

АКТИВНОСТЬ ЗЕРКАЛЬНЫХ НЕЙРОНОВ У ЧЕЛОВЕКА ПРИ НАБЛЮДЕНИИ И ВОСПРИЯТИИ ВРЕМЕНИ

DOI: 10.17691/stm2019.11.1.08

УДК 616.8–091.81–073.756.8

Поступила 25.10.2018 г.

© **Ю.В. Бушов**, д.б.н., профессор, зав. кафедрой физиологии человека и животных¹;
М.В. Светлик, к.б.н., доцент кафедры медицинской и биологической кибернетики²;
 доцент кафедры физиологии человека и животных¹;
Е.А. Есипенко, к.б.н., доцент кафедры генетической и клинической психологии¹;
С.И. Карташов, инженер-исследователь³; инженер⁴;
В.А. Орлов, инженер-исследователь³;
В.Л. Ушаков, к.б.н., доцент, ведущий научный сотрудник³; старший научный сотрудник⁴

¹Национальный исследовательский Томский государственный университет, проспект Ленина, 36, Томск, 634050;²Сибирский государственный медицинский университет, Московский тракт, 2, Томск, 634050;³Национальный исследовательский центр «Курчатовский институт», пл. Академика Курчатова, 1, Москва, 123182;⁴Национальный исследовательский ядерный университет «МИФИ», Каширское шоссе, 31, Москва, 115409

Цель исследования — изучение активности зеркальных нейронов у человека при наблюдении и восприятии им коротких интервалов времени в зависимости от латеральной организации мозга.

Материалы и методы. В исследованиях участвовали добровольцы — юноши в возрасте 18–27 лет. В ходе предварительного обследования выявляли особенности латеральной организации мозга с определением ведущей руки (методом анкетирования) и речевого полушария (с помощью дихотического теста). При наблюдении и отмеривании коротких интервалов времени, а также при наблюдении и репродукции пятисекундного ритма регистрировали ЭЭГ в лобных, центральных, височных, теменных и затылочных отведениях по системе 10–20%. С целью изучения пространственной локализации зеркальных нейронов в части опытов при наблюдении и восприятии времени исследовали активность мозга с помощью функциональной МРТ (фМРТ). В качестве ЭЭГ-маркеров активации зеркальных нейронов использовали депрессию мю-ритма и корковые взаимодействия на частоте этого ритма между центральными и другими зонами коры.

Результаты. Установлено, что наблюдение и выполнение деятельности, связанной с восприятием времени испытуемыми, сопровождаются депрессией мю-ритма ЭЭГ и чаще всего усилением уровней корковых связей на частоте этого ритма. Характер этих изменений зависит от частоты мю-ритма, латеральной организации мозга, от вида и этапа выполняемой деятельности. Результаты фМРТ-сканирования мозга при наблюдении и восприятии времени показали, что в процессах восприятия времени фактически участвуют две системы, работающие совместно. Это система зеркальных нейронов, которая включает зоны премоторной, моторной, сенсомоторной и дополнительной моторной коры, а также области скорлупы, хвостатого ядра, супрамаргинальной извилины, височные отделы мозга; и система отсчета времени, включающая области поясной извилины, левого таламуса, височные отделы мозга, зрительную кору, области предклинья и области мозжечка.

Результаты исследования имеют важное теоретическое значение для понимания роли зеркальных нейронов в процессах восприятия времени.

Ключевые слова: восприятие времени человеком; зеркальные нейроны; мю-ритм; корковые взаимодействия; фМРТ-сканирование мозга.

Как цитировать: Bushov Yu.V., Svetlik M.V., Esipenko E.A., Kartashov S.I., Orlov V.A., Ushakov V.L. The activity of human mirror neurons during observation and time perception. *Sovremennye tehnologii v medicine* 2019; 11(1): 69–75, <https://doi.org/10.17691/stm2019.11.1.08>

English

The Activity of Human Mirror Neurons during Observation and Time Perception

Yu.V. Bushov, DSc, Professor, Head of the Department of Human and Animal Physiology¹;
M.V. Svetlik, PhD, Associate Professor, Department of Medical and Biological Cybernetics²;
 Associate Professor, Department of Human and Animal Physiology¹;

Для контактов: Светлик Михаил Васильевич, e-mail: mihavsv@ssmu.ru

E.A. Esipenko, PhD, Associate Professor, Department of Genetic and Clinical Psychology¹;

S.I. Kartashov, Research Engineer³; Engineer⁴;

V.A. Orlov, Research Engineer³;

V.L. Ushakov, PhD, Associate Professor, Leading Researcher³; Senior Researcher⁴

¹Tomsk State University, 36 Lenin Avenue, Tomsk, 634050, Russia;

²Siberian State Medical University, 2 Moscovsky Trakt, Tomsk, 634050, Russia;

³National Research Center "Kurchatov Institute", 1 Akademika Kurchatova Square, Moscow, 123182, Russia;

⁴National Research Nuclear University MEPhI, 31 Kashirskoe Shosse, Moscow, 115409, Russia

The aim of the investigation was to study the activity of human mirror neurons during observation and perception of short time intervals depending on brain laterality.

