

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ (КОГНИТИВНОЙ)
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

УДК 159.91

ДИНАМИКА ТЕМЕННО-ЗАТЫЛОЧНОГО АЛЬФА-РИТМА
ГОЛОВНОГО МОЗГА ПРИ СРАВНЕНИИ ДЛИТЕЛЬНОСТЕЙ
ВРЕМЕННЫХ ИНТЕРВАЛОВ

© 2023 г. А. О. Рогачёв^{1, 2, *}, О. В. Сысоева^{1, 2, **}

¹Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва, Россия

²Научно-технологический университет “Сириус”, Сочи, Россия

*e-mail: aorogachev@gmail.com

**e-mail: olga.v.sysoeva@gmail.com

Поступила в редакцию 28.09.2022 г.

После доработки 31.10.2022 г.

Принята к публикации 31.10.2022 г.

Исследование направлено на изучение динамики теменно-затылочного альфа-ритма головного мозга в его связи с процессом сравнения длительностей стимулов. Было проведено ЭЭГ-исследование, в котором участниками ($n = 48$) предлагалось сравнивать пары зрительных стимулов различной длительности от 3.2 до 6.4 с. Проводился частотно-временной анализ ЭЭГ в диапазоне 8–12 Гц. Показана динамика теменно-затылочного альфа-ритма при выполнении задачи на сравнение длительностей: мощность альфа-ритма возрастает от момента включения стимула к середине его предъявления, но затем продолжает увеличиваться для коротких стимулов (3.2, 3.6, 4.0 с), остается такой же для средних (4.4, 4.8, 5.2 с) и снижается для длительных (5.6, 6.0, 6.4 с). При этом разница между мощностью альфа-ритма при предъявлении коротких и длительных стимулов перед выключением стимула напрямую связана с точностью оценки временных интервалов. Результаты обсуждаются с точки зрения модели “двойной клепсидры”: предполагается, что альфа-ритм выступает электрофизиологическим коррелятом функционирования “нейронных аккумуляторов”, связанных с субъективным течением времени.

Ключевые слова: восприятие времени, сравнение длительностей стимулов, альфа-ритм, ЭЭГ, частотно-временной анализ, модель “двойной клепсидры”

DOI: 10.31857/S0044467723030127, EDN: TTRFJC

ВВЕДЕНИЕ

Восприятие времени является одним из базовых и фундаментальных процессов, который пронизывает все прочие когнитивные процессы. Восприятие времени складывается из информации о длительности сенсорных сигналов, которая поступает из всех модальностей. В последние годы растет интерес к нейрофизиологическим основам восприятия времени. Действительно, знание нейронных механизмов восприятия времени важно для понимания механизмов обработки мультисенсорной информации, совершения моторных действий и т.д. (Merchant, Lafuente, 2014).

Тонкую временную динамику мозговых процессов, лежащих в основе восприятия

времени, позволяют изучать неинвазивные методы регистрации электрической или магнитной активности мозга – электроэнцефалографии/магнитоэнцефалографии (ЭЭГ/МЭГ). ЭЭГ позволяет регистрировать вызванные потенциалы (ВП) – усредненный электрический ответ головного мозга на стимулы. В различных исследованиях убедительно продемонстрировано, что и ранние (до 200–300 мс после включения стимула), и поздние (до 1000 мс и далее) компоненты ВП связаны с восприятием времени. Так, например, в работе Сысоевой и Варганова показано, что позитивные компоненты ВП на зрительные стимулы (латентность 300 мс), а также на слуховые стимулы (250 мс) сильно коррелируют с субъективными балльными оценками длительности стимулов только при инструкции

для оценивания длительности (Сысоева, Вартанов, 2004). Автоматическое кодирование длительности слуховых стимулов отражается в компоненте ВП, который назван “Негативность рассогласования” (Sysoeva et al., 2006). С восприятием времени связывают и поздние компоненты ВП — например, позднюю негативную волну (CNV). Показано, что при выполнении задачи на сравнение длительностей CNV отражает процессы подготовки и принятия решения о длительности стимулов (Безденежных и др., 2009; van Rijn et al., 2011; Kononowicz et al., 2015).

Теория величины (A Theory of Magnitude) демонстрирует нейрофизиологические данные о существовании единых корковых механизмов для восприятия времени, пространства и количества — базовых характеристик окружающего мира (Walsh, 2003). В рамках этой теории показано, что в поведенческих, психофизических, а также в нейрофизиологических данных наблюдаются идентичные паттерны при выполнении задач на восприятие, сравнение и воспроизведение стимулов, отражающих указанные характеристики (Walsh, 2003; Fabbri et al., 2012), а компонент зрительного компонента ВП в окне 360–460 мс отражает процессы, которые связаны с восприятием длительностей и количеством объектов (Togoli et al., 2022).

Вместе с тем существуют и работы, которые отвергают связь компонентов ВП с восприятием времени. Так, было показано, что CNV скорее связан с восприятием величин в целом, а не только с восприятием временных интервалов (Schlichting et al., 2020).

Другим подходом к анализу ЭЭГ является частотно-временной анализ. В ЭЭГ выделяют ритмы различной частоты. Функционирование внутренних часов традиционно связывается с мозговой активностью в диапазоне альфа-ритма (8–12 Гц), хотя в первых работах прямой связи между воспроизведением временного интервала и альфа-активностью выявлено не было (Treisman, 1984). Позднее уже Фонсова и Шестова (Фонсова и др., 1997; Шестова и др., 1996) выявили связь индивидуальной склонности недооценивать или переоценивать временной интервал и мощности ЭЭГ-спектра в дельта-, альфа- и бета-диапазонах. Эти результаты расширены в современных исследованиях (Бушов и др., 2009).

