

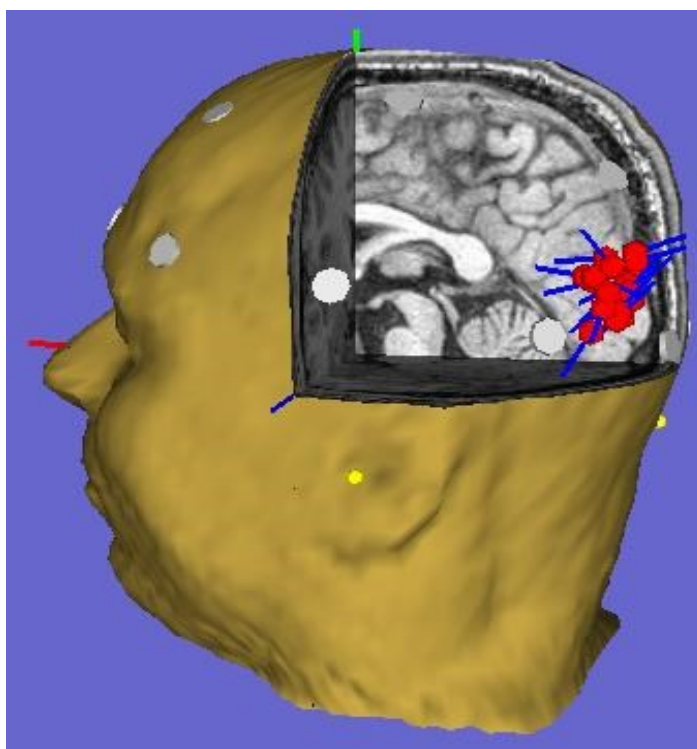
ВЕРХЛЮТОВ ВИТАЛИЙ МИХАЙЛОВИЧ

**ПЕРЕЛИВЫ ЭЭГ И ДВИЖУЩИЕСЯ ВОЛНЫ АЛЬФА-РИТМА КОРЫ  
ГОЛОВНОГО МОЗГА ЧЕЛОВЕКА**

Диссертация на соискание ученой степени кандидата медицинских наук

Специальность 14.00.17 - нормальная физиология

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор Ю.А. Холодов



**Москва, 1999**

## **ОГЛАВЛЕНИЕ**

Введение 5

Глава I. Обзор литературы 8

1.1. Движущиеся волны (переливы) электроэнцефалограммы 8

1.1.1. Оборудование, используемое для регистрации ДВ 10

1.1.2. ДВ ЭЭГ у животных 11

1.1.3. Переливы электроэнцефалограммы у человека 12

1.1.3.1. Состояние покоя 16

1.1.3.2. Сон и гипноз 17

1.1.3.3. Сенсорные стимулы 18

1.1.3.4. Когнитивные и эмоциональные стимулы 18

1.1.3.5. Межполушарная асимметрия 20

1.1.4. Переливы ЭЭГ при патологических состояниях у человека 21

1.1.5. Механизмы и моделирование ДВ альфа-ритма ЭЭГ 21

1.2. Локализация источников ЭЭГ и МЭГ 24

1.2.1. Локализация вызванных полей ЭЭГ и МЭГ 24

1.2.2. Локализация источника альфа-ритма по данным МЭГ и ЭЭГ 26

1.2.3. Вызванная синхронизация и десинхронизация альфа-ритма 28

1.2.4. Локализация других источников в альфа-диапазоне 30

1.2.4.1 Мю-ритм 30

1.2.4.2.Каппа-ритм 31

1.2.4.3.Сигма-ритм и К-комплекс 32

|   |    |
|---|----|
| 1.2.4.4. Лямда - волна и саккадические движения глаз              | 32 |
| 1.2.4.5. Гамма – ритм   | 33 |
| 1.2.5. Эпилептическая активность                                  | 33 |
| 1.2.6. Механизмы и моделирование источников альфа-ритма ЭЭГ и МЭГ | 34 |
| 1.2.6.1. Физиологические источники                                | 35 |
| 1.2.6.2. Физические источники                                     | 36 |
| 1.3. Влияние внешнего магнитного поля на ЭЭГ                      | 36 |
| 1.4. Гипотезы о функциональной роли альфа-ритма                   | 37 |
| Глава II. Методы исследования.                                    |    |
| 2.1. Моделирование источника альфа-ритма                          | 38 |
| 2.2. Экспериментальные исследования                               | 45 |
| 2.2.1. Испытуемые и условия проведения экспериментов              | 45 |
| 2.2.2. Методика регистрации ЭЭГ                                   | 45 |
| 2.2.3. Методика картирования и анализ ДВ ЭЭГ                      | 47 |
| 2.2.4. Локализация источников ДВ ЭЭГ                              | 48 |
| Глава III. Результаты исследований модели источника альфа-ритма.  |    |
| 3.1. Моделирование продольных переливов                           | 49 |
| 3.2. Моделирование вращающегося перелива                          | 52 |
| 3.3. Моделирование диагонального перелива                         | 53 |
| 3.4. Моделирование поперечного перелива                           | 53 |
| 3.5. Моделирование компенсированного перелива                     | 53 |
| 3.6. Прецессия эквивалентного диполя                              | 54 |

## Глава IV. Результаты экспериментальных исследований ДВ и источников ЭЭГ альфа-ритма у человека

4.1 Оценка траекторий движения экстремумов ЭЭГ альфа - ритма человека в эксперименте 54

4.2 Экспериментальная классификация переливов 58

4.3 Оценка индивидуальной и общей динамики переливов в состоянии покоя и после одиночной вспышки света 64

4.4 Динамика локализованных источников альфа-ритма 80

## Глава V. Обсуждение результатов 83

Выводы 90

Список литературы 91

### **Список сокращений.**

ЭЭГ -Электроэнцефалограмма (EEG)

МЭГ -Магнитоэнцефалограмма (MEG)

ВП - Вызванный потенциал (EP)

ЗВП -Зрительный вызванный потенциал

ВМП -Вызванное магнитное поле (EMF)

ЗМО - Зрительный вызванный магнитный ответ

РД - Распространяющаяся депрессия (SD)

ДВ - Движущиеся волны (переливы) (TW)

РУР - Реакция усвоения ритма

ССД - Связанная с событием десинхронизация (ERD)

## **ВВЕДЕНИЕ**

Альфа-ритм был первым зарегистрированным ритмом электрических потенциалов (Berger, 1929) и магнитного поля головного мозга человека (Cohen, 1968). Однако до сих пор нет единого мнения в понимании его механизмов и функциональной роли. Существует два основных направления в интерпретации механизмов этого базового ритма ЭЭГ у человека: первое рассматривает его как глобальный процесс, где альфа-ритм представляет собой волну, оббегающую весь мозг (Дубикайтис, 1962,1982; Nunez, 1974;1981;1985; Katznelson,1981; Nunez,1988), второе представляет его как локальное событие, согласно которому альфа-ритм существует в виде набора неподвижных независимых (Beurle,1956; Griffith,1963; Wilson,Cowan, 1972; Lopes da Silva et al.,1974;1975; Basar,1980; van Rotterdam et al.,1982; Wright,Kydd,1984; Шеповальников с соавт.,1979; Жадин,1984; Гриндель с совт.,1992) или взаимосвязанных (Nunez,1981,1989; Ingber,1982;1984;1985; Wang et al.,1992) источников. С точки зрения функциональной роли одни исследователи отводят альфа-ритму роль "ритма холостого хода коры" (Pfurtscheller, Neuper, 1994), другие доказывают его значение как считывающего механизма (Pitts, McCulloch, 1947). В связи с этими противоречиями нет единого терминологического подхода к обозначению этой активности. Есть много авторов, которые включают в понятие альфа-ритма все ритмы в диапазоне 8-15 Гц независимо от их локализации и свойств, другие дифференцируют названия, различая альфа-ритм и ритмы в альфа-диапазоне (мю-ритм, сигма-ритм, каппа-ритм и т.д.). Кроме этого, некоторые исследователи различают альфа-ритмы по локализации: задний в теменно-затылочных и передний в лобно-височных областях (Nunez, 1981). Как терминологическая неопределенность, так и неясность функциональной организации альфа-ритма связаны с его феноменологией и, в первую

очередь, с явлением, которое получило название "движущихся волн" (ДВ) - "travelling wave" (TW) в зарубежной литературе (Goldman et al.,1949; Hughes et al.,1992; Hughes,1995; Petsche,Sterc,1968,1970) и "переливов" в отечественных работах (Ливанов,Ананьев,1960; Ливанов,1972; Монахов,1960,1961). Особенности этого явления привели к повсеместному распространению представления об альфа-ритме как о пространственно распределенной активности (Ливанов,1989; Гриндель,1992). В то же время накопилось достаточно данных для того, чтобы предположить локализацию наиболее мощного источника коркового альфа- ритма у человека в шпорной борозде и ее окрестностях (Chapmen et al.,1984, Kaufman, Williamson, 1990, Верхлютов,1990, Narici et al.,1990, Schurmann et al.,1997), что относится также к локализации, по крайней мере, некоторых компонентов зрительных вызванных потенциалов (ЗВП) и магнитных ответов (ЗМО) в той же области (Seki et al.,1996). В дополнение к этому имеется много данных о существовании нескольких источников ритмов альфа-диапазона у человека. Общий вывод этих наблюдений обусловлен предположением о привязанности альфа-частотных ритмов к первичным сенсорным (Terasaki et al.,1994, Salmelin,1995) и выходным моторным зонам коры (Salmelin,1994). Настоящая работа была основана на изучении этих противоречивых взглядов и претендует на попытку синтеза вышеуказанных подходов в понимании механизмов альфа-ритма ЭЭГ и МЭГ. В методическом плане конечной задачей работ по динамическому картированию и локализации источников ЭЭГ и МЭГ является электрическое картирование непосредственно коры головного мозга человека, что не является тривиальной задачей, так как мозг представляет собой сложную складчатую структуру. Ни технически, ни методически данная проблема пока не решена, а именно от этого зависит достоверность в интерпретации коррелятов между психофизиологическими явлениями и данными ЭЭГ или МЭГ. Этим обусловлена как теоретическая, так и практическая актуальность данной работы. Целью исследования была проверка предположения об активной роли альфа-ритма в процессе

переработки зрительной информации. В отличие от предыдущих работ была предложена гипотеза о динамике ДВ, привязанных к определенным цитоархитектоническим зонам коры, а именно к первичной корковой зоне зрительного анализатора с учетом особенностей её клеточного устройства с хорошо развитым слоем больших пирамидных клеток, имеющих правильно ориентированные дендритные стволы, что создает все условия для возникновения мощных корковых источников тока (Barr, Kiernan, 1983; Braitenberg, 1978), которые при физическом наведении на поверхность головы вносят основной вклад в сигнал ЭЭГ или МЭГ. При этом не отрицалось наличие таких волн в других корковых областях. До настоящей работы многие феномены переливов ЭЭГ, такие как межполушарный переход фокуса, плавные лобно-затылочные переливы, вращение изопотенциальной линии не имели удовлетворительного объяснения. Для выяснения причин такой динамики потенциалов ЭЭГ была создана компьютерная модель области шпорной борозды, на которой были смоделированы как уже наблюдавшиеся ранее в экспериментах ДВ ЭЭГ, так и возможные их изменения при зрительной стимуляции. Проверке этих модельных представлений посвящена экспериментальная часть работы, где была исследована динамика переливов ЭЭГ в состоянии релаксации и после одиночной вспышки света. Так как модель предполагала наличие вращающегося эквивалентного диполя, была предпринята попытка его локализации по фоновым записям ЭЭГ. Полученные результаты вносят определенный вклад в развивающуюся сейчас область по структурно-функциональной визуализации нейрофизиологических процессов и по выяснению роли альфа-ритма в процессе корковой обработки зрительной информации. Впервые была показана возможность воспроизведения на структурной модели зрительной коры различных переливов альфа-ритма ЭЭГ и проанализирована их реакция на простой зрительный стимул. Экспериментально показана перестройка динамики переливов альфа-ритма после и во время зрительной стимуляции. Наряду с предсказанными на

модели результатами были получены данные, не предсказанные при первичном исследовании модели, но позволяющие развить теоретические представления о механизмах ДВ в зрительной коре. Наконец, впервые был локализован вращающийся диполь альфа-ритма в затылочной области, что является прямым доказательством правильности модельных представлений.

## **Глава I. Обзор литературы**

В связи с особенностью работы по объединению двух, во многом противоположных, концепций обзор литературы посвящен двум подходам к изучению альфа-ритма. С одной стороны, много данных связано с исследованиями фазовых сдвигов и ДВ альфа-ритма, с другой - достаточно работ посвящено локализации альфа-ритма и локальной альфа-активности. Работы по переливам ЭЭГ наряду с феноменологическим подходом преследуют цель привязать наблюдения к нейрофизиологическим и психофизиологическим явлениям. В то же время исследования по локализации источников ЭЭГ и МЭГ чаще ограничиваются задачами коркового картирования. В каждой из этих областей, наряду с представлением текущего состояния проблем, в большей степени затронуты аспекты, связанные с представленной работой.

### 1.1. Движущиеся волны (переливы) электроэнцефалограммы.

Первые сообщения о ДВ появились в самых ранних нейрофизиологических исследованиях. В работе на мозге кошек и кроликов сообщали о возможных периодических волнах, распространяющихся вдоль коры. При этом регистрируемая волновая активность сопровождалась импульсацией небольших групп нейронов вне фазы друг с другом. Поэтому авторы заключили, что кора мозга представляет собой свободно проводящую массу, где связанные с импульсной активностью нейронов волны распространяются из эпицентра, который может менять свое положение (Adrian, Matthews, 1934). Затем обнаружили подобное явление у человека, зарегистрировав фокус активности (Lindsley, 1938) и разность фаз альфа-ритма в затылочной



области, предположив, что это могло указывать на ДВ (Adrian, Yamagiwa,1935). В 1941 г. исследователи наблюдали ДВ волны, продолжавшие свое движение после того, как нейронные соединения, зависящие от существования межклеточных токов, были блокированы или повреждены внутри полушарий изолированного мозга лягушки. На этом же препарате авторы исследовали ДВ, вызванные кофеином, которые были более простой формы и большей амплитуды, чем большинство волн, записанных от поверхности мозга. Волны перемещались от обонятельной луковицы до затылочного полюса со вторичными и спутниковыми волнами, образующимися по пути их движения (Libet ,Gerard,1941). Позже было открыто другое нейрофизиологическое явление - распространяющаяся депрессия (РД), волна которой также могла преодолевать кортикальные разрезы (Sloan,Jasper,1950). В теоретическом плане было высказано предположение, что основой обнаружения ДВ являются рассогласования фазы в различных областях, увеличивающиеся в зависимости от расстояния, и даже фактическое реверсирование фазы между затылочными и лобными областями. Теория, объясняющая ДВ, предполагала следующие явления: 1) "физическое распространение", 2) "квазистационарные волны", 3) "физиологическую координацию". Последнее рассматривалось как наиболее подходящая гипотеза для нейронов, обеспечивающих комиссуральные связи, так как их функциональное взаимодействие объясняет определенные фазовые отношения между различными областями коры (Motokawa, Tsujiguchi,1944). Данные о приходящих сдвигах фазы альфа-ритма были подтверждены у человека, затем была разработана гипотетическая модель, основанная на предположении о четырех функциональных генераторах в верхней и нижней областях коры, прилежащей к шпорной борозде в обоих полушариях (Cohn,1948). Таким образом, многие из ранних исследований динамики пространственного распределения ЭЭГ объясняли разность фаз колебаний в различных кортикальных областях как возможное перемещение ДВ от одной области к другой.

### 1.1.1. Оборудование, используемое для регистрации ДВ.

Возникший интерес к ДВ привел к развитию аппаратных средств для их регистрации и анализа. Большое значение имела разработка прибора для лучшей визуализации ДВ. В первой установке для этих целей использовали двумерный массив из 16 усилителей, названный авторами "спектрогелиограф" (Goldman et al.,1948,Goldman et al.,1949). Затем другой автор применил "топоскоп" (Walter,1953), который после усовершенствования назвали "спиральным сканирующим топоскопом", фотографировавшим данные от 22 каналов сбалансированного усилителя, соединенного с электродами, покрывающими всю поверхность головы. (Shipton, 1957). В энцефалоскопе, разработанном М.Н.Ливановым с соавт. в 1957г., использовали матрицу 10 x 5 электродов, а результат отображался в виде пятен или столбиков на карте поверхности головы, величина которых отражала пространственное распределение амплитуд потенциалов ЭЭГ (Ливанов,Ананьев,1960). В то же время другие авторы предложили свою собственную разработку топоскопических методов исследования ДВ (Petsche,1955). Несколькими годами позже был описан новый метод для построения карт распределения потенциалов в разные временные промежутки, названный хронотопографией (Remond, 1961) . Все вышеописанные методы и приборы предназначались для работы как на человеке, так и на животных. Для исследований только экспериментальных животных существовало специализированное оборудование, такое как "баватрон" (Lilly, 1950), где на дисплей подавались сигналы в виде светящихся точек от множества электродов, внедренных в мозг анестезированных животных. Топографическое картирование ЭЭГ, основанное на применении методов компьютерного анализа с использованием алгоритмов вычисления спектральной мощности, цифровой фильтрации, двумерной интерполяции, теперь доступно для большинства

современных электроэнцефало-графических установок, которые позволяют исследовать все аспекты ДВ (Lehmann, 1971, 1972, 1990, Lehmann, et al., 1987).