Materials and Methods. The study involved young male volunteers aged 18–27 years. During the preliminary examination, the features of brain laterality were investigated determining the dominant hand (by questioning) and the language-dominant hemisphere (dichotic test). EEG was recorded using the 10–20% system in frontal, central, temporal, parietal, and occipital leads during observation and measurement of short time intervals, observation and reproduction of a five-second rhythm. To study spatial localization of mirror neurons, in some experiments, brain activity was analyzed during observation and time perception using functional magnetic resonance imaging (fMRI). Mu rhythm depression and cortical interactions between the central and other cortical zones at mu frequency were used as EEG markers of mirror neuron activation.

Results. It has been found that observation and execution of actions related to time perception by the subjects are accompanied by EEG mu rhythm depression and, most often, increased levels of cortical connections at mu frequency. The nature of these changes depends on mu frequency, brain laterality, the type and stage of the performed activity. The results of fMRI scanning during observation and time perception show that time perception processes actually involve two systems working together. They are the mirror neuron system including areas of the premotor, motor, sensorimotor and supplementary motor cortex as well as areas of the putamen, the caudate nucleus, the supramarginal gyrus, the temporal lobes of the brain, and the timing system including areas of the callosal gyrus, the left thalamus, the temporal lobes of the brain, the visual cortex, the precuneus and the cerebellum.

The results of the study have significant theoretical importance for understanding the role of mirror neurons in time perception processes.

Key words: time perception in humans; mirror neurons; mu rhythm; cortical interactions; fMRI brain scanning.

Введение

Изучение роли зеркальных нейронов в когнитивных процессах имеет важное значение для понимания социального поведения человека. Согласно популярной в настоящее время гипотезе [1], зеркальные нейроны могут служить нейрональной основой для интерпретации действий, подражательного обучения и имитации поведения других людей. По мнению некоторых исследователей, нарушение функций зеркальных нейронов может быть причиной аутизма [2].

Считается, что характерным ЭЭГ-коррелятом активации зеркальных нейронов является депрессия мю-ритма частотой 8–13 Гц, который регистрируется в центральных областях коры и не подавляется при зрительной и слуховой стимуляции [3]. Вместе с тем проведенные в этом направлении исследования дали неоднозначные результаты. В частности, при изучении электрической активности мозга в центральных и затылочных отведениях в процессе наблюдения видеозаписей движений рук и калейдоскопического паттерна на экране монитора авторы приходят к выводу, что подавление мю-ритма может быть использовано как индикатор активации зеркальных нейронов человека, но эффект — слабый и ненадежный и легко смешивается с подавлением затылочного альфа-ритма [4]. Кроме того, некоторые исследователи [5] выделяют

в мю-ритме два поддиапазона: 8–10 и 10–12 Гц, которые, по их мнению, функционально различаются. В ряде работ обнаружены значительные индивидуальные различия реактивности мю-ритма при выполнении двигательных задач [6–9].

Все эти данные указывают на необходимость дальнейших исследований роли зеркальных нейронов в когнитивных процессах и, в частности, в процессах восприятия времени, в которых их функция практически не изучалась. По-прежнему актуальны исследования, направленные на поиск надежных ЭЭГ-маркеров активации этих нейронов, на изучение зависимости их активности от индивидуальных особенностей человека, на уточнение их пространственной локализации.

Цель исследования — изучение активности зеркальных нейронов у человека при наблюдении и восприятии им коротких интервалов времени в зависимости от латеральной организации мозга.

Материалы и методы

Для достижения поставленной цели проведены ЭЭГ- и фМРТ-исследования активности мозга у юношей при наблюдении и восприятии ими коротких интервалов времени.

В ЭЭГ-исследовании участвовали добровольцы,

практически здоровые юноши — студенты в возрасте от 18 до 23 лет ($n=31$). Все испытуемые дали информированное согласие на участие. Исследование проведено в соответствии с Хельсинкской декларацией (2013) и разрешено комиссией по биоэтике Биологического института Томского государственного университета.

