., Silipo G., Javitt D.C. Impairments in generation of early– stage transient visual evoked potentials to magno– and parvocellular– selective stimuli in schizophrenia. // *Clin. Neurophysiol.* – 2005. – V. 116. – P. 2204–2215.

- Scheibe C., Schubert R., Sommer W., Heekeren H.R. Electrophysiological evidence for the effect of prior probability on response preparation. // *Psychophysiology*. – 2009. – V. 46. – P. 758–770.
- Schelter B., Timmer J., Eichler M. Assessing the strength of directed influences among neural signals using renormalized partial directed coherence. // *J. Neurosci. Methods*. – 2009. – V. 179. – P. 121–130.
- Schendan H E., Ganis G., Kutas M. Neurophysiological evidence for visual perceptual categorization of words and faces within 150 ms. // *Psychophysiology*. – 1998. – V. 35. – P. 240–251.
- Scherg M. Fundamentals of dipole source potential analysis. // *Auditory evoked magnetic fields and electric potentials. Advances in Audiology. Vol. 6. / Grandori F., Hoke M., Romani G.L. eds.* – Basel: Karger, 1990. – P. 40–69.
- Scherg M., Bast T., Berg P. Multiple source analysis of interictal spikes: goals, requirements, clinical value. // *J. Clin. Neurophysiol.* – 1999. – V. 16. – P. 214–224.
- Scherg M., Berg P. New concepts of brain source imaging and localization. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Suppl.* – 1996. – V. 46. – P. 127–137.
- Scherg M., Berg P. Use of prior knowledge in brain electromagnetic source analysis. // *Brain Topogr.* – 1991. – V. 4. – P. 143–150.
- Scherg M., Ebersole J.S. Models of brain sources. // *Brain Topogr.* – 1993. – V. 5. – P. 419–423.
- Scherg M., Ille N., Bornfleth H., Berg P. Advanced tools for digital EEG review: virtual source montages, whole– head mapping, correlation, phase analysis. // *J. Clin. Neurophysiol.* – 2002. – V. 19. – P. 91–112.
- Scherg M., Picton T.W. Separation and identification of event– related potential components by brain electric source analysis. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Suppl.* – 1991. – V. 42. – P. 24–37.
- Scherg M., von Cramon D. Evoked dipole source potentials of the human auditory cortex. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1986a. – V. 65. – P. 344–360.
- Scherg M., von Cramon D. Psychoacoustic and electrophysiologic correlates of central hearing disorders in man. // *Eur. Arch. Psychiatry Neurol. Sci.* – 1986b. – V. 236. – P. 56–60.

- Scherg M., von Cramon D. Two bilateral sources of the late AEP as identified by a spatio-temporal dipole model. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1985. – V. 62. – P. 32–44.
- Schimpf P., Liu H. Localizing sources of the P300 using ICA, SSLOFO, and latency mapping. // *J. Biomech. Biomed. Biophys. Eng.* – 2008. – V. 2. – P. 1–11.
- Schimpf P.H., Liu H., Ramon C., Haueisen J. Efficient Electromagnetic Source Imaging With Adaptive Standardized LORETA/FOCUSS. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 2005. – V. 52. – P. 901–908.
- Schimpf P., Ramon C., Haueisen J. Dipole models for the EEG and MEG. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 2002. – V. 49. – P. 409–418.
- Schlögl A., Keinrath C., Zimmermann D., Scherer R., Leeb R., Pfurtscheller G. A fully automated correction method of EOG artifacts in EEG recordings. // *Clin. Neurophysiol.* – 2007. – V. 118. – P. 98–104.
- Schmajuk M., Liotti M., Busse L., Woldorff M.G. Electrophysiological activity underlying inhibitory control processes in normal adults. // *Neuropsychologia.* – 2006. – V. 44. – P. 384–395.
- Schmitz D., Gloveli T., Behr J., Dugladze T. Heinemann U. Subthreshold membrane potential oscillations in neurons of deep layers of the entorhinal cortex. // *Neuroscience.* – 1998. – V. 85. – P. 999–1004.
- Schneider B.L., DeLong J.E., Busey T.A. Added noise affects the neural correlates of upright and inverted faces differently. // *J. Vis.* – 2007. – V. 7. – № 4. – A. 4. – P. 1–24.
- Schoffelen J.M., Oostenveld R., Fries P. Neuronal coherence as a mechanism of effective corticospinal interaction. // *Science.* – 2005. – V. 308. – P. 111–113.
- Schöloegl A., Ziehe A., Müller K.R. Automated ocular artifact removal: comparing regression and component-based methods. // *Nat. Precedings 2009.* – 2009. – A. 24.
- Schoppenhorst M., Brauer F., Freund G., Kubicki S.. The significance of coherence estimates in determining cerebral alpha and mu activities. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1980. – V. 48. – P. 25–33.

- Schroeder C.E., Lakatos P. Low-frequency neuronal oscillations as instruments of sensory selection. // *Trends Neurosci.* – 2009. – V. 32. – P. 9–18.
- Schroeder C.E., Lakatos P., Chen C.– M., Radman T., Barczak A.– M. Aligning the Brain in a Rhythmic World. // *Rhythms of the Neocortex: Where Do They Come From and What Are They Good For?* / Kopell N. Eds. – 2009. – P. 21–28.
- Schubo A., Wykowska A., Muller H.J. Detecting pop-out targets in contexts of varying homogeneity: Investigating homogeneity coding with event-related brain potentials (ERPs). // *Brain Res.* – 2007. – V. 1138. – P. 136–147.
- Schurger A., Cowey A., Tallon-Baudry C. Induced gamma-band oscillations correlate with awareness in hemianopic patient GY. // *Neuropsychologia.* – 2006. – V. 44. – P. 1796–1803.
- Schwartz J.R., Roth T. Neurophysiology of sleep and wakefulness: basic science and clinical implications. // *Curr. Neuropharmacol.* – 2008. – V. 6. – P. 367–378.
- Schweinberger S.R., Pickering E.C., Jentsch I., Burton A.M., Kaufmann J.M. Event-related brain potential evidence for a response of inferior temporal cortex to familiar face repetitions. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2002. – V. 14. – P. 398–409.
- Schwent V.L., Hillyard S.A., Galambos R. Selective attention and the auditory vertex potential. II. Effects of signal intensity and masking noise. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1976. – V. 40. – P. 615–622.
- Sciabassi R.J., Sonmez M., Sun M. EEG source localization: a neural network approach. // *Neurol. Res.* – 2001. – V. 23. – P. 457–464.
- Sederberg P.B., Kahana M.J., Howard M.W., Donner E.J., Madsen J.R. Theta and gamma oscillations during encoding predict subsequent recall. // *J. Neurosci.* – 2003. – V. 23. – P. 10809–10814.
- Sederberg P.B., Schulze-Bonhage A., Madsen J.R., Bromfield E.B., E.B. McCarthy E.B., Brandt A., Tully M.S., Kahana M.J. Hippocampal and neocortical gamma oscillations predict memory formation in humans. // *Cereb. Cortex.* – 2007. – V. 17. – P. 1190–1196.
- Seeck M., Grusser O.J. Category-related components in visual evoked-potentials – photographs of faces, persons, flowers and tools as stimuli. // *Exp. Brain Res.* – 1992. – V. 92. – P. 338–349.

- Sehatpour P., Molholm S., Schwartz T., Mahoney J., Mehta A., Javitt D., Stanton P., Foxe J. A human intracranial study of long-range oscillatory coherence across a frontal- occipital- hippocampal brain network during visual object processing. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2008. – V. 105. – P. 4399–4404.
- Sehlmeyer C, Konrad C, Zwitserlood P, Arolt V, Falkenstein, M., Beste C. ERP indices for response inhibition are related to anxiety-related personality traits. // Neuropsychologia. – 2010. – V. 48. – P. 2488–2495.
- Seidenbecher T., Laxmi T.R., Stork O., Pape H.C. Amygdalar and hippocampal theta rhythm synchronization during fear memory retrieval. // Science. – 2003. – V. 301. – P. 846–850.
- Sekihara K., Nagarajan S. Adaptive Spatial Filters for Electromagnetic Brain Imaging. – Berlin: Springer, 2008. – 256 p.
- Sekihara K., Nagarajan S.S., Poeppel D., Marantz A. Performance of an MEG adaptive-beamformer technique in the presence of correlated neural activities: effects on signal intensity and time-course estimates. // IEEE Trans. Biomed. Eng. – 2002. – V. 49. – P. 1534–1546.
- Sekihara K., Nagarajan S.S., Poeppel D., Marantz A., Miyashita Y. Reconstructing spatio-temporal activities of neural sources using an MEG vector beamformer technique. // IEEE Trans. Biomed. Eng. – 2001. – V. 48. – P. 760–771.
- Sekihara K., Nagarajan S., Poeppel D., Miyashita Y. Time-frequency MEG- MUSIC algorithm. // IEEE Trans Med Imaging. – 1999b. – V. 18. – P. 92–97.
- Sekihara K., Nagarajan S.S., Poeppel D., Miyauchi S., Fujimaki N., Koizumi H., Miyashita Y. Estimating neural sources from each time-frequency component of magnetoencephalographic data. // IEEE Trans. Biomed. Eng. – 2000. – V. 47. – P. 642–653.
- Sekihara K., Poeppel D., Marantz A., Koizumi H., Miyashita Y. MEG spatio-temporal analysis using a covariance matrix calculated from nonaveraged multiple-epoch data. // IEEE Trans Biomed Eng. – 1999a. – V. 46. – P. 515–521.
- Sekihara K. Poeppel D. Marantz A. Koizumi H. Miyashita Y. Noise covariance incorporated MEG- MUSIC algorithm: A method for multiple-dipole estimation

- tolerant of the influence of background brain activity. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1997. – V. 44. – P. 839–849.
- Sekihara K., Sahani M., Nagarajan S.S. Localization bias and spatial resolution of adaptive and non-adaptive spatial filters for MEG source reconstruction // *Neuroimage.* – 2005. – V. 25. – P. 1056–1067.
- Sella I., Reiner M., Pratt H. Natural stimuli from three coherent modalities enhance behavioral responses and electrophysiological cortical activity in humans. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2014. – V. 93. – P. 45–55.
- Semba K., Szechtman H., Komisaruk B.R. Synchrony among rhythmical facial tremor, neocortical ‘alpha’ waves, and thalamic non-sensory neuronal bursts in intact awake rats. // *Brain Res.* – 1980. – 195. – 281–298.
- Senior T.J., Huxter J.R., Allen K., O’Neill J., Csicsvari J. Gamma oscillatory firing reveals distinct populations of pyramidal cells in the CA1 region of the hippocampus. // *J. Neurosci.* – 2008. – V. 28. – P. 2274–2286.
- Senkowski D., Herrmann C.S. Effects of task difficulty on evoked gamma activity and ERPs in a visual discrimination task. // *Clin. Neurophysiol.* – 2002. – V. 113. – P. 1742–1753.
- Senkowski D., Saint-Amour D., Gruber T., Foxe J.J. Look who’s talking: the deployment of visuo-spatial attention during multisensory speech processing under noisy environmental conditions. // *Neuroimage.* – 2008. – V. 43. – P. 379–387.
- Senkowski D., Schneider T., Foxe J., Engel A. Crossmodal binding through neural coherence: implications for multisensory processing. // *Trends in Neurosci.* – 2008. – V. 31. – P. 401–409.
- Shah A.S., Bressler S.L., Knuth K.H., Ding M., Mehta A.D., Ulbert I., Schroeder C.E. Neural dynamics and the fundamental mechanisms of event-related brain potentials. // *Cereb. Cortex.* – 2004. – V. 14. – P. 476–483.
- Shahin A.J., Roberts L.E., Miller L.M., McDonald K.L., Alain C. Sensitivity of EEG and MEG to the N1 and P2 auditory evoked responses modulated by spectral complexity of sounds. // *Brain Topogr.* – 2007a. – V. 20. – P. 55–61.

