

ИССЛЕДОВАНИЕ ДИНАМИКИ ЗРИТЕЛЬНОГО ВОСПРИЯТИЯ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ДИПОЛЬНОЙ МОДЕЛИ

© 2011 г. **Е. С. Михайлова**, доктор биол. наук; **М. А. Куликов**, канд. биол. наук;
А. В. Славущая, канд. биол. наук; **И. А. Шевелев**, академик РАН

Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва

E-mail: esmikhailova@mail.ru

Исследование кодирования базовых признаков изображения в зрительной коре человека методом движущихся диполей впервые показало, что в интервале 50–300 мс после стимула эквивалентные токовые диполи волн вызванного потенциала смещаются преимущественно по дугообразным траекториям длительностью около 27 мс. На 110–120 мс от начала стимула происходит резкое смещение диполя из латерального положения в медиальное. В латеральной и медиальной областях зрительной коры обнаружены две зоны предпочтительной локализации диполей, координаты которых совпадают с началом и окончанием траекторий, а размер меняется в зависимости от фазы потенциала. Полученные данные важны для оценки динамики и кинетики обработки признаков изображения в зрительной коре мозга человека.

***Ключевые слова:** зрительный вызванный потенциал, эквивалентный токовый диполь, динамическое картирование мозга, затылочная кора мозга.*

Коды OCIS: 330. 0330.

Поступила в редакцию 01.02.2011.

О динамическом исследовании пространственного распределения функций мозга говорил еще И.П. Павлов: “...будущие достижения науки позволят увидеть движение по коре мозга основных нервных процессов – возбуждения и торможения”. Если обратиться к истории возникновения методов функционального картирования мозга, то первым методом (1950-е годы) была электроэнцефалоскопия, основанная на многоканальном (до 100 точек) отведении биопотенциалов от поверхности мозга [1]. В настоящее время картирование мозга по критерию его электрической активности или характеристик магнитного поля занимает важное место среди методов качественной и количественной оценки динамики и кинетики функций мозга.

В данном сообщении представлены результаты картирования мозга по показателю динамической локализации, или смещения, эквивалентных дипольных источников волн вызванного потенциала (ВП) мозга человека. Локализация источников ВП основана на решении обратной задачи электростатики: по данным многоканальной регистрации биопотенциалов мозга рассчитывают трехмерное положение, мощность и вектор диполей, соз-

дающих на скальпе человека распределение потенциалов, наилучшим образом совпадающее с экспериментальным. При этом методом нефиксированных источников в мозге можно обнаружить смещающиеся или движущиеся диполи (“dipole tracing”) [2, 3], что позволяет считать его адекватным приемом исследования динамики активации мозга. В настоящее время преобладающим стал метод “фиксированных” диполей [4], хотя он исключает их возможную кинетику.

Конкретной задачей данной работы стало исследование динамической трехмерной локализации дипольных источников компонентов зрительного ВП при наблюдении изображений простых зрительных стимулов – полосок и крестов, которые являются базисными признаками большинства объектов. Анализировали показатели траекторий смещения по мозгу диполей ВП: их форму, локализацию, протяженность во времени и пространстве.

Методика

Испытуемые. Исследование проведено на 18 здоровых испытуемых (18–21 лет) с нормальным зрением. Во всех случаях получено

этическое согласие испытуемых на участие в экспериментах.

Регистрация электроэнцефалограммы (ЭЭГ). Проводили 34-канальную регистрацию ЭЭГ мозга с частотой квантования сигнала 1000 Гц/канал (система Neocortex-Pro, фирма “Neurobotics”, Россия). Индифферентным был правый ушной электрод. Сопротивление электродов не превышало 5 кОм. Полосу частот усилителей ограничивали сверху 100 Гц, а снизу – 0,1 Гц при крутизне характеристики 12 дБ на октаву.

Зрительная стимуляция. Во время исследования испытуемый сидел в кресле в затемненной камере с фоновой освещенностью 6 св/м². Расстояние от глаз до экрана монитора высокого разрешения (Mitsubishi Diamond Pro 2070SB) составляло 70 см. На экране в случайном порядке предъявляли изображения, состоявшие либо из 45 горизонтальных или вертикальных полосок, либо – крестообразных фигур, составленных из этих полосок. Диагональный угловой размер всего изображения – 18,8°, а его одиночного элемента (креста или полоски) – 0,6°. Средние оптические плотности стимулов были уравнены. Стимул экспонировали на 100 мс, а межстимульный интервал варьировали в пределах 5 ± 1 с. Всего в опыте предъявляли 600 стимулов – по 200 для каждого типа изображений (горизонтальные и вертикальные полоски и кресты). Длительность исследования, включая периоды отдыха, составляла около часа.