В ходе предварительного обследования с помощью стандартных методов изучали особенности латеральной организации мозга с определением ведущей руки (методом анкетирования) и речевого полушария (с помощью дихотического теста). По результатам анкетирования подсчитывали в баллах показатель мануального предпочтения и коэффициент правого уха.

Для решения поставленных задач проведено 6 серий наблюдений. В первой серии («наблюдение за отмериванием длительности») испытуемый наблюдал за оператором, который средним и указательным пальцами ведущей руки отмеривал короткие интервалы времени паузой между двумя нажатиями на клавишу «пробел». Длительность интервалов времени задавалась зрительными стимулами (светлый квадрат, появляющийся через 200 или 800 мс в центре затемненного экрана монитора). Стимулы предъявлялись не менее 50 раз и в случайном порядке.

Во второй серии испытуемый сам выполнял указанную деятельность пальцами левой руки, а в третьей серии — пальцами правой руки.

В четвертой серии («наблюдение за репродукцией ритма») испытуемый наблюдал за оператором, который вначале запоминал пятисекундный ритм, затем средним и указательным пальцами ведущей руки воспроизводил этот ритм, периодически нажимая на клавишу «пробел». Период ритма задавался зрительными стимулами (светлый квадрат, появляющийся на 200 мс в центре затемненного экрана монитора).

В пятой серии испытуемый сам выполнял указанную деятельность пальцами левой руки, а в шестой серии — пальцами правой руки.

Перед и в процессе выполнения деятельности регистрировали ЭЭГ с помощью электроэнцефалографа «Энцефалан-131-03» («Медиком МТД», Россия) в лобных, центральных, височных, теменных и затылочных отведениях по системе «10–20%». С целью исключения артефактов, связанных с движением глаз и мышечной активностью, проводили электроокулографию и электромиографию мышц шеи и лба. При вводе аналоговых сигналов в ЭВМ частота дискретизации составляла 250 Гц. С целью изучения корковых связей на частоте мю-ритма ЭЭГ предварительно фильтровали. Для этого применяли полосовой фильтр Баттерворта 20-го порядка с коэффициентом подавления частот выше 13 Гц не менее 80 дБ и частот ниже 8 Гц — не менее 40 дБ. При обработке полученных данных подсчитывали максимальные значения кросс-корреляционных функций и спектральной мощности ЭЭГ на коротких отрезках записи ЭЭГ (1–1,5 с): за 3 с до нажатия на клавишу (этап «фон»);

за 1,5 с до нажатия на клавишу (этап «подготовка»); сразу после нажатия на клавишу (этап «выполнение действия»). Полученные значения коэффициентов корреляции и уровня спектральной мощности усредняли отдельно для каждого этапа деятельности, для каждой серии и по всем испытуемым. При подсчете кросс-корреляционных функций опирались на существующие рекомендации [10], что максимальный временной сдвиг должен быть не более одной десятой длины реализации, которая выбиралась более или равной десяти периодам мю-ритма (1–1,5 с). Для описания спектра мощности ЭЭГ применяли преобразование Фурье. Расчет спектра выполняли с аппроксимацией на целые гармоники (8, 9, 10, 11, 12, 13 Гц), что позволяло существенно упростить последующую статистическую обработку и сравнительный анализ результатов. При статистической обработке данных использовали пакет MatLab v. 6.5, непараметрический дисперсионный анализ и критерий Вилкоксона для связанных выборок.

В фМРТ-исследовании приняли участие 10 здоровых добровольцев — юношей в возрасте от 19 до 27 лет; средний возраст — 23 года. От каждого испытуемого было получено добровольное согласие на участие в эксперименте. Разрешение на проведение данных исследований было предоставлено Этической комиссией НИЦ «Курчатовский институт». В ходе предварительного обследования вышеуказанными методами исследовали особенности латеральной организации мозга с определением ведущей руки и речевого полушария. Результаты фМРТ получены в Курчатовском комплексе НБИКС-технологий НИЦ «Курчатовский институт» на томографе 3 Тл Magnetom Verio (Siemens, Германия).

Исследование включало несколько серий экспериментов. В первой серии «наблюдение за отмериванием интервала времени» испытуемый просматривал видеоролик с изображением руки оператора, пальцы которой паузой между двумя нажатиями на клавишу «пробел» отмеривали временной интервал 0,8 с.

Во второй серии «отмеривание интервала времени» испытуемый в процессе сканирования сам отмеривал данный временной интервал, нажимая на кнопку пальцами правой или левой руки в зависимости от инструкции.