В большом количестве исследований по данной теме (из обзора (Wiener, Kanai, 2016))

обсуждается связь внутренних часов с амплитудой мощности и фазовыми характеристиками альфа-ритма, тогда как данных о частотных характеристиках практически нет. Интересна методика влияния на субъективное течение времени, продемонстрированная Миони с коллегами (Mioni et al., 2020). Они показали, что стимуляция теменной зоны на частотах выше или ниже индивидуальной частоты пика альфа-ритма увеличивает или уменьшает скорость течения внутреннего времени соответственно.

Имеются также данные о связи альфа-ритма с прогнозированием длительностей временных интервалов (Glicksohn et al., 2009), с процессами внимания и когнитивного контроля, которые вовлечены в восприятие времени (Klimesch et al., 2007). Однако в большей части работ по данной теме используются длинные временные интервалы предъявления стимулов — от нескольких десятков секунд и более, а исследований связи ритмической активности головного мозга в альфа-диапазоне на менее длительных интервалах, а также при выполнении человеком задачи на их сравнение значительно меньше (из обзора (Wiener, Kanai, 2016)). Кроме того, в некоторых работах (например, (Kononowicz, van Rijn, 2015)) представляются результаты, в которых видна корреляция между предъявлением стимула и повышением мощности альфа-ритма, однако авторы не обсуждают данный факт.

Цель данной работы — изучить динамику теменно-затылочного альфа-ритма головного мозга в связи с процессом сравнения длительностей стимулов в интервалах от 3 до 6 с. Этот интервал времени достаточно мало изучен, как было показано выше, однако многими учеными рассматривается как тот, в котором реализуется “истинный” процесс восприятия времени, максимально очищенный от сенсорных и моторных компонентов, а также влияния долговременной памяти (Wackermann et al., 2007).

МЕТОДИКА

Дизайн исследования

В исследовании приняли участие 48 человек: 14 мужчин и 34 женщины, средний возраст 27.1 ± 10.5 лет. Всем участникам были разъяснены цели исследования, после чего они подписывали информированные согласия. Исследование было одобрено этическим комитетом Института высшей нервной дея-

тельности и нейрофизиологии РАН (Протокол этического комитета № 2, 30.04.2021). Все аспекты исследования соответствуют принципам Хельсинкской декларации.

Участники исследования выполняли задачу на сравнение длительностей стимулов: на экране последовательно предъявлялись пары стимулов — две звездочки разной длительности. После каждой пары звездочек участникам предлагалось с помощью клавиатуры указать, какой из стимулов предъявлялся на экране более длительное время. Длительность стимулов варьировалась от 3.2 до 6.4 с с шагом в 0.4 с (всего 9 длительностей). Общее количество проб равнялось 72. Сумма длительностей в каждой паре стимулов была константной и равнялась 9.6 с. По ответам участников вычислялись значения точки субъективного равенства — индивидуального значения интенсивности стимула (длительности), при котором два стимула воспринимаются как равные друг другу. Для этого вычислялись относительные частоты ответов “1” (первый стимул длиннее второго) для каждой пары стимулов у каждого участника. По этим данным строилась Гауссова функция плотности вероятностей, 50%-м квантилем которой является точка субъективного равенства. Значение этой точки показывает величину отклонения субъективного равенства стимулов от их объективного равенства (в данном случае 4.8 с). Данная методика ранее применялась в работе Сысоевой с соавторами (Sysoeva et al., 2010). Для программирования эксперимента использовалась программа Presentation® (Neurobehavioral Systems, Inc., Berkeley, CA, www.neurobs.com).

Обработка данных

В ходе эксперимента проводилась регистрация 64-канальной ЭЭГ (actiCHamp Plus (Brain Products GmbH)) с референтом FCz. Предобработка ЭЭГ осуществлялась при помощи библиотеки MNE версии 1.2 (Gramfort et al., 2013) для языка программирования Python. Полученные ЭЭГ-данные были отфильтрованы при помощи полосового (band-pass) фильтра в диапазоне от 1 до 40 Гц. Визуально и при помощи анализа графика спектральной плотности мощности (PSD) выявлялись плохие каналы, которые далее были интерполированы. При помощи метода независимых компонент (ICA) производилось удаление глазодвигательных и мышечных артефактов.

Для классификации компонентов ICA использовалась открытая платформа ALICE (Soghoian et al., 2021). После завершения предобработки записей было произведено их перереферирование на усредненный референт.

Далее по меткам на выключение стимулов были выделены эпохи (18 типов эпох — первый и второй стимулы в зависимости от 9 вариантов их длительности). Эпохи, в которых амплитуда сигнала превышала 350 мкВ, удалялись из дальнейшего анализа. По каждой из эпох вычислялись вейвлеты Морле, усредненные по группе теменных и теменно-затылочных каналов (P3, P4, PO3, PO4, Pz, POz), так как в этих отведениях мощность альфа-ритма была наиболее выраженной по сравнению с другими группами электродов. К вейвлетам применялась коррекция по базовой линии: для первого стимула в качестве базовой линии был взят интервал в 900 мс до его включения, а для второго — 900 мс после его выключения. Именно в этих интервалах не выполнялась задача на сравнение длительностей временных интервалов. Полученные вейвлеты усреднялись внутри каждой индивидуальной записи.

Статистический анализ производился при помощи программного обеспечения RStudio (версия 2022.07.2). Для статистического анализа в каждой из эпох выделялось 5 эпох анализа, длительностью 900 мс каждая: до включения стимула, сразу после включения, в середине предъявления стимула, до выключения и после выключения стимула. Производилось усреднение значений спектральной мощности альфа-ритма в каждой из пяти выделенных эпох анализа.