- Shahin A.J., Roberts L.E., Pantev C., Aziz M., Picton T.W. Enhanced anterior-temporal processing for complex tones in musicians. // *Clin. Neurophysiol.* – 2007b. – V. 118. – P. 209–220.
- Shahin A.J., Picton T.W., Miller L.M. Brain oscillations during semantic evaluation of speech. // *Brain Cogn.* – 2009. – V. 70. – P. 259–266.
- Sharma A., Kraus N., McGee T.J., Nicol T.G. Developmental changes in P1 and N1 central auditory responses elicited by consonant–vowel–consonant syllables. // *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* – 1997. – V. 104. – P. 540–545.
- Shaw F.Z. Is spontaneous high–voltage rhythmic spike discharge in Long Evans rats an absence–like seizure activity? // *J. Neurophysiol.* – 2004. – 91. – 63–77.
- Sheehan K.A., McArthur G.M., Bishop D.V. Is discrimination training necessary to cause changes in the P2 auditory event–related brain potential to speech sounds? // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2005. – V. 25. – P. 547–553.
- Sherman S.M. Tonic and burst firing: Dual modes of thalamocortical relay. // *Trends Neurosci.* – 2001. – V. 24. – P. 122–126.
- Sherman S.W., Guillery R.W. Exploring the thalamus and its role in cortical function. – London: Mit Press, 2006. – 484 p.
- Sherman S.M., Guillery R.W. The role of the thalamus in the flow of information to the cortex. // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 2002. – V. 357. – P. 1695–1708.
- Shibasaki H., Barrett G., Halliday E., Halliday A.M. Components of the movement–related cortical potential and their scalp topography. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1980. – V. 49. – P. 213–226.
- Shibasaki H., Hallett M. What is the Bereitschaftspotential? // *Clin. Neurophysiol.* – 2006. – 117. – P. 2341–2356.
- Shibata T., Nishijo H., Tamura R., Miyamoto K., Eifuku S., Endo S., Ono T. Generators of visual evoked potentials for faces and eyes in the human brain as determined by dipole localization. // *Brain Topogr.* – 2002. – V. 15. – P. 51–63.
- Shibata T., Shimoyama I., Ito T., Abla D., Iwasa H., Koseki K., Yamanouchi N, Sato T, Nakajima Y. Event–related dynamics of the gamma–band oscillation in the human

- brain: information processing during a GO/NOGO hand movement task. // *Neurosci. Res.* – 1999. – V. 33. – P. 215–222.
- Shinomiya S., Fukenaga T., Nagata K. Clinical aspects of the “third rhythm” of the temporal lobe. // *Clin. Electroencephalogr.* –1999. – V. 30. – P. 136–142.
- Siapas A.G., Lubenov E.V., Wilson M.A. Prefrontal phase locking to hippocampal theta oscillations. // *Neuron.* – 2005. – V. 46. – P. 141–151.
- Siegel M., Donner T.H., Oostenveld R., Fries P., Engel A.K. High– frequency activity in human visual cortex is modulated by visual motion strength. // *Cereb. Cortex.* – 2007. – V. 17. – P. 732–741.
- Siegel M., Donner T.H., Oostenveld R., Fries P., Engel A.K. Neuronal synchronization along the dorsal visual pathway reflects the focus of spatial attention. // *Neuron.* – 2008. – V. 60. – P. 709–719.
- Siegel M., Engel A.K., Donner T.H. Cortical network dynamics of perceptual decision– making in the human brain. // *Front. Hum. Neurosci.* – 2011. – V. 5. – A. 21.
- Sigurdsson T., Stark K.L., Karayiorgou M., Gogos J.A., Gordon J.A. Impaired hippocampal– prefrontal synchrony in a genetic mouse model of schizophrenia. // *Nature.* – 2010. – V. 464. – P. 763–767.
- Sik A., Penttonen M., Ylinen A., Buzski G.. Hippocampal CA1 interneurons: an in vivo intracellular labeling study. // *J/ Neurosci.* – 1995. – V. 15. – P. 6651–6665.
- Silva L.R., Amitai Y., Connors B.W. Intrinsic oscillations of neocortex generated by layer 5 pyramidal neurons. // *Science.* – 1991. – V. 251. – P. 432– 435.
- Silva– Pereyra J., Rivera– Gaxiola M., Aubert E., Bosch J., Galán L., Salazar A. N400 during lexical decision tasks: a current source localization study. // *Clin. Neurophysiol.* – 2003. – V. 114. – P. 2469–2486.
- Simon J.R. Reactions towards the source of stimulation. // *J. Exp. Psychol.* – 1969. – V. 81. – P. 174–176.
- Simon J.R., Rudell A.P. Auditory S– R compatibility: the effect of an irrelevant cue on information processing. // *J. Appl. Psychol.* – 1967. – V. 51. – P. 300–304.
- Simon J.R., Wolf J.D. Choice reaction times as a function of angular stimulus– response correspondence and age. // *Ergonomics.* – 1963. – V. 6. – P. 99–105.

- Simon N.R., Mandshanden I., Lopes da Silva, F.H. A MEG study of sleep. // *Brain Res.* – 2000. – V. 860. – P. 64–76.
- Simons R.F., Graham F.K., Miles M.A., Chen X. On the relationship of P3a and the novelty– P3. // *Biol. Psychol.* – 2001. – V. 56. – P. 207–218.
- Simons R.F., Hoffman J.E., MacMillan F.W. The component structure of event– related slow potentials: task, ISI, and warning stimulus effects on the 'E' wave. // *Biol. Psychol.* – 1983. – V. 17. – P. 193–219.
- Simons R.F., Öhman A., Lang P.J. Anticipation and response set: Cortical, cardiac, and electrodermal correlates. // *Psychophysiology.* – 1979. – V. 16. – P. 222–233.
- Simos P.G., Papanikolaou E., Sakkalis E., Micheloyannis S. Modulation of gamma– band spectral power by cognitive task complexity. // *Brain Topography.* – 2002. – V. 14. – P. 191–196.
- Simson R., Vaughn H.G.Jr., Ritter W. The scalp topography of potentials in auditory and visual discrimination tasks. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1977. – V. 42. – P. 528–535.
- Singer W. Neocortical rhythms in health and disease: an overview. // *Rhythms of the neocortex: Where do they come from and what are they good for? / Kopell N. Eds.* – 2009. – P. 1–10.
- Singer W., Gray C. Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. // *Annu. Rev. Neurosci.* – 1995. – V. 18. – P. 555–586.
- Sinke C., Neufeld J., Wiswede D., Emrich H.M., Bleich S., Münte T.F., Szycik GR. N1 enhancement in synesthesia during visual and audio– visual perception in semantic cross– modal conflict situations: an ERP study. // *Front. Hum. Neurosci.* – 2014. – V. 8. – A. 21.
- Sitnikova T., Holcomb P.J., Kiyonaga K.A., Kuperberg G.R. Two neurocognitive mechanisms of semantic integration during the comprehension of real– world events. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2008. – V. 20. – P. 2037–2057.
- Sitnikova T., West W.C., Kuperberg G.R., Holcomb P.J. The neural organization of semantic memory: Electrophysiological activity suggests feature– based segregation. // *Biol. Psychol.* – 2006. – V. 71. – P. 326–340.

- Skinner R.D.M., Rasco B.A., Fitzgerald J., Karson C.N., Matthew M., Williams D.K., Garcia-Rill E. Reduced sensory gating of the P1 potential in rape victims and combat veterans with posttraumatic stress disorder. // *Depress. Anxiety.* – 1999. – V. 9. – P. 122–130.
- Smid H.G.O.M., Bocker K.B., van Touw D.A., Mulder G., Brunia C.H. A psychophysiological investigation of the selection and the use of partial stimulus information in response choice. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 1996. – V. 22. – P. 3–24.
- Smid H.G.O.M., Jakob A., Heinze H.-J. The organization of multidimensional selection on the basis of color and shape: An event-related brain potential study. // *Percept. Psychophys.* – 1997. – V. 59. – P. 693–713.
- Smid H.G.O.M., Jakob A., Heinze H.-J. An event related potential study of visual selective attention to conjunctions of color and shape. // *Psychophysiology.* – 1999. – V. 36. – P. 264–279.
- Smilde A., Bro R., Geladi P. *Multiway Analysis: Applications in the Chemical Sciences.* – N.-Y.: John Wiley & Sons, 2004. – 396 p.
- Smit D.J., Stam C.J., Posthuma D., Boomsma D.I., de Geus E.J. Heritability of “small-world” networks in the brain: a graph theoretical analysis of resting-state EEG functional connectivity. // *Hum. Brain Mapp.* – 2008. – 29. – 1368–1378.
- Smith J.L., Johnstone S.J., Barry R.J. Movement-related potentials in the Go/NoGo task: the P3 reflects both cognitive and motor inhibition. // *Clin. Neurophysiol.* – 2008. – V. 119. – P. 704–14.
- Smith J.L., Johnstone S.J., Barry R.J. Response priming in the Go/NoGo task: the N2 reflects neither inhibition nor conflict. // *Clin. Neurophysiol.* – 2007. – V. 118. – P. 343–355.
- Smith J.L., Smith E.A., Provost A.L., Heathcote A. Sequence effects support the conflict theory of N2 and P3 in the Go/NoGo task. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2010. – V. 75. – P. 217–226.
- Smith M.E., Halgren E., Sokolik M., Baudena P., Musolino A., Liegeois-Chauvel C., Chauvel P. The intracranial topography of the P3 event-related potential elicited

- during auditory oddball. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1990. – V. 76. – P. 235–248.
- Smith M.E., Gevins A., Brown H., Karnik A., Du,R. Monitoring task loading with multivariate EEG measures during complex forms of human–computer interaction. // *Hum. Factors.* – 2001. – V. 43. – P. 366–380.
- Smith M.E., McEvoy L.K., Gevins A., Neurophysiological indices of strategy development and skill acquisition. // *Cogn. Brain Res.* – 1999. – V. 7. – P. 389–404.
- Smulders F.T.Y., Miller J.O. Lateralized Readiness Potential // *The Oxford handbook of event– related potential components.* / Luck S.J., Kappenman E.S. eds. – Oxford: Oxford University Press, 2012. – P. 209–229.
- Snyder E., Hillyard S. Long– latency evoked potentials to irrelevant, deviant stimuli. // *Behav. Biol.* – 1976. – V. 16. – P. 319–331.
- Softky W.R., Koch C. The highly irregular firing of cortical cells is inconsistent with temporal integration of random EPSPs. // *J. Neurosci.* – 1993. – V. 13. – P. 334–350.
- Sohal V.S., Zhang F., Yizhar O., Deisseroth K. Parvalbumin neurons and gamma rhythms enhance cortical circuit performance. // *Nature.* – 2009. – V. 459. – P. 698–702
- Sokolov A., Lutzenberger W., Pavlova M., Preissl H., Braun C., Birbaumer N. Gamma– band MEG activity to coherent motion depends on task– driven attention. // *Neuroreport.* – 1999. – V. 10. – P. 1997–2000.
- Solis– Escalante T., Müller– Putz G.R., Pfurtscheller G., Neuper C. Cue– induced beta rebound during withholding of overt and covert foot movement. // *Clin. Neurophysiol.* – 2012. – V. 123. – P. 1182–1190.
- Soltani M., Knight R.T. Neural origins of the P300. // *Crit. Rev. Neurobiol.* – 2000. – V. 14. – P. 199–224.
- Soltesz I., Deschenes M. Low– and high– frequency membrane potential oscillations during theta activity in CA1 and CA3 pyramidal neurons of the rat hippocampus under ketamine– xylazine anesthesia. // *J. Neurophysiol.* – 1993. – V. 70. – P. 97–116.

- Somersalo E., Voutilainen A., Kaipio J.P. Non-stationary magnetoencephalography by Bayesian filtering of dipole models. // *Inverse Problems*. – 2003. – V. 19. – P. 1047–1063.
- Somogyi P., Klausberger T. Defined types of cortical interneurone structure space and spike timing in the hippocampus. // *J. Physiol.* – 2005. – V. 562. – P. 9–26.
- Song J., Attias H.T., Luu P., Tucker D. Evaluating an empirical Bayesian source estimation method with dense array EEG and a realistic head model. // *Int. J. Bioelectromagn.* – 2011. – V. 13. – P. 167–172.
- Sorrentino A. Particle Filters for Magnetoencephalography. // *Arch. Comput. Methods Eng.* – 2010. – V. 17. – P. 213–251.
- Sorrentino A., Johansen A.M., Aston J.A.D., Nichols T.E., Kendall W. S. Dynamic filtering of static dipoles in magnetoencephalography. // *Ann. Appl. Stat.* – 2013. – V. 7. – P. 955–988.
- Sorrentino A., Parkkonen L., Pascarella A., Campi C., Piana M. Dynamical MEG source modeling with multi-target Bayesian filtering. // *Hum. Brain Mapp.* – 2009. – V. 30. – P. 1911–1921.
- Souloumiac A. A stable and efficient algorithm for difficult non-orthogonal joint diagonalization problem. // *Proc. EUSIPCO, Spain*. – 2011. – P. 1954–1958
- Souloumiac A. Nonorthogonal Joint Diagonalization by Combining Givens and Hyperbolic Rotations // *IEEE Trans. Signal Process.* – 2009. – V. 57. – P. 2222–2231.
- Speckmann E.-J., Elger C.E. Introduction to the Neurophysiological Basis of the EEG and DC Potentials // *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields*, 5th eds. / Niedermeyer E., Lopes da Silva F. eds. – Lippincott Williams and Wilkins, 2005. – P. 12–30.
- Spencer K.M., Dien J., Donchin E. A componential analysis of the ERP elicited by novel events using a dense electrode array. // *Psychophysiology*. – 1999. – V. 36. – P. 409–414
- Squires K.C., Squires N.K., Hillyard S.A. Decision-related cortical potentials during an auditory signal detection task with cued intervals. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 1975. – V. 1. – P. 168–279.