В третьей серии «наблюдение за репродукцией ритма» испытуемому предварительно показывали видеоролик, на котором в центре экрана периодически (с интервалом 5 с) появлялся белый квадрат. После этого демонстрировали видео, на котором была показана рука оператора, воспроизводящая заданный ритм путем нажима средним и указательным пальцами на клавишу «пробел».

В четвертой серии «репродукция ритма» испытуемый сам воспроизводил заданный ритм, поочередно нажимая кнопки правой или левой рукой в зависимости от инструкции.

Все полученные фМРТ-данные были обработаны с

помощью пакета программ SPM8. В рамках каждой из серий эксперимента были проведены попарные сравнения на основе статистики Стьюдента и получены индивидуальные и среднерупповые статистические карты с уровнем значимости $p < 0,001$. Все статистические карты наносили на шаблонное T1-взвешенное изображение и производили анатомическую привязку «активных» вокселей к атласу ICN.

Результаты и обсуждение

Результаты исследования электрической активности мозга при наблюдении и восприятии времени. По данным анкетирования испытуемые распределились следующим образом: правой — 27, амбидекстров — 4, левой — 0. По результатам дихотического теста были выделены лица с левополушарным доминированием в отношении речи — 13; лица с правополушарным доминированием в отношении речи — 3; лица, у которых не выявлено доминантное в отношении речи полушарие, — 15.

Проведенные исследования позволили обнаружить статистически значимые изменения спектральной мощности ЭЭГ на частотах мю-ритма на разных этапах выполняемой деятельности. Оказалось, что характер этих изменений зависит от частоты данного ритма, латеральной организации мозга, вида и этапа выполняемой деятельности. Так, например, в серии с наблюдением за отмериванием длительности в отведениях C3 и C4 на частоте 8 Гц на этапе выполнения действия отмечается статистически значимое ($p = 0,034$) по сравнению с фоном снижение спектральной мощности ЭЭГ. В серии с отмериванием длительности левой рукой на том же этапе выполнения действия и на той же частоте наблюдается статистически значимое ($p = 0,033$) снижение спектральной мощности ЭЭГ в отведениях C4 и Cz. В серии с отмериванием длительности правой рукой на этом этапе в отведении Cz наблюдается статистически значимое ($p = 0,015$) снижение спектральной мощности ЭЭГ на частоте

13 Гц. В серии «наблюдение за репродукцией ритма» на этапе «подготовка» по сравнению с «фоном» отмечается статистически значимое ($p < 0,05$) снижение спектральной мощности ЭЭГ в отведении C3 на частотах 9 и 10 Гц, а в отведении C4 — на частоте 10 Гц. В то же время на этапе «выполнение действия» по сравнению с «фоном» статистически значимые изменения спектральной мощности ЭЭГ на частотах мю-ритма отсутствовали. По всей вероятности, обнаруженное на отдельных частотах снижение спектральной мощности мю-ритма на этапах «подготовка» и «выполнение действия» отражает активацию «двигательных» зеркальных нейронов [11].

Сравнение серий с репродукцией ритма левой и правой рукой позволило обнаружить межполушарные различия в значениях спектральной мощности ЭЭГ на частотах мю-ритма. Оказалось, что на этапе «выполнение действия» при репродукции ритма левой рукой спектральная мощность ЭЭГ на частоте 11 Гц в отведении C4 статистически значимо ($p < 0,05$) ниже, чем в том же отведении при репродукции ритма правой рукой.

Дисперсионный анализ позволил обнаружить статистически значимое влияние факторов «ведущая рука» и «речевое полушарие» на спектральные характеристики мю-ритма в зависимости от этапа выполняемой деятельности. В частности, в серии наблюдений за отмериванием длительности на этапе «выполнение действия» на частотах 8 и 9 Гц в отведениях C3, C4 и Cz обнаружено статистически значимое ($p = 0,041–0,012$) влияние фактора «ведущая рука» на спектральные характеристики мю-ритма. В серии с отмериванием длительности правой рукой обнаружено влияние фактора «речевое полушарие» на этапе «фон» в отведении C3 на частотах 8 и 9 Гц ($p = 0,004–0,002$).

Анализ корковых взаимодействий на частоте мю-ритма при наблюдении и восприятии времени позволил обнаружить зависимость этих взаимодействий от этапа и вида выполняемой деятельности, а также от латеральной организации мозга. В частности,

оказалось, что подготовка и выполнение действий, связанных с отмериванием длительности или репродукцией пятисекундного ритма, чаще всего сопровождаются статистически значимым ($p < 0,05$) по сравнению с фоном усилением уровней корковых связей между центральными и лобными, височными, теменными и затылочными зонами коры. По всей вероятности, это усиление корковых связей отражает передачу сигналов из указанных зон в центральные области коры, где расположены «двигательные» зеркальные нейроны [11].