Перед проведением статистического анализа производилось удаление статистических выбросов следующим образом: по значениям мощности альфа-ритма рассчитывались первый (25%) и третий (75%) квантили, затем вычислялся межквантильный размах. Верхняя и нижняя границы выбросов определялись как произведение значений первого (третьего) квантилей и значения межквантильного размаха, умноженного на 1.5. В среднем из 15 значений мощности альфа-ритма, которые были у каждого участника (5 этапов анализа и 3 длительности стимула), в пределах межквантильного размаха находились 11.

Для исследования эффектов, связанных с оценкой временных интервалов, применялся дисперсионный анализ с повторными измерениями (rmANOVA). Post-hoc сравнения производились при помощи t-теста Стьюдента для зависимых выборок. Для оценки взаимосвязи мощности альфа-ритма и точек субъективного равенства длительностей использовался коэффициент корреляции Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Частотно-временной анализ интервалов, соответствующих первому и второму стимулам, показал связанное с началом предъявления стимула повышение мощности в альфа-диапазоне (8–12 Гц) в выбранных отведениях: P3, P4, PO3, PO4, POz, Pz (рис. 1).

Для выявления общих эффектов, связанных с оценкой длительности, использовали rmANOVA с двумя факторами: “Этап анализа” (с пятью уровнями: до и после включения, в середине предъявления, до и после выключения стимула) и “Порядок предъявления стимула” (с двумя уровнями: первый или второй стимул). Лишь эффект “Этап анализа” оказался значимым: $F(4, 39) = 2.721, p = 0.04$. При этом не было выявлено значимого влияния фактора “Порядок предъявления стимула” ($F(1, 39) = 1.762, p = 0.19$) и взаимодействия этих двух факторов ($F(3, 39) = 0.552, p = 0.65$).

Post-hoc сравнения мощности альфа-ритма, усредненной для первого и второго интервалов, между интервалами анализа показали статистически значимые различия между базовыми линиями до и после предъявления стимула и всеми интервалами внутри стимула, а также между интервалами после включения стимула и в середине его предъявления (рис. 2). Таким образом, альфа-ритм повышается во время сравнения длительностей независимо от порядка стимулов.

Из дальнейшего анализа были исключены два уровня фактора “Этап анализа” (до включения стимула и после его выключения, так как эти интервалы не связаны с выполнением задачи на сравнение временных интервалов). Также был добавлен фактор “Длительность стимула”, который состоит из трех условных уровней: короткие стимулы (3.2, 3.6, 4.0 с), средние (4.4, 4.8, 5.2 с) и длинные (5.6, 6.0, 6.4 с). В этом случае значимым оказалось влияние фактора “Длительность стимула” ($F(2, 411) = 3.531, p = 0.03$), а также взаимодействие

факторов “Этап анализа” и “Длительность стимула” ($F(4, 411) = 3.154, p = 0.01$) (рис. 3).

Post-hoc анализ взаимодействия факторов “Этап анализа” и “Длительность стимула” показан в табл. 1 и 2. Статистически значимые различия выявлены между всеми длительностями стимулов на интервале перед выключением стимула (между короткими и средними длительностями среднее уменьшение мощности альфа-ритма составляет 0.61 ± 1.81 , между короткими и длинными — 1.1 ± 2.22 , между средними и длинными — 0.77 ± 2.45).

Таким образом, взаимодействие факторов “Этап анализа” и “Длительность стимула” проявляется в возрастании средней мощности альфа-ритма по всем длительностям от начала к середине предъявления стимула, а затем — в снижении мощности для средних (не значимое) и длинных стимулов и увеличении для коротких на интервале перед выключением стимула.

Для оценки взаимосвязи мощности альфа-ритма и психофизического параметра точности сравнения временных интервалов — точки субъективного равенства — был рассчитан коэффициент корреляции Спирмена между разностью мощности альфа-ритма у длинных и коротких стимулов на интервале перед выключением стимула и значениями точек субъективного равенства (рис. 4). Именно такая разность выбрана ввиду наличия значимых различий между различными длительностями на данном этапе анализа. Результаты показали значимую корреляцию ($R(47) = 0.29, p = 0.045$), что говорит о смещении точки субъективного равенства к истинному равенству длительностей стимулов при уменьшении разницы мощности альфа-ритма между длинными и короткими стимулами.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты исследования демонстрируют динамику теменно-затылочного альфа-ритма головного мозга в его связи с процессом сравнения длительностей стимулов. Показано общее увеличение мощности альфа-ритма во время сравнения длительностей. При этом динамика изменений альфа-ритма внутри оцениваемого интервала отличается для стимулов разной длительности. Для коротких и средних длительностей от включения стимула к середине его предъявления мощность альфа-ритма возрастает, а затем для коротких стимулов продолжается ее увеличение, для