Инструкция: “Перед Вами на экране будут появляться разные изображения, на которые Вы должны просто смотреть. Перед появлением изображения прозвучит предупредительный звуковой сигнал, сосредоточьте взор в центре экрана, где находится кружок, и не мигайте”.

Предварительный отбор данных. После опыта из непрерывной записи ЭЭГ исключали участки с артефактами (ЭМГ, движения глаз). Усреднение ВП проводили по 40–45 участкам записи с длительностью 600 мс: 100 мс до и 500 мс после начала экспозиции изображения. Таким образом, у каждого испытуемого анализировали по четыре усредненных ВП для каждого из трех типов стимулов, всего 12 усредненных ВП. Волновой состав ВП показан на рис. 2в.

Оценка локализации токовых диполей. В программе Neocortex-Pro на трехслойной сферической модели головы рассчитывали двух-

дипольную трехмерную локализацию эквивалентного токового диполя (ЭТД) с шагом 1 мс. Коэффициент дипольности устанавливали на уровне 0,95. В работе приведены данные по локализации одного из двух ЭТД – каудального диполя в областях стриарной и экстрастриарной зрительной коры, в интервале от 50 до 300 мс от начала стимуляции.

Анализ траекторий смещения диполя по мозгу. Три независимых эксперта визуально по графикам, получаемым в программе Neocortex-Pro, анализировали траектории смещения диполей у всех 18 испытуемых. При этом из общей траектории движения диполя выделяли участки без видимых разрывов, на которых смещение диполя или сохраняло свое направление, или менялось плавно. Проводили качественную классификацию типов траекторий, определяли время (от начала стимула) их начала и конца и длительность. Далее по данным программы Neocortex-Pro определяли координаты X (заднепереднее направление), Y (левоправое направление) и Z (нижневерхнее направление) для каждой из точек траектории, соответствующей положению диполя в определенный момент времени. Смещение диполя в трехмерном пространстве за 1 мс оценивали как $\Delta R = \sqrt{\Delta X^2 + \Delta Y^2 + \Delta Z^2}$, где ΔX , ΔY , ΔZ – смещения по соответствующим осям. При анализе движения диполей основное внимание уделено смещениям диполя в направлениях x и y , так как смещение по оси z было незначительным. Помимо визуального, использовали числовой критерий окончания траектории: ее считали оконченной при резком (более 20 мм) смещении диполя по одной из осей.

Для оценки кинетики процесса исследовали вероятность (частоту случаев) попадания диполя в один дискретный элемент (пиксел размером 1 см²) на картах горизонтального, фронтального или сагиттального “срезов” компьютерной модели мозга. Каждая двумерная карта состояла из 121 пиксела (11×11). Из данных исключали диполи, имевшие надежность менее 0,95.

Результаты исследования

Основные полученные результаты можно свести к следующим.

1. Во время развития вызванного потенциала мозга человека на изображения горизон-

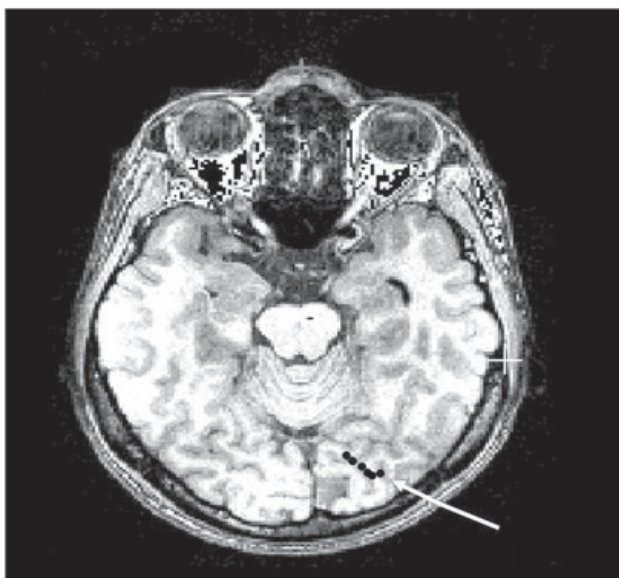


Рис. 1. Сдвиг локализации ЭТД усредненного зрительного ВП на набор крестообразных стимулов в затылочной коре правого полушария мозга испытуемого И.Р. Данные расчета локализации с шагом в 1 мс (черные точки) наложены на горизонтальный срез МРТ модели мозга испытуемого. Начало траектории отмечено стрелкой.