### 1.1.2. ДВ ЭЭГ у животных.

Исследования на мозге кошек показали, что слуховые ВП распространяются по различным направлениям далеко от фокуса, инициированного афферентными акустическими стимулами, подаваемыми с интервалом в 1 секунду (Burns, Grafstein, 1952). В других исследованиях обнаружено, что расширяющиеся области положительных потенциалов в коре головного мозга кошек в виде ДВ перемещались на короткие расстояния со скоростью 1.5 м/сек (Mickle, Ades, 1953). Так же были найдены ДВ, которые распространялись через различные области коры, связанные с барбитуратовыми, или сонными веретенами (Lilly, 1950). Позднее эти сведения были дополнены данными о ДВ со скоростями 1 м/с для переднего края и 0.1 м/с для последующей части волны, которые были лучше выражены у бодрствующих животных, чем при глубокой анестезии (Lilly, 1954, Lilly, Cherry, 1955). При этом, положительные пики были наиболее выражены, проявляясь как перемещающаяся "мезаструктура". В 1968 г. было сообщено о распространении ДВ от эпилептического очага в мозге кролика со скоростью 0.1-0.5 м/с. При этом авторы рассматривали это распространение как исключительно кортикальное событие (Petsche, Sterc, 1968). Двумя годами позже была подтверждена основная роль коры в обеспечении ДВ ЭЭГ и его близкая связь с синхронизацией (Petsche, Rappelsberger, 1970). Авторы сообщили, что цитоархитектонические границы искажают ДВ и могут вызывать другие потенциальные волны в соседних цитоархитектонических областях. Вертикальные разрезы в коре могли предотвращать распространение этих потенциальных волн. Передвигающаяся потенциальная область соответствовала преобладающей фазовой полярности клеточных элементов, и обычно положительная полярность проявлялась большей плотностью тока и более крутым фронтом эквипотенциальных линий по сравнению с отрицательной фазой. Отечественные исследователи

подробно изучили явление ДВ на экспериментальных животных - кроликах, подчеркнув особую роль колебаний с частотой от 1 до 7 Гц в высшей нервной деятельности головного мозга (Богданович, Книпст, 1968; Книпст с соавт., 1976, 1982, Книпст, 1989, 1993). Кроме этого необходимо отметить, что ДВ не являются особым явлением только для коры головного мозга животных. Например, этот процесс изучается в кохлеарном аппарате (Kirk, Yates, 1994), а волновые процессы в коре не ограничиваются электрическими потенциалами, исследуются также термические волны головного мозга животных (Shevelev, Tsicalov, 1997).

### 1.1.3. Переливы электроэнцефалограммы у человека.

В одном из самых ранних исследований ДВ у человека было обнаружено отдельное перемещение для пика и волны при билатерально - синхронном комплексе спайк - волна (Petsche, Marko, 1954). Перемещение происходило параллельно средней линии, замедляясь над лобными областями, и было более устойчивым в случае регулярных комплексов, чем при нарушении их структуры (Petsche et al., 1954). ДВ были более постоянны для волн со скоростью 2-7 м/с, чем для спайков при скорости 4-15 м/с (Petsche, 1962). При этом другой автор утверждал, что спайки обычно стационарны, а волны перемещаются (Remond, 1955). В 1959 были описаны ДВ, связанные с дермоидной кистой. Отмечалась значительная связь между скоростью и частотой волн, более часто в (54% времени) перемещающихся в направлении, противоположном амплитудному градиенту в сравнении с направлением по градиенту (24 % от времени регистрации) (Foitl, Petsche, 1959). ДВ альфа-ритма были описаны у больных эпилепсией (Petsche, Marko, 1955). Детальное исследование ДВ альфа-ритма и их характеристик было проведено с использованием спирального сканирующего топоскопа, разработанного в Бременском Неврологическом Институте (Cooper R, Mundy-Castle, 1960). ДВ альфа-ритма распространялись от затылка ко лбу со средней скоростью 5 м/с, которая изменялась в интервале от 1 до 20

м/с. Реже в норме, но значительно более часто у пациентов с нарушением мышления, ДВ распространялись в противоположном направлении ото лба к затылку. Относительно более высокая частота альфа-ритма сразу после закрытия глаз, сменяющаяся уменьшением частоты, (названная "squeak"- феноменом, т.е. феноменом "скрипа закрываемой двери") проявляется в виде области, распространяющейся во фронтальном направлении. Учитывая представления Грея Уолтера (Walter, 1957), авторы предположили, что отдельные источники альфа-ритма могут работать с разной частотой независимо друг от друга и что такие изменения часто могут сопутствовать усилению умственной активности. Развивая эту теорию, авторы отметили склонность кортикальных клеток к синхронизации посредством взаимной индукции или за счет межклеточных соединений. Кроме этого, было отмечено, что на синхронизацию могут влиять ДВ, вызывающие нарастающий сдвиг в пиковой амплитуде волн, записанных продольно размещенными отведениями ЭЭГ. Еще одна группа исследователей, активно занимающийся изучением ДВ, высказала мнение, что хронотопографические карты альфа-ритма мало убедительны для доказательства существования ДВ (Lesevre et al., 1967). В следующем году один из соавторов этого коллектива нашел, что ДВ фактически существуют, но они были бы наиболее очевидны из исследований фазовых взаимоотношений непосредственно на поверхности мозга (Remond, 1968). Он утверждал, что записи ЭЭГ от комплекса свернутых структур коры человеческого мозга могли представлять собой только кажущееся распространение волн. Кроме этого им было показано, что наибольшая пиковая фаза волны ЭЭГ была там, где отмечалось перемещение, и эта фаза обычно была положительной из-за деполяризации глубоких слоев коры. Альфа - фокус обычно был максимален приблизительно на 8 см выше затылочного бугра по средней линии, где наиболее часто перемещался максимум потенциала в переднезаднем направлении и справа налево. Потенциал менял свою полярность каждые 50 мс, делая большую часть поверхности головы или полностью негативной,

или полностью позитивной. Из полного цикла негативности-позитивности в 100 мс следовало объяснение частоты альфа-ритма 10 в секунду. В результате автор заключил, что альфа-ритм был в основном стационарен, и только некоторые виды карт заставляли думать о подобии ДВ. Несколькими годами позже эта работа получила свое продолжение (Joseph et al., 1972). Авторы сообщали об исследовании альфа-ритма на 150 молодых испытуемых и добавили к этому данные математического моделирования. Результаты, полученные на испытуемых, показали, что достаточно редко отмечались фиксированные экстремумы альфа-ритма по средней линии и имелось большое разнообразие альфа-карт. Для интерпретации ДВ использовали две различные модели: одна предусматривала разность фаз потенциалов между полушариями, а другая - наличие потенциальных областей, связанных с "волной действия", распространяющейся вдоль поверхности и вызывающей фазовый сдвиг потенциалов. Таким образом, ДВ ЭЭГ могли быть следствием: 1) различной частоты; 2) фазового сдвига или 3) разделения в пространстве двух зон максимальной активности. Согласно моделям, направление движения ДВ зависело от того, имеет ли средняя область минимальный или максимальный потенциал, а более короткие длины волн связывали с большим сдвигом фазы между областями. Авторы считали, что межполушарные ДВ были обусловлены разностью фаз потенциалов в каждом полушарии, а не фактическим движением ДВ между полушариями. Кроме того, они заключили, что "волны действия" обычно появлялись в передних и латеральных областях, постепенно распространяясь через центральные области в затылочные, где отмечался максимальный альфа-ритм. Одно из последних заключений этих авторов связано с моделированием, которое позволило сделать вывод, что необходимо отличить ДВ, являющиеся результатом смен фазы между стационарными потенциалами и событиями, связанными с фактическим распространением "волн действия". Другой исследователь, внесший заметный вклад в эту область, (Lehmann D., 1971) описал максимальную позитивность альфа-

ритма в прецентрально - центральной областях головы, а максимальную негативность - в затылочных областях. После этого следующий цикл альфа-волны демонстрирует инвертирование полярностей в тех же самых областях. Эти максимумы могут перемещаться как по часовой стрелке, так и против часовой стрелки от области к области. Кроме того, было отмечено небольшое фазовое запаздывание альфа-волн между двумя затылочными областями. Заключение о несинфазности альфа-ритма исключительно в затылочных областях было сделано в работе, где утверждалось, что только в 25 % случаев альфа-ритм преобладает в задних областях, тогда как в большинстве случаев этот ритм регистрируется в центральных и передних областях (Sorel, 1971). Затем было высказано предположение, что эти данные могли быть объяснены тремя стационарными генераторами, работающими на близких частотах, но с различными фазовыми углами (Lehmann, 1972). Было отмечено, что сонные веретена в виде положительного максимума перемещаются влево со скоростью 1 м/с. Эта скорость была меньше, чем для комплексов пик-волна, где первый компонент перемещался со скоростью 8.5 м/с, а последующий - 2-3 м/с. Поэтому автор сделал заключение, что ДВ связаны с малыми изменениями распределений в стационарных областях максимальных значений напряженности электрического поля. Таким образом, согласно этим работам, наблюдаемое перемещение не обязательно указывает на фактическую миграцию активных процессов, которые производят волны ЭЭГ. Другие исследователи сделали вывод, что ДВ являются причиной, а не результатом того факта, что волны ЭЭГ одинаковой формы могут наблюдаться в обширных областях. Согласно этим авторам явление, очевидно, имеет отношение к распространению потенциалов действия вдоль аксонов и дендритов, включая сложный комплексный процесс синаптических задержек. (Petsche et al., 1972). ДВ были описаны как альфа-"поток", преобладающий в передне - заднем направлении и справа налево (Pozo-Olano, 1969). В попытках объяснить глобальный характер ДВ ЭЭГ предполагали, что разность фаз от  $0^\circ$  до  $180^\circ$  можно объяснить

распространением активности от двух независимых генераторов, находящихся на разной глубине и работающих на одинаковых или близких частотах (Peronnet et al., 1972), но скорости распространения от 0.5 до 8 см/с и вышеописанный тип распространения в большей степени указывали на работу синхронизирующих механизмов, чем на распространение активности вдоль дендритов (Gloor et al., 1963). Для МЭГ человека так же было описано явление, напоминающее ДВ ЭЭГ. Вращающиеся экстремумы магнитного поля альфа-ритма были зарегистрированы семиканальным магнитометром, располагающимся над правым или левым полушарием в затылочной области у испытуемых в состоянии покоя с закрытыми глазами (Gurtovoy et al., 1989). Противоречивость данных, полученных на человеке, может быть объяснена тем, что кора мозга человека имеет весьма сложный рельеф. Это связано с эволюционным процессом, который пошел по пути увеличения числа функциональных модулей в противоположность увеличению сложности модулей, что привело к увеличению площади функционально однородных областей мозга за счет появления и углубления борозд. Процесс фиссуризации (развития извилин) достигает у человека своего предела. Таким образом, в отличие от мозга многих животных для человека справедливо утверждение, что большая часть кортикальной поверхности скрыта внутри мозга (Griffin, 1994). Вследствие этого, нельзя напрямую переносить данные картирования ЭЭГ животных на человека.

#### 1.1.3.1. Состояние покоя.

Первые исследования ДВ у человека в покое показали, что волны альфа-ритма могли пересекать всю поверхность головы, оставаться в пределах одной доли, вращаться по часовой стрелке или против часовой стрелки. Частота вращения была около 9 в сек и наиболее заметна у испытуемых с закрытыми глазами в состоянии бодрствования. Эти результаты позволили предположить, что альфа-ритм через механизм ДВ мог представлять собой процесс сканирования в мозге (Goldman et al., 1949). Ряд авторов указывают



на необходимые для существования ДВ условия, а именно, на разность фаз альфа-ритма ЭЭГ у здоровых испытуемых. Они нашли эту разность в 30-40 мс между лобным и затылочными альфа-волнами ЭЭГ в состоянии покоя (Garoutte et al.,1959; Cooper,1959; Suzuki,1974). Исследования показали, что в состоянии покоя чаще встречаются позитивные пики альфа-ритма, которые преобладают в отведениях по средней линии головы Pz, Cz, Fz с максимумом в теменном отведении. Направления ДВ, по этим данным, в покое преобладают от задних латеральных отведений к центру, так же достаточно много ДВ в затылочно - лобном и лобно - затылочном направлениях (Hughes et al., 1995). Были сделаны попытки классифицировать направления ДВ ЭЭГ у здоровых испытуемых в состоянии покоя. Согласно этим данным, различают продольные, поперечные и диагональные направления ДВ ЭЭГ (Свидерская,1985).

#### 1.1.3.2. Сон и гипноз.

Установлено, что в течение гипноза нарушались фазовые взаимоотношения между затылочными и теменными, между лобными и теменными долями мозга, поэтому гипноз может уменьшать возможность записи ДВ, тогда как фазовые задержки внутри доли мозга усиливают и, возможно, необходимы для этого явления (Darrow et al.,1950). Во время сна, в отличие от покоя, максимальные пики альфа-ритма несколько чаще были негативными и преобладали в передних отведениях, перемещаясь от С3 и С4 к Cz и от F3 и F4 к Fz ,от F3 к С3 и от С4 к F4 (Hughes et al. 1995). Интерпретацию этих данных осложняют результаты исследований, показавшие различия в расположении источников спонтанного ритма во время сна для МЭГ и ЭЭГ, однако это может быть объяснено невозможностью регистрации радиальных источников тока для МЭГ в отличии от ЭЭГ (Lu et al.,1992).

### 1.1.2.3 Сенсорные стимулы.

В 1962 году Н.П. Бехтерева и В.В. Зонтов показали наличие связи между фазой ЭЭГ и выбором отсчета времени для подачи стимула, заключив, что могут быть определены три временных периода в пределах альфа-цикла для изменения синхронизации. Эта была первая работа, позволяющая предположить влияние стимула на ДВ. Позже было установлено, что простой сенсорный стимул вызывает увеличение лобно - затылочных ДВ, что объяснялось автором как результат усиления активности передне - задних фазовращателей (Darrow, 1967). Зрительные, слуховые и тактильные стимулы вызывают преобладание ДВ в направлении лоб - затылок в большинстве случаев с запаздыванием, соответствующим уровню активации (Shaw, McLachlan, 1968). Такая же реакция наблюдается при болевом стимуле, где показано преобладание лобно - затылочных ДВ и снижение вероятности латеральных ДВ. (Hughes et al. 1995) и при ритмических вспышках света с частотой 17 Гц, которые вызывают усиление фазовых сдвигов от передней к задней части головы (Papakostopoulos et al.,1971). В противоположность этому ритмическая фотостимуляция с частотой альфа-ритма приводит к увеличению затылочно - лобных ДВ (Каменкович с соавт.,1998). ДВ альфа-ритма являются основным претендентом на роль механизма, осуществляющего обработку сенсорной информации в коре головного мозга (Basar,1980 ; Basar et al.1997). В частности, ДВ могут обеспечивать сканирование в зрительной коре, что было первоначально предсказано теоретически (Pitts,McCulloch, 1947), а затем подтверждено экспериментально (Шевелев с соавт.,1991; Shevelev et al.,1996,1997).

### 1.1.3.4 Когнитивные и эмоциональные стимулы.

Значение эмоциональных стимулов в возникновении ДВ было впервые показано в опытах, где индифферентные устные вербальные стимулы производят только малое увеличение опережения фазы в передних отделах головы, а беспокоящие слова вызывают "тотальное увеличение

дисфазических реакций, заставляющее думать о взаимодействии между разными областями мозга" (Darrow, Hicks, 1965). Несколькими годами позже тот же автор утверждал, что у беспокойных детей с нарушением поведения обнаруживается избыток межобластных реверсий фазы (Darrow, 1967). Это было подтверждено другими исследователями (Martinius, Hoovey, 1971), показавшими, что на ЭЭГ плохо адаптирующихся в коллективе агрессивных личностей выявляется реверсирование фазы с преобладанием опережающих альфа-волн в передних отделах головы, в отличие от дружелюбных, кооперативных, или пассивных личностей, ЭЭГ которых часто демонстрировали опережающий альфа-ритм в затылочной области. При использовании эмоционально нагруженных вопросов было показано, что фазовое опережение и задержка между лобными и затылочными отведениями изменяются соответственно семантическому содержанию используемых вопросов (Berkhout et al., 1969). Словесные стимулы вызвали опережающее появление альфа - волн в затылочных областях, в отличие от шумовых или музыкальных стимулов, характеризующихся опережением в передних областях, особенно в левом полушарии (Giannitrapani, 1970). Интересные данные были получены в недавних исследованиях, где показано, что эмоциональные стимулы, по сравнению с состоянием покоя, повышают уровень затылочно - лобных ДВ по средней линии и снижают вероятность лобно - затылочных ДВ в правом полушарии. Также математические вычисления в уме снижают число лобно - затылочных ДВ при одновременном повышении затылочно - лобных ДВ в левом полушарии у здоровых испытуемых. (Hughes et al., 1995). Общим свойством для эмоциональной и когнитивной активности мозга является активизация ДВ в сравнении с сенсорной стимуляцией, которая снижает число переливов (Darrow, Hicks, 1965 ; Darrow, 1967; Berkou et al., 1969; Martinius, Hoovey, 1971; Giannitrapani, 1970; Inouye et al., 1983, 1993; Hughes, 1995). Отечественные исследователи изучали явления ДВ ЭЭГ, отмечая их активную роль в процессах обучения и памяти (Кожедуб, Книпст, 1995; Гриндель с соавт., 1992;

Монахов, 1960,1961), что позднее было подтверждено западными исследователями (Klimesch,1997).

