

## РОЛЬ ВЫСОКОЧАСТОТНЫХ РИТМОВ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ МОЗГА В ОБЕСПЕЧЕНИИ ПСИХИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ<sup>1</sup>

Н.Н. ДАНИЛОВА



Данилова Нина Николаевна — профессор факультета психологии МГУ им. М. В. Ломоносова, доктор психологических наук. Лауреат Ломоносовской премии и конкурса Института «Открытое общество» в рамках программы «Высшее образование». Имеет звания: Заслуженный профессор Московского университета, Почетный работник высшего профессионального образования, Заслуженный работник Высшей школы Российской Федерации.

Автор более 150 научных работ, в т. ч. монографии «Функциональные состояния: механизмы и диагностика» (1985), коллективных монографий «Функциональные состояния мозга» (под ред. Е.Н. Соколова, Н.Н. Даниловой, Е.Д. Хомской, 1974), «Стресс и индивидуальные различия» (под ред. Н.Н. Даниловой и Я. Матысяка, Варшава, 1991), учебников «Физиология высшей нервной деятельности» (совм. с А.Л. Крыловой, 1989), «Психофизиологическая диагностика функциональных состояний» (1992), «Психофизиология» (1998–2004).

Контакты: danilovan@mail.ru

---

### Резюме

*В статье обсуждается механизм возникновения гамма-осцилляций мозга, которые, как показывают исследования последних лет, вовлечены в реализацию самых различных психических процессов: усиление внимания и изменение функционального состояния, перцепцию и рабочую память, узнавание и опознание стимула, сознание, выполнение семантических операций и т. д. Обсуждаются две гипотезы происхождения гамма-ритма — пейсмекерная и ансамблевая. Для анализа этой проблемы разработан специальный исследовательский метод, основанный на узкополосной частотной фильтрации так называемого вызванного гамма-ритма, локализации его дипольных источников на структурных МРТ срезах мозга. Полученные данные совместимы с пейсмекерной гипотезой.*

---

Современные технологии объемного отображения активности мозга человека, такие, как позитронная эмиссионная томография (ПЭТ) и функцио-

нальная магнитно-резонансная томография (фМРТ), предоставляют уникальные возможности для изучения мозговых механизмов психической

---

<sup>1</sup>Работа поддержана РФФИ (грант № 05-06-80330).

деятельности человека. Они позволяют выявлять зоны локальной активности, специфически связанные с той или другой психической функцией (Posner, 2004; Posner, Raichle, 1998). Данные методы дорогостоящи и сегодня имеют недостаточно высокое временное и пространственное разрешение. Наиболее высокое временное и пространственное разрешение достигается при регистрации нейронной активности мозга. Но такой метод практически мало приемлем для человека, так как требует операционного вмешательства в мозг. Однако в качестве аналога нейронной активности человека можно рассматривать гамма-ритм, регистрируемый в составе ЭЭГ при высокой частоте оцифровки электрического сигнала.

На это указывает высокая частота гамма-ритма, которая охватывает широкий диапазон частот от 30 до 600 Гц и выше. Гамма-ритм присутствует не только в электрической (ЭЭГ), но и в магнитной записи активности мозга (МЭГ). Недавно получено новое подтверждение связи гамма-ритма с нейронной активностью мозга. Показана высокая корреляция уровня синхронизации гамма-осцилляций с гемодинамическим сигналом (фМРТ), зависящим от содержания кислорода в крови. Сравнение записей, полученных параллельно при внутриклеточной регистрации спайковых разрядов отдельных нейронов, мультинейронной активности и фокального потенциала с сигналом фМРТ от зрительной коры обезьяны показало, что изменения в фокальном потенциале наилучшим образом коррелируют с динамикой гемодинамического сигнала (Logothetis et al., 2001).