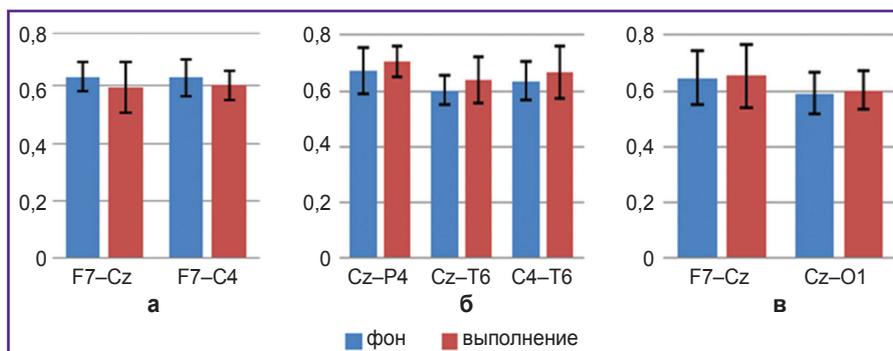


Рис. 1. Зависимость корковых взаимодействий на частоте мю-ритма от этапа выполняемой деятельности:

а — в серии «наблюдение»; б — в серии «репродукция ритма левой рукой»; в — в серии «репродукция ритма правой рукой». На оси ординат отложены значения коэффициента корреляции в относительных единицах. На рисунке приведены только статистически значимые различия ($p < 0,05$)

Зависимость корковых взаимодействий от этапа выполняемой деятельности при наблюдении и репродукции пятисекундного ритма иллюстрирует рис. 1.

Кроме того, изучение особенностей корковых взаимодействий при выполнении действий правой или левой рукой позволило обнаружить межполушарные различия уровней корковых связей. В частности, при репродукции ритма левой рукой (рис. 1, б) наблюдается статистически значимое усиление правополушарных связей, а при репродукции ритма правой рукой — усиление левополушарных связей (рис. 1, в).

Результаты фМРТ-исследования активности мозга при наблюдении и восприятии времени. Анализ данных фМРТ-сканирования мозга при наблюдении и восприятии времени позволил обнаружить существенные различия активации мозговых структур при наблюдении и выполнении действий, связанных с восприятием времени.

Результаты группового анализа фМРТ-данных по 4 сериям представлены на рис. 2–5.

В частности, анализ результатов, представленных на рис. 2, указывает на то, что в случае, когда испытуемый наблюдает за действиями другого человека, который отмеривает интервал времени 0,8 с, включаются зоны моторной и сенсомоторной коры, дополнительной моторной области, а также зоны скорлупы и хвостатого ядра. Как известно, перечисленные зоны отвечают в основном за двигательную активность и могут активироваться как часть двигательной системы зеркальных нейронов при наблюдении за моторными движениями другого человека [11].

При наблюдении за репродукцией пятисекундного ритма (см. рис. 3) дополнительно активируются области мозга, относящиеся к супрамаргинальной извилине. Активируются также височные отделы мозга и области префронтальной коры, в которых предположительно находятся «двигательные» зеркальные нейроны [11].

При отмеривании интервала времени 0,8 с и репродукции пятисекундного ритма (см. рис. 4 и 5) дополнительно активируются районы поясной извилины (что может быть связано с актуализацией памяти); области левого таламуса; височные отделы мозга; зрительная кора; области прекунеуса (предклинья), играющего важную роль в процессах самосознания, координации движений; и области мозжечка *cerebellum crus 1 left* и *cerebellum 6 left*, которые участвуют в процессах восприятия времени [12]. Полученные резуль-

таты свидетельствуют о том, что в данных процессах участвует целый комплекс мозговых структур. Условно их можно разделить на структуры, относящиеся к системе зеркальных нейронов, и структуры, относящиеся к системе отсчета времени, которые функционируют совместно. К первой системе, по-видимому, относятся зоны моторной и сенсомоторной коры, дополнительной моторной области, зоны скорлупы и хвостатого ядра, а также области мозга, принадлежащие супра-