- Srinivasan R. Spatial structure of the human alpha rhythm: global correlation in adults and local correlation in children. // *Clin. Neurophysiol.* – 1999. – V. 110. – P. 1351–1362.
- Srinivasan R., Nunez P.L., Silberstein R.B. Spatial filtering and neocortical dynamics: estimates of EEG coherence. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1998. – V. 45. – P. 814–826.
- Stam C.J. Characterization of anatomical and functional connectivity in the brain: a complex networks perspective. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2010. – V. 77. – P. 186–194.
- Stam C.J. Functional connectivity patterns of human magnetoencephalographic recordings: a small– world network? // *Neurosci. Lett.* – 2004. – V. 355. – P. 25–28.
- Stam C.J., de Bruin E.A. Scale– free dynamics of global functional connectivity in the human brain. // *Hum. Brain Mapp.* – 2004. – V. 22. – P. 97–109.
- Stam C.J., De Haan W., Daffertshofer A., Jones B.F., Manshanden I., Van Cappellen van Walsum A.M., Montez T., Verbunt J.P., de Munck J.C., van Dijk B.W., Berendse H.W., Scheltens P. Graph theoretical analysis of magnetoencephalographic functional connectivity in Alzheimer’s disease. // *Brain.* – 2009. – V. 132. – P. 213–224.
- Stam C.J., Jones B.F., Manshanden I., Van Cappellen van Walsum A.M., Montez T., Verbunt J.P., de Munck J.C., Van Dijk B.W., Berendse H.W., Scheltens P. Magnetoencephalographic evaluation of resting– state functional connectivity in Alzheimer’s disease. // *Neuroimage.* – 2006. – V. 32. – P. 1335–1344.
- Stam C.J., Jones B.F., Nolte G., Breakspear M., Scheltens P. Small– world networks and functional connectivity in Alzheimer’s disease. // *Cereb. Cortex.* – 2007a. – V. 17. – P. 92–99.
- Stam C.J., Nolte G., Daffertshofer A. Phase lag index: assessment of functional connectivity from multi channel EEG and MEG with diminished bias from common sources. // *Hum. Brain Mapp.* – 2007a. – V. 28. – P. 1178–1193.
- Stam C.J., Pijn J.P.M., Suffczynski P., Lopes da Silva F.H. Dynamics of the human rhythm: Evidence for non– linearity? // *Clin. Neurophysiol.* – 1999. – V. 110. – P. 1801–1813.

- Stancak A., Pfurtscheller G. Event-related desynchronisation of central beta-rhythms during brisk and slow self-paced finger movements of dominant and nondominant hand. // *Cogn. Brain Res.* – 1996. – V. 4. – P. 171–183.
- Stancak Jr. A., Pfurtscheller G. Mu-rhythm changes in brisk and slow self-paced finger movements. // *NeuroReport.* – 1996. – V. 7. – P. 1161–1164.
- Stanzione P., Fattapposta F., Guiunti P. P300 variations in Parkinsonian patients before and during dopaminergic monotherapy: A suggested dopamine component in P300. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1991. – V. 80. – P. 446–453.
- Stapleton J.M., Halgren E. Endogenous potentials evoked in simple cognitive tasks: Depth components and task correlates. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1987. – V. 67. – P. 44–52.
- Steeger G.H., Reinhardt J. Ein Mittelwertrechner für reizausgeloste neuroelektrische Signale variabler Latenz. // *Biomed. Tech.* – 1977. – V. 22. – P. 68–74.
- Stefanics G., Kremláček J., Czigler I. Visual mismatch negativity: a predictive coding view. // *Front. Hum. Neurosci.* – 2014. – V. 8. – A. 666.
- Stein B.E., Huneycutt W.S., Meredith M.A. Neurons and behavior: the same rules of multisensory integration apply. // *Brain Res.* – 1988. – V. 448. – P. 355–358.
- Stein B., Meredith M.A., Huneycutt W.S., McDade L. Behavioral indices of multisensory integration: orientation to visual cues is affected by auditory stimuli. // *J Cogn Neurosci.* – 1989. – V. 1. – P. 12–24.
- Stein B.E., Rowland B.A. Organization and plasticity in multisensory integration: early and late experience affects its governing principles. // *Prog. Brain Res.* – 2011. – V. 191. – P. 145–163.
- Stein B.E., Stanford T.R., Ramachandran R., Perrault T.J.Jr., Rowland B.A. Challenges in quantifying multisensory integration: alternative criteria, models, and inverse effectiveness. // *Exp. Brain Res.* – 2009. – V. 198. – P. 113–126.
- Stemmer B., Segalowitz S.J., Witzke W., Schonle P.W. Error detection in patients with lesions to the medial prefrontal cortex: an ERP study. // *Neuropsychologia.* – 2003. – V. 42. – P. 118–130.

- Stepanyants A., Hirsch J.A., Martinez L.M., Kisvarday Z.F., Ferecsko A.S., Chklovskii D.B. Local potential connectivity in cat primary visual cortex. // *Cereb. Cortex.* – 2008. – V. 18. – P. 13–28.
- Steriade M. Synchronized activities of coupled oscillators in the cerebral cortex and thalamus at different levels of vigilance. // *Cereb. Cortex.* – 1997. – V. 7. – P. 583–604.
- Steriade M. Cellular Substrates of Brain Rhythms // *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields*, 5th eds. / Niedermeyer E., Lopes da Silva F. eds. – Lippincott Williams and Wilkins, 2005. – P. 31–84.
- Steriade M., Amzica F., Contreras D. Synchronization of fast (30– 40 Hz) spontaneous cortical rhythms during brain activation. // *J. Neurosci.* – V. 1996. – 16. – P. 392–417.
- Steriade M., Contreras D., Amzica F. Synchronized sleep oscillations and their paroxysmal developments. // *Trends Neurosci.* – 1994. – V. 17. – P. 199–208
- Steriade M, Contreras D, Curro Dossi R, Nunez A The slow (< 1 Hz) oscillation in reticular thalamic and thalamocortical neurons: Scenario of sleep rhythm generation in interacting thalamic and neocortical networks. // *J Neurosci.* – 1993a. – V. 13. – P. 3266–3283.
- Steriade M., Curro Dossi R., Nunez A. Network modulation of a slow intrinsic oscillation of cat thalamocortical neurons implicated in sleep delta waves: cortical potentiation and brainstem cholinergic suppression. // *J. Neurosci.* – 1991. – V. 11. – P. 3200–3217.
- Steriade M., Gloor, P., Llinas R.R., Lopes da Silva F.H., Mesulam M.M. Basic mechanisms of cerebral rhythmic activity. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1990. – V. 76. – P. 481–509.
- Steriade M., Llinas R. The functional states of the thalamus and the associated neuronal interplay. // *Phys. Rev.* – 1988. – V. 68. – P. 649–742.
- Steriade M., McCormick D.A., Sejnowski T.J. Thalamocortical oscillations in the sleeping and aroused brain. // *Science.* – 1993b. –V. 262. – P. 679–685.

- Steriade M., Nunez A., Amzica F. A novel slow (<1 Hz) oscillation of neocortical neurons in vivo: depolarizing and hyperpolarizing components. // *J. Neurosci.* – 1993c. – V. 13. – P. 3252–3265.
- Sterman M.B., Wyrwicka W. EEG correlates of sleep: evidence for separate forebrain substrates. // *Brain Res.* – 1967. – 6. – 143–163.
- Sternberg S. High– speed scanning in human memory. // *Science.* – 1966. – V. 153. – P. 652–654.
- Stewart M., Fox S.E. Do septal neurons pace the hippocampal theta rhythm? // *Trends Neurosci.* – 1990. – V. 13. – P. 163–168.
- Stone J.V. *Independent Component Analysis: A Tutorial Introduction.* – Cambridge: MIT Press, 2004. – 193 p.
- Stoppel C.M., Boehler C.N., Strumpf H., Krebs R.M., Heinze H.J., Hopf J.M., Schoenfeld M.A. Spatiotemporal dynamics of feature– based attention spread: evidence from combined electroencephalographic and magnetoencephalographic recordings. // *J. Neurosci.* – 2012. – V. 32. – P. 9671–9676.
- Storm van Leeuwen W., Wieneke G., Spoelstra P., Verdteeg H. Lack of bilateral coherence of mu– rhythm. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1978. – V. 44. – P. 140–146.
- Strauss A., Wostmann M., Obleser J. Cortical alpha oscillations as a tool for auditory selective inhibition. // *Front. Hum. Neurosci.* – 2014. – V. 8. – A. 350.
- Strobel A., Debener S., Sorger B., Peters J.C., Kranczioch C., Hoehstetter K., Engel A.K., Brocke B., Goebel R. Novelty and target processing during an auditory novelty oddball: a simultaneous event– related potential and functional magnetic resonance imaging study. // *Neuroimage.* – 2008. – V. 40. – P. 869–883.
- Summerfield C., Mangels J.A. Coherent theta– band EEG activity predicts item– context binding during encoding. // *Neuroimage.* – 2005. – V. 24. – P. 692–703.
- Sun M. An efficient algorithm for computing multishell spherical volume conductor models in EEG dipole source localization. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1997. – V. 44. – P. 1243–1252.
- Sun M., Scwabassi R.J. The forward EEG solutions can be computed using artificial neural networks. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 2000. – V. 47. – P. 1044–1050.

- Sutouh T., Yabe H., Sato Y., Hiruma T., Kaneko S. Event-related desynchronization during an auditory oddball task. // *Clin. Neurophysiol.* – 2000. – V. 111. – P. 858–862.
- Sutton S., Braren M., Zubin J., John E.R. Evoked potential correlates of stimulus uncertainty. // *Science.* – 1965. – V. 150. – P. 1187–1188.
- Suwazono S., Machado L., Knight R.T. Predictive value of novel stimuli modifies visual event-related potentials and behavior. // *Clin. Neurophysiol.* – 2000. – V. 111, 29–39.
- Suzuki S., Rogawski M.A. T-type calcium channels mediate the transition between tonic and phasic firing in thalamic neurons. // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* – 1989. – V. 86. – P. 7228–7232.
- Swaab T.Y., Camblin C.C., Gordon P.C. Electrophysiological evidence for reversed lexical repetition effects in language processing. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2004. – V. 16. – P. 715–726.
- Swaab T.Y., Ledoux K., Camblin C.C., Boudewyn M. Language-related ERP components. // *The Oxford handbook of event-related potential components.* / Luck S.J., Kappenman E.S. eds. – Oxford: Oxford University Press, 2012. – P. 397–440.
- Swainson R., Cunnington R., Jackson G.M., Rorden C., Peters A.M., Morris P.G., Jackson S.R. Cognitive control mechanisms revealed by ERP and fMRI: evidence from repeated task-switching. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2003. – V. 15. – P. 785–799.
- Swainson R., Jackson S.R., Jackson G.M. Using advance information in dynamic cognitive control: an ERP study of task-switching. // *Brain Res.* – 2006. – V. 1105. – P. 61–72.
- Swann N., Tandon N., Canolty R., Ellmore T.M., McEvoy L.K., Dreyer S., DiSano M., Aron A.R. Intracranial EEG reveals a time and frequency-specific role for the right inferior frontal gyrus and primary motor cortex in stopping initiated responses. // *J. Neurosci.* – 2009. – V. 29. – P. 12675–12685.
- Switthenby S.J., Bailey A.J., Brautigam S., Josephs O.E., Jousmaki V., Tesche C.D. Neural processing of human faces: A magnetoencephalographic study. // *Exp. Brain Res.* – 1998. – V. 118. – P. 501–510.