тальных, вертикальных полосок и составленных из них крестов решением обратной задачи ЭЭГ с шагом 1 мс в двухдипольной сферической модели головы выявляется последовательное смещение по мозгу эквивалентных токовых диполей волн ВП. На рис. 1 показан пример последовательного смещения диполя ВП за период 88–95 мс после начала стимула (набор крестов) у испытуемого И.Р. на горизонтальном срезе индивидуальной магнитно-резонансной томограммы (МРТ).¹ Видно, что диполи в это время локализованы в затылочной коре правого полушария и, смещаясь вперед и медиально, образуют короткую, близкую к линейной, траекторию. Далее в тексте траекторией ЭТД будем называть линию, описывающую последовательные положения диполя в трехмерном пространстве мозга с шагом 1 мс.

¹ Магнитно-резонансную томографию головы испытуемого проводили в томографе Tomikon S50 (фирма “Bruker”, Германия) на базе Центра магнитно-резонансной томографии и спектроскопии МГУ им. М.В. Ломоносова. Для совмещения данных локализации ЭТД и МРТ данных использовали электромагнитный датчик Digitaizer Isotrak II (фирма “Polhemus”, США) и программу Neocortex-Pro.

2. Визуальный анализ, проведенный тремя независимыми экспертами на выборке 260 траекторий смещения ЭТД в затылочной коре, показал, что движение диполя происходит преимущественно по дугообразной траектории (75,8% случаев), а ее длительность характеризуется незначительной межиндивидуальной вариабельностью: от 23 до 29 мс, в среднем $27,43 \pm 1,3$ мс. Связь времени начала и времени окончания траектории очень тесная (коэффициент корреляции $r = 0,95$ при $p < 0,0005$) и близка к линейной (уравнение регрессии $y = 24,6 + 1,0x$), что позволяет считать, что длительность траекторий, соответствующих ранним и более поздним волнам ВП, в среднем достаточно постоянна и достоверно не связана с фазой вызванного потенциала. Анализ координат начала и конца траекторий каудального² диполя (X и Y) показал, что они располагаются преимущественно в затылочной области правого полушария.

3. При исследовании кинетики диполей обнаружено явление, названное нами “скачком” ЭТД (рис. 2). Визуально оно определяется как быстрое перемещение диполя из заднелатеральной области правого полушария в медиальное положение (рис. 2а, 2б), а наблюдается только при переходе от первой ко второй траектории на восходящей части волны P1 (рис. 2в). Время начала этого скачка в среднем по группе составило $110,2 \pm 2,3$ мс (конец первой траектории), а окончание (начало второй траектории) – $119,3 \pm 2,5$ мс. Это смещение достоверно только по оси y ($36,1 \pm 4,5$ мм, $p < 0,003$) и незначимо по осям x и z . Величина ΔR , отражающая смещение диполя в трехмерном пространстве, во время скачка значительно и значимо выше (рис. 2г), чем во время траектории (в среднем $43,7 \pm 2,8$ мм против $2,8 \pm 0,1$ мм). На рисунке 2д видно совпадающее со “скачком” резкое уменьшение коэффициента дипольности.

4. При анализе совокупности координат “движущихся” диполей затылочной коры выявлены зоны предпочтительного “посещения”, которые чередуются с зонами сниженной вероятности их появления. На рис. 3 приведены данные, характеризующие частоту появления диполя в пикселах площадью 1 см^2 горизонтальной плоскости (xy) за время 50–300 мс для ВП на горизонтальные и вертикальные полоски. На фрагментах (а), (б) приведены индивидуальные данные для испытуемого Д.Т.,² Здесь и далее “каудальный” – расположенный сзади.