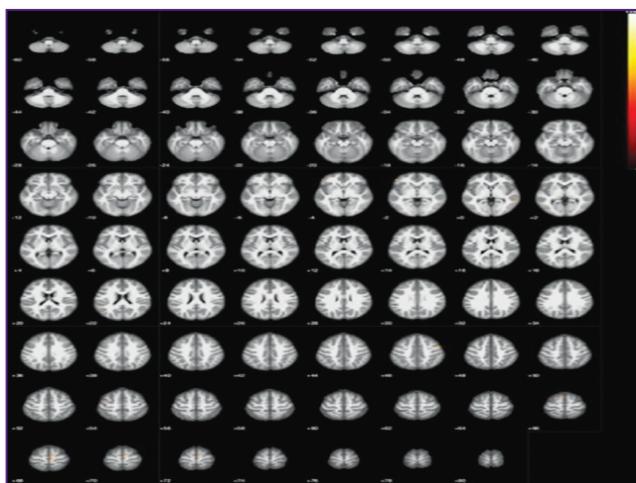


Рис. 2. Полученные в рамках анализа серии 1 «наблюдение за отмериванием оператором интервала 0,8 с» групповые статистические карты, нанесенные на шаблонное T1-взвешенное изображение высокого разрешения

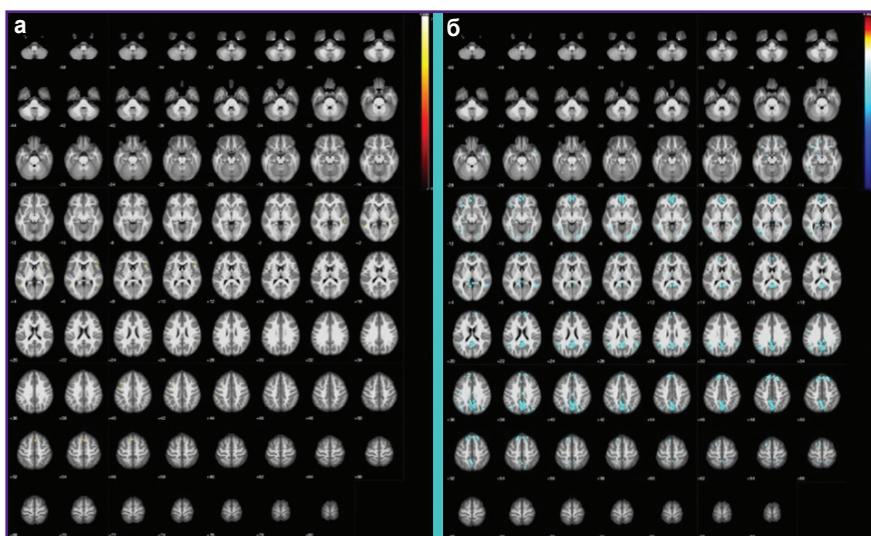


Рис. 3. Полученные в рамках анализа серии 3 «наблюдение за репродукцией оператором пятисекундного ритма» групповые статистические карты, нанесенные на шаблонное T1-взвешенное изображение высокого разрешения:

а — сравнение ситуаций «наблюдение за репродукцией оператором пятисекундного ритма» и «отдых»; б — сравнение ситуаций «запоминание оператором пятисекундного ритма» и «репродукция оператором пятисекундного ритма». Сравнение ситуаций «запоминание оператором пятисекундного ритма» и «отдых» не выявило статистически значимых различий между вокселями

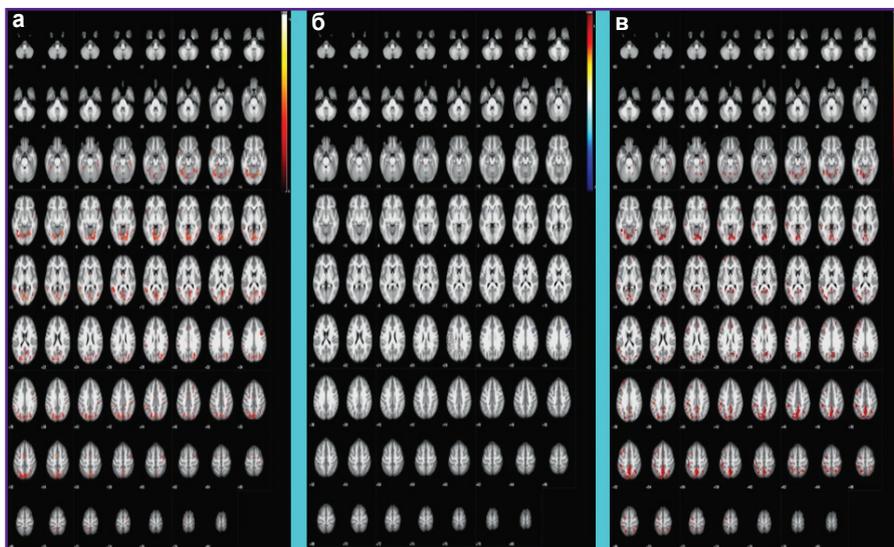


Рис. 4. Полученные в рамках анализа серии 2 «отмеривание интервала 0,8 с» групповые статистические карты, нанесенные на шаблонное T1-взвешенное изображение высокого разрешения: а — сравнение ситуаций «отмеривание интервала 0,8 с левой рукой» и «отдых»; б — сравнение ситуаций «отмеривание интервала 0,8 с правой рукой» и «отмеривание интервала 0,8 с левой рукой»; в — сравнение ситуаций «отмеривание интервала 0,8 с правой рукой» и «отдых»