- Szczepanski S.M., Konen C.S., Kastner S. Mechanisms of spatial attention control in frontal and parietal cortex. // *J. Neurosci.* – 2010. – V. 30. – P. 148–160.
- Szucs D., Soltesz F. Functional definition of the N450 event– related brain potential marker of conflict processing: a numerical stroop study. // *BMC Neurosci.* – 2012. – V. 13. – A. 35.
- Szucs D., Soltesz F. Stimulus and response conflict in the color– word Stroop task: a combined electro– myography and event– related potential study. // *Brain Res.* – 2010. – V. 1325. – P. 63–76.
- Szucs D., Soltesz F., White S. Motor conflict in Stroop tasks: direct evidence from single– trial electro– myography and electro– encephalography. // *Neuroimage.* – 2009. – V. 47. – P. 1960–1973.
- Szurhaj W., Derambure P., Labyt E., Cassim F., Bourriez J.L., Isnard J., Guieu J.D., Mauguiere F. Basic mechanisms of central rhythms reactivity to preparation and execution of a voluntary movement: a stereoelectroencephalographic study. // *Clin. Neurophysiol.* – 2003. – V. 114. – P. 107–119.
- Takahashi K., Saleh M., Penn R.D., Hatsopoulos N.G., Propagating waves in human motor cortex. // *Front. Hum. Neurosci.* – 2011. – V. 5. – A. 40.
- Takahashi N., Shinomiya S., Mori D., Tachibana S. Frontal midline theta rhythm in young healthy adults. // *Clin. Electroencephalogr.* – 1997. – V. 28. – P. 49–54.
- Takeshita S., Ogura C. Effect of the dopamine D2 antagonist sulpiride on eventrelated potentials and its relation to the law of the initial value. // *Int. J. Psychophysiol.* – 1994. – V. 16. – P. 99–106.
- Talairach J., Tournoux P. Co– planar stereotaxic atlas of the human brain: 3– dimensional proportional system – an approach to cerebral imaging. – N.– Y.: Thieme Medical Publishers, 1988.
- Tallon C., Bertrand O., Bouchet P., Pernier J. Gamma– range activity evoked by coherent visual stimuli in humans. // *Eur. J. Neurosci.* – 1995. – V. 7. – P. 1285–1291.
- Tallon– Baudry C. Rhythms in cognitive processing. // *Rhythms of the neocortex: Where do they come from and what are they good for?* / Kopell N. Eds. – 2009a. – P. 29–36.

- Tallon– Baudry C. The roles of gamma-band oscillatory synchrony in human visual cognition // *Front. Biosci.* – 2009b. – V. 14. – P. 321– 32
- Tallon– Baudry C., Bertrand O., Delpuech C., Pernier J. Oscillatory γ - band (30–70 Hz) activity induced by a visual search task in humans. // *J. Neurosci.* – 1997. – V. 17. – P. 722–734.
- Tallon– Baudry C., Bertrand O., Delpuech C., Pernier J. Stimulus specificity of phase– locked and nonphase– locked 40 Hz visual responses in human. // *J. Neurosci.* – 1996. – V. 16. – P. 4240–4249.
- Tallon– Baudry C., Bertrand O., Fischer C. Oscillatory synchrony between human extrastriate areas during visual short– term memory maintenance. // *J. Neurosci.* – 2001. – V. 21. – RC177.
- Tallon– Baudry C., Bertrand O., Henaff M.A., Isnard J., Fischer C. Attention modulates gamma-band oscillations differently in the human lateral occipital cortex and fusiform gyrus. // *Cereb. Cortex.* – 2005. – V. 15. – P. 654–662.
- Tallon– Baudry C., Bertrand O., Peronnet F., Pernier J. Induced gamma– band activity during the delay of a visual short– term memory task in humans. // *J. Neurosci.* – 1998. – V. 18. – P. 4244–4254.
- Tallon– Baudry C., Kreiter A., Bertrand O. Sustained and transient oscillatory responses in the gamma and beta bands in a visual short– term memory task in humans. // *Visual Neurosci.* – 1999. – V. 16. – P. 449–459.
- Tallon– Baudry C., Mandon S., Freiwald W.A., Kreiter A.K. Oscillatory synchrony in the monkey temporal lobe correlates with performance in a visual short– term memory task. // *Cereb. Cortex.* – 2004. – V. 14. – P. 713–720.
- Talsma D., Doty T.J., Woldorff M.G. Selective attention and audiovisual integration: is attending to both modalities a prerequisite for early integration? // *Cereb. Cortex.* – 2007. – V. 17. – P. 679–690.
- Talsma D., Kok, A. Nonspatial intermodal selective attention is mediated by sensory brain areas: Evidence from event related potentials. // *Psychophysiology.* – 2001. – V. 38. – P. 736–751.

- Talsma D., Slagter H.A., Nieuwenhuis S., Hage J, Kok A. The orienting of visuospatial attention: an event-related brain potential study. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2005. – V. 25. – P. 117–129.
- Tang A.C. Applications of second order blind identification to high-density EEG-based brain imaging: a review. // *Advances in Neural Networks – ISNN 2010: 7th International Symposium on Neural Networks, ISNN 2010, Shanghai, China, June 6– 9, 2010, Proceedings, Part II / Zhang L. Lu B.– L., Kwok J. eds.* – Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2010. – V. 6064. – P. 368–377.
- Tang A.C., Pearlmutter B.A., Malaszenko N.A., Phung D.B. Independent components of magnetoencephalography: single-trial response onset times. // *Neuroimage.* – 2002a. – V. 17. – P. 1773–1789.
- Tang A.C., Pearlmutter B.A., Malaszenko N.A., Phung D.B., Reeb B.C. Independent components of magnetoencephalography: localization. // *Neural Comput.* – 2002b. – V. 14. – P. 1827–1858.
- Tang A., Shutterland M., Wang Y. Contrasting single-trial ERPs between experimental manipulations: improving differentiability by blind source separation. // *Neuroimage.* – 2006. – V. 29. – P. 335–346.
- Tanji K., Suzuki K., Delorme A., Shamoto H., Nakasato N. High-frequency gamma-band activity in the basal temporal cortex during picture-naming and lexical decision tasks. // *J. Neurosci.* – 2005. – V. 25. – P. 3287–3293.
- Tanskanen T., Nasanen R., Montez T., Paallysaho J., Hari R. Face recognition and cortical responses show similar sensitivity to noise spatial frequency. // *Cereb. Cortex.* – 2005. – V. 15. – P. 526–534.
- Tarkiainen A., Cornelissen P.L., Salmelin R. Dynamics of visual feature analysis and of object-level processing in face versus letter-string perception. // *Brain.* – 2002. – V. 125. – P. 1125–1136.
- Tarkka M., Hallett M. Topography of scalp-recorded motor potentials in human finger movements. // *J. Clin. Neurophysiol.* – 1991. – V. 8. – P. 331–341.
- Tavabi K., Embick D., Roberts T.P. Spectral-temporal analysis of cortical oscillations during lexical processing. // *Neuroreport.* – 2011a. – V. 22. – P. 474–478.

- Tavabi K., Embick D., Roberts T. Word repetition priming– induced oscillations in auditory cortex: A magnetoencephalography study. // *Neuroreport*. – 2011b. – V. 22. – P. 887–891.
- Taylor K., Mandon S., Freiwald W.A., Kreiter A.K. Coherent oscillatory activity in monkey area v4 predicts successful allocation of attention. // *Cereb. Cortex*. – 2005. – V. 15. – P. 1424–1437.
- Taylor M.J., Itier R.J., Allison T., Edmonds G.E. Direction of gaze effects on early face processing: Eyes– only versus full faces. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2001. – V. 10. – P. 333–340.
- Taylor S.F., Stern E.R., Gehring W.J. Neural systems for error monitoring: Recent findings and theoretical perspectives. // *Neuroscientist*. – 2007. – V. 13. – P. 160–172.
- Tecce J.J., Scheff N.M. Attention reduction and suppressed direct– current potentials in the human brain. // *Science*. – 1969. – V. 164. – P. 331–333.
- Teder W., Alho K., Reinikainen K., Naatanen R. Interstimulus interval and the selective– attention effect on auditory ERPs: "N1 enhancement" versus processing negativity. // *Psychophysiology*. – 1993. – V. 30. – P. 71–81.
- Tenke C.E., Kayser J. Reference– free quantification of EEG spectra: Combining current source density (CSD) and frequency principal components analysis (fPCA). // *Clin. Neurophysiol.* – 2005. – V. 116. – P. 2826–2846.
- Tesche, C.D., Karhu, J. Theta oscillations index human hippocampal activation during a working memory task. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2000. – V. 97. – P. 919–924.
- Thatcher R.W. Validity and reliability of quantitative electroencephalography. // *J. Neurotherapy*. – 2010. – V. 14. – P. 122–152.
- Thatcher R.W., North D., Biver C. EEG and intelligence: relations Between EEG coherence, EEG phase delay and power. // *Clin. Neurophysiol.* – 2005. – V. 116. – P. 2129–2141.
- Thatcher R.W., North D.M., Biver C.J. Intelligence and EEG phase reset: A two compartmental model of phase shift and lock. // *Neuroimage*. – 2008. – V. 42. – P. 1639–1653.

- Thatcher R.W., Walker R.A., Giudice S. Human cerebral hemispheres develop at different rates and ages. // *Science*. – 1987. – V. 236. – P. 1110–1113.
- Thierry G., Martin C.D., Downing P.E., Pegna A.J. Controlling for interstimulus perceptual variance abolishes N170 face selectivity. // *Nat. Neurosci.* – 2007a. – V. 10. – P. 505–511.
- Thierry G., Martin C.D., Downing P.E., Pegna A.J. Is the N170 sensitive to the human face or to several intertwined perceptual and conceptual factors? // *Nat. Neurosci.* – 2007b. – V. 10. – P. 802–803.
- Thirion– Moreau N., Amin M. Quadratic time– frequency domain methods. // *Handbook of blind source separation: Independent component analysis and applications.* / Comon P., Jutten C. eds. – Oxford: Academic Press, 2010. – P. 421–466.
- Thoma R.J., Hanlon F.M., Moses S.N., Edgar J.C., Huang M., Weisend M.P., Irwin J., Sherwood A., Paulson K., Bustillo J., Adler L.E., Miller G.A., Canive J.M. Lateralization of auditory sensory gating and neuropsychological dysfunction in schizophrenia. // *Am. J. Psychiatry*. – 2003. – V. 160. – P. 1595–1605.
- Thomas K.M., Nelson C.A. Age– related changes in the electrophysiological response to visual stimulus novelty: A topographical approach. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1996. – V. 98. – P. 294–308.
- Thorpe S., Fize C., Marlot C. Speed of processing in the human visual system. // *Nature*. – 1996. – V. 381. – P. 520–522.
- Thut G., Nietzel A., Brandt S.A., Pascual– Leone A. Alpha– band electroencephalographic activity over occipital cortex indexes visuospatial attention bias and predicts visual target detection. // *J. Neurosci.* – 2006. – V. 26. – P. 9494–9502.
- Tian S., Wang Y., Wang H., Cui L. Interstimulus interval effect on event– related potential N270 in a color matching task. // *Clin. Electroencephalogr.* – 2001. – V. 32. – P. 82–86.
- Tian T.S., Huang J.Z., Shen H., Li Z. A two– way regularization method for EEG/MEG source reconstruction. // *Ann. Appl. Stat.* – 2012. – V. 6. – P. 1021–1046.

- Tian T.S., Huang J.Z., Shen H., Li Z. EEG/MEG source reconstruction with spatial-temporal two-way regularized regression. // *Neuroinformatics*. – 2013. – V. 11. – P. 477–493.
- Tian T.S., Li Z. A spatio-temporal solution for the EEG/MEG inverse problem using group penalization methods. // *Stat. Interface*. – 2011. – V. 4. – P. 521–533.
- Tichavský P., Yeredor A., Nielsen J. A fast approximate joint diagonalization algorithm using a criterion with a block diagonal weight matrix. // *IEEE Trans. Signal Process.* – 2009. – V. 57. – P. 878–891.
- Tieges Z., Snel J., Kok A., Plat N., Ridderinkhof R. Effects of caffeine on anticipatory control processes: evidence from a cued task-switch paradigm. // *Psychophysiology*. – 2007. – V. 44. – P. 561–578.
- Tiesinga P., Sejnowski T.J. Cortical enlightenment: Are attentional gamma oscillations driven by ING or PING? // *Neuron*. – 2009. – V. 63. – P. 727–732.
- Tiihonen J., Hari R., Kajola M., Karhu J., Ahlfors S., Tissari S. () Magnetoencephalographic 10-Hz rhythm from the human auditory cortex. // *Neurosci. Lett.* – 1991. – 129. – 303–305.
- Tiitinen H., Sinkkonen J., Reinikainen K., Alho K., Lavikainen J., Naatanen R. Selective attention enhances the auditory 40-Hz transient response in humans. // *Nature*. – 1993. – V. 364. – P. 59–60.
- Tillman C.M., Wiens S. Behavioral and ERP indices of response conflict in Stroop and flanker tasks. // *Psychophysiology*. – 2011. – V. 48. – P. 1405–1411.
- Timofeev I., Bazhenov M. Mechanisms and biological role of thalamocortical oscillations. // *Trends in chronobiology research*. / Columbus F. ed. – Hauppauge: Nova Science Publishers, 2005. – P. 1–47.
- Timofeev I., Bazhenov M., Seigneur J., Sejnowski T. Neuronal synchronization and thalamocortical rhythms in sleep, wake and epilepsy. // *Jasper's Basic Mechanisms of the Epilepsies*. 4th edition. / Noebels J.L., Avoli M., Rogawski M.A., Olsen R.W., Delgado-Escueta A.V. eds. – N.-Y.: Oxford University Press, 2012. – P. 157–175.
- Tipping M.E. Sparse Bayesian learning and the relevance vector machine. // *J. Mach. Learn. Res.* – 2001. – V. 1. – P. 211–244.