#### 1.1.3.5 Межполушарная асимметрия.

При наблюдениях межполушарных фазовых задержек ЭЭГ реверсия фазы беспорядочно распределялось между полушариями, что, по предположению авторов, может являться основой фазово-частотной синхронизации. Тем же исследователям принадлежит сообщение о средней линии как оси симметрии при реверсии фазы альфа-градиентов (Lesevre et al., 1967). С другой стороны, было обнаружено, что испытуемые в норме обычно обнаруживали опережение фазы справа в большей степени, чем слева, в среднем на 0.83 мс. При этом, справа опережение достигало 7 мс, а слева - 4 мс. Эти результаты позволили сделать авторам вывод, что ведущим для альфа-ритма является правое полушарие (Liske et al.,1967). При сравнении контрольной группы школьников с детьми, имеющими нарушения в поведении, выявлено увеличение разности фаз между двумя затылочными областями, что позволяет предположить большую вероятность ДВ в последней группе (Martinius, Hoovey,1971). Наконец, было показано, что фазовое опережение на ЭЭГ зависит от доминирующей руки: с левосторонним опережением фаз у "правшей" и правосторонним у "левшей" (Giannitrapani et al.,1966). Тот же автор далее сообщил, что левостороннее опережение у "правшей" уменьшается при прослушивании музыки или при речевом стимуле (Giannitrapani,1970). Достаточно четкие межполушарные зависимости были показаны у здоровых испытуемых при эмоциональной нагрузке и болевых стимулах в противоположность нагрузке, при которой испытуемые производили простые математические вычисления в уме. В этих экспериментах отмечено снижение амплитуд ДВ в правом полушарии в первом случае и в левом полушарии - во втором (Hughes et al., 1995).

#### 1.1.4 Переливы ЭЭГ при патологических состояниях у человека.

ДВ были идентифицированы даже в случаях выраженной патологии, например, при опухоли средней линии мозга (Бехтерева, 1960) или при подостром склерозирующем панэнцефалите (Petsche et al., 1961). В первом случае движение ДВ происходило в продольном направлении, а при панэнцефалите скорость волн уменьшалась с прогрессированием заболевания. Так же были идентифицированы ДВ височных спайков из передних височных отведений в задне - височные и лобно-полюсные отведения (Petsche et al., 1954; Petsche, 1962). При этом наиболее часто спайки были синхронны в передне - височном и лобно - полюсном отведениях (Emerson et al., 1995; Koszer et al., 1996). В 13% случаев они начинались во фронтальной области, а 25% - в височных. Эти работы подтверждают данные отечественных исследователей по локализации МЭГ - спайка в тех же областях с предполагаемой его динамикой (Холодов с соавт., 1988; Горбач, 1989).

#### 1.1.5 Механизмы и моделирование ДВ альфа-ритма ЭЭГ.

Анализ невральных механизмов позволил предположить, что ДВ непосредственно влияют на синхронизацию колебаний кортикальных элементов и их состояние (Cooper, Mundy-Castle, 1960). В этом случае ДВ рассматривали как исключительно кортикальное событие и соглашались, что ДВ связана с синхронизацией волн мозга (Petsche, Sterc J, 1968). Затем был сделан вывод, что ДВ возникают в результате алгебраического сложения двух или более дискретных генераторов с небольшими фазовыми или частотными различиями (Petsche et al, 1970). Позднее те же авторы дополнили свою теорию предположением об участии в этом процессе аксональных потенциалов действия со сложными влияниями, включающими синаптические задержки (Petsche et al., 1972). Другие исследователи подчеркивали, что фазовые задержки могут быть объяснены только распространением волны действия по коре, которая возникала в результате взаимодействия двух независимых источников с одной и той же частотой, но

расположенных на разной глубине или с близкими частотами на одинаковой глубине (Peronnet et al., 1972). В развитие этой точки зрения была предложена модель, включающая два максимума действия в задних латеральных отделах, имеющих разные частотные и фазовые характеристики и распространяющих волны через центральные и затылочные области, где альфа-ритм обычно имеет максимальную амплитуду (Joseph et al., 1972). Предпринимались попытки создать математическую модель нейронной сети. Исследователи моделировали сеть из 1296 элементов, которые имели определенную вероятность соединений друг с другом в зависимости от расстояния. Когда группы элементов "стимулировались", возникало распространение волны с нелинейным взаимодействием, которое напоминало волны, перемещающиеся из одной области в другую, производящие последовательные ветви активации, вращающиеся по часовой стрелке вокруг граней сети (Farley, Clark, 1960). Нейрофизиологические основы для ДВ допускают распространение волны действия вдоль аксонов и дендритов со скоростями, которые не противоречат данным, обнаруженным в эксперименте для этого явления (Steriade et al., 1990). Оценка скорости альфа-волн для ближнего взаимодействия составляет в неокортексе 4-20 м/с, а для дальнего - 6-9 м/с при распространении ДВ по кортикокортикальным волокнам (Nunez, 1981). Если произвести расчеты с учетом синаптических задержек в сложных сетях интернейронов, то можно смоделировать движение ДВ со скоростями порядка нескольких сантиметров и ниже (Basar et al., 1997; Bullock et al., 1995). В то же время модели стоячих волн позволяют допустить практически мгновенное распространение потенциальных волн на поверхности коры (Farley, Clark, 1961; Ingber, 1982). Например, моделировали локальные стоячие волны с волновыми числами 0.25/мм-3.3/мм, что является результатом взаимодействий возбуждательных и тормозных нейронов и взаимного возбуждения пирамидных клеток. Последовательное релейное возбуждение вызывает бегущие волны со скоростью приблизительно 0.6 м/сек., которые соответствуют ранним экспериментальным оценкам,

основанным на когерентности. Взаимодействие стоячих и бегущих волн приводит к волнам - группам с высокими скоростями (от 32 м/сек. при частоте 5 Гц до 0.6 м/сек при частоте 50 Гц). Такие волновые группы не были экспериментально идентифицированы, но могут быть сопоставимы с эффектами физического наведения (Wright,Liley,1995). Экспериментально показано, что наиболее часто встречаются ДВ альфа-ритма и сонных веретен положительной полярности как в работах на животных (Lilly, Cherry,1954), так и на человеке (Hughes et al., 1995). Объяснение этого явления позволило предположить наличие связи между позитивностью потенциалов ЭЭГ и деполяризацией глубоких уровней коры, соответствующих внутренним гранулярным слоям, которые богаты кортико -кортикальными волокнами, возможно, участвующими в обеспечении ДВ (Remond, 1968). До сих пор в литературе поддерживается взгляд о том, что когерентная активность ЭЭГ сохраняется на протяжении нескольких сантиметров. Однако обнаружено значительное изменение когерентности на протяжении 5-10 мм в экспериментах с применением линейной матрицы субдуральных электродов у больных эпилепсией (Bullock et al., 1995). Для частот от 8-13 Гц когерентность снижалась с 1.0 до 0.25. При этом падение когерентности для низкочастотной полосы (1-8 Гц) происходит более медленно, чем для высокочастотной (20-50 Гц), т.е. скорость распространения волны потенциалов зависит от плотности элементов, участвующих в этом процессе (Wright et al.,1994). Свойства перемещения потенциалов подтверждаются и другими модельными и экспериментальными работами. Так, в ряде работ доказывается, что некоторые клетки в нейронной сети обладают автоколебательными свойствами, модулируя работу всей сети посредством ДВ (Lopes-da-Silva et al.,1974; Lopes-da-Silva,Storm,1977; Lopes-da-Silva,1991; Lopes-da-Silva et al.,1997). Также показано, что токовый N100 компонент зрительного вызванного магнитного поля отражает постепенное распространение активации на соседние кортикальные колонки (Rodgers et al.,1990; Rodgers et al.,1993). Исследования ДВ у человека впервые позволили

высказать гипотезу о возможности моделирования этого явления при помощи вращающегося диполя (Коньшев,Верхлютов,1991).

## 1.2 Локализация источников ЭЭГ и МЭГ.

Наибольшее число работ, посвященное локализации источников тока мозга, основано на методе магнитоэнцефалографии. Это связано с надеждами на лучшее пространственное разрешение этого метода и с более простыми процедурами математической обработки для локализации источников (Hughes et al.,1992). Однако, как отметил один из основоположников магнитоэнцефалографии, МЭГ может иметь только ограниченное применение из-за дороговизны исследований, так как не обладает значительным преимуществом в пространственном разрешении в сравнении с ЭЭГ (Cohen et al.,1990; Cohen,1991). Хотя в отношении значения локализации источников тока ЭЭГ существует определенный скептицизм (Niedermeyer,1996), новые методы, такие, как нео-ЭЭГ, основанные на применении оборудования с большей частотной и амплитудной разрешающей способностью, позволят локализовать источники ЭЭГ с точностью до кубического мм (Sorel et al.,1996)

### 1.2.1 Локализация вызванных полей ЭЭГ и МЭГ.

Локализация магнитных источников вызванных магнитных полей (ВМП), сопровождающих ВП головного мозга человека, позволила идентифицировать токовые диполи в первичных зонах сенсорной коры всех основных модальностей: зрительной, слуховой, соматосенсорной (Papanicolaou,1990; Kuriki et al.,1989; Rogers et al.,1990; Rossini et al., 1989). Исключение составляют только обонятельные стимулы. Однако последние работы говорят о том, что этот пробел будет ликвидирован. Так, был обнаружен вызванный потенциал на запахи с наибольшей амплитудой в отведениях Pz и Cz. При этом авторы не делали вывод о локализации этого источника в подлежащих отделах коры ( Evans, et al.,1995). Наиболее



исследованным может считаться зрительный ВП и зрительное ВМП. Самые ранние компоненты для зрительных ВМП в недавних исследованиях были обнаружены с латентностью от 40 до 45 мс, а для вызванных потенциалов от 39 до 47 мс. (Yoneda et al., 1995). Селективная стимуляция определенных отделов сетчатки позволила локализовать источники вызванных зрительных магнитных полей (ВМО) в контралатеральном полушарии в области шпорной борозды, примыкающей к клиновидной дольке - "cuneus" при стимуляции нижнего зрительного полуполя, а при засвечивании верхнего полуполя сетчатки источник смещался вниз на границу с язычковой бороздой - "girus lingualis" (Harding et al., 1994). В Лос-Аламосской национальной лаборатории США исследования по зрительному вызванному ответу МЭГ на различные типы стимулов показали локализацию по крайней мере трех нейромагнитных источников, которые при наложении на ЯМР-томограммы были идентифицированы в стриарных и экстрастриарных областях коры. При этом временная последовательность и сила активации этих источников зависела от специфических параметров стимула, таких, как эксцентриситет и важность стимула для испытуемого (Aine et al., 1995). В дальнейшем эта же группа исследователей сообщила об особенностях ретинопической организации в стриарной коре, выявленных комбинированной техникой локализации (George et al., 1995). Зрительные вызванные потенциалы (N1-P1-N2) на реверсирование вертикальных полос у 19 испытуемых при наложении на ЯМР - изображения были локализованы только в средних и окципито-полярных поверхностях коры шпорной борозды (Onofrij et al., 1995). Дальнейшие исследования уточнили локализацию источника компонента P100 в латеральной части или на дне шпорной борозды на реверсированный стимул, где был показан менее распространенный источник (Seki et al., 1996). Несмотря на то, что зрительные ВМП и ВМ позволили произвести их ретинопическую локализацию (Harding et al., 1994), в некоторых случаях их интерпретация весьма затруднена (Мнацаканян с соавт., 1993, Мнацаканян, 1996) из-за технического и методического несовершенства

используемых методов локализации. И хотя можно быть уверенным в локализации основного источника зрительных ВП в области шпорной борозды, нельзя забывать о параллельном входе в зрительную кору в области V5 (Ffytche et al.,1995) и других центрах обработки зрительной информации (Kaufman, Williamson, 1990; Rogers et al.,1993), источники которых могут быть локализованы на движущиеся зрительные стимулы. Кроме этого необходимо учитывать, что длиннолатентные зрительные ВП, такие как N330, локализуются от более распределенного источника (Iramina et al.,1996). Последние исследования по регистрации зрительных ВП указывают на определенную связь между фоновой активностью и зрительными ВП. При многоканальной записи зрительных ВП у больных с мигренью, сопровождающейся зрительной аурой, анализ пространственного распределения компонентов N70 и P100 обнаружил заметную асимметрию, в отличие от контроля. Снижение или полное отсутствие компонентов наблюдалось на стороне функциональной аномалии. Это предполагает наличие особой популяции нейронов, обеспечивающих ВП и нарушение их функционирования в зоне гиперсинхронизации фонового ритма (Tagliati et al.,1995). Интересно, что зрительные ВП и ВМП имеют ту же локализацию, что и наиболее мощный источник альфа-ритма, но в отличие от него не могут проявляться в виде ДВ у человека (Hughes et al., 1992). Таким образом, фоновая ритмическая активность имеет отличную от ВП природу, но может взаимодействовать с ВП. Между амплитудой альфа-ритма и вызванным ответом существует сложная реципрокная связь (Liberson,1989).

### 1.2.2 Локализация источника альфа-ритма по данным МЭГ и ЭЭГ.

Первые выводы о локализации физических источников альфа-ритма были сделаны на основе топографического картирования, где предполагалась локализация по крайней мере двух отдельных источников, расположенных на расстоянии 3 см вокруг "альфа - центра" (Lehmann, 1971). Однако попытки локализовать альфа-ритм по данным ЭЭГ привели к достаточно спорным

результатам. При применении методики однодипольной локализации эквивалентный дипольный источник альфа-ритма был локализован в срединных структурах мозга и имел теменно-затылочную ориентацию (Гнездицкий с соавт., 1981; Коптелов, Гнездицкий, 1989; Толстова, Коптелов, 1996). Магнитоэнцефалографическая локализация источников альфа-ритма давала другие результаты. Основным источником альфа-ритма, связанный со зрительной системой, был локализован с применением ковариационного анализа в области шпорных борозд (Chapman et al., 1984; Carelli, 1984). Эти данные были позднее подтверждены (Холодов с соавт., 1988), и подробное изучение распределений магнитного поля альфа-ритма заставило думать о более сложной структуре источника (Верхлютов, 1990). Распределенный характер источника альфа-ритма позволил выдвинуть гипотезу о множестве дискретных источников-"альфонов" (Williamson et al., 1994, 1997), связанных с генерацией отдельных веретен, которые, осциллируя, накладываются друг на друга во времени и пространстве. То есть альфа-ритм имеет разную локализацию, устойчивую на время одиночного веретена. Кластеры "альфонов", по предположению авторов, образуются около средней линии и продвигаются на несколько сантиметров вглубь в области теменно - затылочной и шпорной борозд (Williamson, Kaufman, 1989). В дальнейшем авторы гипотезы уточнили свои данные, утверждая, что источники нейронной активности локализуются как в первичной зрительной коре, так и в других корковых представительствах зрительного анализатора (Kaufman, Williamson, 1990). Однако оппоненты гипотезы локализации альфа-ритма только в затылочной коре доказывают, что для разных областей мозга характерны разные частотные характеристики альфа-ритма: 9.88, 10.14, 9.5 для затылочных, теменных и височных областей соответственно (Gratton et al., 1992). В тоже время, используя частотный анализ, альфа-ритм локализуют только в затылочной области (Tesche, Kajola, 1993). Затем достаточно точные измерения с применением двухдипольной модели эквивалентного источника позволили локализовать

скаттер диполей альфа-ритма в шпорной борозде (Terasaki et al.,1994). Еще более репрезентативными являются данные, полученные на большом числе испытуемых, где локализовали источники альфа-ритма ЭЭГ у 22 здоровых испытуемых. Суммирование данных показало, что источник находится в затылочной доле на средней линии. Но для индивидуальных данных в некоторых случаях источник латерализовался. Ориентация диполей в большинстве случаев была продольная (Rodin, 1995). В другом случае у 13 испытуемых до и после предъявления символов был зарегистрирован спонтанный альфа-ритм МЭГ в теменно - затылочной области. Диполи локализовались в затылочной и теменной долях. Снижение амплитуды альфа-ритма после предъявления символов зависело от его исходного уровня и от смыслового значения предъявляемых символов. Наибольшая депрессия наблюдалась над теменно-затылочной бороздой (Salenius et al., 1995). Наконец, альфа-подобный ритм был записан непосредственно с проекции нижних зрительных квадрантов поверхности 17 и 18 полей и медиальной поверхности зрительных бугров кошки. Несмотря на то, что ритм появлялся почти всегда в тех же поведенческих ситуациях, что и мю-ритм, при анализе была выявлена их независимость (Chatila; 1992,1993). Несмотря на многочисленные данные о локализации источника альфа-ритма в зрительной коре, до сих пор не утратили своей актуальности представления о том, что альфа-ритм имеет множественные генераторы, и альфа - активность передних отделов мозга выступает независимо от источников в затылочной области (Гриндель с соавт., 1992).