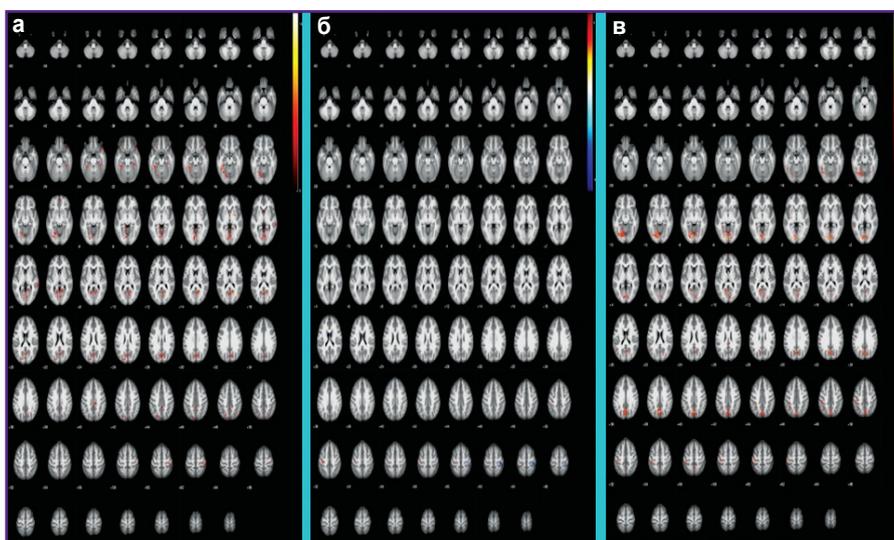


Рис. 5. Полученные в рамках анализа серии 4 «репродукция пятисекундного ритма» групповые статистические карты, нанесенные на шаблонное T1-взвешенное изображение высокого разрешения:

а — сравнение ситуаций «репродукция ритма левой рукой» и «отдых»; б — сравнение ситуаций «репродукция ритма правой рукой» и «репродукция ритма левой рукой»; в — сравнение ситуаций «репродукция ритма правой рукой» и «отдых»

маргинальной извилине (supramarginal gyrus), которые активируются при наблюдении за репродукцией ритма и отмериванием интервалов времени. В пользу этого свидетельствуют и некоторые литературные данные [11] о том, что двигательная зеркальная система включает нейроны передней части нижнетеменной коры, нижней части прецентральной извилины, а также задней части нижнелобной извилины.

Ко второй системе, по-видимому, относятся зоны поясной извилины, области левого таламуса, височные отделы мозга, зрительная кора, области прекунеуса (предклинья) и области мозжечка (cerebellum crus 1 left и cerebellum 6 left), которые активируются при репродукции ритма и отмеривании интервалов времени. На это указывают и литературные данные, свидетельствующие о том, что важную роль в процессах восприятия времени играют мозжечок и базальные ганглии [12], гиппокамп [13], а также внутритеменная, фронтальная и слуховая зоны коры [14, 15].

Заключение

Наблюдение и выполнение деятельности, связанной с восприятием времени, сопровождается депрессией мю-ритма и вместе с тем усилением уровней корковых связей на частоте этого ритма. Характер этих изменений существенно зависит от латеральной организации мозга, частоты мю-ритма, вида и этапа выполняемой деятельности.

В процессах восприятия времени, по данным фМРТ-исследований, фактически участвуют две системы, которые работают совместно: 1) система зеркальных нейронов, включающая зоны моторной, сенсомоторной коры, дополнительной моторной области, а также зоны скорлупы, хвостатого ядра, области мозга, относящиеся к супрамаргинальной извилине, височные отделы мозга, области префронтальной коры и 2) система отсчета времени, включающая районы поясной извилины, области левого таламуса, височ-

ные отделы мозга, зрительную кору, области предкли-
нья и области мозжечка.

Результаты исследования имеют важное теоретиче-
ское значение для понимания системных механизмов
восприятия времени.

Финансирование исследования. Работа выпол-
нена при финансовой поддержке гранта Российского
фонда фундаментальных исследований №18-013-
00758 и внутреннего проекта Национального исследо-
вательского центра «Курчатовский институт» (приказ
№1649 от 11 июля 2018 года).