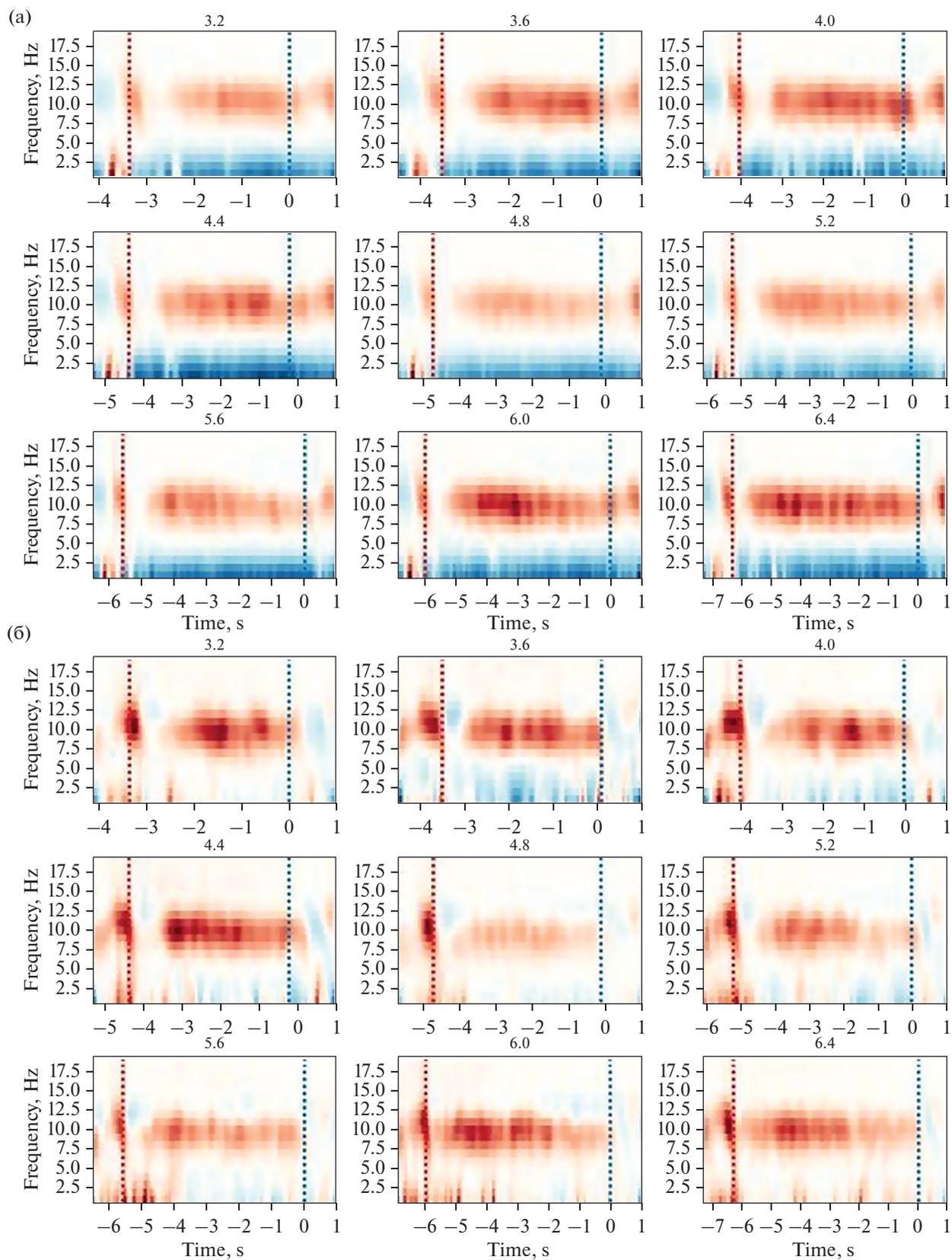


Рис. 1. Графики вейвлетов на предъявление первого (а) и второго (б) стимулов девяти длительностей. Цветом представлены показатели мощности сигнала.

Fig. 1. Wavelet graphs for presentation of the first (a) and second (б) stimuli of nine durations.