- Toma K., Matsuoka T., Immisch I., Mima T., Waldvogel D., Koshy B, Hanakawa T., Shill H., Hallett M. Generators of movement-related cortical potentials: fMRI-constrained EEG dipole source analysis. // *Neuroimage*. – 2002. – V. 17. – P. 161–173.
- Tong S., Thakor N.V. (Eds) *Quantitative EEG Analysis Methods and Clinical Applications*. – Boston, London: ARTECH HOUSE, 2009. – 412 p.
- Toro C., Deuschl G., Thatcher R., Sato S., Kufta C., Hallett M. Event-related desynchronization and movement-related cortical potentials on the ECoG and EEG. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1994. – V. 93. – P. 380–389.
- Tort A.B., Komorowski R., Eichenbaum H., Kopell N. Measuring phase-amplitude coupling between neuronal oscillations of different frequencies. // *J. Neurophysiol.* – 2010. – 104. – P. 1195–1210.
- Tort A.B., Komorowski R.W., Manns J.R., Kopell N.J., Eichenbaum H. Theta-gamma coupling increases during the learning of item-context associations. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2009. – V. 106. – P. 20942–20947.
- Tort A.B., Kramer M.A., Thorn C., Gibson D.J., Kubota Y., Graybiel A.M., Kopell N.J. Dynamic cross-frequency couplings of local field potential oscillations in rat striatum and hippocampus during performance of a T-maze task. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2008. – V. 105. – P. 20517–20522.
- Towers S.K., LeBeau F.E.N., Gloveli T., Traub R.D., Whittington M.A., Buhl E.H. Fast network oscillations in the rat dentate gyrus in vitro. // *J. Neurophysiol.* – 2002. – V. 87. – P. 1165–1168.
- Traub R.D., Bibbig A., Fisahn A., LeBeau F.E.N., Whittington M.A., Buhl E.H. A model of gamma-frequency network oscillations induced in the rat CA3 region by carbachol in vitro. // *Eur. J. Neurosci.* – 2000. – V. 12. – P. 4093–4106.
- Traub R., Bibbig A., LeBeau F., Buhl E., Whittington M. Cellular mechanisms of neuronal population oscillations in the hippocampus in vitro. // *Annu. Rev. Neurosci.* – 2004. – V. 27. – P. 247–278.
- Traub R.D., Draguhn A., Whittington M.A., Baldeweg T., Bibbig A., Buhl E.H., Schmitz D. Axonal gap junctions between principal neurons: a novel source of

- network oscillations, and perhaps epileptogenesis. // *Rev. Neurosci.* – 2002. – V. 13. – P. 1–30.
- Traub R.D., Kopell N., Bibbig A., Buhl D.L., LeBeau F.E.N., Whittington M.A. Gap junctions between interneuron dendrites can enhance synchrony of gamma oscillations in distributed networks. // *J. Neurosci.* – 2001. – V. 21. – P. 9478–9486.
- Traub R.D., Whittington M.A. Modeling Rhythms: Detailed Cellular Mechanisms of In Vitro Oscillations with Emphasis on Very Fast Oscillations. // *Rhythms of the Neocortex: Where Do They Come From and What Are They Good For?* / Kopell N. Eds. – 2009. – P. 47–56.
- Traub R.D., Whittington M.A., Colling S.B., Buzsaki G., Jefferys J.G.R. Analysis of gamma rhythms in the rat hippocampus in vitro and in vivo. // *J. Physiol.* – 1996. – V. 493. – P. 471–484.
- Trenner M.U., Heekeren H.R., Bauer M., Rossner K., Wenzel R., Villringer A., Fahlke M. What Happens in Between? Human Oscillatory Brain Activity Related to Crossmodal Spatial Cueing. // *PLoS ONE.* – 2008. – V. 3. – e1467.
- Trujillo-Barreto N., Aubert-Vazquez E., Penny W. Bayesian m/EEG source reconstruction with spatio-temporal priors. // *Neuroimage.* – 2008. – V. 39. – P. 318–335.
- Tsai A.C., Liou M., Jung T.-P., Onton J.A., Cheng P.E., Huang C.-C., Duann J.-R., Makeig S. Mapping single-trial EEG records on the cortical surface through a spatiotemporal modality. // *Neuroimage.* – 2006. – V. 32. – P. 195–207.
- Tse C.-Y., Lee C.-L., Sullivan J., Garnsey S.M., Dell G.S., Fabiani M., Gratton G. Imaging cortical dynamics of language processing with the event-related optical signal. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2007. – V. 104. – P. 17157–17162.
- Tsoneva T., Baldo D., Lema V., Garcia-Molina G. EEG-rhythm dynamics during a 2-back working memory task and performance. // *Conf. Proc. IEEE Eng. Med. Biol. Soc.* 2011. – 2011. – P. 3828–3831.
- Tsujimoto T., Shimazu H., Isomura Y. Direct recording of theta oscillations in primate prefrontal and anterior cingulate cortices. // *J. Neurophysiol.* – 2006. – V. 95. – P. 2987–3000.

- Tsujimoto T., Mima T., Shimazu H., Isomura Y. Directional organization of sensorimotor oscillatory activity related to the electromyogram in the monkey. // *Clin. Neurophysiol.* – 2009. – V. 120. – P. 1168–1173.
- Tsukamoto T., Kotani Y., Ohgami Y., Omura K., Inoue Y., Aigara Y. Activation of insular cortex and subcortical regions related to feedback stimuli in a time estimation task: An fMRI study. // *Neurosci. Lett.* – 2006. – V. 399. – P. 39–44.
- Tucker L.R. Some mathematical notes on three mode factor analysis. // *Psychometrika.* – 1966. – V. 31. – P. 279–311.
- Tukker J., Fuentealba P., Hartwich K., Somogyi P., Klausberger T. Cell type-specific tuning of hippocampal interneuron firing during gamma oscillations in vivo. // *J. Neurosci.* – 2007. – V. 27. – P. 8184–8189.
- Tun A.K., Lye N.T., Guanglan Z., Abeyratne U.R., Saratchandran P. RBF networks for source localization in quantitative electrophysiology. // *Crit. Rev. Biomed. Eng.* – 2000. – V. 28. – P. 463–472.
- Tzagarakis C., Ince N.F., Leuthold A.C., Pellizzer G. Beta-band activity during motor planning reflects response uncertainty. // *J. Neurosci.* – 2010. – V. 30. – P. 11270–11277.
- Uhlhaas P.J., Haenschel C., Nikolic D., Singer W. The role of rscillations and synchrony in cortical networks and their putative relevance for the pathophysiology of schizophrenia. // *Schizophr. Bull.* – 2008. – V. 34. – P. 927–943.
- Uhlhaas P., Singer W. Neural synchrony in brain disorders: relevance for cognitive dysfunctions. and pathophysiology. // *Neuron.* – 2006. – V. 52. – P. 155–168.
- Uutela K., Hamalainen M., Somersalo E. Visualization of magnetoencephalographic data using minimum current estimates. // *Neuroimage.* – 1999. – V. 10. – P. 173–180.
- Valaee S., Kabal P. An information theoretic approach to source enumeration in array signal processing. // *IEEE Trans. Signal Process.* – 2004. – V. 52. – P. 1171–1178.
- Vahabi Z., Amirfattahi R., Mirzaei A. Enhancing P300 wave of BCI systems via negentropy in adaptive wavelet denoising. // *J. Med. Signals Sens.* – 2011. – V. 1. – P. 165–176.

- Valaee S., Shahbazpanahi S. Detecting the number of signals in wireless DS- CDMA networks. // *IEEE Trans. Communications.* – V. 56. – P. 1189–1197.
- Valdes- Sosa M., Bobes M.A., Rodriguez V., Pinilla T. Switching attention without shifting the spotlight object- based attentional modulation of brain potentials. // *J. Cogn. Neurosci.* – 1998. – V. 10. – P. 137–151.
- van Berkum J.J.A. The neuropragmatics of “simple” utterance comprehension: an ERP review. // *Semantics and Pragmatics: From Experiment to Theory* / Sauerland U., Yatsushiro K. eds. – Basingstoke, UK: Palgrave Macmillan, 2009. – P. 276–316.
- van Berkum J.J.A., Hagoort P., Brown C.M. Semantic integration in sentences and discourse: Evidence from the N400. // *J. Cogn. Neurosci.* – 1999. – V. 11. – P. 657–671.
- van Berkum J.J.A., van den Brink D., Tesink C.M.J.Y., Kos M., Hagoort P. The neural integration of speaker and message. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2008. – V. 20. – P. 580–591.
- van Boxtel G.J., Bocker K.B. Cortical measures of anticipation. // *J. Psychophysiol.* – 2004. – V. 18. – P. 61–76.
- van Boxtel G.J., Brunia C.H. Motor and non- motor aspects of slow brain potentials. // *Biol Psychol.* – 1994. – V. 38. – P. 37–51.
- van Boxtel G.J.M., van den Boogaart B., Brunia C.H.M. The contingent negative variation in a choice reaction time task. // *J. Psychophysiol.* – 1993. – V. 7. – P. 11–23.
- van Boxtel G.J., van der Molen M.W., Jennings J.R., Brunia C.H. A psychophysiological analysis of inhibitory motor control in the stop- signal paradigm. // *Biol. Psychol.* – 2001. – V. 58. – P. 229–262.
- Van der Lubbe R.H., Bundt C., Abrahamse E.L. Internal and external spatial attention examined with lateralized EEG power spectra. // *Brain Res.* – 2014. – V. 1583. – P. 179–192.
- Van der Lubbe R.H., Jaskowski P., Verleger R. Mechanisms underlying spatial coding in a multiple- item Simon task. // *Psychol. Res.* – 2005. – V. 69. – P. 179–190.

- Van der Lubbe R.H., Neggers S.F., Verleger R, Kenemans J.L. Spatiotemporal overlap between brain activation related to saccade preparation and attentional orienting. // *Brain Res.* – 2006. – V. 1072. – P. 133–152.
- Van der Lubbe R.H., Utzerath C. Lateralized power spectra of the EEG as an index of visuospatial attention. // *Adv. Cogn. Psychol.* – 2013. – V. 9. – P. 184–201.
- van der Stelt O., Kok A., Smulders F.T.Y., Snel J., Gunning B. Cerebral event-related potentials associated with selective attention to color: Developmental changes from childhood to adulthood. // *Psychophysiology.* – 1998. – V. 35. – P. 227–239.
- Van der Stigchel S., Heslenfeld D.J, Theeuwes J. An ERP study of preparatory and inhibitory mechanisms in a cued saccade task. // *Brain Res.* – 2006. – V. 1105. – P. 32–45.
- Van Der Werf J., Jensen O., Fries P., Medendorp W. Gamma-band activity in human posterior parietal cortex encodes the motor goal during delayed prosaccades and antisaccades. // *J. Neurosci.* – 2008. – V. 28. – P. 8397–8405.
- Van Hoey G., De Clercq J., Vanrumste B., Van de Walle R., Lemahieu I., D’Have M., Boon P. EEG dipole source localization using artificial neural networks. // *Phys. Med. Biol.* – 2000. – V. 45. – P. 997–1011.
- Van Petten C. A comparison of lexical and sentence-level context effects in event-related potentials. // *Lang. Cogn. Process.* – 1993. – V. 8. – P. 485–531.
- Van Petten C., Kutas M. Interactions between sentence context and word frequency in event-related brain potentials. // *Memory Cognit.* – 1990. – V. 18. – P. 380–393.
- Van Petten C., Kutas M., Kluender R., Mitchiner M., McIsaac, H.K. Fractionating the word repetition effect with event-related potentials. // *J. Cogn. Neurosci.* – 1991. – V. 3. – P. 131–150.
- Van Petten C., Luka B.J. Neural localization of semantic context effects in electromagnetic and hemodynamic studies. // *Brain Lang.* – 2006. – V. 97. – P. 279–293.
- Van Petten C., Rheinfelder H. Conceptual relationships between spoken words and environmental sounds: Event-related brain potential measures. // *Neuropsychologia.* – 1995. – V. 33. – P. 485–508.