### 1.2.3 Вызванная синхронизация и десинхронизация альфа-ритма.

Реакция усвоения ритма (РУР) известна достаточно давно и может наблюдаться в различных диапазонах ЭЭГ ритмов. В норме наиболее отчетливо эта реакция проявляется в диапазоне альфа-ритма при действии световых вспышек (Бондарь, Федотчев,1994). При этом реакция усвоения альфа-ритма может сохраняться в течение 1.6 секунд после прекращения

стимуляции (Sakamoto et al., 1993). РУР была использована как маркер для локализации возможных источников при ритмической зрительной стимуляции. В результате были выявлены МЭГ-источники альфа-ритма в затылочных, височных и лобных долях мозга (Ricci et al., 1990) как в стриарных, так и в экстрастриарных областях коры (Kaufman, Williamson, 1990). В других исследованиях были получены данные о более избирательном действии РУР. Ритмическая стимуляция половины поля зрения вызывала изолированное усвоение ритма в ипсилатеральном полушарии (Shinosaki et al., 1992). Эти данные подтверждаются результатами, полученными при локализации в затылочной области магнитного альфа-ритма, вызванного ритмической стимуляцией (Narici, Romani, 1989, Narici et al., 1990). Десинхронизация альфа-ритма связана как со стимуляцией, так и с открыванием глаз (Новикова, 1967). В то же время реакция блокирования альфа-ритма на открывание глаз не является безусловной. Как показали исследования, она затухает на седьмое-десятое открывание глаз, что выявляется у большинства испытуемых - 65% (Lesny et al., 1990). Альфа-ритм также восстанавливается полностью у 30% испытуемых и частично у 60% в состоянии покоя при открытых глазах (Hamada et al., 1990). Блокирование альфа-ритма связано с возрастом и уменьшается после 60 лет. (Фарбер, Вильдавский, 1991; Kononen, Partanen, 1993). Связанная с событием десинхронизации (ССД) была подробно изучена в целом ряде работ одного автора (Pfurtscheller, Aranibar, 1977; Pfurtscheller, Aranibar, 1979; Pfurtscheller, 1989; Pfurtscheller, Aranibar, 1980; Pfurtscheller, 1992; Pfurtscheller, Neuper, 1994). Этот же автор предложил методику локализации ССД, используя идею вычитания сигнала в состоянии покоя и после стимуляции (Pfurtscheller et al., 1994). По его данным, ослабление ритмов внутри альфа - диапазона найдено как в течение, так и перед визуальным возбуждением (Pfurtscheller, 1994). Два различных типа ССД могут быть дифференцированы: один - короткий, ограниченный затылочными областями и включающий высокочастотные составляющие

альфа-ритма, другой - большей длительности и более широко распространенный, наиболее проявляющийся над париетальными областями и максимальный для низкочастотных альфа - колебаний, что рассматривается как отражение первичной визуальной обработки с последующими когнитивными процессами. Эти данные были подтверждены в других исследованиях, где показано, что вычисления в уме вызывали асимметричную десинхро-низацию в альфа - диапазоне частот в левой височно - затылочной области и в правой центрально-височной области (Thomeer et al., 1994).

#### 1.2.4. Локализация других источников в альфа-диапазоне.

В последнее время появляется все больше доказательств того, что источники ритмов альфа - диапазона локализуются в районе коркового конца анализатора соответствующей модальности. Впервые предположение о том, что каждая сенсорная проекция в коре имеет собственный локальный спонтанный ритм, было высказано в работе, где автор локализовал источник ритма в альфа - диапазоне в верхней - височной области мозга, относящейся к слуховой коре (Tiihonen et al., 1991). При регистрации спонтанных ритмов у 7 здоровых испытуемых 122-канальным магнитометром, датчики которого охватывают всю поверхность головы, были локализованы источники в альфа - диапазоне в проекциях зрительной, слуховой и соматосенсорной коры (Salmelin, Hamalainen, 1995). Таким образом, спонтанные ритмы в альфа - диапазоне частот можно назвать "сенсорноспецифическими". Они обнаруживают себя в тех случаях, когда кора мозга принимает афферентную информацию из нижележащих структур. Ниже будут рассмотрены некоторые из этих ритмов и близкие к ним явления.

##### 1.2.4.1 Мю-ритм.

Мю - ритм называют роландическим и аркообразным в связи с его регистрацией над областью проекции роландовой борозды и с характерной

формой. Частота его обычно составляет от 7 до 11 Гц.(Коган,1983) . Вначале был идентифицирован источник соматосенсорных вызванных полей в постцентральной извилине (Kuriki et al.,1989; Gallen et al.,1993) и источник сенсомоторного поля в прецентральной области (Rossini et al.,1989). Затем локализовали вызванный ритмической стимуляцией мю-ритм в зоне роландовой борозды (Narici, et al.,1990). Методики ССД и ССС (связанной с событием синхронизации) были применены для выделения альфа - частотных ритмов (Pfurtscheller et al.,1994). Мю - ритм идентифицирован над областью руки при ССД на движение пальца и ССС в этой же области при движении ноги, что интерпретируется как реципрокное состояние "холостого хода нейронов" коркового представительства руки (Pfurtscheller, Neuper, 1994). Регистрация спонтанных ритмов 24-канальным магнитометром над областью роландовой борозды показала присутствие двух частотных компонентов 10 и 20 Гц. Оба компонента были полностью подавлены на 0.5-2.5 секунды при движения руки. При этом ритм с частотой 20 Гц восстанавливался на 300 мс быстрее. Составляющая в 10 Гц была локализована в первичной соматосенсорной коре, а в 20 Гц - в сенсомоторной. На основании полученных результатов было высказано мнение о том, что роландический ритм с частотой 10 Гц является истинным мю-ритмом (Salmelin, 1994).

#### 1.2.4.2 Каппа-ритм.

Каппа - ритм характеризуют как ЭЭГ - активность, регистрируемую в височных отведениях в виде спонтанного ритма с частотой 8-12 Гц, встречающуюся у половины испытуемых при умственном напряжении (Kennedy et al.,1948). Близкую локализацию на передней поверхности височной доли имеет слуховое ВМП (Gallen et al.,1993) и так называемый "третий альфа-ритм" с частотой от 6 до 11 Гц, который регистрируется только над дефектом кости или от субдуральных отведений (Niedermeyer,1990). Ранее третий альфа-ритм считали ритмом пробуждения,

т.к. не было никаких свидетельств о его блокировании при сенсорной стимуляции. Позднее было установлено, что этот ритм, локализованный слева в переднем отделе височной доли и справа в среднем отделе той же доли, ослабляется во время пения (Niedermeyer,1991). Таким образом, эту ритмическую активность можно считать связанной со слуховым анализатором.

#### 1.2.4.3 Сигма-ритм и К-комплекс.

Сигма-ритм с частотой 10-16 Гц - веретенообразный ритм, выявляемый во время альфа - сна (Коган ,1983). Причиной возникновения этого сна могут быть висцеральные раздражители. Например, обнаружено, что альфа - сон возникает у испытуемых при раздувании баллончика с воздухом в желудке (Chediak et al., 1990). Первоначально сонные веретена были зарегистрированы в области вертекса (Nakasato et al.,1990). Затем было доказано, что при одновременной регистрации МЭГ и ЭЭГ неглубокое залегание источников тока сонных веретен связано с их локализацией в слуховой коре (Yoshida et al.,1996). У больных с приступами сногворения были найдены ограниченные участки с частотой 10-12 Гц в проекциях зона Брока и Вернике, что было подтверждено межполушарным анализом когерентности. В отведениях С3 и Р3 когерентность была наименьшей при максимальных значениях спектра мощности слева в этих зонах (Hong et al.,1996). К - комплекс также был локализован в зоне слуховой коры на расстоянии 5 мм от места локализации компонента N100 слухового ВП (Iramina et al.,1996).

#### 1.2.4.4 Лямбда - волна и саккадические движения глаз.

Описана синхронизация фаз альфа - волн и саккадических движений глазных яблок (Gaarder et al,1966). Альфа - подобные компоненты в вызванных ответах напоминают лямбда - волны, связанные с фазой до и после саккад. Запускается ли процесс саккады компонентой затылочного альфа-ритма или



оба явления есть следствие третьего процесса - остается нерешенным вопросом. Гипотеза Гардера о том, что саккады генерируют "краевой информационный пакет" для кратковременной памяти - интересная концепция, но она противоречит фактам нарушения восприятия в течении саккад, что может быть связано с циклической возбудимостью (Bishop G.H.,1933). У человека была обнаружена корреляция веретен альфа-волн с постепенным изменением стабилизированных изображений (Lehman, 1971) и связанная периодичность остаточного изображения с альфа - периодами (Jasper, Cruikshank,1937). Несомненная связь между саккадическими движениями глаз и быстрыми движениями глаз при быстром смене позволяет предположить, что сновидения обеспечиваются теми же механизмами и структурами, что производит зрительный анализ (De Gennaro et al., 1995), а связь этих структур с альфа-ритмом не вызывает сомнений.

#### 1.2.4.5 Гамма-ритм.

Имеются предположения о том, что гамма - ритмы могут играть определенную роль в когнитивной обработке информации (Joliot et al.,1994). Одновременно показано, что гамма-ритм является связанной гармоникой альфа-ритма (Jurgens, Rosler, 1995). Недавно было обнаружено, что гамма-ритм в диапазоне 30 Гц усиливается при предъявлении осмысленных слов в отличие от бессмысленных (Pulvermuller et al.,1995; Pulvermuller et al., 1996). Кроме этого были обнаружены вызванные гамма - ритмы к стимулам разной модальности, которые сохранялись в течение первых 100 мск после стимула. При этом была найдена частотная зависимость от модальности. Гамма - пики были выявлены на частотах 30,40 Гц, 45,55 Гц и 100,110 Гц для слуховых, соматосенсорных и зрительных стимулов соответственно (Pantev,1995).

#### 1.2.5 Эпилептическая активность.

Экспериментальные работы показывают, что эпилептическая активность имеет схожие механизмы распространения с физиологическими ритмами

ЭЭГ в норме. Например, в экспериментах на крысах показано, что искусственные эпилептические разряды, порождающие электрический диполь, связаны с активностью дендритов, ориентированных перпендикулярно к коре, и минимальный размер коры, где может возникнуть такой разряд, составляет 3 мм<sup>2</sup> (Barth, 1990, 1991, 1993). Локализация магнитного источника роландического спайка совпадает с локализацией среднелатентных компонент соматосенсорного вызванного магнитного ответа (Minami et al., 1996). Клинические и ЭЭГ- проявления были продемонстрированы на значительном материале при ритмической механической стимуляции ног и рук (Fonseca et al., 1994). С другой стороны такая же стимуляция, но не ритмического характера, подавляет эпилептическую активность (Fonseca et al., 1996). Об общих механизмах альфа-ритма и эпилептической активности говорят данные о том, что генерализованные ЭЭГ по альфа - активности у родителей- пробандов способствуют развитию первично генерализованной эпилепсии у детей (Doose et al., 1995). Один из возможных механизмов синхронизации альфа- ритма моделировался при помощи вызванных пенициллиновых спайков у анестезированных крыс, которые создавали в коре зоны абсолютной в 200 - 300 мс и относительной рефрактерности до 900 мс (Dorn, Witte, 1995). Таким образом, эпилептичность может быть удобной моделью для изучения ДВ альфа-ритма (Legarda, Jayakar, 1995).

#### 1.2.6 Механизмы и моделирование источников альфа-ритма ЭЭГ и МЭГ.

Термин "источник альфа-ритма" необходимо уточнять, определяя, о каком источнике - физиологическом или физическом идет речь. Источник как водитель ритма (пейсмекер) имеет физиологический смысл в отличие от источника электрических - ЭЭГ и магнитных полей - МЭГ, возникающего в результате ПСП в дендритах пирамидных клеток коры мозга.

### 1.2.6.1 Физиологические источники .

Распространенное представление о таламическом пейсмекере альфа -ритма, выдвинутое при исследовании барбитуратовых веретен у кошки (Andersen,1968), до сих пор актуально, хотя имеется много дополнений и уточнений этой теории. Например, высказывалось предположение, что внутрикорковые системы возвратного торможения могут генерировать альфа-ритм в коре независимо от таламуса (Гусельников, Супин, 1968). Дальнейшие исследования развивают этот взгляд, предполагая, что механизм генерации альфа-ритма связан с внутренними свойствами взаимодействующих кортикальных колонок для поддержания определенного уровня их возбуждения. При этом, по мнению авторов, колонка может находиться в двух состояниях (активном и неактивном), а для генерации ритма с частотой 10 Гц необходимо соотношение числа кортикальных блоков, находящихся в противоположных состояниях, как 4 к 5 (Johannisson, Nilsson, 1996). Недавно было обнаружено, что генерация колебаний до 12 Гц в корковых клетках обеспечивается тетродотоксин - нечувствительными Na<sup>+</sup> каналами, что служит дополнительным косвенным доказательством аксоно-дендритического характера распространения альфа - колебаний потенциалов (Deisz,1996). Основными генераторами альфа-ритма предполагали нейросети вторичных зрительных и ассоциативных областей коры. При этом ритм возникает при понижении уровня активации в афферентной зрительной и эфферентной глазодвигательной системах, что вызывает возникновение возвратного торможения (Изнак, 1987). Альфа-ритм генерируется как выходной сигнал физиологического эквивалента узкополосного электрического фильтра, на вход которого поступает широкополосный шум в виде афферентного притока в кору (Хижун,1992). Однако показано, что кора, наряду со свойствами фильтра, обладает свойствами автогенератора (Киселева, 1989).

### 1.2.6.2 Физические источники.

Электрическая активность нейронных сетей создает на поверхности головы человека электрические поля порядка 100 мкВ и магнитные поля порядка 1 пТ в норме и в патологических случаях соответственно до 1000 мкВ и до 50 пТ (Введенский с соавт.,1985). Исследования во многих случаях показали дипольный характер распределения полей ВП и МЭГ (Niedermeyer,1996). Часто динамику распределения этих полей можно описать при помощи одного электрического диполя (Гутман, Моргенштерн, 1977; Гутман,1980). Например, изменением величины неподвижного диполя в борозде простой формы моделировалась динамика конфигурации распределения магнитного поля на поверхности головы для сенсомоторных и соматосенсорных потенциалов (Kuriki et al., 1989). Однако для объяснения распределений электрического или магнитного полей спонтанного альфа-ритма на поверхности головы приходится прибегать к более сложным моделям. Наиболее простые из них позволяют представить источник ЭЭГ- и МЭГ-активности в виде двух фиксированных диполей, изменяющихся по величине (Ueno,Iramina, 1990). Более сложные, такие как крестообразная модель зрительной коры, позволяют моделировать многие особенности топографии ЭЭГ и МЭГ (Kaufman et al.,1991).