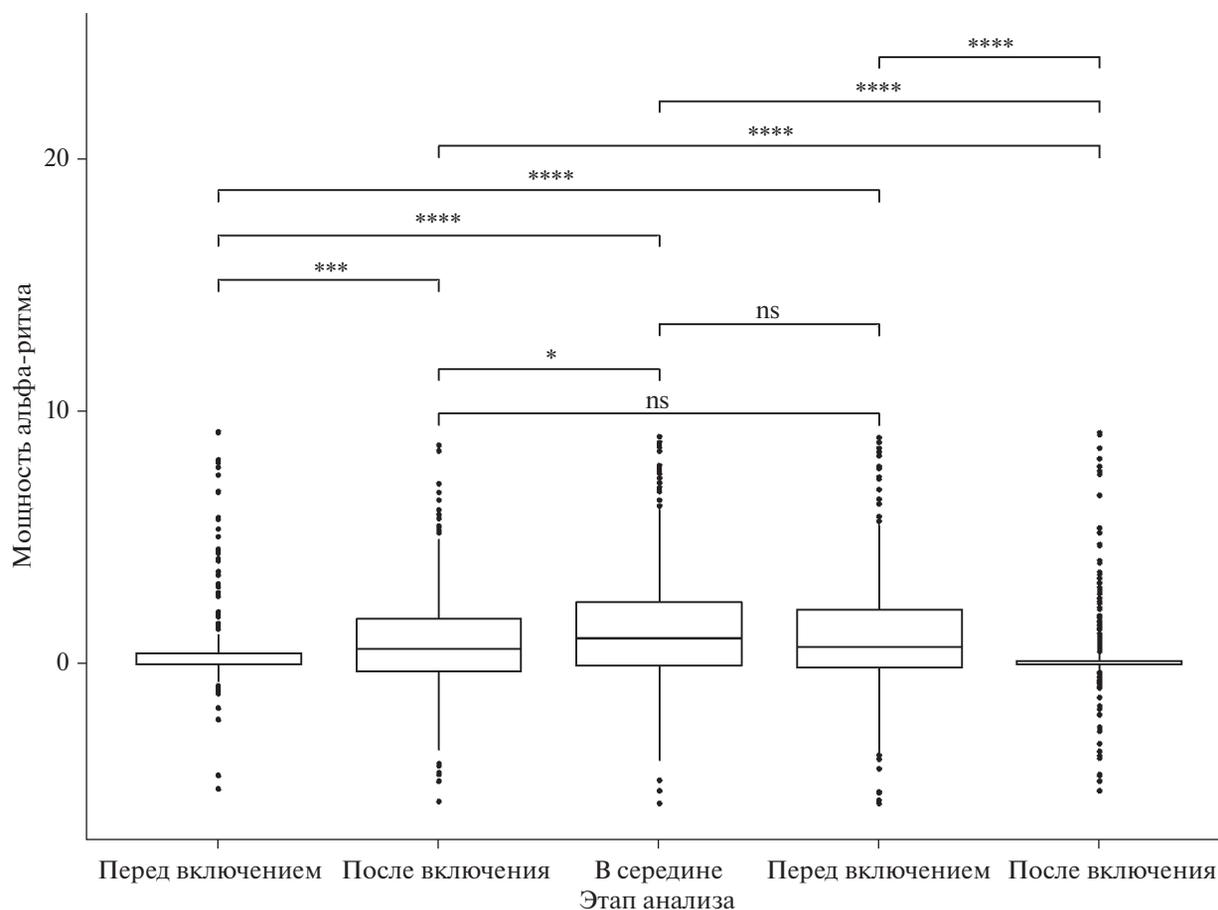


Рис. 2. Post-hoc сравнения мощности альфа-ритма на разных этапах восприятия стимула.
Fig. 2. Post-hoc comparisons of alpha rhythm power at different stages of stimulus perception.

средних длительностей мощность сохраняется на том же уровне. Для длинных стимулов, наоборот, от начала к концу предъявления стимула мощность альфа-ритма снижается, что может свидетельствовать о прекращении или ослаблении процесса оценки длительности для длинных стимулов к концу их предъявления, т.к. для эффективного сравнения с более короткими длительностями это уже не требуется. Однако если разность мощности альфа-ритма между длинными и короткими стимулами большая, то это может влиять на правильность ответов. Действительно, чем больше снижение мощности альфа-ритма между длительными и короткими стимулами перед их выключением, тем больше сдвигается точка субъективного равенства в отрицательную область (рис. 4), свидетельствуя о большем отклонении от объективного значения.

В работе Kononowicz и van Rijn авторы представляют результаты частотно-временного анализа ЭЭГ при выполнении участниками задачи на воспроизведение временных интервалов (Kononowicz, van Rijn, 2015). На графиках (рис. 2 в статье) видно увеличение мощности альфа-ритма в момент включения стимула. Однако фокус внимания авторов сосредоточен на активности в бета-диапазоне, поэтому динамика альфа-активности в работе не обсуждается. В нашем исследовании получены сходные результаты. Сопоставление результатов позволяет предположить наличие сходной динамики альфа-ритма и при выполнении задачи на воспроизведение длительностей, а не только на их сравнение.

Показанная динамика теменно-затылочной альфа-активности головного мозга может рассматриваться в контексте модели “двойной клепсидры”. В основе концепции “двойной клепсидры” (Wackermann, Ehm,

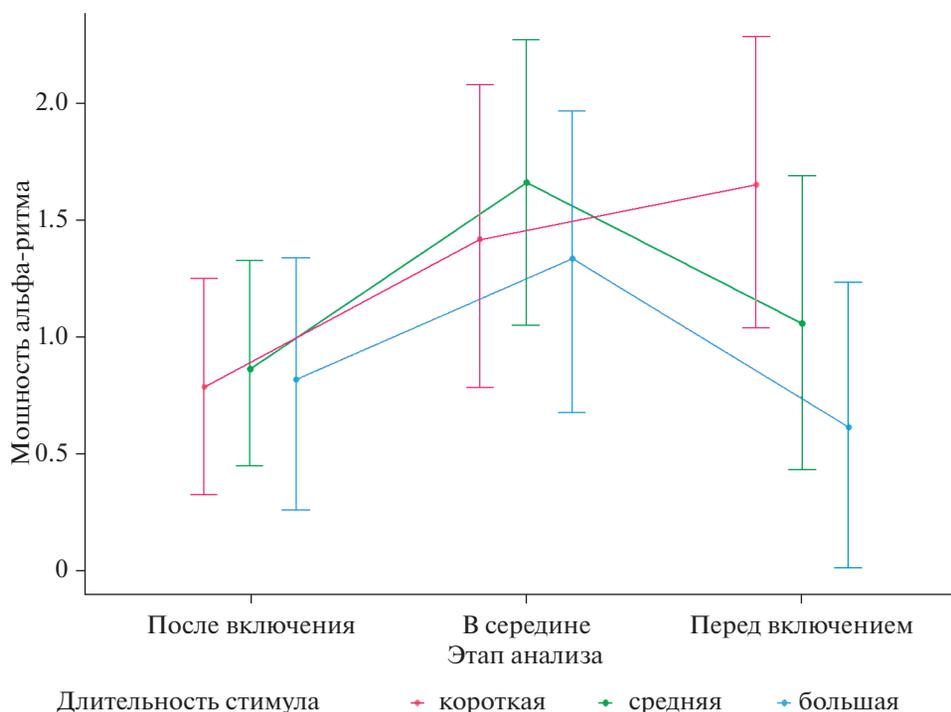


Рис. 3. График взаимодействия факторов “Длительность стимула” и “Этап анализа”.
Fig. 3. Graph of interaction of the factors “Stimulus duration” and “Analysis stage”.