Метод фМРТ позволяет любой вид когнитивной деятельности представить в виде распределенной системы очагов активности, зависящей от ее специфики. Высокая корреляция гамма-ритма с гемодинамическим сигналом дает основание рассматривать его в качестве неинвазивного показателя активности локальных нейронных ансамблей. Сходную точку зрения высказывает Е. Басар. Он определяет гамма-ритм как мост через пропасть, разделяющую активность отдельных нейронов и их нейронных ансамблей (Basar et al., 2001).

Впервые гамма-ритм в низкочастотном диапазоне (30–80 Гц) был выделен Бергером в 1924 г., когда он у своего сына зарегистрировал электрическую активность мозга во время решения им арифметических задач. С тех пор электрофизиологи мало обращали внимания на высокочастотную активность мозга. Одна из причин — малая величина гамма-сигнала: около 1 мкВ, для регистрации которого длительное время не было нужной техники. И только в последние годы, когда появились первые экспериментальные данные, подтверждающие вовлечение гамма-осцилляций в реализацию самых различных психических процессов, возник бурный всплеск интереса специалистов, работающих в области нейронаук, к роли и функции гамма-ритма.

Установлена связь гамма-ритма с усилением внимания и изменением функционального состояния (Данилова, Быкова, 2003; Данилова и др., 2005; Данилова, Ханкевич, 2001; Tiitinen, 1993), с восприятием, узнаванием и опознанием стимула (Данилова, Астафьев, 2000; Данилова, Быкова,

2003; Basar et al., 2000; Singer, Gray, 1995), иллюзией (Kojo, Liinasuo, Rovamo, 1993), с рабочей памятью (Tallon-Baudry, 1995; Tallon-Baudry, Kreiter, Bertrand, 1999), с процессами сознания (Singer, 1991; Singer, Gray, 1995), с выполнением семантических операций (Lutzenberger et al., 1994; Pulvermuller et al., 1995). Гамма-ритм требуется для выполнения двигательных реакций. Вспышки гамма-ритма появляются в моторной и премоторной коре, дополнительном моторном поле и в париетальной коре человека до начала движения, регистрируемого в виде электромиограммы (ЭМГ), продолжают во время его исполнения и дополнительно появляются на прекращение движения. Вспышки гамма-осцилляций в моторной коре совпадают по частоте и опережают по фазе ритм Пипера ЭМГ. Гамма-ритм при регистрации ЭМГ — это наиболее простое доказательство его управляющей функции. Усиление мощности гамма-ритма наблюдается и при торможении двигательной реакции на нецелевой стимул (Mima et al., 1999; Popivanov, 1999).

Показана зависимость успешности сохранения информации в рабочей памяти от мощности гамма-ритма. В опытах с периодом задержки, в течение которого требуется сохранять ранее полученную информацию для последующего ее использования, исследователи наблюдали на интервале задержки устойчивое увеличение мощности гамма-осцилляций (24–60 Гц) в зрительной коре и бета-осцилляций (15–20 Гц) во фронтальной. Увеличение периода задержки приводило к ослаблению гамма-осцилляций, что совпадало с

параллельным ухудшением результатов опознания целевого стимула (Tallon-Baudry, 1999). Авторы полагают, что репрезентации объектов в зрительной кратковременной памяти состоят из синхронизированных осцилляций клеточных ансамблей.

Включение гамма-ритма в самые различные сенсорные, когнитивные и исполнительные процессы, наличие его в различных структурах мозга не только человека, но и животных, в том числе беспозвоночных, позволяет рассматривать его в качестве универсального механизма мозга. Е. Басар сравнивает гамма-осцилляции с функциональными строительными блоками, из которых формируются когнитивные и сенсорные процессы (Basar, 1999; Basar et al., 2000).