### 1.3 Влияние внешнего магнитного поля на ЭЭГ.

Возможность запустить эпилептический разряд магнитным полем (Classen et al.,1995) подтверждает наличие свойств активной среды у коры головного мозга, которые, возможно, является фактором, обуславливающим распространение ДВ. Магнитное поле, продуцируемое мозгом в диапазоне альфа-ритма порядка 1 пТ, может оказывать заметное влияние на окружающие нервные ткани (Jacobson,Yamanashi, 1995). Внешнее магнитное поле порядка 1 пТ улучшает состояние больных паркинсонизмом, что, как считают авторы, связано с влиянием на магниточувствительную шишковидную железу. Повышение концентрации в крови вырабатываемых

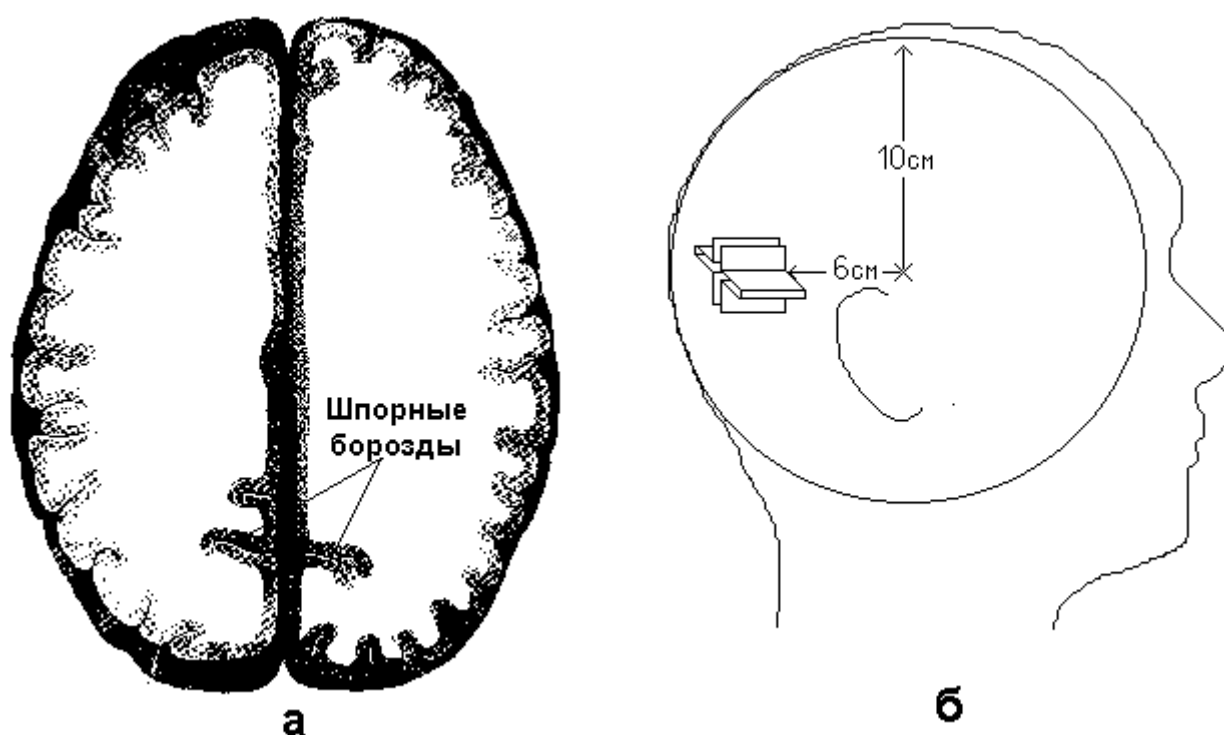
железой пролактина и лютеинизирующего гормона при этом сопровождаются увеличением амплитуды альфа- и бета- ритмов (Sandyk,1992,1993). Магнитное поле Земли влияет на мощность и пространственное распределение альфа-ритма (Ruhstroth-Bauer, 1993). Слабые низкочастотные электромагнитные поля также оказывают заметное влияние на электрическую активность коры головного мозга (Schurmann et al., 1997).

#### 1.4 Гипотезы о функциональной роли альфа-ритма.

Обобщая имеющиеся в литературе данные о ДВ и локализации источников альфа-ритма ЭЭГ, можно сделать следующие выводы: 1) спонтанный альфа-ритм ЭЭГ обладает свойствами ДВ; 2) ДВ альфа-ритма имеют упорядоченную динамическую структуру (в частности обнаружены продольные, поперечные, диагональные и вращающиеся ДВ альфа-ритма ЭЭГ); 3) ЭЭГ- источники в диапазоне альфа-ритма локализуются в первичных сенсорных зонах коры головного мозга человека; 4) наиболее мощный источник альфа-ритма локализуется в первичной зрительной коре, то есть в шпорной борозде и её окрестностях; 5) на настоящий момент не существует убедительных доказательств, свидетельствующих в пользу конкурирующих гипотез, одна из которых предполагает, что альфа-ритм является ритмом "холостого хода коры", а другая рассматривает его как сканирующий механизм. Таким образом, если даже согласиться с тем, что усиление альфа-ритма связано с "холостым ходом", несомненной остается роль ДВ в процессах первичной переработки информации в коре головного мозга у человека, так как имеющиеся данные указывают на локализацию этих процессов в первичных сенсорных проекциях.

## Глава II. Методы исследования.

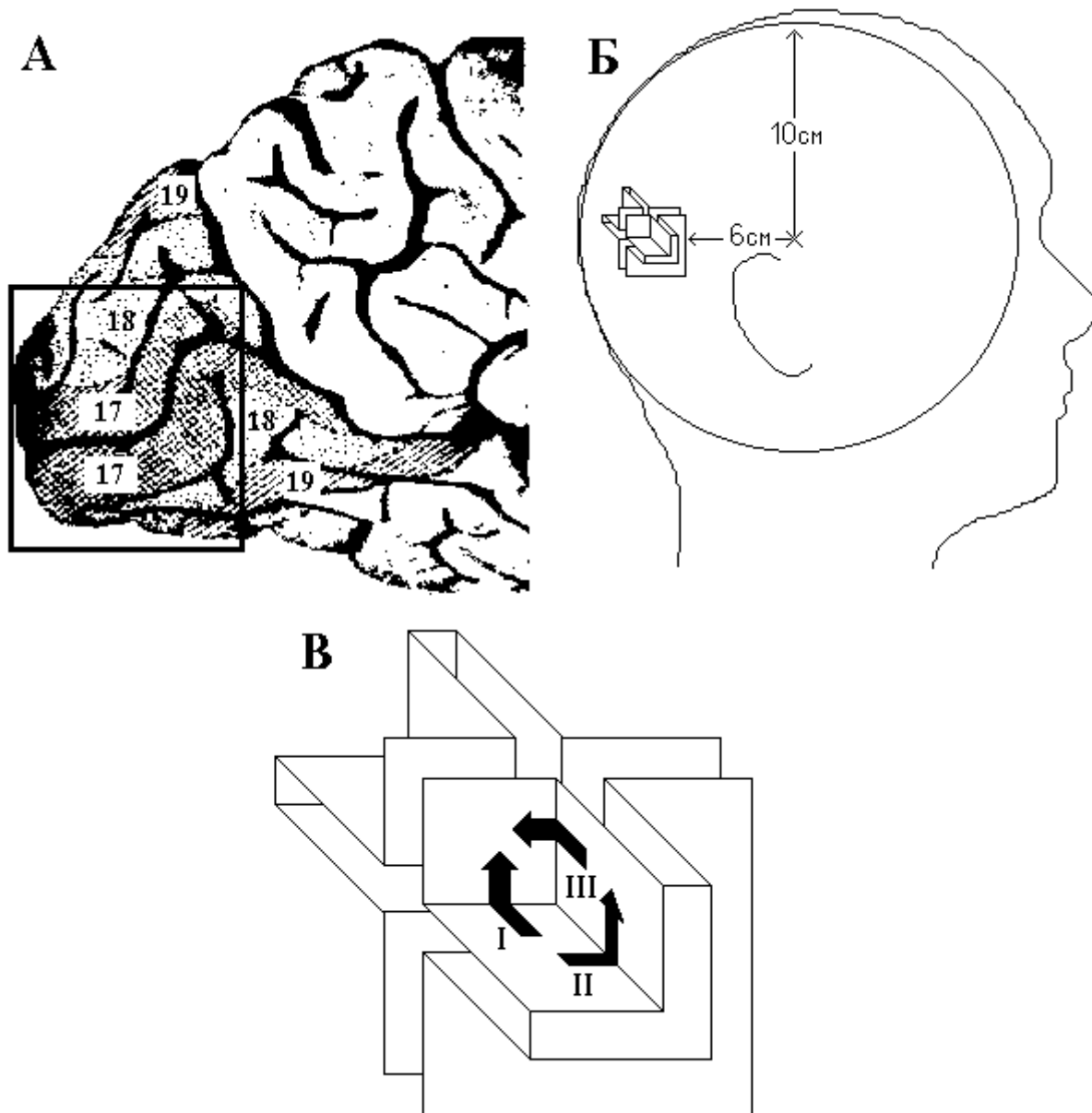
2.1 Моделирование источника альфа-ритма. При компьютерном моделировании вращающегося диполя первоначально использовали крестообразную модель корковых поверхностей первичных зрительных полей, предложенную для изучения дипольных распределений МЭГ- альфа - ритма (Kaufman et al., 1991). Модель представляет собой объединение восьми прямоугольных плоскостей в крестообразную структуру (Рис 1). При этом четыре плоскости соединены в единую поверхность.



*Рис.1 Крестообразная модель шпорной борозды, использующая 8 поверхностей: а) срез больших полушарий мозга на уровне шпорных борозд, б) крестообразная модель внутри сферы приближенной к поверхности головы.*

Расстояние от центра сферы до поверхности - 10 см, от центра сферы до модели - 6 см, длина модели - 2 см. Четыре плоскости моделируют медиальную поверхность затылочных долей мозга, две из них, правая и

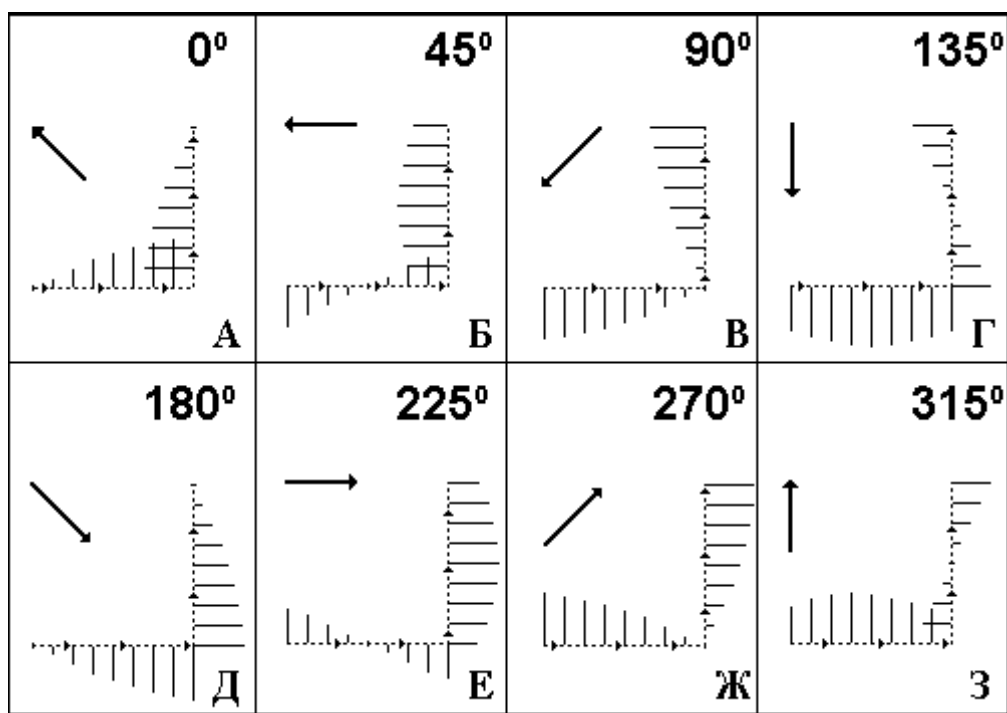
левая, расположены выше, а две другие- ниже шпорной борозды. Шпорную борозду имитирует четыре плоскости: две верхние и две нижние поверхности для правого и левого полушарий.



*Рис. 2 Анатомическая крестообразная модель шпорной борозды, использующая 12 поверхностей. А-Типичная анатомическая структура затылочной доли головного мозга человека по Саркисову. В квадрате выделена область шпорной борозды. Цифрами обозначены цитоархитектонические поля по Бродману (17-е,18-е,19-е). Б- анатомическая модель*

*внутри сферы приближенной к поверхности головы. В-переход-ные траектории ДВ (I,II,III).*

В этой модели ДВ могли перемещаться из ее нижней медиальной части на нижнюю поверхность борозды, затем на ее верхнюю поверхность и на верхнюю медиальную часть. Эквивалентный диполь мог менять свою ориентацию в одной плоскости, перпендикулярной к поверхностям модели. Данная модель оказалась недостаточной для моделирования ЭЭГ, так как она учитывает только тангенциальные токи мозга, которые селективно регистрируются МЭГ (Namalainen et al., 1993). Для полноценного моделирования эквивалентного диполя крестообразная модель была дополнена (Верхлютов,1996), исходя из анатомических данных по распределению 17-го поля по Бродману (Саркисов,Филимонов,1949).



*Рис. 3. Угловая траектория распределения дипольной волны (обозначена пунктиром). Малыми стрелками показано направление движения волны. Сплошными линиями обозначены направления и относительная амплитуда элементарных дипольных моментов в определенных точках траектории. Большой стрелкой показана ориентация эквивалентного диполя ( А - З).*



Амплитудные распределения элементарных диполей и позиция эквивалентного диполя в последовательные моменты времени, соответствующие условной фазе волны от 0 до 315 градусов.

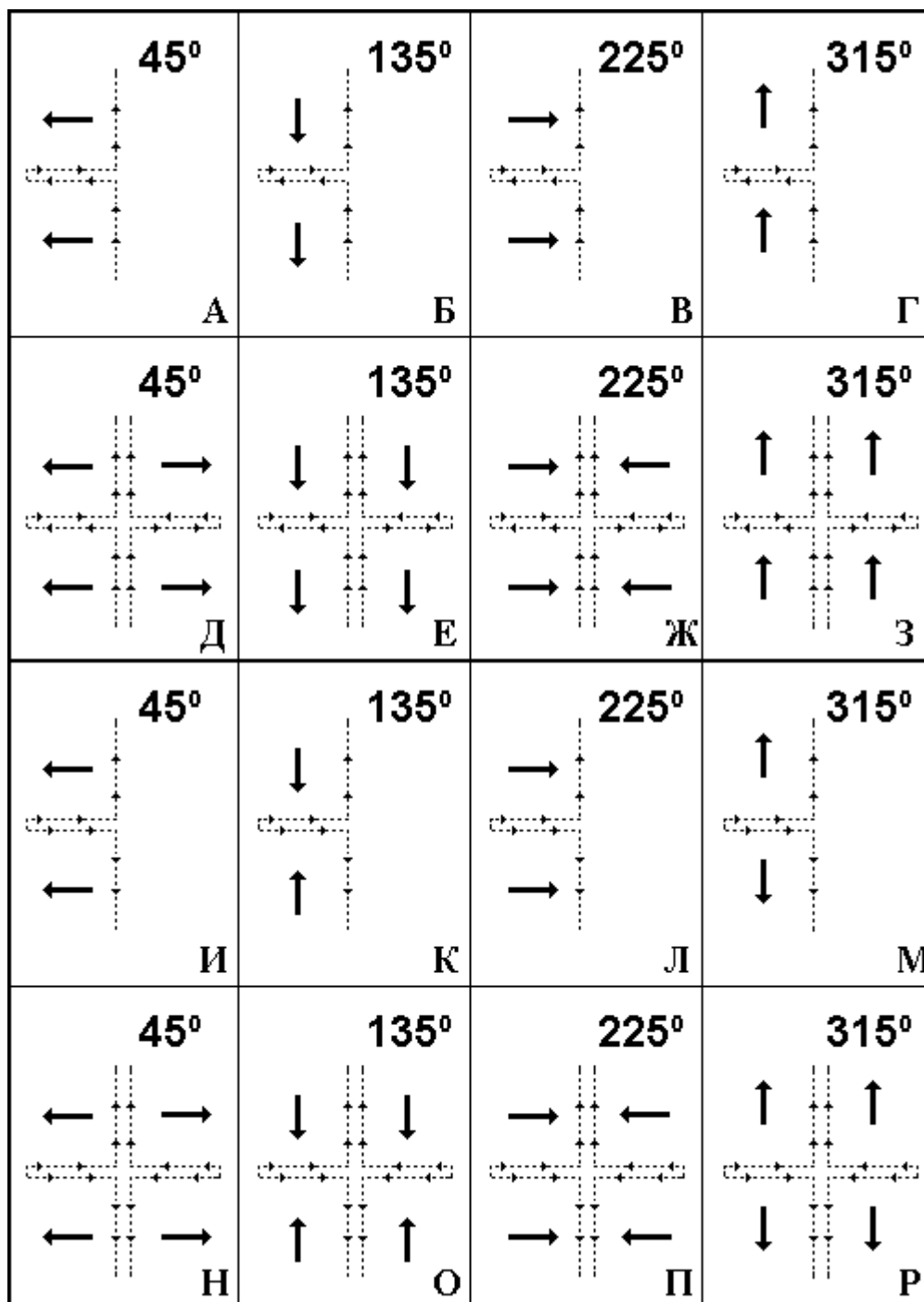


Рис.4 Т-образные и крестообразные траектории распространения дипольной волны. Обозначения, как на рис.3. Элементарные диполи не показаны. Фазы волны соответствует рис.3. А-З - эпицентры находятся на

*нижних лучах траектории. И-Р - эпицентры находятся на конце боковых лучей траектории.*

Таким образом, модель для МЭГ состояла из четырех соединенных поверхностей для каждого полушария, параллельных сагиттальной и горизонтальной плоскостям (Рис 2 Б), а анатомическая модель для ЭЭГ имела еще две дополнительные поверхности, параллельные фронтальной плоскости (Рис 2 Б, В). Для упрощения анализа параметров эквивалентного диполя модель разлагали на более простые элементы. Элементарной единицей данного анализа являлась угловая траектория движения волны потенциалов (Рис 3, А-З ). Срез анатомической модели во фронтальной и горизонтальных плоскостях представляет собой крест (Рис 4, Д-З, Н-Р), который в свою очередь делится на две симметричные Т - образные структуры (Рис.4 А-Г, И-М). Волну образовывали "элементарные" диполи, не меняющие перпендикулярную к предполагаемой корковой поверхности ориентацию, но с изменяющимся по синусоидальному закону дипольным моментом от +1 до -1. Длина волны рассчитывалась таким образом, чтобы на одной поверхности укладывалась четверть волны ( Рис 3, А-З ). При моделировании волны потенциального поля мы использовали данные о распространении альфа - волны из точки генерации вдоль коры (Lopes da Silva,Storm,1977). В каждый условный момент времени, соответствующий прохождению волны от одного элементарного диполя до другого, рассчитывали положение и момент эквивалентного токового диполя, как векторную сумму "элементарных диполей ". Электрическое поле на поверхности проводящей сферы, моделирующей поверхность головы, рассчитывали по формуле:

$$V(\vec{r}) = \sum_{i=1}^N \frac{\vec{d}_i \cdot \vec{r}_i}{|\vec{r}_i|^3}$$

- Где :
- $V(\vec{r})$  - потенциал в точке проекции.
  - $\vec{d}_i$  - дипольный момент элементарного диполя.
  - $\vec{r}_i$  - расстояние от  $i$ -ного диполя до точки проекции.
  - $N$  - число элементарных диполей.