- van Veen B.D., van Dronglen W., Yuchtman M., Suzuki A. Localization of brain electrical activity via linearly constrained minimum variance spatial filtering. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1997. – V. 44. – P. 867–880.
- van Veen V., Carter C.S. The anterior cingulate as a conflict monitor: fMRI and ERP studies. // *Physiol. Behav.* – 2002a. – V. 77. – P. 477–482.
- van Veen V., Carter C.S. The timing of action– monitoring processes in the anterior cingulate cortex. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2002b. – V. 14. – P. 593–602.
- van Veen V., Cohen J., Botvinick M., Stenger V., Carter C. Anterior cingulate cortex, conflict monitoring, and levels of processing. // *Neuroimage.* – 2001. – V. 14. – P. 1302–1308.
- van Velzen J., Eimer M. Early posterior ERP components do not reflect the control of attentional shifts toward expected peripheral events. // *Psychophysiology.* – 2003. – V. 40. – P. 827–831.
- van Wijk B.C., Daffertshofer A., Roach N., Praamstra P. A role of beta oscillatory synchrony in biasing response competition? // *Cereb. Cortex.* – 2009. – V. 19. – P. 1294–1302.
- Vanderwolf C.H. Hippocampal electrical activity and voluntary movement in the rat. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1969. – V. 26. – P. 407–418.
- Vanderwolf C.H. Cerebral activity and behavior: control by central cholinergic and serotonergic systems. // *Int. Rev. Neurobiol.* – 1988. – V. 30. – P. 225–340.
- Vanhatalo S., Voipio J., Kaila K. Infralow EEG Activity // *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields*, 5th eds. / Niedermeyer E., Lopes da Silva F. eds. – Lippincott Williams and Wilkins, 2005. – P. 495–505.
- Varela F., Lachaux J., Rodriguez E., Martinerie J. The brainweb: phase synchronization and large– scale integration. // *Nat. Rev. Neurosci.* – 2001. – V. 2. – P. 229–239.
- Varoquaux G., Gramfort A., Pedregosa F., Michel V., Thirion B. Multi– subject dictionary learning to segment an atlas of brain spontaneous activity. // *Information processing in medical imaging. Proceedings of 22nd International Conference, IPMI 2011, Kloster Irsee, Germany, July 3– 8, 2011.* / Székely G., Hahn H.K. eds. – Berlin Heidelberg: Springer Verlag, 2011. – P. 562–573.

- Vaughan H.G., Costa L.D., Ritter W. Topography of the human motor potential. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1968. – V. 25. – P. 1–10.
- Vaughan H.G., Ritter W. The sources of auditory evoked responses recorded from the human scalp. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1970. – V. 28. – P. 360–367.
- Vaughan Jr.H.G., Ritter W., Simson R. Topographic analysis of auditory event– related potentials. // *Prog. Brain Res.* – 1980. – V. 54. – P. 279–285.
- Vázquez Marrufo M., Vaquero E., Cardoso M.J., Gómez C.M. Temporal evolution of alpha and beta bands during visual spatial attention. // *Brain Res. Cogn Brain Res.* – 2001. – V. – P. 315–320.
- Velasco M., Velasco F., Olvera A. Subcortical correlates of the somatic, auditory and visual vertex activities in man. I. Bipolar EEG responses and electrical stimulation. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1985. – V. 61. – P. 519–529.
- Velasco M., Velasco F., Velasco A.L., Almanza X., Olvera, A. Subcortical correlates of the P300 potential complex in man to auditory stimuli. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1986. – V. 64. – P. 199–210.
- Ven V., Bledowski C., Prvulovic D., Goebel R., Formisano E., Salle F.D., Linden D.E.J., Esposito F. Visual target modulation of functional connectivity networks revealed by self– organizing group ICA. // *Hum. Brain Mapp.* – 2008. – V. 29. – P. 1450–1461.
- Verleger R. On the utility of P3 latency as an index of mental chronometry. // *Psychophysiology.* – 1997. – V. 34. – P. 131–156.
- Verleger R., Heide W., Butt C., Kömpf D. Reduction of P3b in patients with temporo– parietal lesions. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 1994. – V. 2. – P. 103–116.
- Verleger R., Jaskowskis P., Wascher E. Evidence for an integrative role of P3b in linking reaction to perception. // *J. Psychophysiol.* – 2005. – V. 19. – P. 165–181.
- Verleger R., Vollmer C., Wauschkuhn B., van der Lubbe R.H, Wascher E. Dimensional overlap between arrows as cueing stimuli and responses? Evidence from contra– ipsilateral differences in EEG potentials. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2000. – V. 10. – P. 99–109.

- Vertes R.P., Kocsis B. Brainstem– diencephalo– septohippocampal systems controlling the theta rhythm of the hippocampus. // *Neuroscience*. – 1997. – V. 81. – P. 893–926.
- Vidal J.R., Chaumon M., O'Regan J.K., Tallon– Baudry C. Visual grouping and selective attention induce gamma– band oscillations at different frequencies in human MEG signals. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2006. – V. 18. – P. 1850–1862.
- Vigario R. Extraction of ocular artefacts from EEG using independent component analysis. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1997. – V. 103. – P. 395–404.
- Vigario R., Jousmaki V., Hamalainen M., Hari R., Oja E. Independent component analysis for identification of artifacts in magnetoencephalographic recordings. // *Advances in Neural Information Processing System 10.* / Jordan M.J., Kearns M.J., Solla S.A. eds. Cambridge, MA: MIT Press, 1998. – P. 229–235.
- Vigario R., Oja E. BSS and ICA in neuroinformatics: From current practices to open challenges. // *IEEE Rev. Biomed. Eng.* – 2008. – V. 1. – P. 50–61.
- Vigario R., Sarela J., Jousmaki V., Hamalainen M., Oja E. Independent component approach to the analysis of EEG and MEG. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 2000. – V. 47. – P. 589–593.
- Vigario R., Sarela J., Jousmaki V., Oja E. Independent component analysis in decomposition of auditory and somatosensory evoked fields. // *Proceedings of the Second International Symposium on Independent Component Analysis and Blind Signal Separation (ICA'99)*, Aussois, France, Jan. 1999. – P. 167–172.
- Vigario R., Ziehe A., Muller K., Wubbeler G., Trahms L., Mackert B.M., Curio G., Jousmaki V., Sarela J., Oja E. Blind decomposition of multimodal evoked responses and DC fields. // *Exploratory analysis and data modeling in functional neuroimaging.* / Sommer F.T., Vichert A. eds. Cambridge, MA, MIT Press, 2003. – P. 163–191.
- Vinogradova O. S. Expression, control, and probable functional significance of the neuronal theta– rhythm // *Progr. Neurobiol.* – 1995. – V. 45. – P. 523–583.
- Viola F.C., Thorne J., Edmonds B., Schneider T., Eichele T., Debener S. Semi– automatic identification of independent components representing EEG artifact. // *Clin. Neurophysiol.* – 2009. – V. 120. – P. 868–877.

- Vizioli L., Foreman K., Rousselet G.A., Caldara R. Inverting faces elicits sensitivity to race on the N170 component: a cross-cultural study. // *J. Vis.* – 2010. – V.10. – № 1. – A. 15. – P. 1–23.
- Vogel E.K., Luck S.J. The visual N1 component as an index of a discrimination process. // *Psychophysiology*. – 2000. – V. 37. – P. 190–203.
- Vogel E.K., Luck S.J., Shapiro K.L. Electrophysiological evidence for a postperceptual locus of suppression during the attentional blink. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 1998. – V. 24. – P. 1656–1674.
- Vogel E.K., Machizawa M.G. Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. // *Nature*. – 2004. – V. 428. – P. 748–751.
- Vollgraf R., Obermayer K. Quadratic optimization for simultaneous matrix diagonalization. // *IEEE Trans. Signal Process.* – 2006. – V. 54. – P. 3270–3278.
- Volpe U., Mucci A., Bucci P., Merlotti E., Galderisi S., Maj M. The cortical generators of P3a and P3b: A LORETA study. // *Brain Res. Bull.* – 2007. – V. 73. – P. 220–230.
- von Stein A., Sarnthein J. Different frequencies for different scales of cortical integration: from local gamma to long range alpha/theta synchronization. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2000. – V. 38. – P. 301–313.
- von Stein A., Chiang C., König P. Top-down processing mediated by interareal synchronization. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2000. – V. 97. – P. 14748–14753.
- Voytek B., Canolty R.T., Shestyuk A., Crone N.E., Parvizi J., Knight R.T. Shifts in gamma phase-amplitude coupling frequency from theta to alpha over posterior cortex during visual tasks. // *Front. Hum. Neurosci.* – 2010. – V. 4. – P. 191.
- Vrba J., Robinson S.E. Signal processing in magnetoencephalography. // *Methods*. – 2001. – V. 25. – P. 249–271.
- Wagner M., Fuchs M., Kastner J., SWARM: sLORETA-weighted accurate minimum norm inverse solutions. // *Int. Congr. Ser.* – 2007. – V. 1300. – P. 185–188.
- Wallstrom G.L., Kass R.E., Miller A., Cohn J.F., Fox N.A. Automatic correction of ocular artifacts in the EEG: a comparison of regression-based and component-based methods. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2004. – V. 53. – P. 105–119.

- Walsh M.M., Anderson J.R. Learning from experience: event-related potential correlates of reward processing, neural adaptation, and behavioral choice. // *Neurosci. Biobehav. Rev.* – 2012. – V. 36. – P. 1870–1884.
- Walter W.G. The localization of cerebral tumors by electroencephalography // *Lancet.* – 1936. – V.231. – P. 305–308.
- Walter W.G., Dovey V.J. Electroencephalography in cases of subcortical tumour. // *J. Neurol. Neurosurg. Psychiatry.* – 1944. – V. 7. – P. 57–65.
- Walter W.G., Cooper R., Aldridge V.J., McCallum W.C., Winter A.L. Contingent negative variation: An electric sign of sensorimotor association and expectancy in the human brain. // *Nature.* – 1964. – V. 203. – P. 380–384.
- Wang C., Ulbert I., Schomer D.L., Marinkovic K., Halgren E. Responses of human anterior cingulate cortex microdomains to error detection, conflict monitoring, stimulus-response mapping, familiarity, and orienting. // *J. Neurosci.* – 2005. – V. 25. – P. 604–613.
- Wang H., Wang Y., Kong J., Cui L., Tian S. Enhancement of conflict processing activity in human brain under task relevant condition. // *Neurosci Lett.* – 2001. – V. 298. – P. 155–158.
- Wang J., Tang Y., Li C., Mecklinger A., Xiao Z., Zhang M., Hirayasu Y., Hokama H., Li H. Decreased P300 current source density in drug-naive first episode schizophrenics revealed by high density recording. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2010. – V. 75. – P. 249–257.
- Wang J.Z., Williamson S.J., Kaufman L. Magnetic source imaging based on the minimum-norm least-squares inverse. // *Brain Topogr.* – 1993. – V. 5. – P. 365–371.
- Wang J.Z., Williamson S.J., Kaufman L. Magnetic source images determined by a lead-field analysis: the unique minimum-norm least-squares estimation. // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1992. – V. 39. – P. 665–675.
- Wang L., Jensen O., van den Brink D., Weder N., Schoffelen J.-M., Magyari L., Hagoort P., Bastiaansen M. Beta oscillations relate to the N400m during language comprehension. // *Hum. Brain Mapp.* – 2012. – V. 33. – P. 2898–2912.

- Wang L., Kuroiwa Y., Li M., Kamitani T., Wang J., Takahashi T., Suzuki Y., Ikegami T., Matsubara S. The correlation between P300 alterations and regional cerebral blood flow in non-demented Parkinson's disease. // *Neurosci. Lett.* – 2000. – V. 282. – P. 133–136.
- Wang X.J. Ionic basis for intrinsic 40 Hz neuronal oscillations. // *Neuroreport.* –1993. – V. 5. – P. 221–224
- Wang X.J. Fast burst firing and short-term synaptic plasticity: a model of neocortical chattering neurons. // *Neuroscience.* – 1999. – V. 89. – P. 347–362.
- Wang X.J. Pacemaker neurons for the theta rhythm and their synchronization in the septo-hippocampal reciprocal loop. // *J. Neurophysiol.* – 2002. – V. 87. – P. 889–900.
- Wang X.J. Neurophysiological and computational principles of cortical rhythms in cognition. // *Physiol. Rev.* – 2010. – V. 90. – P. 1195–1268.
- Wang X.-J., Buzsaki G. Gamma oscillation by synaptic inhibition in a hippocampal interneuronal network model. // *J. Neurosci.* – 1996. – V. 16. – P. 6402–6413.
- Wang X.-J., Rinzel J. Alternating and synchronous rhythms in reciprocally inhibitory model neurons. // *Neural. Comput.* – 1992. – V. 4. – P. 84–97.
- Wang Y., Cui L., Wang H., Tian S., Zhang, X. The sequential processing of visual feature conjunction mismatches in the Human brain. // *Psychophysiology.* – 2004. – V. 41. – P. 21–29.
- Wang Y., Kong J., Tang X., Zhuang D., Li S. Event-related potential N270 is elicited by mental conflict processing in human brain. // *Neurosci. Lett.* – 2000. – V. 293. – P. 17–20.
- Wang Y., Tang X., Kong J., Zhuang D., Li S. Different systems in human brain are involved in presemantic discrimination of pictures as revealed by event-related potentials. // *Neurosci Lett.* – 1998. – V. 257. – P. 143–146.
- Wang Y.P., Tian S.J., Wang H.J., Cui L.L., Zhang Y.Y., Zhang X. Event-related potentials evoked by multi-feature conflict under different attentive conditions. // *Exp Brain Res.* – 2003a. – V. 148. – P. 451–457.