2006) лежит представление о внутреннем течении времени как о диссипативных системах “притока/оттока”. Клепсидра – это сосуд с отверстием, из которого вода постоянно вытекает с некоторой скоростью. Процессы в

протекающей клепсидре могут быть сопоставлены с затуханием активности нейронного ансамбля. Скорость этого затухания и отражается в субъективном “сжатии” времени, которое различается у разных людей.

Таблица 1. Post-hoc сравнения мощности альфа-ритма на разных этапах анализа в зависимости от длительности стимула

Table 1. Post-hoc comparisons of alpha rhythm power at different stages of analysis depending on the duration of the stimulus

	Средняя длительность стимула	Большая длительность стимула
Интервал в начале предъявления стимула		
Короткая длительность стимула	$t(79) = 0.06$ $p = 0.95$	$t(75) = 0.14$ $p = 0.89$
Средняя длительность стимула		$t(75) = -0.55$ $p = 0.65$
Интервал в середине предъявления стимула		
Короткая длительность стимула	$t(63) = 0.26$ $p = 0.79$	$t(61) = -0.07$ $p = 0.95$
Средняя длительность стимула		$t(65) = 0.64$ $p = 0.52$
Интервал перед выключением стимула		
Короткая длительность стимула	$t(64) = 2.72$ $p = 0.01$ CI [0.16; 1.06]	$t(63) = 3.87$ $p < 0.001$ CI [0.52; 1.63]
Средняя длительность стимула		$t(66) = 2.59$ $p = 0.01$ CI [0.18; 1.38]

Таблица 2. Post-hoc сравнения мощности альфа-ритма на разных длительностях стимулов в зависимости от этапа анализа**Table 2.** Post-hoc comparisons of alpha rhythm power at different stimulus durations depending on the analysis stage

	Интервал в середине предъявления стимула	Интервал перед выключением стимула
Короткая длительность стимула		
Интервал в начале предъявления стимула	t (65) = -3.05 p = 0.003 CI [-1.77; -0.37]	t (66) = -3.11 p = 0.003 CI [-1.91; -0.42]
Интервал в середине предъявления стимула		t (62) = -0.34 p = 0.74
Средняя длительность стимула		
Интервал в начале предъявления стимула	t (71) = -2.5 p = 0.01 CI [-1.43; -0.16]	t (69) = -0.91 p = 0.37
Интервал в середине предъявления стимула		t (67) = 1.83 p = 0.07
Большая длительность стимула		
Интервал в начале предъявления стимула	t (61) = -1.30 p = 0.19	t (63) = 0.40 p = 0.69
Интервал в середине предъявления стимула		t (63) = 2.59 p = 0.01 CI [0.19; 1.5]

В качестве этих систем выступают гипотетические “нейронные аккумуляторы”, которые “наполняются зарядом” во время предъявления стимула, однако в силу нейрофизиологических особенностей данный аккумулятор также и постоянно теряет заряд. Если “заряд” двух “аккумуляторов” одинаков, то две длительности субъективно воспринимаются как равные. “Скорость потери” этого “заряда” выражается через параметр каппа, который, в свою очередь, связан с точкой субъективного равенства: чем больше отклонение точки субъективного равенства в отрицательную область, тем с большей скоростью “нейронный аккумулятор” оценки длительности теряет свой заряд.

В нашем случае к концу длительного стимула зарядка этих “аккумуляторов” уже заметно компенсируется разрядкой, что проявляется в относительном снижении мощности альфа-ритма. При этом большее снижение мощности наблюдается у тех людей, у которых скорость разрядки “нейронного аккумулятора” времени больше, что также ведет и к более сильному сдвигу точки субъективного равенства в отрицательную сторону. Также следует отметить, что в нашем исследовании был подтвержден факт “субъективного сжа-

тия длительности”, ранее описанного в ряде работ (Wackerman, Ehm, 2006; Sysoeva et al., 2010; Sysoeva et al., 2011 и др.). Большинство участников нашего эксперимента имели значения точки субъективного равенства длительностей меньше нуля, т.е. при одинаковых длительностях им казалось, что первый стимул был короче, чем второй.

Традиционно считается, что альфа-ритм сопровождает состояния спокойного бодрствования и сниженного внимания к событиям внешнего мира (например, он преимущественно регистрируется при закрытых глазах, а при их открытии наблюдается реакция активации – резкое падение мощности альфа-ритма) и в целом отражает генерализованные нейронные процессы, протекающие в коре головного мозга (Bazanov, Vernon, 2014). Достоверно показано, что мощность альфа-диапазона значительно повышается при выполнении практик медитации (Lomas et al., 2015). В других же работах подчеркивается, что нейронная активность в диапазоне альфа-ритма связана с процессами, сопровождающими неявное внимание, в том числе пространственное (например, (Foster et al., 2017)). Наши результаты демонстрируют, что альфа-ритм при выполнении задачи на сравнение