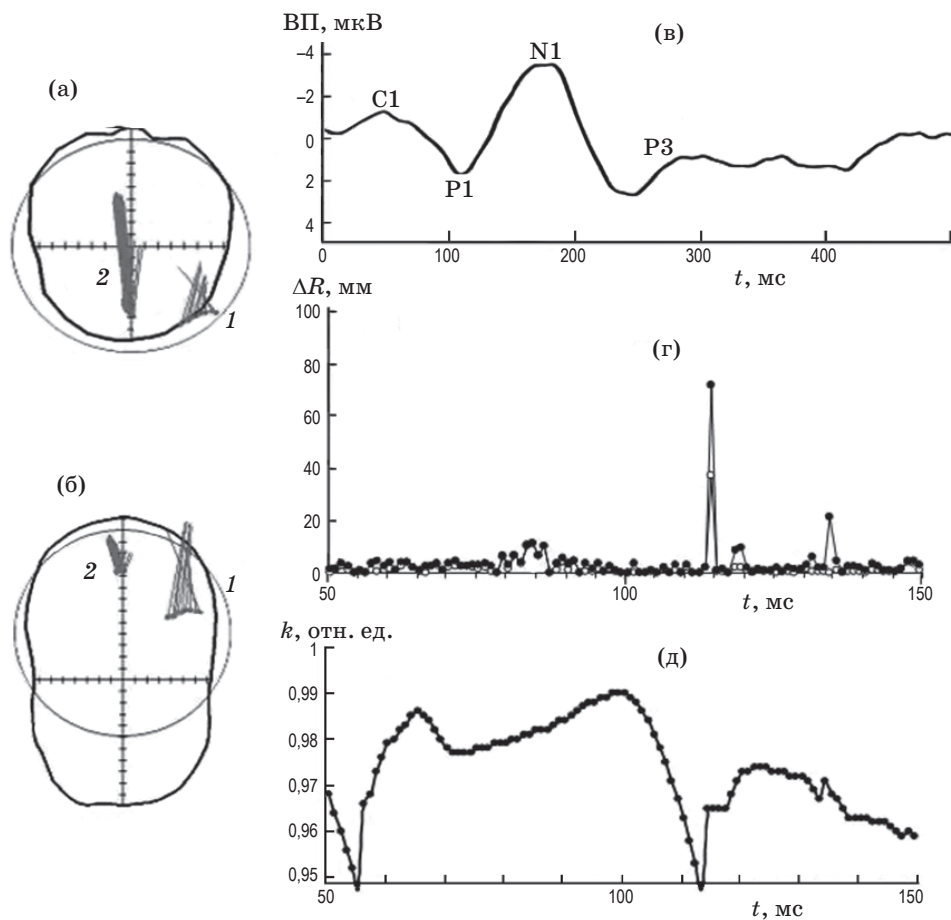


Рис. 2. “Скачок” координат диполей между первой (1) и второй (2) траекториями их смещения по мозгу. а, б – пример “скачка” в локализации ЭТД у испытуемого Т.И. на двух проекциях мозга в сферической модели головы (а – горизонтальная, б – фронтальная проекции); в – пример ВП с указанием последовательных волн С1, Р1, N1, Р3; г – гистограмма величины скачков ΔR ; д – график коэффициента дипольности k .

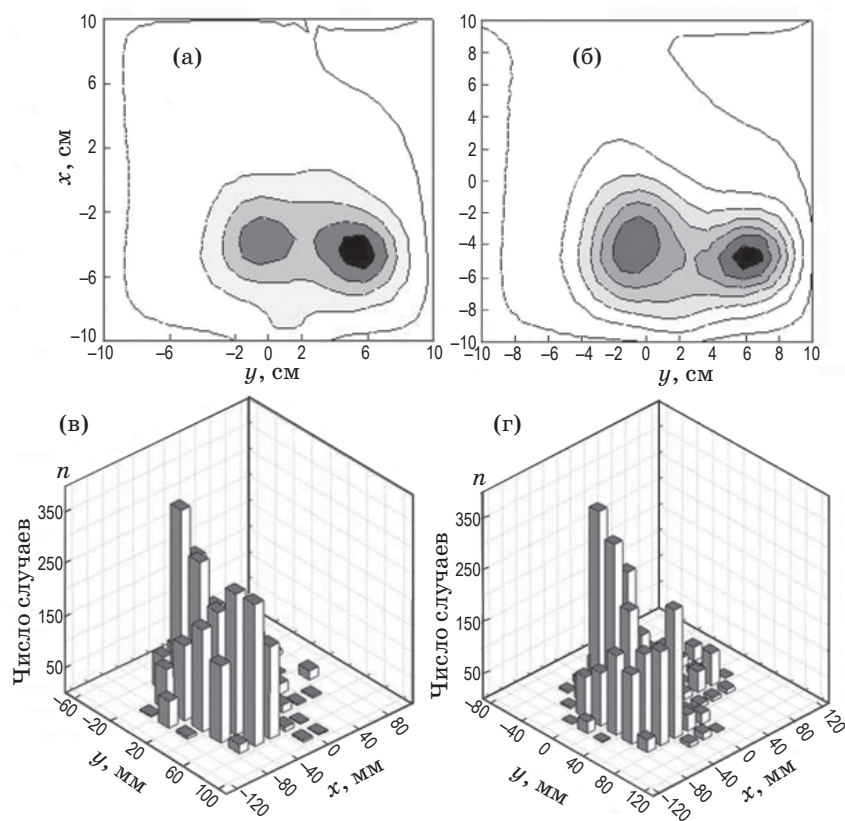


Рис. 3. Индивидуальные карты затылочной части мозга в горизонтальной плоскости, построенные по критерию числа “посещения” пикселей карты (1 см^2) смещающимся диполем, при действии горизонтальных (а) и вертикальных (б) полосок. Ось x – заднепереднее направление (отрицательные значения соответствуют каудальным, а положительные – ростральным отделам мозга), y – левоправое направление (отрицательные значения соответствуют левому, а положительные – правому полушарию). Число случаев попадания диполя в пиксел (1 см^2) карты показано степенью зачернения. Карты интерполированы методом дистанционно взвешенных наименьших квадратов. в и г – средние групповые данные. По оси z – число случаев n попадания диполя в пиксел (1 см^2) карты.