- Wang Y., Wang H., Cui L., Tian S., Zhang Y. The N270 component of the event-related potential reflects supramodal conflict processing. // *Neurosci Lett.* – 2002. – V. 332. – P. 25–28.
- Wang Y.P., Zhang Y.Y., Wang H.J., Cui L.L., Tian S.J. Brain potentials elicited by matching global and occluded 3-dimensional contours. // *Brain Cogn.* – 2003b. – V. 53. – P. 28–33.
- Warbrick T., Mobascher A., Brinkmeyer J., Musso F., Richter N., Stoecker T., Fink G.R., Shah N.J., Winterer G. Single-trial P3 amplitude and latency informed event-related fMRI models yield different BOLD response patterns to a target detection task. // *Neuroimage.* – 2009. – V. 47. – P. 1532–1544.
- Watanabe S., Kakigi R., Koyama S., Kirino E. Human face perception traced by magneto- and electroencephalography. // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 1999. – V. 8. – P. 125–142.
- Watanabe S., Kakigi R., Puce A. The spatiotemporal dynamics of the face inversion effect: A magneto- and electro-encephalographic study. // *Neuroscience.* – 2003. – V. 116. – P. 879–895.
- Watrous A.J., Fried I., Ekstrom A.D. Behavioral correlates of human hippocampal delta and theta oscillations during navigation. // *J. Neurophysiol.* – 2011. – V. 105. – P. 1747–1755.
- Wauschkuhn B., Wascher E, Verleger R. Lateralised cortical activity due to preparation of saccades and finger movements: a comparative study. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1997. – V. 102. – P. 114–124.
- Wax M., Kailath T. Detection of signals by information theoretic criteria. // *IEEE Trans. Acoust. Speech Signal Process.* – 1985. – V. 33. – P. 387–392.
- Weerts T.C., Lang P.J. The effects of eye fixation and stimulus and response location on the contingent negative variation (CNV). // *Biol. Psychol.* – 1973. – V. 1. – P. 1–19.
- Weilke F., Spiegel S., Boecker H., von Einsiedel H.G., Conrad B., Schwaiger M., Erhard P. Time-resolved fMRI of activation patterns in M1 and SMA during complex voluntary movement. // *J. Neurophysiol.* – 2001. – V. 85. – P. 1858–1863.
- Weinberg, H. The contingent negative variation: Its relation to feedback and expectant attention. // *Event-related slow potentials of the brain: Their relations to behavior*

- (EEG Suppl. 33) / McCallum W.C., Knott J.R. eds. – Amsterdam: Elsevier, 1973. – P. 219–228.
- Weisser R., Weisbrod M., Roehrig M., Rupp A., Schroeder J., Scherg M. Is frontal lobe involved in the generation of auditory evoked P50? // *Neuroreport*. – 2001. – V. 12. – P. 3303–3307.
- Weisz N., Hartmann T., Muller N., Lorenz I., Obleser J. Alpha rhythms in audition: cognitive and clinical perspectives. // *Front. Psychol.* – 2011. – V. 2. – A. 73.
- Werner S., Noppeney U. Distinct functional contributions of primary sensory and association areas to audiovisual integration in object categorization. // *J Neurosci.* – 2010. – V. 30. – P. 2662–2675.
- West R. Neural correlates of cognitive control and conflict detection in the Stroop and digit– location tasks. // *Neuropsychologia*. – 2003. – V. 41. – P. 1122–1135.
- West R. The effects of aging on controlled attention and conflict processing in the Stroop task. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2004. – V. 16. – P. 103–113.
- West R., Alain C. Effects of task context and fluctuations of attention on the neural activity supporting performance of the Stroop task. // *Brain Res.* – 2000. – V. 873. – P. 102–111.
- West R., Alain C. Event– related neural activity associated with the Stroop task. // *Brain Res. Cogn Brain. Res.* – 1999. – V. 8. – P. 157–164.
- West W.C., Holcomb P.J. Imaginal, semantic, and surface– level processing of concrete and abstract words: An electrophysiological investigation. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2000. – V. 12. – P. 1024–1037.
- Westbrook G. Seizures and epilepsy. // *Principles of neural science*, 4th ed. / Kandel E, Schwartz J, Jessell T, eds. – New York: McGraw– Hill, 2000. – P. 910– 935.
- Wheaton L., Fridman E., Bohlhalter S., Vorbach S., Hallett M. Left parietal activation related to planning, executing and suppressing praxis hand movements. // *Clin. Neurophysiol.* – 2009. – V. 120. – P. 980– 986.
- White D.J., Congedo M., Ciorciari J., Silbertein R.B. Brain Oscillatory Activity during Spatial Navigation: Theta and Gamma Activity Link Medial Temporal and Parietal Regions. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2012. – V. 24. – 686–697.

- Whittingstall K., Stroink G., Gates L., Connolly J.F., Finley A. Effects of dipole position, orientation and noise on the accuracy of EEG source localization. // *Biomed. Eng. Online.* – 2003. – V. 2. – A. 14.
- Whittington M.A., Cunningham M.O., LeBeau F.E.N., Racca C., Traub R.D. Multiple Origins of the Cortical Gamma Rhythm. // *Dev. Neurobiol.* – 2011. – V. 71. – P. 92–106.
- Whittington M.A., Traub R.D., Jefferys J.G.R. Synchronized oscillations in interneuron networks driven by metabotropic glutamate receptor activation. // *Nature.* – 1995. – V. 373. – P. 612–615.
- Whittington M.A., Traub R.D., Kopell N., Ermentrout B., Buhl E.H. Inhibition– based rhythms: experimental and mathematical observations on network dynamics. // *Int. J. Psychophysiol.* – 2000. – V. 38. – P. 315–336.
- Whittington M.A., Traub R.D., Kopell N. Diverse origins of network rhythms in local cortical circuits. // *Rhythms of the neocortex: Where do they come from and what are they good for?* / Kopell N. Eds. – 2009. – P. 11–20.
- Wickens C., Kramer A., Vanesse L., Donchin E. The performance of concurrent tasks: A psychophysiological analysis of the reciprocity of information processing resources. // *Science.* – 1983. – V. 221. – P. 1080–1082.
- Wijers A.A., Mulder G., Okita T., Mulder L.J., Scheffers M.K. Attention to color: an analysis of selection, controlled search, and motor activation, using event– related potentials. // *Psychophysiology.* – 1989. – V. 26. – P. 89–109.
- Wilding E.L., Ranganath C. Electrophysiological correlates of episodic memory processes. // *The Oxford handbook of event– related potential components.* / Luck S.J., Kappenman E.S. eds. – Oxford: Oxford University Press, 2012. – P. 373–396.
- Wilson H.R., Cowan J.D. Excitatory and inhibitory interactions in localized populations of model neurons. // *Biophys. J.* – 1972. – V. 12. – P. 1–24.
- Winkler I., Haufe S., Tangermann M. Automatic classification of artifactual ICA– components for artifact removal in EEG signals. // *Behav. Brain. Funct.* – 2011. – V. 7: A. 30.

- Wipf D., Nagarajan S. A new view of automatic relevance determination. *Advances in Neural Information Processing Systems 20* / Platt J.C., Koller D., Singer Y., Roweis S. eds. – Cambridge, MA: MIT Press, 2008. – P. 1625–1632.
- Wipf D.P., Nagarajan S. A unified bayesian framework for MEG/EEG source imaging. // *Neuroimage*. – 2009. – V. 44. – P. 947–966.
- Wipf D., Owen J., Attias H., Sekihara K., Nagarajan S. Estimating the location and orientation of complex, correlated neural activity using MEG. // *Adv. Neural. Inf. Process. Syst.* – 2009. – V. 21. – P. 1777–1784.
- Wipf D., Owen J., Attias H., Sekihara K., Nagarajan S. Robust Bayesian estimation of the location, orientation, and time course of multiple correlated neural sources using MEG. // *Neuroimage*. – 2010. – V. 49. – P. 641–655.
- Wipf D.P., Ramírez R.R., Palmer J.A., Makeig S., Rao B.D. Analysis of empirical Bayesian methods for neuroelectromagnetic source localization. // *Advances in Neural Information Processing Systems 19.* / Schölkopf B., Platt J., Hofmann T. eds. – Cambridge, MA: MIT Press, 2007. – P. 1505–1512.
- Witham C., Wang M., Baker S. Cells in somatosensory areas show synchrony with beta oscillations in monkey motor cortex. // *Eur. J. Neurosci.* – 2007. – V. 26. – P. 2677–2686.
- Woldorff M.G., Gallen C.C., Hampson S.A., Hillyard S.A., Pantev C., Sobel D., Bloom F.E. Modulation of early sensory processing in human auditory cortex during auditory selective attention. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1993. – V. 90. – P. 8722–8726.
- Woldorff M., Hansen J.C., Hillyard S.A. Evidence for effects of selective attention in the Mid– Latency range of the human auditory event– related potential. // *Current trends in event– related potential research. Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Suppl.* 40. / Johnson R.J., Rohrbaugh J.W., Parasuraman R. eds. – Amsterdam: Elsevier, 1987. – P. 146–154.
- Woldorff M.G., Hillyard S.A. Modulation of early auditory processing during selective listening to rapidly presented tones. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1991. – V. 79. – P. 170–191.

- Wolpaw J.R., Penry J.K. Hemispheric differences in the auditory evoked response. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1977. – V. 43. – P. 99–102.
- Wolters C., Grasedyck L., Hackbusch W. Efficient computation of lead field bases and influence matrix for the FEM– based EEG and MEG inverse problem. // *Inverse Problems.* – 2004. – V. 20. – P. 1099–1116.
- Wolters C., Kuhn M., Anwander A., Reitzinger S. A parallel algebraic multigrid solver for finite element method based source localization in the human brain. // *Comput. Visual. Sci.* – 2002. – V. 5. – P. 165–177.
- Womelsdorf T., Fries P., Mitra P.P., Desimone R. Gamma– band synchronization in visual cortex predicts speed of change detection. // *Nature.* – 2006. – V. 439. – P. 733– 736.
- Wood C.C. Application of dipole localization methods to source identification in human evoked potentials. // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* – 1982. – V. 388. – P. 139–155.
- Wood C.C., Wolpaw J.R. Scalp distribution of human auditory evoked potentials: II Evidence for multiple sources and involvement of auditory cortex. // *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* – 1982. – V. 54. – P. 25–38.
- Woodman G.F., Luck S.J. Electrophysiological measurement of rapid shifts of attention during visual search. // *Nature.* – 1999. – V. 400. – P. 867–869.
- Woodman G.F., Luck S.J. Serial deployment of attention during visual search. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 2003. – V. 29. – P. 121–138.
- Woodman G.F., Vogel E.K. Selective storage and maintenance of an object's features in visual working memory. // *Psychon. Bull. Rev.* – 2008. – V. 15. – P. 223–229.
- Woods D.L., Alain C. Conjoining Three Auditory Features: An Event– Related Brain Potential Study. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2001. – V. 13. – P. 492–509.
- Woods D.L., Alain C. Feature processing during high– rate auditory selective attention. // *Percept. Psychophys.* – 1992. – V. 53. – P. 1–34.
- Woods D.L., Alho K., Algazi A. Brain potential signs of feature processing during auditory selective attention. // *Neuroreport.* – 1991. – V. 2. – P. 189–192.
- Woods D.L., Alho K., Algazi A. Stages of auditory feature conjunction: An event– related brain potential study. // *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* – 1994. – V. 22. – P. 81–94.