Открытие явления пространственно-временной синхронизации гамма-ритма между удаленными участками мозга заложило основу для появления концепции связывания (binding) (Eckhorn et al., 1988). Сам принцип связывания нейронов в более сложные структуры на основе корреляции их сигналов во времени был предложен К. фон дер Мальсбургом и В. Шнайдером (Von der Malsburg, 1995). Первоначально речь шла о том, что когерентные гамма-осцилляции отражают механизм зрительной коры, обеспечивающий интеграцию различных черт объекта для конструирования его образа, формирования гештальта (Eckhorn et al., 1990; Kojo, 1993). Р. Экхорн (Eckhorn et al., 1988) вводит понятие пространственного «контраста синхронизации» между областями, представляющими разные объекты, что позволяет различать их. Позже синхронизация осцилляторной активности

удаленных локусов мозга на частоте гамма-ритма стала рассматриваться как более универсальный и основной механизм коммуникации между нейронными сетями, который обеспечивает различные психические процессы и их взаимодействие (Basar, 1999).

Факт пространственно-временной синхронизации на частоте гамма-осцилляций многократно подтвержден при регистрации активности мозга человека и животных как поверхностными электродами и специальными датчиками (в случае регистрации магнитной активности мозга), так и при регистрации спайковой активности отдельных нейронов. Нейроны зрительной коры кошки, пространственно удаленные, но обладающие одинаковыми детекторными свойствами с селективной настройкой реагировать на перемещающиеся полоски в определенном направлении и с определенной скоростью, при восприятии адекватных для них зрительных стимулов разряжались пачками потенциалов действия (ПД), повторяющимися с частотой 40 Гц гамма-ритма. Если же полоски пересекали рецептивные поля нейронов в другом направлении, то синхронизация их разрядов не возникала (Singer, 1991).

Согласно концепции связывания, ритмическая активность, генерируемая в одном локусе мозга, при определенных обстоятельствах может инициировать такой же ритм в другом участке мозга, что и обеспечивает их взаимодействие и связывание в одну систему.

Вычисление функции когерентности гамма-ритма по многоканальной ЭЭГ или МЭГ используется для определения частотно-фазовых от-

ношений гамма-осцилляций, регистрируемых различными электродами. В зависимости от величины фазового сдвига метод позволяет определять ведущие и ведомые участки мозга, взаимодействующие на общей частоте. Такой подход позволил обнаружить нейронные генераторы ритмической активности в специфических и неспецифических ядрах таламуса, показать их роль в появлении осцилляторной активности в новой коре, а также исследовать обратные связи от коры к таламусу, поддерживающие взаимодействие этих структур в процессе восприятия стимулов (Pedroarena, Llinas, 1997).

Однако не все экспериментальные данные укладываются в концепцию пространственно-временного связывания. Так нейроны-детекторы зрительной коры кошки, обладающие общей избирательностью в отношении определенных параметров стимула, представляющие различные колонки зрительной коры, которые пространственно удалены друг от друга на 7 мм, демонстрируют синхронизацию гамма-осцилляций при нулевой фазовой задержке (Singer, 1991). Это означает, что синхронизация гамма-осцилляций не обязательно предполагает последовательную передачу сигнала от одного нейрона к другому. С позиции концепции связывания трудно объяснить и другие свойства нейронов-детекторов: чем ближе стимул по своим характеристикам к селективным свойствам нейрона, тем больше амплитуда фокальных ритмических потенциалов на частоте 70–80 Гц в зоне отведения активности нейрона, что можно объяснить лишь тем, что генерация гамма-осцилляций связана

с гипотетическим резонансным механизмом.

Понимание механизма синхронизации гамма-осцилляций требует рассмотрения самого процесса генерации гамма-ритма.

Существуют две основные гипотезы относительно возникновения гамма-ритма. Согласно первой, гамма-ритм создается как результат функционирования ансамбля нейронов, ритмическая активность которого возникает за счет обратных и реципрокных связей между его нейронами. По другой гипотезе, существуют нейроны-пейсмекеры как внутриклеточные генераторы или водители ритма, активность которых и определяет появление гамма-ритма (Соколов, 2003). Их эндогенная ритмическая активность проявляется и после полной изоляции такого нейрона от связей с другими клетками (Греченко, 1999). Такая эндогенная ритмическая активность отдельного нейрона представлена последовательностью негативно-позитивных пейсмекерных потенциалов, которые не обязательно переходят в спайковые разряды. Внутриклеточная микроэлектродная регистрация пейсмекерных нейронов специфического таламуса показала, что частота эндогенных потенциалов зависит от состояния нейрона, представленного уровнем его мембранного потенциала. С деполяризацией нейрона растет частота его эндогенных потенциалов. Генерация нейроном-пейсмекером гамма-ритма связана с активацией высокопороговых ионных каналов кальция, локализованных на дендритах. За медленные осцилляции, на частоте альфа-ритма ответственна низкопороговая кальциевая проводимость на