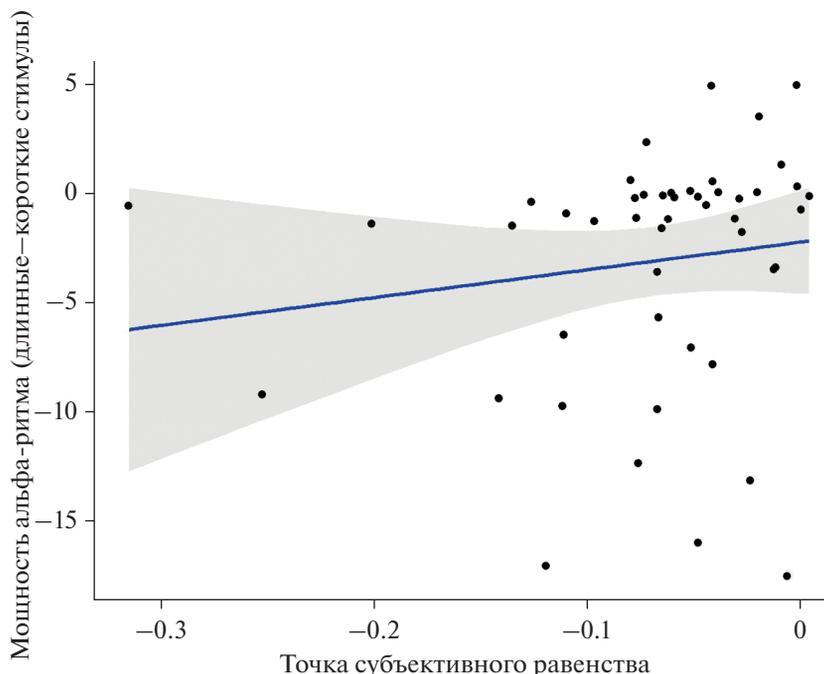


Рис. 4. График корреляции между значениями точек субъективного равенства и разностью мощности альфа-ритма между длинными и короткими стимулами.

Fig. 4. A graph of the correlation between the values of subjective equality points and the difference in the power of the alpha rhythm between long and short stimuli.

длительностей не связан со снижением уровня внимания или бодрствования — в противном случае не наблюдалось бы различий в мощности альфа-ритма на разных длительностях стимулов. Более того, в нашей работе как раз большее снижение альфа-ритма характеризует большие отклонения субъективной оценки от объективной длительности. Таким образом, результаты исследования дополняют данные о функциональном значении альфа-ритма в противовес взгляду на него как на “ритм пассивного бодрствования”.

Также имеются данные о том, что повышение мощности теменного альфа-ритма связано с повышением уровня интернального внимания — вида внимания, при котором человек сосредоточен на внутренних процессах, что сопровождается подавлением внешней стимуляции (Benedek et al., 2014; Kounios, Veeman, 2014). Полученные нами результаты можно рассмотреть и с этой позиции: повышение мощности теменного альфа-ритма связано с сосредоточением внимания на внутренних ощущениях, что необходимо при выполнении задачи на сравнение временных интервалов. Однако данная интерпретация является достаточно общей и не

противоречит объяснению в рамках концепции “двойной клепсидры”, которая позволяет рассмотреть полученные результаты во взаимосвязи с современными концепциями восприятия времени. Определенно требуются дополнительные исследования, чтобы изучить связь индивидуальных особенностей восприятия времени и интернального внимания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В исследовании рассмотрена динамика теменно-затылочного альфа-ритма при выполнении задачи на сравнение двух временных интервалов. Показано общее увеличение мощности альфа-ритма в начале и середине предъявления стимулов для сравнения. К моменту выключения стимулов коротких длительностей мощность альфа-ритма продолжает увеличиваться, тогда как для длительных стимулов, напротив, уменьшается. Это может свидетельствовать об ослаблении или прекращении процесса оценки длительности, так как для эффективного сравнения длинных стимулов с короткими это уже не требуется. Чем больше снижение активности альфа-ритма между длительными и коротки-

ми стимулами перед их выключением, тем больше выражено отклонение оценки сравнения длительностей от объективного значения.

Результаты согласуются с моделью “двойной клепсидры”, которая предполагает наличие “нейронных аккумуляторов” – гипотетических нейрофизиологических систем, активность которых связана с внутренним течением времени и точностью оценки временных интервалов. Динамику теменно-затылочного альфа-ритма можно рассматривать как электрофизиологический коррелят функционирования “нейронных аккумуляторов”.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, грант № 22-18-00676.