а на графиках (в), (г) – трехмерные гистограммы, построенные по групповым данным. На картах (а), (б) видно, что в затылочной части мозга этого испытуемого выявляются две четкие “зоны посещения”. Центр одной из них расположен по средней линии головы или по соседству с ней (значение координаты Y около нуля) и в 40–50 мм каудальнее межжурной нулевой линии. Вторая зона “посещения” расположена более латерально – в правом полушарии со средними координатами центра $X = -50...-60$ мм, $Y = 50-60$ мм. Видно, что вокруг обеих зон видна широкая область “посещения”, объединяющего их наподобие пьедестала. Две четкие “зоны посещения” видны и на групповых данных (в), (г) в трехмерных рельефах, в которых по вертикальной оси отложено число случаев n попадания ЭТД в тот или иной пиксел.

Мы проследили изменения расположения “зон посещения” диполями в последовательные фазы ВП, соответствующие волне С1, нисходящей и восходящей частям волны Р1, основной части волны N1 и ее переходу в волну Р3 (рис. 2в). По групповым данным видно (рис. 4а), что уже в первый период анализа (50–90 мс, волна С1) формируются две зоны предпочтительного “посещения”. Более отчетлива центральная затылочная зона, а на 4–7 см вправо от нее расположена вторая. В следующем периоде (временные срезы 90–130 мс и 135–260 мс, нисходящая и восходящая фазы Р1 и N1) паттерн существенно не изменяется, хотя зоны становятся более локальными (рис. 4б, 4в). На последнем этапе (срез 262–300 мс, волна Р3) латеральная зона сближается с основной зоной, смещаясь медиально (рис. 4г).