соеме того же нейрона (Pedroarena, Llinas, 1997). Другим важным свойством пейсмекерных нейронов является их реакция на внешние стимулы. Постсинаптические потенциалы, поступающие на пейсмекерный нейрон, могут влиять на смещение фазы пейсмекерной волны, вызывая ее перезапуск (reset). В результате этого пейсмекерная волна, имеющая эндогенное происхождение, синхронизируется с внешним стимулом. Входной сигнал вызывает гиперполяризацию нейрона — тормозную паузу в ритмических эндогенных потенциалах, после которой они вновь восстанавливаются на прежней частоте. Длительность тормозной паузы, определяющая величину фазового сдвига, зависит от параметров входного сигнала (Kazantsev, Nekorkin, Makarenko, Llinas, 2004). Таким образом, пейсмекерный нейрон управляется входными сигналами. Пейсмекерные нейроны обладают также свойством пластичности, благодаря которой могут менять частоту своих эндогенных потенциалов.

Итак, гипотеза генерации гамма-ритма, основанная на ансамблевом взаимодействии нейронов, предполагает наличие по крайней мере двух пространственно разделенных очагов активности и передачу сигнала от одного к другому. Тогда как пейсмекерная гипотеза позволяет предположить существование изолированных очагов активности гамма-ритма, которые не связаны друг с другом последовательной передачей сигнала.

Установление механизма перезапуска пейсмекерной волны, приводящего к синхронизации пейсмекерной волны со стимулом, имеет важные

следствия. При повторении стимула усреднение вызванных потенциалов (ВП) в результате перезапуска пейсмеркерной волны не будет приводить к подавлению гамма-колебаний, так как они будут одинаково синхронизированы со стимулом. При регулярной подаче стимула с постоянным интервалом в результате формирования условного рефлекса на время пейсмеркерные волны могут синхронизироваться с моментом времени, предшествующим подаче стимула, образуя механизм антиципации, предваряющей действие очередного стимула.

Проверка рассмотренных следствий, исходящих из пейсмеркерной гипотезы происхождения гамма-ритма, привела к формированию следующей парадигмы исследования, получившей название метода микроструктурного анализа гамма-ритма (Данилова, 2005; Данилова и др., 2005). Он включает:

1) многократное повторение сенсорного стимула для получения усредненного ВП для каждого канала регистрации активности мозга;

2) выделение из усредненного ВП методом узкополосной частотной фильтрации так называемого вызванного гамма-ритма, синхронизированного по фазе со стимулом, что отвечает характеристикам пейсмеркерных нейронов;

3) определение локализации в структурах мозга эквивалентного диполя на каждой частоте гамма-осцилляций на основании данных, полученных 16-канальной регистрацией вызванных потенциалов;

4) совмещение мозговой локализации каждого эквивалентного диполя на данной частоте с соответствующим

срезом структурной томограммы мозга обследуемого наблюдателя;

5) анализ распределения разных по частоте и локализации эквивалентных диполей на интервале антиципации и сенсорного ответа;

6) измерение активности узкополосных гамма-генераторов суммой локализованных эквивалентных диполей для интервала антиципации и сенсорного ответа.