- Woody C.D. Characterization of an adaptive filter for the analysis of variable latency neuroelectric signals. // *Med. Biol. Eng.* – 1967. – V. 5. – P. 539–553.
- Wronka E., Kaiser J., Coenen A.M. Neural generators of the auditory evoked potential components P3a and P3b. // *Acta. Neurobiol. Exp. (Wars)*. – 2012. – V. 72. – P. 51–64.
- Wu Y.C., Coulson S. Meaningful gestures: Electrophysiological indices of iconic gesture comprehension. // *Psychophysiology*. – 2005. – V. 42. – P. 654–667.
- Wulff P., Ponomarenko A.A., Bartos M., Korotkova T.M., Fuchs E.C., Bahner F., Both M., Tort A.B.L., Kopell N.J., Wisden W., Monyer H. Hippocampal theta rhythm and its coupling with gamma oscillations require fast inhibition onto parvalbumin-positive interneurons. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2009. – V. 106. – P. 3561–3566.
- Wylie G.R., Javitt D.C., Foxe J.J. Task switching: a high-density electrical mapping study. // *Neuroimage*. – 2003. – V. 20. – P. 2322–2342.
- Wylie G.R., Murray M.M., Javitt D.C., Foxe J.J. Distinct neurophysiological mechanisms mediate mixing costs and switch costs. // *J. Cogn. Neurosci.* – 2009. – V. 21. – P. 105–118.
- Xin G., Xinshan M.A., Yaoqin X.I.E. A new algorithm for EEG source reconstruction based on LORETA by contracting the source region. // *Prog. Nat. Sci.* – 2002. – V. 12. – P. 859–862.
- Xu X., Xu B., He B. An alternative subspace approach to EEG dipole source localization. // *Phys. Med. Biol.* – 2004. – V. 49. – P. 327–343.
- Xu Y.D., Chun M.M. Dissociable neural mechanisms supporting visual short-term memory for objects. // *Nature*. – 2006. – V. 440. – P. 91–95.
- Yamagishi N., Callan D.E., Anderson S.J., Kawato M. Attentional changes in pre-stimulus oscillatory activity within early visual cortex are predictive of human visual performance. // *Brain Res.* – 2008. – V. 1197. – P. 115–122.
- Yamaguchi S., Knight R.T. Anterior and posterior association cortex contributions to the somatosensory P300. // *J. Neurosci.* – 1991a. – V. 11. – P. 2039–2054.

- Yamaguchi S., Knight R.T. Effects of temporal– parietal lesions on the somatosensory P3 to lower limb stimulation. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1992. – V. 84. – P. 139–148.
- Yamaguchi S., Knight R.T. P300 generation by novel somatosensory stimuli. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1991b. – V. 78. – P. 50–55.
- Yamaguchi Y., Ishihara T., Mizuki Y. The frontal theta rhythm (FmQ) as an EEG entity. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1985. – V. 61. – S140.
- Yamaguchi Y., Ishihara T., Mizuki Y. The frontal midline theta rhythm. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1990a. – V. 75. – S163.
- Yamaguchi Y., Kuwano S., Tsujimoto T. Properties of frontal theta bursts appearing on mental work. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1981. – V. 52. – S48.
- Yamaguchi S., Tsuchiya H., Kobayashi S. Electroencephalographic activity associated with shifts of visuospatial attention. // *Brain.* – 1994. – V. 117. – P. 553–562.
- Yamaguchi Y., Tsuda K., Asada H. Topography of frontal midline theta rhythms during serial calculation. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1990b. – V. 75. – S163.
- Yang H.H., Amari S. Adaptive online learning algorithms for blind separation: maximum entropy and minimum mutual information. // *Neural Comput.* – 1997. – V. 9. – P. 1457–1482.
- Yang J., Wang Y.P. Event– related potentials elicited by stimulus spatial discrepancy in humans. // *Neurosci Lett.* – 2002. – V. 326. – P. 73–76.
- Yao D. A method to standardize a reference of scalp EEG recordings to a point at infinity. // *Physiol. Meas.* – 2001. – V. 22. – P. 693–711.
- Yao D. High– resolution EEG mapping: a radial– basis function based approach to the scalp Laplacian estimate. // *Clin. Neurophysiol.* – 2002a. – V. 113. – P. 956–967.
- Yao D. The theoretical relation of scalp Laplacian and scalp current density of a spherical shell head model. // *Phys. Med. Biol.* – 2002b. – V. 47. – P. 2179–2185.
- Yao D., Wang L., Arendt– Nielsen L., Chen A.C. The effect of reference choices on the spatio– temporal analysis of brain evoked potentials: the use of infinite reference. // *Comput. Biol. Med.* – 2007. – V. 37. – P. 1529–1538.

- Yao D, Wang L, Oostenveld R, Nielsen KD, Arendt– Nielsen L, Chen AC. A comparative study of different references for EEG spectral mapping: the issue of the neutral reference and the use of the infinity reference. // *Physiol. Meas.* – 2005. – V. 26. – P. 173–184.
- Yazawa S., Ikeda A., Kunieda T., Ohara S., Mima T., Nagamine T., Taki W., Kimura J., Hori T., Shibasaki H. Human pre– supplementary motor area is active before voluntary movement: subdural recording of Bereitschaftspotentials from mesial frontal cortex. // *Exp. Brain Res.* – 2000. – V. 131. – P. 165–177.
- Yeredor A. Blind separation of gaussian sources via second– order statistics with asymptotically optimal weighting. // *IEEE Signal Process. Lett.* – 2000. – V. 7. –P. 197–200.
- Yeredor A. Non– orthogonal joint diagonalization in the least– squares sense with application in blind source separation. // *IEEE Trans. Signal Process.* – 2002. – V. 50. – P. 1545–1553.
- Yeredor A. Second– order methods based on color. // *Handbook of blind source separation: Independent component analysis and applications.* / Comon P., Jutten C. eds. – Oxford: Academic Press, 2010. – P. 227–280.
- Yeung N., Botvinick M.W., Cohen J.D. The neural basis of error detection: Conflict monitoring and the error– related negativity. // *Psychol. Rev.* – 2004. – V. 111. – P. 931–959.
- Yeung N., Holroyd C.B., Cohen J.D. ERP correlates of feedback and reward processing in the presence and absence of response choice. // *Cereb. Cortex.* – 2005. – V. 15. – P. 535–544.
- Yeung N, Nieuwenhuis S. Dissociating response conflict and error likelihood in anterior cingulate cortex. // *J. Neurosci.* – 2009. – 18. – V. 29. – P. 14506–14510.
- Yeung N., Sanfey A.G. Independent coding of reward magnitude and valence in the human brain. // *J. Neurosci.* – 2004. – V. 24. – P. 6258–6264.
- Yingling C.D., Hosobuchi Y. A subcortical correlate of P300 in man. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1984. – V. 59. – P. 72–76.
- Yordanova J., Kolev V., Polich J. P300 and alpha event– related desynchronization (ERD). // *Psychophysiology.* – 2001. – V. 38. – P. 143–152.

- Young C.K., McNaughton N. Coupling of theta oscillations between anterior and posterior midline cortex and with the hippocampus in freely behaving rats. // *Cereb. Cortex.* – 2009. – V. 19. – P. 24–40.
- Yuval– Greenberg S., Deouell L. What you see is not (always) what you hear: induced gamma band responses reflect cross– modal interactions in familiar object recognition. // *J. Neurosci.* – 2007. – V. 27. – P. 1090–1096.
- Zanto T.P., Gazzaley A. Neural suppression of irrelevant information underlies optimal working memory performance. // *J. Neurosci.* – 2009. – V. 29. – P. 3059–3066.
- Zarzoso V., Comon P. Robust Independent Component Analysis by Iterative Maximization of the Kurtosis Contrast with Algebraic Optimal Step Size. // *IEEE Trans. Neural Net.* – 2010. – V. 21. – P. 248–261.
- Zarzoso V., Nyvarinen A. Iterative algorithms. // *Handbook of blind source separation: Independent component analysis and applications.* / Comon P., Jutten C. eds. – Oxford: Academic Press, 2010. – P. 179–226.
- Zhai Y., Yao D. A study on the reference electrode standardization technique for a realistic head model. // *Comput. Methods. Programs Biomed.* – 2004. – V. 76. – P. 229–238.
- Zhang D., Wang L., Luo Y., Luo Y. Individual Differences in Detecting Rapidly Presented Fearful Faces. // *PLoS ONE.* – 2012. – V. 7. – e49517.
- Zhang J., Raij T., Hamalainen M., Yao D. MEG source localization using invariance of noise space. // *PLoS One.* – 2013. – V. 8. – A. e58408.
- Zhang J., Yao D. Improved beamformer with weighted source region suppression for coherent MEG source localization. // *Biomed. Eng. Appl. Basis Commun.* – 2010. – V. 22. – P. 239–248.
- Zhang L., Cichocki A., Amari S. Self– adaptive blind source separation based on activation functions adaptation. // *IEEE Trans. Neural Net.* – 2004. – V. 15. – P. 233–244.
- Zhang Q., Lawson A., Guo C., Jiang, Y. Electrophysiological correlates of visual affective priming. // *Brain Res. Bull.* – 2006. – V. 71. – P. 316–323.
- Zhang W., Luck S.J. Feature– based attention modulates feedforward visual processing. // *Nat. Neurosci.* – 2009. – V. 12. – P. 24–25.

- Zhang X., Wang, Y., Li S., Wang, L. Event-related potential N270, a negative component to identification of conflicting information following memory retrieval. // Clin. Neurophysiol. – 2003. – V. 114. – P. 2461–2468.
- Zhang X., Wang Y., Li S., Wang L., Tian S. Distinctive conflict processes associated with different stimulus presentation patterns: an event-related potential study. // Exp. Brain. Res. – 2005. – V. 162. – P. 503–508.
- Zhang Y., Chen Y., Bressler S.L., Ding M. Response preparation and inhibition: the role of the cortical sensorimotor beta rhythm. // Neuroscience. – 2008. – V. 156. – P. 238–246.
- Zhang Y., Wang Y., Wang H., Cui L., Tian S., Wang D. Different processes are involved in human brain for shape and face comparisons. // Neurosci Lett. – 2001. – V. 303. – P. 157–160.
- Zhang Y., Zhou X., Zhang M. Temporary inhibitory tagging at previously attended locations: evidence from event-related potentials. // Psychophysiology. – 2012. – V. 49. – P. 1191–1199.
- Zhang Z. A fast method to compute surface potentials generated by dipoles within multilayer anisotropic spheres. // Phys. Med. Biol. – 1995. – V. 40. – P. 335–349.
- Zhao G., Liu Q., Zhang Y., Jiao J., Zhang Q., Sun H., Li H. The amplitude of N2pc reflects the physical disparity between target item and distracters. // Neurosci. Lett. – 2011. – V. 491. – P. 68–72.
- Zheng Y., Xu J., Jin Y., Sheng W., Ma Y., Zhang X., Shen H. The time course of novelty processing in sensation seeking: an ERP study. // Int. J. Psychophysiol. – 2010. – V. 76. – P. 57–63.
- Zhou J., Yin J., Chen T., Ding X., Gao Z., Shen M. Visual working memory capacity does not modulate the feature-based information filtering in visual working memory. // PLoS One. – 2011. – V. 6. – e23873.
- Zhou Z., Yu R., Zhou X. To do or not to do? Action enlarges the FRN and P300 1528 effects in outcome evaluation. // Neuropsychologia. – 2010. – V. 48. – P. 3606–3613.
- Zhu L., Blethyn K.L., Cope D.W., Tsomaia V., Crunelli V., Hughes S.W. Nucleus- and species-specific properties of the slow (<1 Hz) sleep oscillation in thalamocortical neurons. // Neuroscience. – 2006. – V. 141. – P. 621–636.

- Zhukov L., Weinstein D., Johnson C. Independent component analysis for EEG source localization. // *IEEE Eng. Med. Biol. Mag.* – 2000. – V. 19. – P. 87–96.
- Ziehe A., Laskov P., Nolte G., Müller K.– R. A fast algorithm for joint diagonalization with nonorthogonal transformations and its application to blind source separation. // *J. Mach. Learn. Res.* – 2004. – V. 5. – P. 777–800.
- Zimmer U., Itthipanyanan S., Grent–’t–Jong T., Woldorff M.G. The electrophysiological time course of the interaction of stimulus conflict and the multisensory spread of attention. // *Eur. J. Neurosci.* – 2010. – V. 31. – P. 1744–1754.
- Zion-Golumbic E., Bentin S. Dissociated neural mechanisms for face detection and configural encoding: evidence from n170 and induced gamma– band oscillation effects. // *Cereb. Cortex.* – 2007. – V. 17. – P. 1741–1749.
- Zouridakis G., Simos P.G., Papanicolaou A.C. Multiple bilaterally asymmetric cortical sources account for the auditory N1m component. // *Brain Topogr.* – 1998. – V. 10. – P. 183–189.
- Zumer J., Attias H., Sekihara K., Nagarajan S. A probabilistic algorithm integrating source localization and noise suppression for MEG and EEG data. // *Neuroimage.* – V. 37. – P. 2007. – P. 102–115.