За нулевую фазу движения волны изменений "элементарных" дипольных моментов на угловой траектории принимали полное расположение полуволны "внутри" этой траектории (рис.3 А). При этом суммарный или эквивалентный диполь будет ориентирован под углом  $45^\circ$  к составляющим траекторию прямым. Движение волны по траектории (рис. 2, А-3) слева направо и снизу вверх сопровождается поворотом эквивалентного диполя против часовой стрелки. Очевидно, что обратное движение вызовет поворот эквивалентного диполя по часовой стрелке. Полное прохождение волны по траектории будет соответствовать полному обороту эквивалентного диполя. Таким образом, можно сформулировать общее правило движения эквивалентного диполя при перемещении волны изменений дипольных моментов. Эквивалентный диполь внутри траектории вращается в направлении движения волны. Это правило можно применить для более сложных случаев. Комбинируя две угловые траектории, получаем Т - образную структуру (рис.4, А-Г), движение волны по которой создает вращающийся эквивалентный диполь, согласно сформулированному выше правилу. По нижней угловой траектории волна движется снизу вверх и справа налево, эквивалентный диполь внутри траектории вращается против часовой стрелки. Верхняя угловая траектория задает продолжение движения волны, но слева направо и снизу вверх. Эквивалентный диполь вращается в ту же сторону. Суммируя верхний и нижний эквивалентные диполи,

получаем вращение против часовой стрелки. Объединение двух Т-образных структур дает крестообразную структуру (рис.4, Д-З), которая моделирует срез мозга на уровне шпорных борозд (рис.1,А). При движении по этой структуре двух симметричных волн снизу вверх возникают два эквивалентных диполя, вращающихся в противоположных направлениях. В случае, если эквивалентные диполи ориентированы горизонтально (рис.4, Д-Ж), они компенсируют друг друга, и суммарный диполь равен нулю. При вертикальном положении (рис.4, Е-З) диполи суммируются. Таким образом, суммарный диполь будет ориентирован вертикально. Он будет менять свой момент, уменьшаясь до нуля, затем, инвертировавшись, увеличиваться в противоположном направлении. Рассмотрим еще один возможный вариант распространения волны. Волна движется от вершины бокового луча Т-образной структуры, переходя на верхний и нижний лучи (рис.4, И-Н). В этом случае эквивалентные диполи вращаются симметрично, но в противоположных направлениях. Когда диполи ориентированы горизонтально, они суммируются, при вертикальном положении происходит их компенсация. Результирующий диполь, ориентированный горизонтально, будет меняться по величине, а затем инвертироваться. Этот случай для симметричной крестообразной модели показывает полную компенсацию эквивалентных диполей (рис.4, Н-Р). При этом суммарный диполь всегда будет равен нулю. После рассмотрения плоских моделей можно перейти к полной трехмерной модели поверхности первичной зрительной коры (рис.2 В). Волна потенциалов может распространяться по этой поверхности по трем возможным траекториям I-III. Траектория I дает эквивалентный диполь во фронтальной плоскости, траектория II придает подвижность эквивалентному диполу в горизонтальной плоскости, а траектория III -- в сагиттальной плоскости. Таким образом, имеется конфигурация поверхностей, при распространении по которым волна потенциалов создает эквивалентный диполь, удовлетворяющий требованиям гипотезы о "радиальной развертке". В симметричном случае при распространении волны из нижних или

передних отделов модели диполь вращается в сагиттальной плоскости. Нарушение симметрии приводит к усложнению траектории вращения эквивалентного диполя. При распространении волны от вершин боковых лучей модели, которые соответствуют дну шпорных борозд, вращение диполя может переходить во фронтальную или горизонтальную плоскость с резким снижением амплитуды эквивалентного диполя в сагиттальной плоскости за счет компенсации по траекториям I и II.

## 2.2 Экспериментальные исследования.

### 2.2.1 Испытуемые и условия проведения экспериментов.

Исследование проведено в управляемых опытах с 12 здоровыми праворукими испытуемыми (добровольцами) обоего пола (6 мужчин и 6 женщин) в возрасте от 17 до 40 лет с нормальным зрением. Испытуемый с закрытыми глазами сидел в кресле в свето- и звукозаглушенной экспериментальной камере при фотооптической фоновой освещенности ( $6 \text{ кд/м}^2$ ). На расстоянии 45 см от глаз помещали стробоскопическую лампу-вспышку фотостимулятора Soneclat (фирма "Альвар", Франция), создающую на уровне глаз освещенность порядка  $12000 \text{ кд/м}^2$ , что с учетом ослабления света закрытыми веками эквивалентно средней фотооптической освещенности порядка  $120 \text{ кд/м}^2$ . (ФС на Рис. 4).

### 2.2.2. Методика регистрации ЭЭГ.

Для отведения ЭЭГ использовали стандартную 16-ти электродную схему отведений (10-20 по Джасперу) с референтным электродом (A2) на правом ухе и установкой дополнительного "запускающего" электрода в правой затылочной области (точка на 3 см выше и на 3 см вправо от  $\text{inion}$ ). Индифферентный к запускающему электрод помещали на мочке левого уха (A1). Сигнал с запускающего электрода после усиления вводили в управляющий компьютер (К1 на Рис.5) через АЦП с частотой дискретизации

1 кГц. Порог запуска стимуляции устанавливали на уровне 0.75 от абсолютного амплитудного максимума ЭЭГ в альфа - диапазоне. По спектру мощности ЭЭГ с точностью 0,25 Гц определяли значение доминирующей частоты в альфа - диапазоне, которое вводили в программу. Компьютер осуществлял цифровое сглаживание ЭЭГ, выделяя для дальнейшего анализа колебания альфа - диапазона. В ходе опыта программно определялся момент начала стимуляции. Для этого амплитуда сигнала в текущем отрезке (1 мс) сглаженной ЭЭГ сравнивалась с установленным амплитудным порогом. Если сигнал превышал порог, компьютер в случайном порядке с задержкой не более 1 мс запускал одиночную вспышку света. Второй компьютер (К2 на Рис.5) был связан с первым через TTL вход и в момент запуска фотостимулятора получал сигнал для начала записи ЭЭГ с 16 - канального усилителя. Отрезок ЭЭГ длительностью 2 с записывался на жесткий диск регистрирующего компьютера в цифровой форме. При этом регистрировались сигналы ЭЭГ за 500 мс предстимульного интервала и за 1500 мс после вспышки.

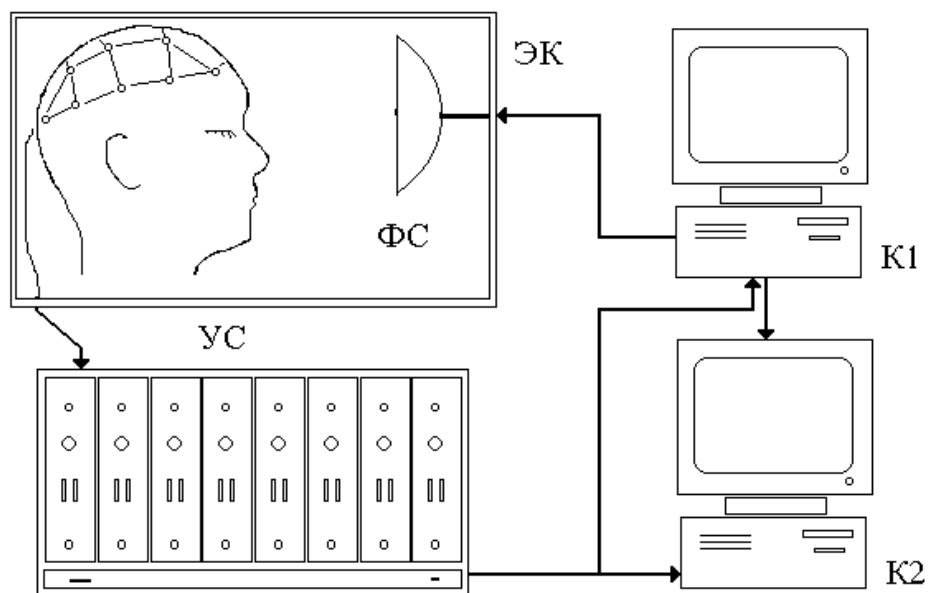


Рис. 5 Схема экспериментальной установки. УС - усилитель ЭЭГ, ФС - фото-стимулятор, ЭК - экранированная камера, К1 - управляющий компьютер, К2 - записывающий компьютер.

В течение эксперимента данные записывались по 25-50 предъявлениям стимула с интервалом 1-3 минуты между стимулами, в зависимости от качества ЭЭГ и состояния испытуемого. Для регистрации ЭЭГ использовали усилитель AGNIS-16 (фирма АГНИС, Литва), который имел режекторный фильтр на 50 Гц с подавлением 10 дБ и фильтры верхних частот с постоянной времени 0.3 с и нижних частот 30 Гц с подавлением 5 дБ. Сигнал с усилителя вводили в компьютер при помощи 10 разрядного АЦП с частотой квантования 512 Гц на канал.

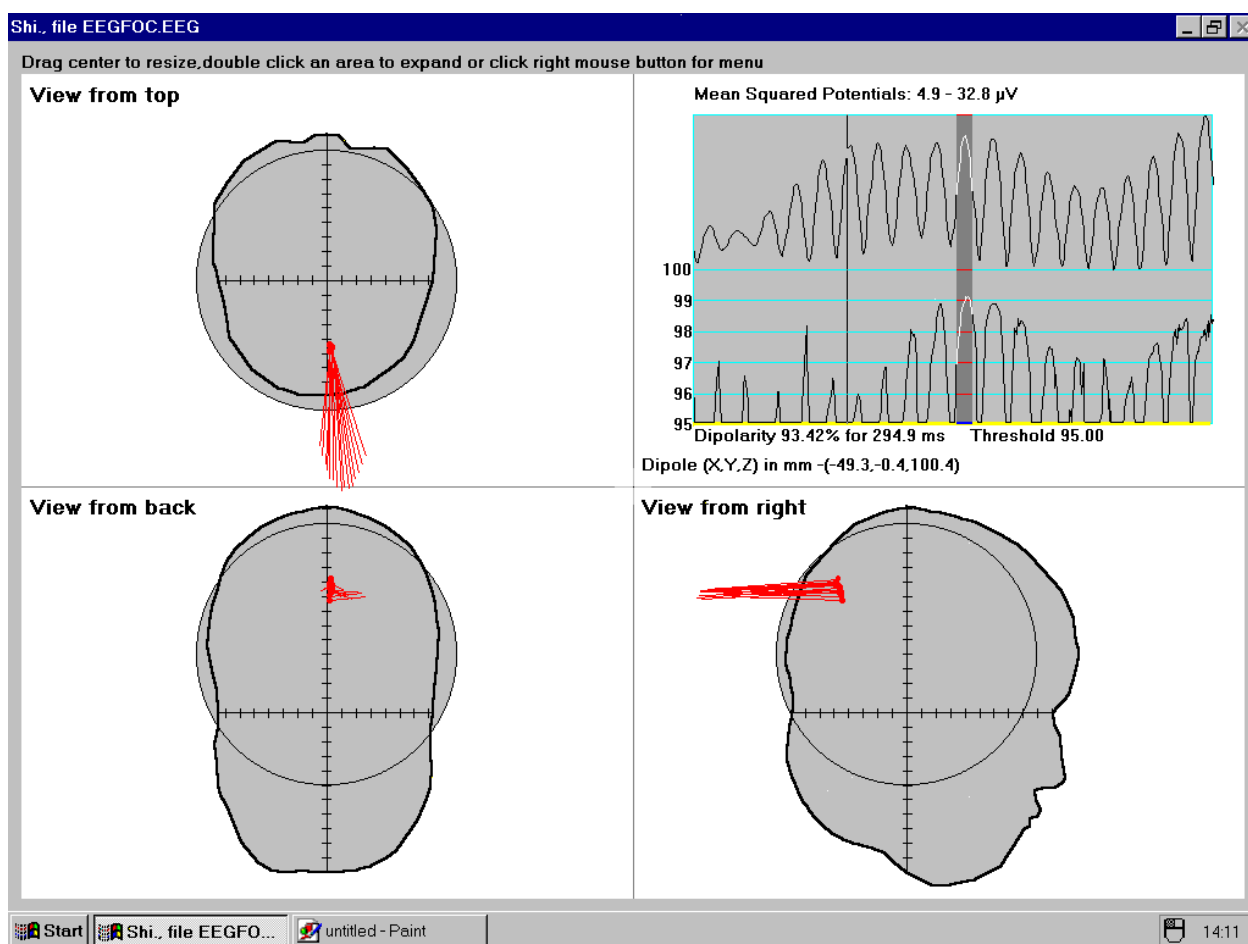
### 2.2.3. Методика картирования и анализа ДВ ЭЭГ.

Для анализа ДВ ЭЭГ использовали программу "Нейровизор 3.1", разработанную автором. Рассчитывали спектры мощности ЭЭГ с использованием быстрого Фурье - преобразования и функции сглаживания в окне Парсона. По спектрам выбирали окно узкополосной фильтрации в альфа-диапазоне в полосе частот от 8 до 13 Гц с шириной  $\pm 1-2$  Гц от пика в спектре мощности ЭЭГ. По фильтрованному сигналу производили картирование ЭЭГ с шагом 2 мс методом двумерной сплайн - интерполяции для обнаружения и классификации переливов с траекториями лоб-затылок (вниз), затылок-лоб (вверх), поперечные переливы вправо и влево, вращающиеся переливы (по часовой стрелке и против часовой стрелки), диагональные переливы (вправо вверх, влево вверх, вправо вниз, влево вниз). Выделение фрагментов ЭЭГ, содержащих переливы, и оценка их принадлежности к тому или иному типу траектории производились визуально в режиме мультипликационного просмотра серии карт распределения потенциалов альфа-ритма на поверхности головы. Данные о виде перелива заносились оператором в синтезируемую компьютером таблицу для подсчета суммы ДВ ЭЭГ по всем предъявлениям за предстимульный период длительностью в 500 мс и за три постстимульных периода такой же длительности каждый. Программа подсчитывала

процентное соотношение числа определенного вида ДВ ЭЭГ к их общему числу за анализируемый период и среднеквадратичное отклонение.

#### 2.2.4. Методика локализации источников по данным ЭЭГ.

Локализацию источников тока ЭЭГ проводили при помощи программы "EEG Expert" фирмы BFL Inc. (Япония), в которой использовали методы решения обратной задачи распределения электрических потенциалов на поверхности трехслойной проводящей сферы, приближенной к поверхности головы. Для анализа применяли однодипольную модель электрического токового источника.



*Рис. 6. Динамическая локализация источника альфа-ритма. Непрерывный отрезок ЭЭГ, по которому производили анализ, выделен темно-серым фоном.*



Для локализации источников использовали только непрерывные участки записи, длительность которых колебалась от 30 до 100 мс. Анализировались только записи (рис. 6) с высоким уровнем средних квадратических значений потенциалов и дипольности (более 40 мкВ и 98%). Значение дипольности вычисляли по формуле:

$$D = 100 * \{ 1 - S_{opt} / \|P_{obs}\|^2 \}^{1/2},$$

где  $P_{obs}$  - регистрируемый потенциал, а  $S_{opt}$  - сумма квадратов разницы между измеренными и вычисленными потенциалами.