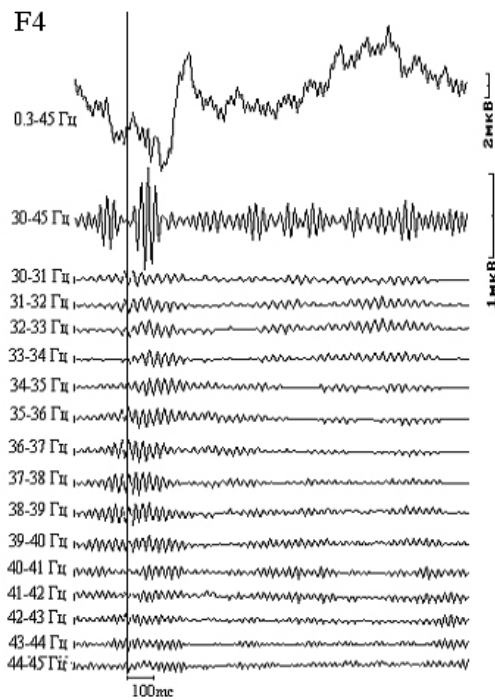
Узкополосный гамма-ритм человека был исследован в опытах с многократным предъявлением индифферентных звуковых щелчков в одной серии и с выполнением на те же стимулы двигательной реакции — в другой.

Многократное повторение звукового стимула подтвердило известные данные о локализации максимальной амплитуды ВП под электродами, представляющими область слуховой коры. В составе усредненного ВП присутствуют узкополосные гамма-колебания в полосе частот 30–75 Гц, представленные на участке антиципации и сенсорного ответа (рис. 1). Однако узкополосные гамма-колебания, различающиеся частотой, появляются с разной вероятностью и имеют различную интенсивность. Временная дискретность активности узкополосных гамма-осцилляций в составе усредненной ЭЭГ отчетливо видна на частотно-временных гистограммах, где их активность измеряется количеством эквивалентных диполей для каждого кванта времени в 100 мс (рис. 2).

Решение обратной задачи — расчет координат эквивалентных токовых диполей узкополосных гамма-осцилляций по данным многоканальной ЭЭГ — показало их пространственную дискретность — точечную

Рис. 1

Широкополосная (30–45 Гц) и узкополосная частотная фильтрация ВП с шагом в 1 Гц в том же частотном диапазоне



Вертикальная линия — метка подачи стимула

F4 — отведение ЭЭГ, для которого получен ВП

Виден различный вклад частотно-специфических гамма-осцилляций в реакцию антиципации и сенсорный ответ (100 мс после стимула)

локализацию в структурах мозга (рис. 3).

При действии индифферентного звука эквивалентные дипольные источники разных по частоте осцилляций локализуются преимущественно в модально-специфической части височной коры, связанной с восприятием звука. Однако при привлечении внимания к стимулу часть их во время реакции антиципации звукового стимула и сенсорного ответа локализуется в передней поясной и фронтальной коре. При этом возникает частотно-фазовая синхронизация гамма-осцилляций, регистрируемых в слуховой коре и передних отделах мозга (поясной и фронтальной

коре). Последние результаты подтверждаются картиной фокусов гемодинамической активности мозга, полученной методом фМРТ при анализе исполнительного внимания, которую описывают как переднюю мозговую нейронную сеть, включающую фронтальные доли и переднюю поясную кору (Dupcan, 2004). Ее активация требуется как для выполнения инструкции, так и для процессов саморегуляции и контроля.

Итак, при сопоставлении следствий, вытекающих из пейсмекерной гипотезы происхождения гамма-ритма, с результатами проведенных экспериментов можно заключить, что

Рис. 2

**Гистограмма частотно-временного распределения активности частотно-специфических гамма-осцилляций в составе усредненной ЭЭГ длительностью в 1,5 с после стимула**

По горизонтальной шкале частота осцилляций от 30 до 45 Гц. Шкала времени разбита на кванты по 100 мс от начала стимула. Интенсивность гамма осцилляций представлена суммой выявленных эквивалентных дипольных источников для каждого кванта времени. Виден дискретный характер активности гамма-осцилляций. (Индивидуальные данные исп. М.С.)