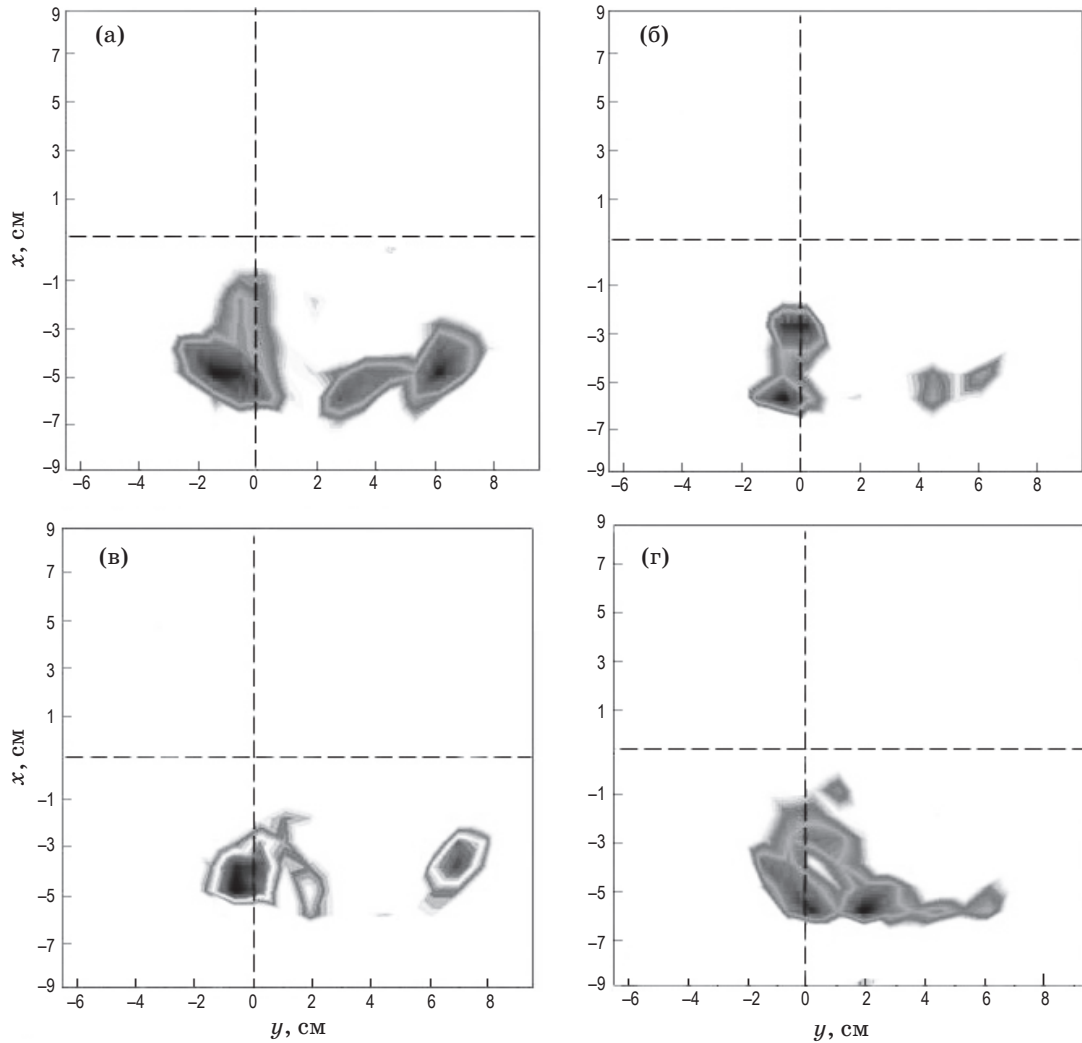


Рис. 4. Динамика зон наиболее частой активации мозга у испытуемого Д.Т. при различных периодах экспозиции горизонтальных полосок. а – 50–90 мс, б – 90–130, в – 135–260 и г – 262–300.

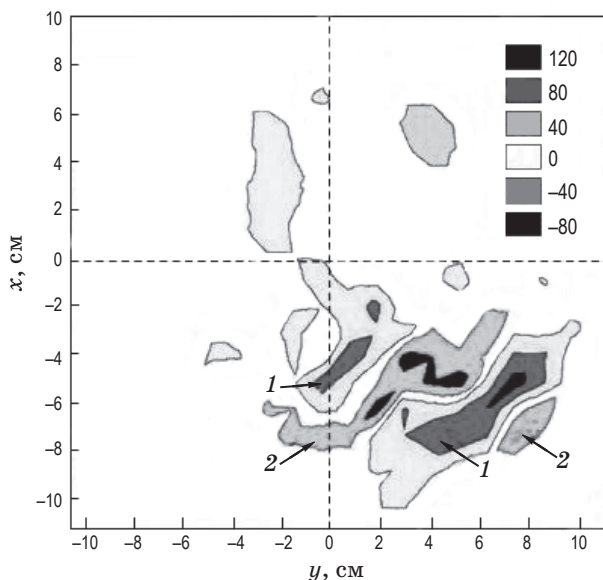


Рис. 5. Распределение различий между реальным и математически ожидаемым числом диполей в разных участках горизонтальной карты мозга. Степень зачернения карты характеризует разность между числом случаев реального и математически ожидаемого “посещения” пиксела карты диполем. Видны две зоны “предпочтения” появления диполя (1) и две полосы относительного “запрета” (2), где вероятность появления диполя снижена.

Оценка “узловых точек” траекторий не исчерпывает информацию, которую можно получить по распределению диполей на плоскости. Недостаточно знать, как часто попадает диполь в тот или иной участок мозга. Интересно выяснить, чаще ли это случается, чем можно ожидать при случайном смещении его по мозгу. Это позволило бы оценить, существует ли некоторая “структура” движения диполей. Чтобы проверить это предположение, вычислили ожидаемую среднюю частоту попадания диполя в любой пиксел в предположении “бесструктурности” и по критерию χ^2 сравнили наблюдаемое и ожидаемое распределения активности. Выявилась достоверная разность между ними ($p < 0,001$), что позволило отвергнуть гипотезу о случайности перемещения диполей. На рис. 5 по данным испытуемого Д.Т. показано распределение различий между реальным и математически ожидаемым числом диполей в разных участках горизонтальной карты мозга. Видно, на каких участках мозга наблюдается более частая (1) или, наоборот, более ред-

кая (2) локализация диполя, чем это следует из гипотезы о равной вероятности его попадания в любую точку зрительной коры. Так, на карте проявились две четкие диагонально ориентированные “полосы предпочтения” появления диполя и две зоны, где вероятность его появления относительно снижена.

Обсуждение результатов

Дипольные данные и прямые оценки активации мозговых структур совпадают. В связи с тем, что целью нашей работы было трассирование диполей ВП для оценки активации затылочных отделов мозга человека при зрительной стимуляции, встает вопрос об адекватности и надежности метода, избранного нами для решения этой задачи. Дипольные источники волн ВП мозга человека при паттерновой зрительной стимуляции были статически исследованы во многих работах [5–7]. Исследование локализации фиксированных диполей в сочетании с методами магнитно-резонансной томографии и функциональной магнитно-резонансной томографии позволило установить, что источники ранних волн ВП расположены в первичной зрительной коре и в экстрастриарных областях [6]. Результаты таких работ соответствуют классическим представлениям о ретинотопии в области первичной зрительной коры мозга человека. Особенно важно, что в мозге человека было показано совпадение оценок локализации “движущегося” диполя при МРТ-контроле с локализацией разрядов от глубинных электродов [8].