### **Глава III. Результаты исследований модели источника альфа-ритма**

Моделирование на компьютере различных вариантов распространения волны потенциалов альфа-ритма по различным траекториям показало возможность воспроизведения известных видов ДВ ЭЭГ, таких как продольные, поперечные, диагональные (Свидерская, 1985) и вращающиеся переливы (Goldman et al., 1949). При этом была использована как плоская (рис.6), так и трехмерная модель (рис.7).

#### 3.1 Моделирование продольных переливов (лоб-затылок, затылок-лоб).

Продольный перелив сопровождается периодической сменой электропозитивности и электронегативности в лобной и затылочных областях, при которой происходит продольное перемещение фронтов изопотенциальных линий. Для моделирования этого наиболее часто встречающегося перелива задавали точки генерации волны изменяющихся диполей в нижних отделах задних лучей модели, соответствующих задним отделам продольной борозды головного мозга человека (рис 6 а). Две волны одинаковой амплитуды имитировали движущиеся альфа - волны, синхронно распространяющиеся в правом и левом полушариях. Таким образом, дипольные волны с длиной 4 см перемещались по нижним лучам

крестообразной модели, соответствующим задним отделам продольной борозды, на нижнюю поверхность боковых лучей модели, соответствующих задним поверхностям шпорной борозды, а затем переходили на переднюю поверхность боковых лучей модели и заканчивали свой путь в верхних лучах модели, соответствующих передним отделам продольной борозды, разделяющей затылочные доли головного мозга.

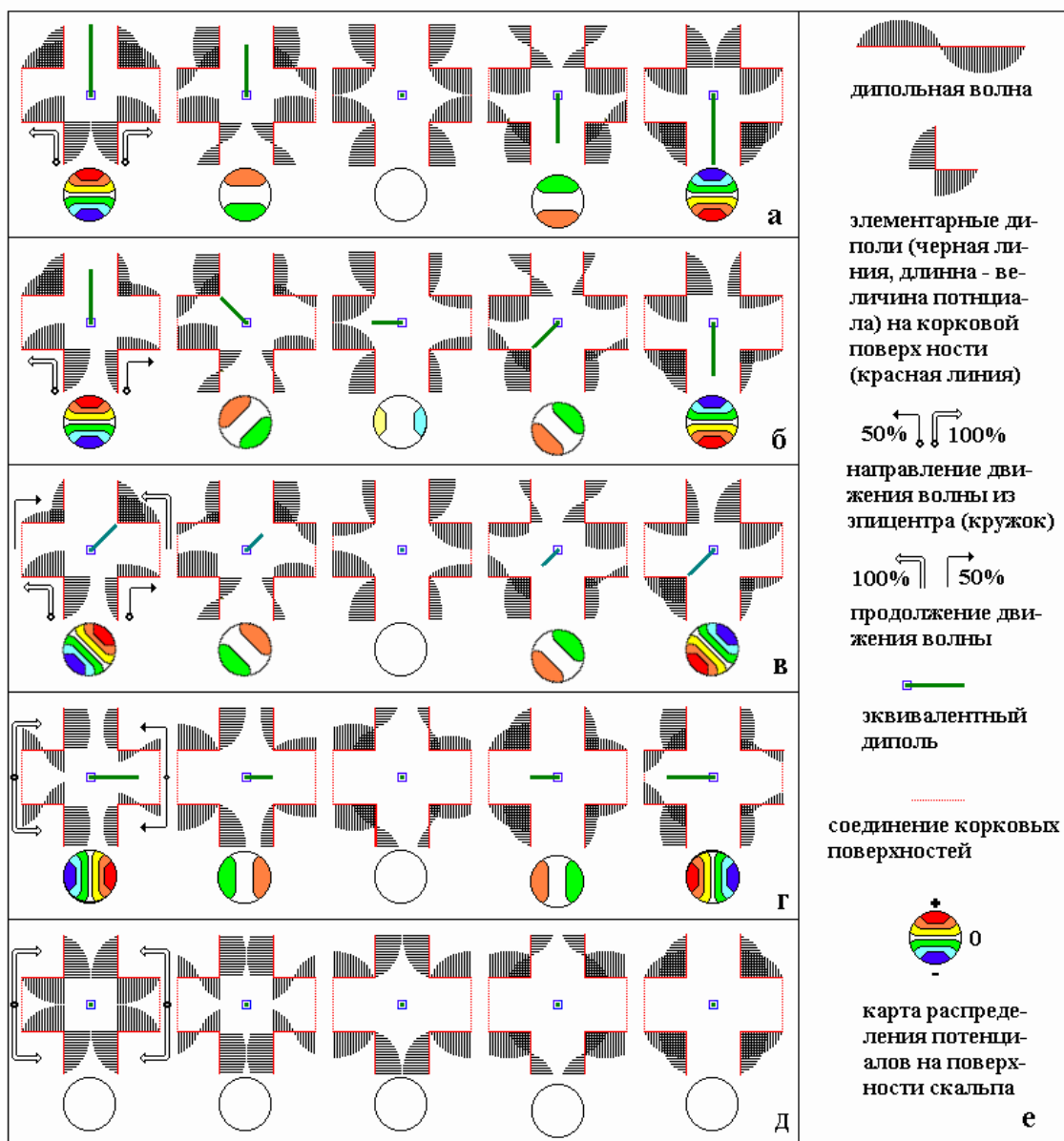
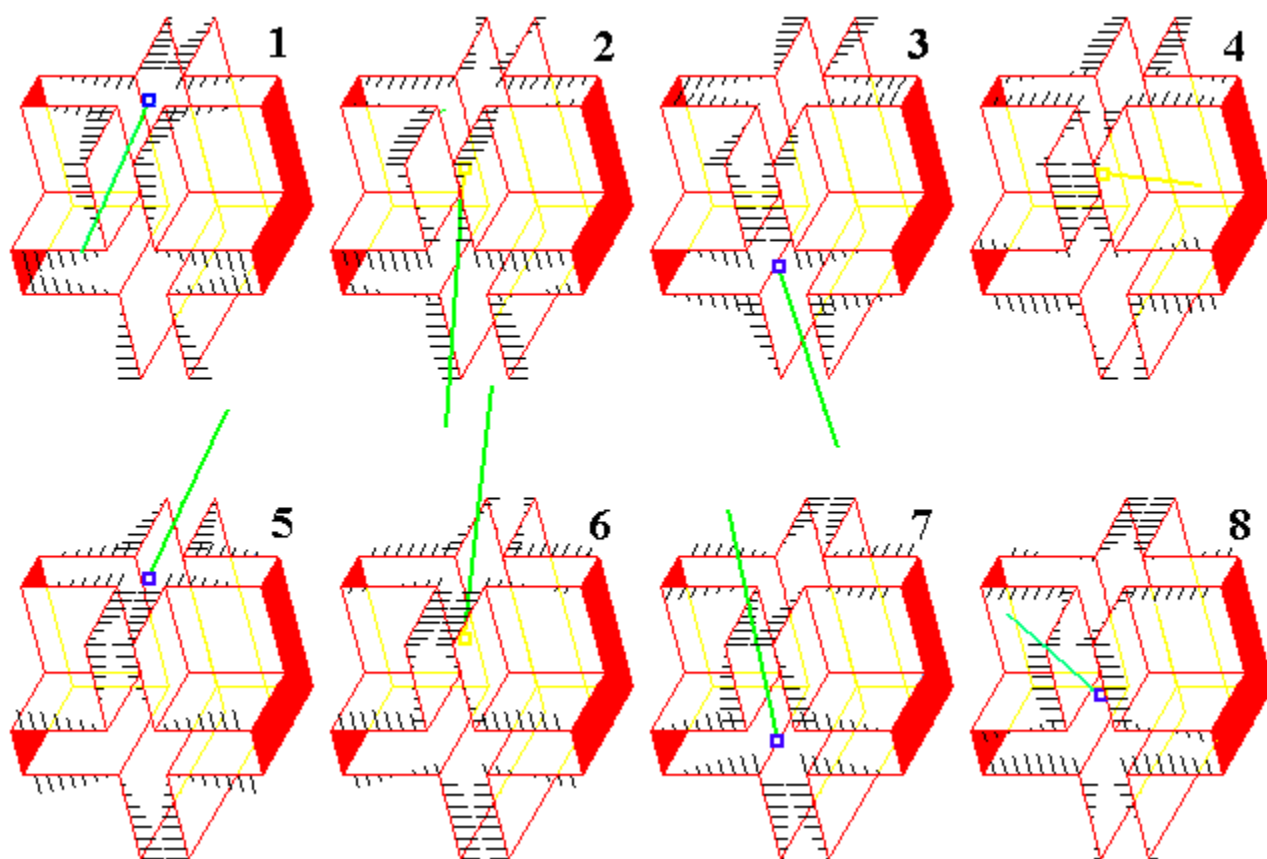


Рис. 6. Компьютерное моделирование различных видов переливов ЭЭГ на плоской структурной модели зрительной коры головного мозга человека: а) продольный перелив; б) вращающийся перелив; в) диагональный перелив; г) поперечный перелив; д) компенсированный перелив; е) условные обозначения

Одновременно проекция эквивалентного диполя на плоскость, направленная вдоль продольной оси, постепенно уменьшалась, достигая минимума при прохождении четверти волны, и затем инвертировалась, достигая отрицательного максимума при прохождении полуволны. Динамика проекции эквивалентного диполя была обратной при прохождении второй полуволны, то есть отрицательный диполь вначале уменьшался, а затем, начиная с  $3/4$  волны, инвертировался и достигал положительного максимума при прохождении всей волны.



*Рис. 7. Компьютерное моделирование вращающегося в сагиттальной плоскости эквивалентного диполя. 1-8 - последовательные во времени изображения. Обозначения те же, что на рис. 6.*

Продольный перелив плоской модели (рис.6 а) частично соответствует переливам "затылок-лоб" и "лоб-затылок", но с помощью трехмерной модели

(рис.7) можно более точно воспроизвести динамику распределения потенциалов на поверхности сферы, имитирующей поверхность головы, от вращающегося в сагиттальной плоскости диполя. В трехмерной модели используются две ортогональных крестообразных траектории (рис. 7). При этом верхняя модельная волна запаздывает относительно нижней на  $90^\circ$ . Запаздывание связано с имитацией процесса, распространяющегося в каждой половинке модели из одного эпицентра. Вид перелива зависит от расположения этих эпицентров. При нижнезаднем расположении эпицентров получаем перелив "лоб-затылок", а при передневерхнем - перелив "затылок-лоб". На трехмерной модели области шпорной борозды показана дипольная волна, распространяющаяся по её поверхностям в восемь последовательных моментов времени и создающая эквивалентный диполь, вращающийся в сагиттальной плоскости (рис.7, 1-8). При этом каждое изображение отделено 4 шагами расчетной конфигурации дипольной волны. Модель предполагает, что эпицентры возникновения дипольной волны находятся в задненижних ее отделах. Отчетливо видна прецессия позиции эквивалентного диполя в сагиттальной плоскости.

### 3.2 Моделирование вращающегося перелива

Вращающийся перелив задавали как продольные переливы, но вводили амплитудный коэффициент 0.5 для дипольных моментов в одном из "полушарий", создавая "межполушарную" асимметрию волн (рис.6 б). При прохождении полной волны эквивалентный диполь совершал полный оборот, вращаясь по часовой стрелке при уменьшении амплитуды "элементарных" диполей слева и против часовой стрелки в случае уменьшения этой амплитуды справа. Распространение потенциального поля соответствует вращающемуся переливу. При этом точка вращения нулевой изопотенциальной линии располагалась в задних отделах полусферы, соответствующих затылочной области головы.

### 3.3 Моделирование диагонального перелива.

Диагональный перелив - распространение потенциального поля под углом к переднезадней оси, воспроизводился при депрессии "элементарных" диполей на одном из нижних лучей крестообразной модели и связанной с ним нижней частью бокового луча, соответствующей заднему отделу продольной борозды и заднему отделу шпорной борозды с одной стороны, а с другой стороны при снижении амплитуд диполей на верхнем луче модели и верхней поверхности бокового луча, что соответствует передней части шпорной борозды и переднему отделу продольной борозды (рис. 6 в). Динамика распределения потенциалов на поверхности сферы соответствовала диагональному переливу. Точки генерации (эпицентры) располагались в задних отделах крестообразной модели.

### 3.4 Моделирование поперечного перелива.

Для имитации поперечного перелива меняли положение точек генерации (эпицентров) и располагали их на концах боковых лучей крестообразной модели, что соответствует дну шпорной борозды. В этом случае волна распространялась по двум направлениям из верхних и нижних отделов боковых лучей модели в верхние и нижние лучи крестообразной модели, что соответствует переходу волны потенциалов из глубины шпорной борозды на медиальную поверхность полушарий мозга. При этом также, как и в случае вращающегося перелива, вводили амплитудный коэффициент 0.5 для дипольных моментов в одном из "полушарий". Эквивалентный диполь уменьшался по амплитуде и инвертировался справа налево (рис. 6 г). Изопотенциальные линии перемещались перпендикулярно продольной оси.

### 3.5 Моделирование компенсированного перелива.

Компенсированный перелив моделировался, как и предыдущий перелив. Расположение точек генерации было таким же, как и при поперечном переливе, но справа и слева волны имели одинаковую амплитуду. При этом

эквивалентный диполь и потенциальное поле на поверхности сферы были равны нулю (рис. 6 д). Смысл моделирования такой ситуации связан с трактовкой генеза депрессии альфа-ритма ЭЭГ человека, которая, судя по полученным данным, вероятно не всегда может быть признаком снижения амплитуды потенциалов на поверхности коры.

### 3.6 Прецессия эквивалентного диполя.

При вычислении положения эквивалентного диполя была обнаружена незначительная прецессия его центра, которая возрастала при уменьшении количества диполей или при внесении шума. При переливе "лоб - затылок" центр диполя прецессировал в переднезаднем направлении, при вращательных переливах траектория прецессии была близка к круговой, диагональный перелив сопровождался прецессией по направлению изменений дипольного момента, это же наблюдалось и при поперечном переливе. Пример прецессии продемонстрирован на рис.7.

## **Глава IV. Результаты экспериментальных исследований ДВ и источников ЭЭГ альфа-ритма.**

### 4.1 Оценка траекторий движения экстремумов ЭЭГ альфа – ритма человека в эксперименте.

Экспериментальная часть работы посвящена подтверждению эффектов, предсказанных на модели, и интерпретации полученных данных при помощи модели, описанной выше. При визуальном анализе ЭЭГ предстимульный отрезок обычно представлен хорошо организованным альфа–ритмом с максимальной амплитудой для конкретного испытуемого, так как управляющий компьютер выбирал именно такие отрезки для начала стимуляции. (рис. 8).

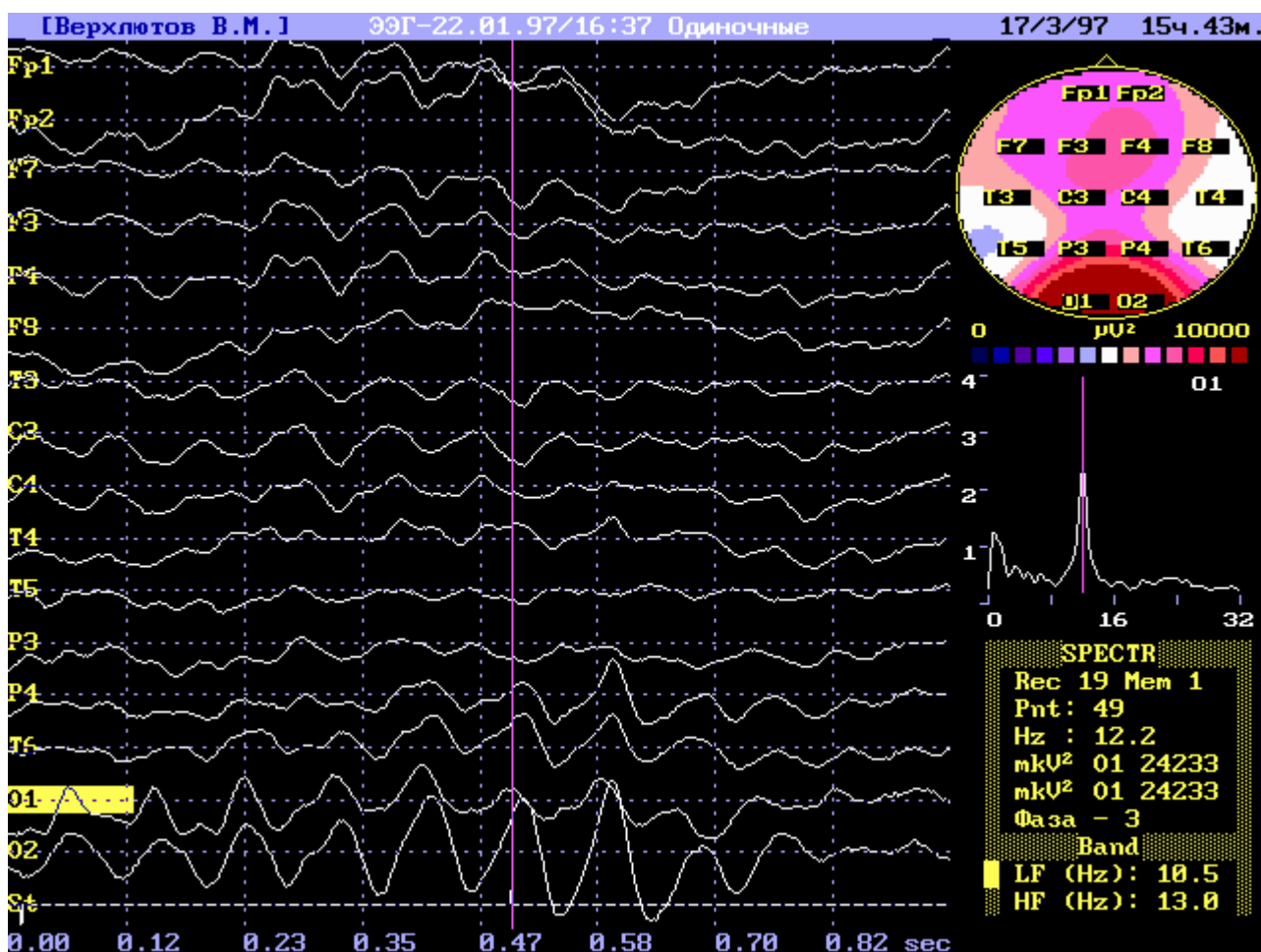


Рис. 8. Исходная нефильтрованная 16 канальная ЭЭГ (отведения Fp1, Fp2, F7, F3, F4, F8, T3, C3, C4, T4, T5, P3, P4, T6, O1, O2). Стимул (одиночная вспышка) отмечен внизу на канале St и курсором. В правой средней части рисунка спектр сигнала от канала O1 и карта распределения средних значений альфа-ритма на поверхности головы в правой верхней части.