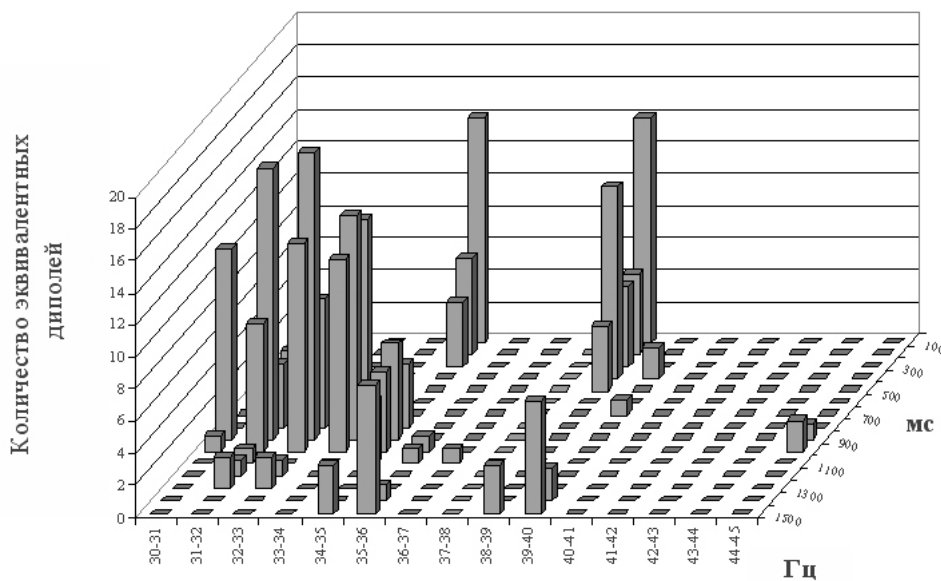
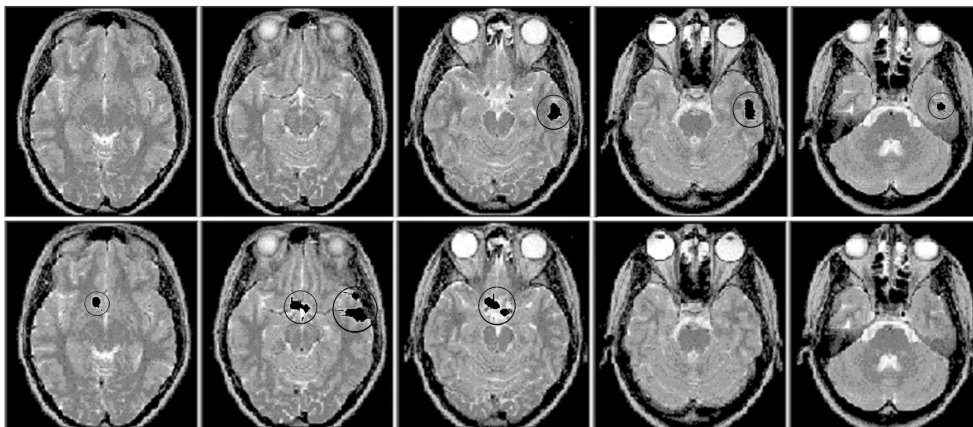


Рис. 3

**Проекция шести эквивалентных дипольных источников для гамма-осцилляций с частотой 35 Гц для временного окна 100 мс после стимула на аксиальный структурный МРТ срез мозга исп. М.С.** Видна точечная привязка диполя к локальному участку слуховой коры в условиях восприятия индифферентных звуковых щелчков





полученные данные не противоречат этим следствиям.

Сохранение гамма-колебаний при усреднении ответов свидетельствует в пользу участия механизма перезапуска пейсмекерной волны, обеспечивающего ее синхронизацию со стимулом и тем самым препятствующего подавлению таких синхронизированных колебаний. Тот факт, что такая синхронизация наблюдается на отдельных частотах, указывает, что перезапуск пейсмекерной волны имеет место в отдельных пейсмекерных нейронах, обладающих разной частотой пейсмекерной активности.