Сравнение результатов наших исследований с литературными данными. Нельзя не отметить, что практически во всех публикациях, посвященных “трассированию” диполей, авторы локализовали диполи в статическом режиме, не оценивая их динамику и кинетику, хотя в иллюстрациях ряда статей этот эффект просматривается. Так, в работе [9] локализация диполей зрительного ВП на локальные вспышки в разных частях поля зрения была исследована с шагом в 10 мс. Были показаны различия в последовательности активации трех дипольных источников в зависимости от эксцентриситета стимула и его значимости для испытуемого. Наши данные о направлении смещения диполей совпадают со сведениями, которые мы нашли в работе [6]. Эта динамика хорошо видна в приведенной авторами табли-

це и на одном из рисунков, хотя в статье она не обсуждается. Приведенные в этой же статье табличные данные свидетельствуют о последовательном смещении диполя по оси x из каудальных в ростральные отделы мозга по мере развития волн ВП. Действительно, источник раннего компонента ВП с пиком на 90-й мс локализован в первичной зрительной коре, источник ранней фазы волны P1 (пик около 100 мс) – в дорзальной экстрастриарной коре средней затылочной извилины, а источник поздней фазы P1 (пик около 140 мс) – в вентральной экстрастриарной коре грибовидной извилины (*Fusiform gyrus*) [6].

Полученные в нашей работе данные свидетельствуют о том, что сравнительно раннее (50–90 мс) выделение таких простых признаков формы изображения, как полосы и их пересечения, связано с преимущественной активацией центральной части затылочных долей мозга человека, а также зоны в правом полушарии. Это соответствует данным о том, что диполи волн ВП в исследованном интервале времени в большей части случаев локализованы в области сагиттальной линии, т. е. шпорной борозды (*Calcarine fissure*), в затылочной коре правого полушария – дорзальной экстрастриарной коре средней затылочной извилины, а также в вентральной экстрастриарной коре грибовидной извилины (*Fusiform gyrus*) [6].

О чем свидетельствует феномен сдвига дипольных источников ВП по мозгу? Обнаруженный в данной работе сдвиг по мозгу “нефиксированных” дипольных источников волн ВП соблазнительно интерпретировать как отражение реального смещения по мозгу участков его активации. Против такого толкования мы не видим физиологических, биофизических или математических запретов. Однако нельзя не учитывать, что в ряде случаев этот сдвиг может симулироваться перераспределением мощности статичных активационных очагов. Необходимо заметить, что реальное потенциальное поле на скальпе хорошо моделируется только концентрированными дипольными источниками. Если источник диффузный, его называют не эквивалентным, а оптимальным диполем. Оценка его локализации может быть искажена из-за низкой электрической проводимости костей черепа. Поэтому ранее были выработаны критерии оценки надежности локализации ЭТД [3].

“Скачок” координат диполя. Природа обнаруженного нами “скачка” неясна. Возможно,

он связан с появлением нового мощного очага активации мозга. Вместе с тем резкое снижение коэффициента дипольности во время “скачка” может быть отражением перехода от генерации в коре ПСП (постсинаптического потенциала) к импульсной передаче сигнала по аксонам корковых нейронов, что, как известно, практически не вносит вклад в суммарные потенциалы мозга.

Обращает внимание устойчивое появление “скачка” на восходящем фронте волны P1, когда она переходит в волну N1. Различия в локализации источников ранней и поздней частей волны P1 описаны в работе [2]. Функционально “скачок” может быть связан с совпадающим с началом волны N1 усложнением процессов переработки зрительной информации [10], ее идентификацией и включением симметричных областей левого полушария.

Возможное функциональное значение исследованных феноменов. При трассировании диполя ВП мы обнаружили его смещение в затылочных долях мозга преимущественно по дугообразным траекториям. Казалось естественным предположить, что повторные попадания траекторий диполя в какой-либо небольшой участок мозга, обнаруженные в настоящей работе, пропорциональны его активности. Условно мы назвали этот эффект “частотой посещения” участка мозга смещающимся диполем. Распределение таких частот в объеме или на плоскости может характеризовать относительную вовлеченность в генерацию ВП разных участков мозга.