Конфликт интересов отсутствует.

Литература/References

1. Skoyles J.R. Gesture, language origins, and right handedness. *Psychology* 2000; 11(24).
2. Dapretto M., Davies M.S., Pfeifer J.H., Scott A.A., Sigman M., Bookheimer S.Y., Iacoboni M. Understanding emotions in others: mirror neuron dysfunction in children with autism spectrum disorders. *Nat Neurosci* 2005; 9(1): 28–30, <https://doi.org/10.1038/nn1611>.
3. Аликина М.А., Махин С.А., Павленко В.Б. Амплитудно-частотные, топографические, возрастные особенности и функциональное значение сенсомоторного ритма ЭЭГ. Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия 2016; 2(2): 3–24. Alikina M.A., Makhin S.A., Pavlenko V.B. EEG sensorimotor rhythm: amplitude, frequency, topography, age-dependency and functional meaning. *Uchenye zapiski Krymskogo federal'nogo universiteta imeni V.I. Vernadskogo. Biologiya. Khimiya* 2016; 2(2): 3–24.
4. Hobson H.M., Bishop D.V.M. Mu suppression — a good measure of the human mirror neuron system? *Cortex* 2016; 82: 290–310, <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2016.03.019>.
5. Pfurtscheller G., Neuper C., Krausz G. Functional dissociation of lower and upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement. *Clin Neurophysiol* 2000; 111(10): 1873–1879, [https://doi.org/10.1016/s1388-2457\(00\)00428-4](https://doi.org/10.1016/s1388-2457(00)00428-4).
6. Yang C.-Y., Decety J., Lee S., Chen C., Cheng Y. Gender differences in the mu rhythm during empathy for pain: an electroencephalographic study. *Brain Res* 2009; 1251: 176–184, <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2008.11.062>.
7. Anwar M.N., Navid M.S., Khan M., Kitajo K. A possible correlation between performance IQ, visuomotor adaptation ability and mu suppression. *Brain Res* 2015; 1603: 84–93, <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2015.01.045>.
8. Höller Y., Bergmann J., Kronbichler M., Crone J.S., Schmid E.V., Thomschewski A., Butz K., Schütze V., Höller P., Trinka E. Real movement vs. motor imagery in healthy subjects. *Int J Psychophysiol* 2013; 87(1): 35–41, <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2012.10.015>.
9. Махин С.А., Макаричева А.А., Луцук Н.В., Черный С.В., Орехова Л.С. Взаимосвязь между индивидуальным уровнем эмоционального интеллекта и реактивностью сенсомоторного ритма при синхронной имитации движений другого человека. Ученые записки Таврического национального университета имени В.И. Вернадского. Серия «Биология, химия» 2013; 26(4): 121–131. Makhin S.A., Makaricheva A.A., Lutsuk N.V., Cherniy S.V., Orekhova L.S. Interrelation between individual level of emotional intelligence and EEG sensorimotor rhythm reactivity at the time of synchronized imitation of another person's movement. *Uchenye zapiski Tavricheskogo natsional'nogo universiteta imeni V.I. Vernadskogo. Seriya "Biologiya, khimiya"* 2013; 26(4): 121–131.
10. Bendat J.S., Piersol A.G. Random data: analysis and measurement procedures. Wiley; 2010.
11. Rizzolatti G., Sinigaglia C. *Mirrors in the brain: how our minds share actions and emotions*. New York: Oxford University Press; 2008.
12. Jueptner M., Rijntjes M., Weiller C., Faiss J.H., Timmann D., Mueller S.P., Diener H.C. Localization of a cerebellar timing process using PET. *Neurology* 1995; 45(8): 1540–1545, <https://doi.org/10.1212/wnl.45.8.1540>.
13. Меринг Т.А. О различных формах отражения времени мозгом. Вопросы философии 1975; 7: 119–127. Mering T.A. On different forms of time reflection by the brain. *Voprosy filosofii* 1975; 7: 119–127.
14. Leon M.I., Shadlen M.N. Representation of time by neurons in the posterior parietal cortex of the macaque. *Neuron* 2003; 38(2): 317–327, [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(03\)00185-5](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(03)00185-5).
15. Сысоева О.В., Вартанов А.В. Отражение длительности стимула в характеристиках вызванного потенциала (часть 1). Психологический журнал 2004; 25(1): 101–110. Sysoeva O.V., Vartanov A.V. Reflection of stimulus duration in characteristics of evoked potential (part 1). *Psikhologicheskii zhurnal* 2004; 25(1): 101–110.