Точечная привязка источников узкополосных гамма-осцилляций к локальным участкам мозга соответствует принципу отдельных пейсмекерных нейронов, а не ансамблевому механизму возникновения гамма-ритма. Появление источников узкополосных гамма-осцилляций в условиях активного внимания в передней поясной и фронтальной коре на участке антиципации стимула и сенсорного ответа также согласуется с

механизмом перезапуска пейсмекерных волн.

Гипотеза пейсмекерного происхождения гамма-ритма позволяет далее предположить, что в структурах мозга существует множество пейсмекерных нейронов, которые встроены в локальные нейронные сети и при деполяризации будут генерировать гамма-осцилляции на своих частотах. Системная интеграция пространственно удаленных нейронных сетей осуществляется за счет фазово-частотной синхронизации гамма-осцилляций их пейсмекерных нейронов. Нейроны-пейсмекеры локальных нейронных сетей в составе единой системы имеют общую резонансную частоту. Когерентность гамма-осцилляций в такой системе возникает в результате прихода к ним общего сигнала.

В заключение следует подчеркнуть, что интеграция структурной МРТ с локализацией частотно-специфических эквивалентных диполей позволяет глубже понять функции гамма-ритма.

## Литература

Греченко Т.Н. Психофизиология. М.: Гардарики, 1999.

Данилова Н.Н. Гамма-осцилляции в когнитивной деятельности человека // XXX Всероссийское совещание по проблемам высшей нервной деятельности, посвященное 150-летию со дня рождения И.П. Павлова. СПб, 2000. С. 63–66.

Данилова Н.Н. Микроструктурный анализ гамма-ритма как метод изучения когнитивных процессов // Проблемы нейрокибернетики (материалы 14-й Меж-

дународной конференции по нейрокибернетике). Ростов-н/Д, 2005. Т. 1. С. 184–186.

Данилова Н.Н., Астафьев С.В. Внимание человека как специфическая связь ритмов ЭЭГ с волновыми модуляторами сердечного ритма // Журн. высш. нервн. деят. 2000. Т. 50, № 5. С. 791–804.

Данилова Н.Н., Быкова Н.Б. Осцилляторная активность мозга и информационные процессы // Психология: современные направления междисципли-

нарных исследований. Доклады конференции / Под ред. А.Л. Журавлева, Н.В. Тарабриной. М.: Изд-во ИП РАН, 2003. С. 271–283.

*Данилова Н.Н., Быкова Н.Б.* Роль частотно-специфических кодов в процессах внимания // Доклады второй Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения А.Р. Лурия / Под ред. Т.В. Ахутиной, Ж.М. Глозман. М.: Смысл, 2003. С. 290–295.

*Данилова Н.Н., Быкова Н.Б., Анисимов Н.В., Пирогов Ю.А., Соколов Е.Н.* Гамма-ритм электрической активности мозга человека в сенсорном кодировании // Биомедицинская радиоэлектроника. 2002. № 3. С. 34–42.

*Данилова Н.Н., Быкова Н.Б., Пирогов Ю.А., Соколов Е.Н.* Исследование частотной специфичности осцилляторов гамма-ритма методами дипольного анализа и анатомической магнитно-резонансной томографии // Биомедицинские технологии и радиоэлектроника. 2005. № 4–5. С. 89–97.

*Данилова Н.Н., Ханкевич А.А.* Гамма-ритм в условиях различения временных интервалов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2001. № 1. С. 51.

*Соколов Е.Н.* Восприятие и условный рефлекс: новый взгляд. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2003.

*Basar E.* Brain function and oscillations. II: Integrative brain function. Neurophysiology and cognitive processes. Springer, 1999.

*Basar E., Basar-Eroglu C., Karakas S., Schurman M.* Brain oscillation in perception and memory // International Journal of Psychophysiology. 2000. Vol. 35. P. 95.

*Basar E., Basar-Eroglu C., Karakas S., Schurman M.* Gamma, alpha, delta, and theta oscillations govern cognitive processes // International Journal of Psychophysiology. 2001. Vol. 39. P. 241–248.