Как можно объяснить существование обнаруженных нами “узловых точек” – локальных участков мозга, преимущественно “посещаемых” смещающимися диполями? Мы сопоставили эти данные со сведениями о локализации начальных и конечных точек траекторий ЭТД. Оказалось, что эти оценки совпадают с локализацией зон “посещения” и свидетельствуют о некоторой задержке диполей в двух локальных зонах мозга в начальный и конечный периоды их смещения. Что касается “пьедестала”, соединяющего на картах распределения диполей зоны наиболее активного “посещения”, то естественно считать его отображением суперпозиции типичных смещений диполей от начальной к конечной точке их траектории. Значение этого процесса предположительно может заключаться в сканировании поля зрения [11] и/или функционировании в зрительной коре петель обратной связи [12].

Несомненно, что для более глубокого понимания механизмов и более конкретного обсуждения функционального значения кинетики активации мозга, отражаемой смещением по нему дипольных источников ВП, необходимы дальнейшие исследования.

Таким образом, метод пошаговой локализации токовых диполей волн ВП описывает динамическую топографию смещения зоны активации внутри коры мозга, которая определяет распределение потенциала по коре и его изменение во времени. Его несомненным достоинством является высокое временное разрешение, а следовательно, и возможность проследить во времени траекторию смещения зоны преимущественной активации. В совокупности с методами картирования этот метод позволяет получить ценную информацию о работе живого мозга, распределении его функций во времени и пространстве.

Выводы

1. Во время развития вызванного потенциала мозга человека на изображения горизонтальных, вертикальных полосок и составленных

из них крестов в двухдипольной сферической модели головы выявлено последовательное смещение по мозгу эквивалентных токовых диполей волн ВП. Движение диполя, локализованного в затылочной коре, происходит преимущественно по дугообразной траектории, длительность которой сравнительно стандартна и достоверно не связана ни с фазой вызванного потенциала, ни с типом стимула.

2. Между первой и второй траекториями ЭТД происходит типичный (в 85% случаев) “скачок” их координат, который проявляется в кратковременном резком и достоверном смещении диполя из латерального положения в медиальное.

3. В затылочной коре на 5 см каудальнее средней линии головы существуют две четкие “узловые точки” преимущественного “посещения” движущимися диполями. Первая из них расположена около средней линии головы, а вторая локализована в правом полушарии на расстоянии 6–7 см от первой. По мере развития ВП активация мозга в “узловых точках”, оцениваемая по дипольным данным, несколько изменяется по паттерну и выраженности.

* * * * *

ЛИТЕРАТУРА

1. Ливанов М.Н., Ананьев В.М. Электроэнцефалоскопия / М.: Медгиз, 1960. 108 с.
2. He B., Musha T., Okamoto Y., Homma S. Electric dipole tracing in the human brain by means of the boundary element method and its accuracy // IEEE Trans. Biomed. Eng. 1987. V. 34. № 6. P. 406–414.
3. Musha T., Homma S. Do optimal dipoles obtained by the dipole tracing method always suggest true source locations? // Brain Topography. 1990. V. 3. № 1. P. 143–150.
4. Scherg M. Fundamental of dipole source analysis // Auditory evoked magnetic fields and electric potentials / Eds by Grandori F., Hoke M., Romani G.L. Karger, 1990. P. 40–69.
5. Михайлова Е.С., Славуцкая А.В., Коньшев В.А., Пирогов Ю.А., Анисимов Н.В., Шевелев И.А. Локализация диполей волны Р1 зрительного вызванного потенциала мозга человека // Докл. РАН. 2006. Т. 409. № 5. С. 1–5.
6. Di Russo F., Martínez A., Sereno M.J., Pitzalis S., Hillyard S. Cortical sources of the early components of the visual evoked potential // Human Brain Mapping. 2002. V. 15. № 2. P. 95–111.
7. Stok C.J., Spekreijse H.J., Peters M.J., Boom H.B., Lopes da Silva F.H. A comparative EEG/MEG equivalent dipole study of the pattern onset visual response // EEG Clin. Neurophysiol. 1990. V. 41S. P. 34–50.
8. Whittingstall K., Stroink G., Schmidt M. Evaluating the spatial relationship of event-related potential and functional MRI sources in the primary visual cortex // Hum. Brain Mapp. 2007. V. 28. № 2. P. 134–142.
9. Aine C.J., Supek S., George J.S. Temporal dynamics of visual-evoked neuromagnetic sources: effects of stimulus parameters and selective attention // Int. J. Neurosci. 1995. V. 80. № 1–4. P. 79–104.
10. Vogel E.K., Luck S.J. The visual N1 component as an index of a discrimination process // Psychophysiology. 2000. V. 37. P. 190–203.
11. 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. нерв. деят. им. И.П. Павлова. 2005. Т. 55. В. 3. С. 336–346.
12. Angelucci A., Bressloff P.C. Contribution of feedforward, lateral and feedback connections to the classical receptive field center and extra-classical receptive field surround of primate V1 neurons // Prog. Brain Res. 2006. V. 154. P. 93–120.