Авторы благодарят Феликса Закирова, Дину Митюрёву, Дарью Костянян, Александру Медведеву и Анастасию Ребик за помощь в сборе данных для исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безденежных Б.Н., Медынцев А.А., Александров Ю.И.* Системная организация поведения, связанного с произвольной и непроизвольной оценкой интервалов времени разной длительности. Экспериментальная психология. 2009. 2 (3): 5–18.
- Бушов Ю.В., Светлик М.В., Крутенкова Е.П.* Высокочастотная электрическая активность мозга и восприятие времени. 2009.
- Сысоева О.В., Вартанов А.В.* Отражение длительности стимула в характеристиках вызванного потенциала (часть 1). Психологический журнал. 2004. 25 (1): 101–110.
- Фонсова Н.А., Шестова И.А., Шульговский В.В.* Особенности воспроизведения интервалов времени и индивидуальная структура ЭЭГ у человека. Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 1997. 47 (1): 4–9.
- Шестова И.А., Фонсова Н.А., Шульговский В.В.* Динамика доминирующей частоты альфа-ритма при восприятии и воспроизведении интервалов времени. Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 1996. 46 (2): 253.
- Bazanov O.M., Vernon D.* Interpreting EEG alpha activity. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2014. 44: 94–110.
- Benedek M., Schickel R.J., Jauk E., Fink A., Neubauer A.C.* Alpha power increases in right parietal cortex reflects focused internal attention. *Neuropsychologia*. 2014. 56: 393–400.
- Fabrizi M., Cancellieri J., Natale V.* The A Theory of Magnitude (ATOM) model in temporal perception and reproduction tasks. *Acta Psychologica*. 2012. 139 (1): 111–123.
- Foster J.J., Sutterer D.W., Serences J.T., Vogel E.K., Awh E.* Alpha-Band Oscillations Enable Spatially and Temporally Resolved Tracking of Covert Spatial Attention. *Psychological Science*. 2017. 28 (7): 929–941.
- Glicksohn J., Ohana A.B., Dotan T.B., Goldstein A., Donchin O.* Time Production and EEG Alpha Revisited. *NeuroQuantology*. 2009. 7 (1): Art. 1.
- Gramfort A., Luessi M., Larson E., Engemann D., Strohmeier D., Brodbeck C., Goj R., Jas M., Brooks T., Parkkonen L., Hämäläinen M.* MEG and EEG data analysis with MNE-Python. *Frontiers in Neuroscience*. 2013. 7: 267.
- Klimesch W., Sauseng P., Hanslmayr S.* EEG alpha oscillations: The inhibition–timing hypothesis. *Brain Research Reviews*. 2007. 53 (1): 63–88.
- Kounios J., Beeman M.* The cognitive neuroscience of insight. *Annual review of psychology*. 2014. 65 (1): 71–93.
- Kononowicz T.W., van Rijn H.* Single trial beta oscillations index time estimation. *Neuropsychologia*. 2015. 75: 381–389.
- Kononowicz T.W., Sander T., van Rijn H.* Neuroelectromagnetic signatures of the reproduction of supra-second durations. *Neuropsychologia*. 2015. 75: 201–213.
- Lomas T., Ivtzan I., Fu C.H.Y.* A systematic review of the neurophysiology of mindfulness on EEG oscillations. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2015. 57: 401–410.
- Merchant H., Lafuente V.D.* Introduction to the neurobiology of interval timing. *Neurobiology of interval timing*. 2014. 1–13.
- Mioni G., Shelp A., Stanfield-Wiswell C.T., Gladhill K.A., Bader F., Wiener M.* Modulation of Individual Alpha Frequency with tACS shifts Time Perception. *Cerebral Cortex Communications*. 2020. 1 (1): tga0064.
- Schlichting N., de Jong R., van Rijn H.* Performance-informed EEG analysis reveals mixed evidence for EEG signatures unique to the processing of time. *Psychological Research*. 2020. 84 (2): 352–369.
- Soghoyan G., Ledovsky A., Nekrashevich M., Martynova O., Polikanova I., Portnova G., Rebreikina A., Sysoeva O., Sharaev M.* A Toolbox and Crowdsourcing Platform for Automatic Labeling of Independent Components in Electroencephalography. *Frontiers in Neuroinformatics*. 2021. 15.
- Sysoeva O.V., Tonevitsky A.G., Wackermann J.* Genetic Determinants of Time Perception Mediated by the Serotonergic System. *PLoS One*. 2010. 5 (9): e12650.

- Sysoeva O., Takegata R., Näätänen R. Pre-attentive representation of sound duration in the human brain. *Psychophysiology*. 2006. 43 (3): 272–276.
- Sysoeva O., Wittmann M., Wackermann J. Neural Representation of Temporal Duration: Coherent Findings Obtained with the “Lossy Integration” Model. *Frontiers in Integrative Neuroscience*. 2011. 5.
- Togoli I., Fornaciai M., Visibelli E., Piazza M., Buetti D. The neural signature of magnitude integration between time and numerosity. *bioRxiv*. 2022.
- Treisman M. Temporal rhythms and cerebral rhythms. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1984. 423: 542–565.
- Van Rijn H., Kononowicz T.W., Meck W.H., Ng K.K., Penney T.B. Contingent negative variation and its relation to time estimation: A theoretical evaluation. *Frontiers in Integrative Neuroscience*. 2011. 5: 91.
- Wackermann J., Ehm W. The dual klepsydra model of internal time representation and time reproduction. *Journal of theoretical biology*. 2006. 239: 482–493.
- Wackermann J. Inner and outer horizons of time experience. *The Spanish journal of psychology*. 2007. 10 (1): 20–32.
- Walsh V. A theory of magnitude: common cortical metrics of time, space and quantity. *Trends in cognitive sciences*. 2003. 7 (11): 483–488.
- Wiener M., Kanai R. Frequency tuning for temporal perception and prediction. *Current Opinion in Behavioral Sciences*. 2016. 8: 1–6.

DYNAMICS OF THE PARIETAL-OCCIPITAL ALPHA RHYTHM ACTIVITY DURING COMPARISON OF VISUAL STIMULI DURATIONS

A. O. Rogachev^{a, b, #} and O. V. Sysoeva^{a, b, ##}

^a*Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

^b*Sirius University of Science and Technology, Sochi, Russia*

[#]*e-mail: aorogachev@gmail.com*

^{##}*e-mail: olga.v.sysoeva@gmail.com*

This research is aimed at studying the dynamics of the parietal-occipital alpha rhythm in its connection with the process of stimuli duration comparison. EEG study was conducted in which participants ($n = 48$) were asked to compare pairs of visual stimuli of different durations ranging from 3.2 to 6.4 s. The time-frequency analysis of the EEG was carried out in the range of 8–12 Hz. The power of alpha rhythm increases from the stimulus onset to the middle of its presentation, but then its dynamic depends on the stimulus duration: it further increases for short durations (3.2, 3.6, 4.0 s), stays the same for middle durations (4.4, 4.8, 5.2 s) and decreases for long durations (5.6, 6.0, 6.4 s). The relative decrease of alpha power for long stimuli in relation to the short ones was related to subjective perception of time. The results are discussed from the point of view of the “dual klepsydra” model: it is assumed that alpha rhythm acts as an electrophysiological correlate of the functioning of “neural accumulators” associated with the subjective passage of time.

Keywords: time perception, time durations comparison task, alpha rhythm, EEG, time-frequency analysis, “dual klepsydra” model