*Duncan J.* Selective attention in distributed brain system // M. Posner (ed.). Cognitive Neuroscience of attention. The Uilford Press. N. Y.;London, 2004. P. 105–113.

*Eckhorn R., Bauer R., Jorden W., Brosch M., Kruse W., Munk M.H.J., Reitboeck H.J.* Coherent oscillations: a mechanism of feature linking in the visual cortex? Multiple electrode and correlation analyses in the cat // Biological Cybernetics. 1988. Vol. 60. P. 121–130.

*Eckhorn R., Reitboeck H.J., Arndt M., Dicht P.* Feature linking via synchronization among distributed assemblies: Simulations of results from cat visual cortex // Neural Computation. 1990. Vol. 2. P. 293.

*Kazantsev V.B., Nekorkin V.I., Makarenko V.I., Llinas R.* Self-referential phase reset based on inferior olive oscillator dynamics // PNAS. 2004. Vol. 101, № 52. P. 18183–18188.

*Kojo I., Llinasuo M., Rovamo J.* Spatial and temporal properties of illusory figures // Vision Res. 1993. Vol. 33. P. 897–901.

*Logothetis N.K., Pauls J., Augath M., Trinath T., Oeltermann A.* Neurophysiological investigation of the basis the fMRI signal // Nature. 2001. Jul. Vol. 12. 412 (6843). P. 150–157.

*Lutzenberger W., Pulvermuller F., Birbaumer N.* Words and pseudowords elicit distinct patterns of 30-Hz activity in humans // Neurosci. Lett. 1994. Vol. 176. P. 115.

*Mima T., Simpkins N., Oluwatimilehin T., Hallett M.* Force Level Modulates Human Cortical Oscillatory Activities // Neurosci. Lett. 1999. Vol. 275, № 2. P. 77–80.

*Pedroarena Ch., Llinas R.* Dendritic calcium conductances generate high-frequency oscillation in thalamocortical neurons // PNAS. 1997. Vol. 94. P. 724–728.

*Posner M. L.* Progress in attention research // M. Posner (ed.). Cognitive Neuroscience of attention. The Uilford Press. N. Y.;London, 2004. P. 3–9.

- Posner M.L., Raichle M.E.* (eds.). Overview: The neuroimaging of human brain function // Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 1998. Vol. 95. P. 763–764.
- Popivanov D., Mineva A., Krekule I.* EEG Patterns in Theta-Frequency-Range and Gamma-Frequency-Range and Their Probable Relation to Human Voluntary Movement Organization // *Neurosci. Lett.* 1999. Vol. 267. № 1. P. 5–8.
- Pulvermuller F., Preissl H., Lutzenberger W., Birbaumer N.* Spectral responses in the gamma-band: physiological signs of higher cognitive processes? // *NeuroReport.* 1995. Vol. 6. P. 2057.
- Singer W.* Response synchronization of cortical neurons: an epiphenomenon or a solution to the binding problem? // *Ibro News.* 1991. Vol. 19, № 1. P. 6.
- Singer W., Gray C.M.* Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis // *Annu. Rev. Neurosci.* 1995. Vol. 18. P. 555–586.
- Tallon-Baudry C., Bertrand O., Bouchet P., Pernier J.* Gamma-range activity evoked by coherent visual stimuli in humans // *Eur. J. Neurosci.* 1995. Vol. 7. P. 1285–1291.
- Tallon-Baudry C., Kreiter A., Bertrand O.* Sustained and Transient Oscillatory Responses in the Gamma-Band and Beta-Band in a Visual Short-Term-Memory Task in Humans // *Visual Neuroscience.* 1999. Vol. 16, № 3. P. 449–459.
- Tiitinen H., Sibkkonen J., Reinkainen K., Alho K., Lavikainen J., Naatanen R.* Selective attention enhances the auditory 40-Hz transient response in humans // *Nature.* 1993. Vol. 364. P. 59–60.
- Von der Malsburg C., Schneider W.* Binding in models of perception and brain function // *Current Opinion in Neurobiology.* 1995. Vol. 5. P. 520–526.