После стимула (одиночной вспышки света от фотостимулятора) в течение 100-150 мс продолжался рефрактерный период, который можно видеть после фильтрации ЭЭГ в диапазоне от 8 до 13 Гц (рис. 9). Затем возникла депрессия альфа-ритма (рис.9), которая имела длительность от 250 мс до 1400 мс. При этом запись сигнала после стимула продолжалась 1500 мс.

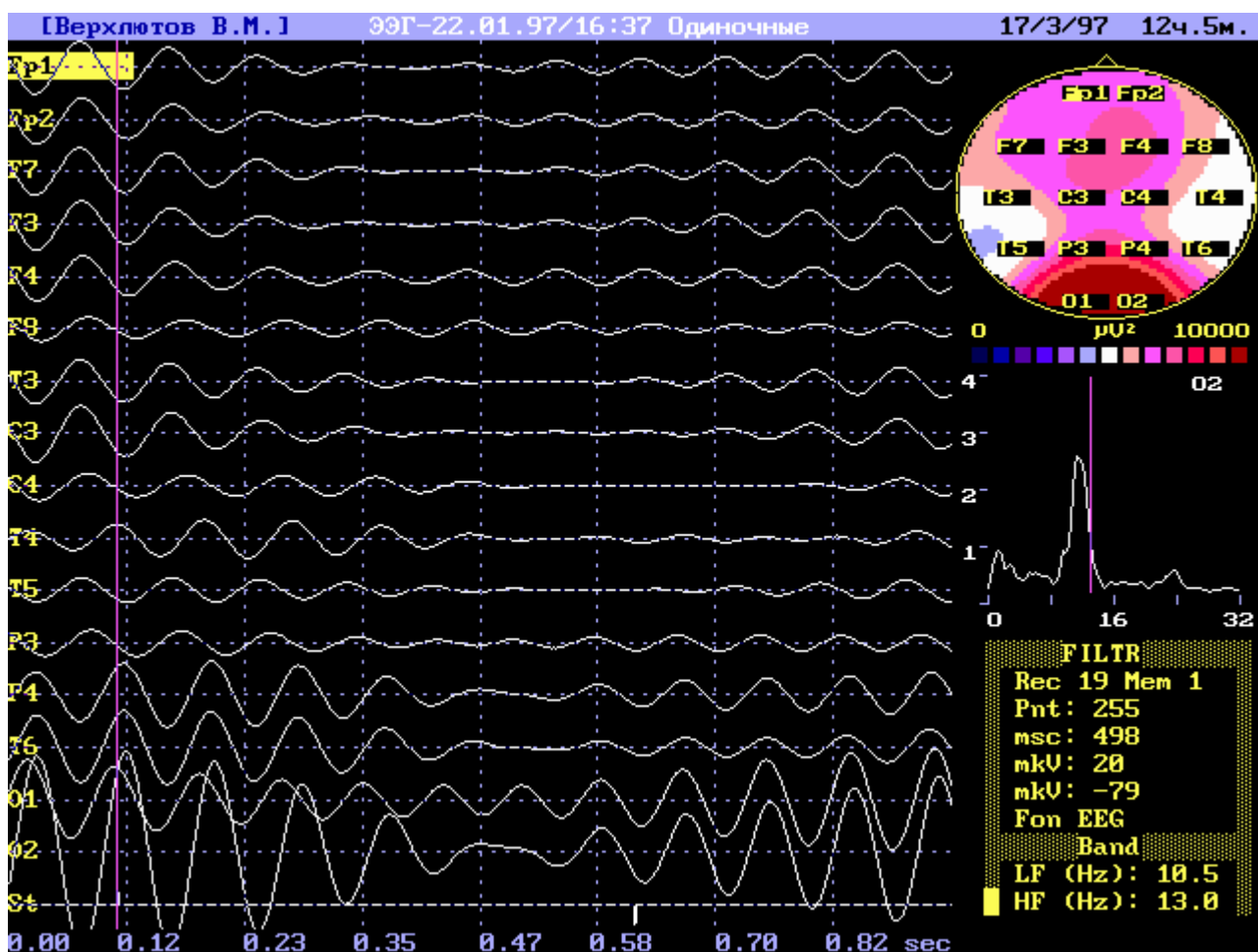


Рис. 9. Фильтрованная в диапазоне от 10,5 до 13 Гц 16 канальная ЭЭГ. Стимул (одиночная вспышка) отмечен внизу на канале St и курсором. Обозначения те же, что на рис.8.

Рефрактерный период сменялся снижением амплитуды альфа-ритма, величина которого выходила на "плато", а затем постепенно возвращалась к исходному уровню. Однако в момент максимальной депрессии волновой процесс не прерывался, происходила только его перестройка. После фильтрации ЭЭГ подвергали пошаговому картированию каждые 2 мс (рис.10), получили 1024 карты, которые затем просматривали в режиме анимации, производили визуальную оценку различных видов переливов ЭЭГ и подсчитывали их число.



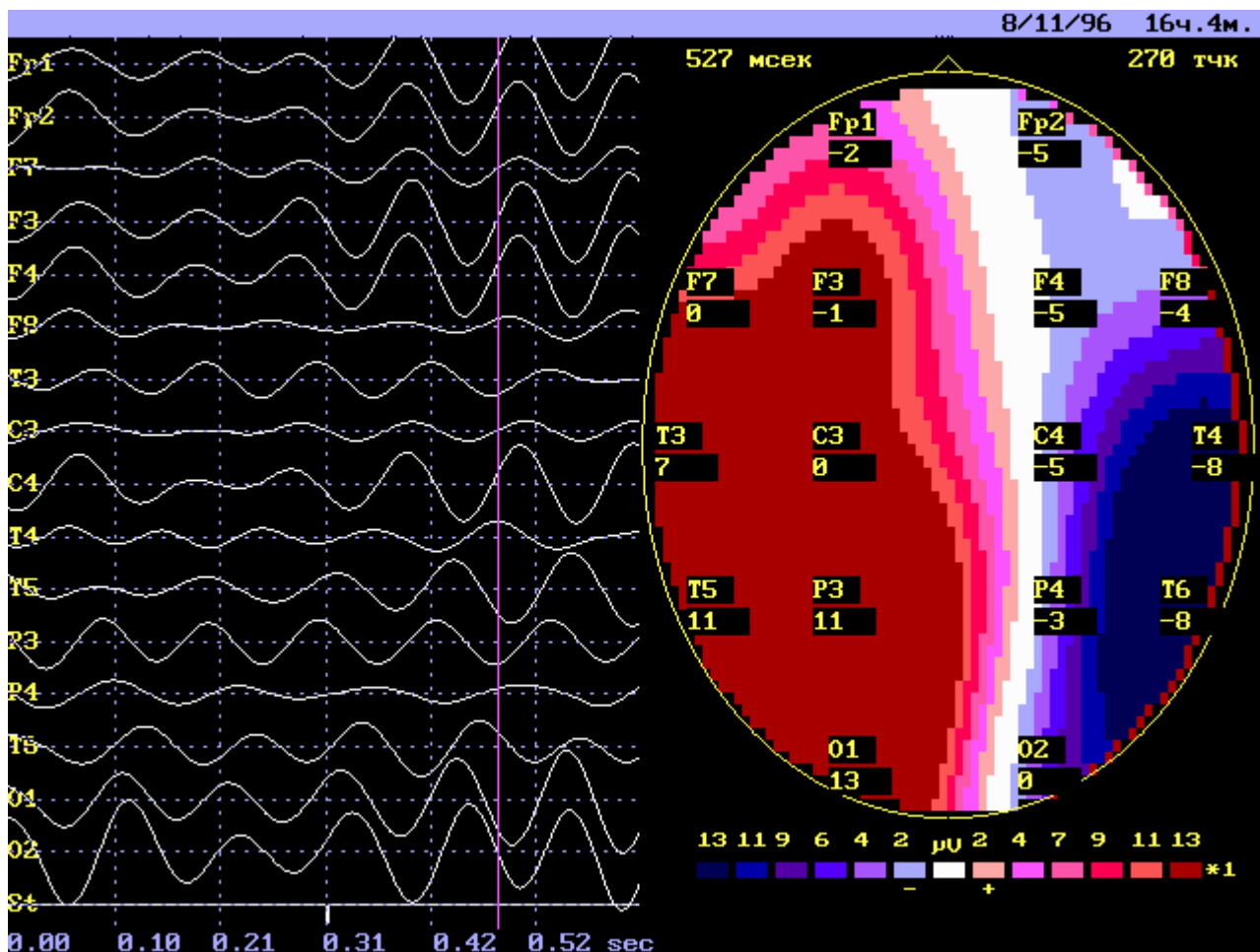


Рис 10. Визуальная оценка вида перелива. Видны два экстремума, красный - положительный и фиолетовый – отрицательный и белая изопотенциальная линия.

Обнаружили, что движение экстремумов поля - процесс неравномерный. Например, для продольных переливов наибольшее время затрачивалось на нахождение в затылочной и лобной областях. Затем происходил скачок – перемещение экстремума над центральными и теменной областями (рис.11). Для того, чтобы отследить этот процесс, частота временных срезов для картирования должна быть не менее 500 в секунду.

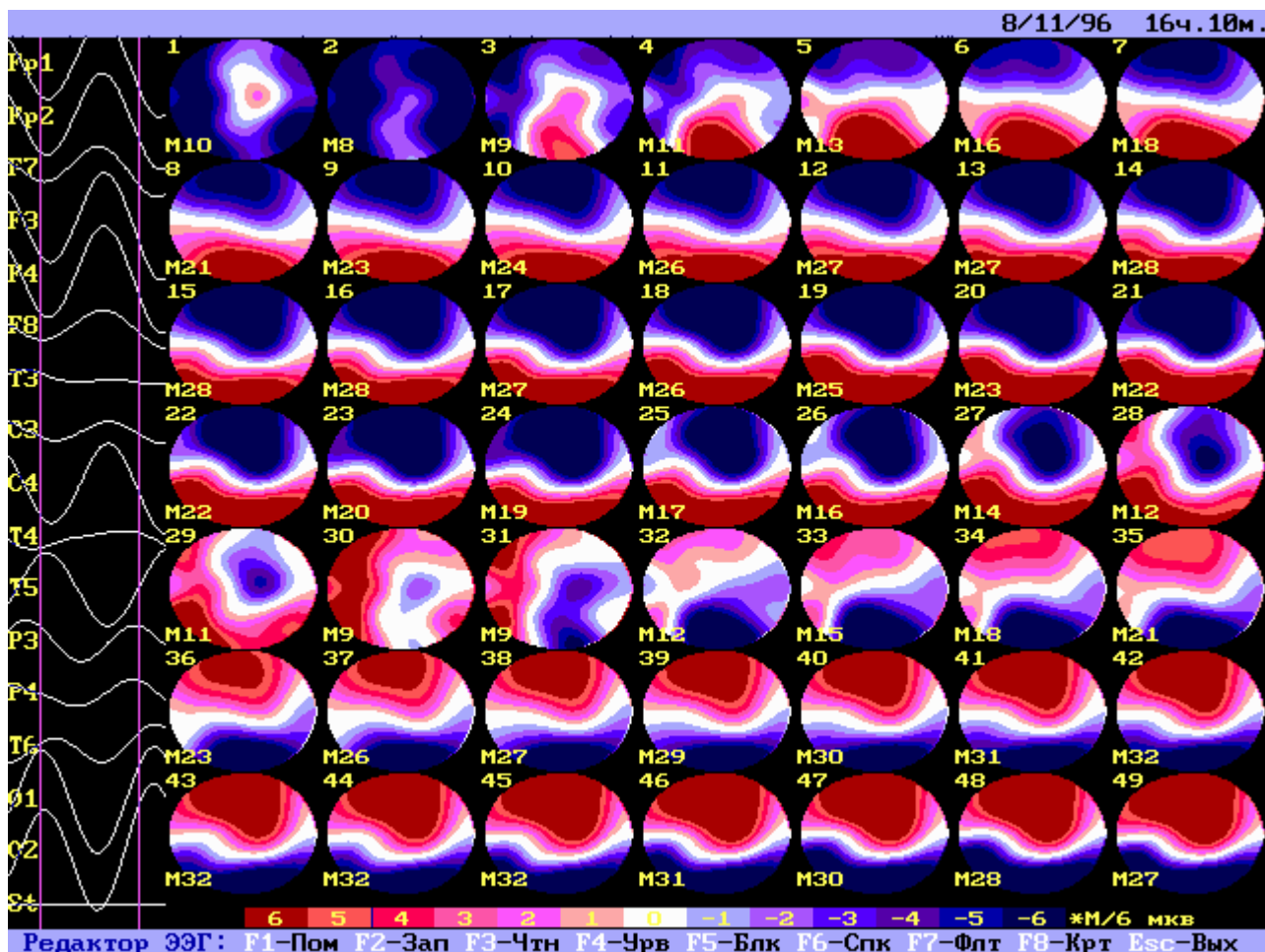


Рис 11. Неравномерное движение экстремумов при переливе. Из 49 последовательных карт по срезам каждые 2 мс только на трех картах (1,29,30) определяется фокусы над центральными областями.

#### 4.2 Экспериментальная классификация переливов.

В процессе обработки, принимая во внимание ранее предложенную классификацию (Свидерская,1985), выделили 11 видов динамики карт ДВ ЭЭГ или “переливов”:

- 1) движение фокусов альфа – ритма и изопотенциальной линии вверх по карте ( затылочно – лобные переливы – рис.12 );
- 2) движения вниз по карте ( лобно – затылочные переливы - рис. 13);
- 3) вращение изопотенциальной линии по часовой стрелке (вращающиеся по часовой стрелке переливы – рис.14);
- 4) вращение изопотенциальной линии против часовой стрелки (вращающиеся против часовой стрелки переливы – рис.15);

- 5) движение фокусов и изопотенциальной линии вправо по карте (поперечные переливы вправо – рис.16 );
- 6) движение фокусов и изопотенциальной линии влево по карте (поперечные переливы влево);
- 7) движение фокусов и изопотенциальной линии в правый верхний угол по карте (диагональные затылочно-лобные переливы вправо);
- 8) движение фокусов и изопотенциальной линии в левый верхний угол по карте (диагональные затылочно-лобные переливы влево);
- 9) движение фокусов и изопотенциальной линии в правый нижний угол по карте (диагональные лобно-затылочные переливы вправо);
- 10) движение фокусов и изопотенциальной линии в левый нижний угол по карте (диагональные затылочно-лобные переливы влево);
- 11) неясные структуры, не поддающиеся описанию.

Первый из описываемых видов переливов "затылок-лоб" или движение экстремумов поля вверх по карте распределения потенциалов встречается достаточно часто и сопровождается обычно распространенными фокусами (рис. 12). Нередко этот вид переливов переходит во вращение . Движение экстремумов поля в противоположном направлении от лба к затылку или вниз по карте встречается наиболее часто в состоянии покоя при максимальной амплитуде альфа-ритма (рис.13). Этот вид ДВ ЭЭГ наиболее устойчив и продолжителен, чаще всего сменяется на противоположный вид перелива. Вращающиеся переливы альфа-ритма встречаются реже продольных, но в предстимульном периоде достаточно часты. Вращение по часовой стрелке (рис. 14) может переходить во вращение против часовой стрелки (рис.15), в продольный или диагональный переливы.

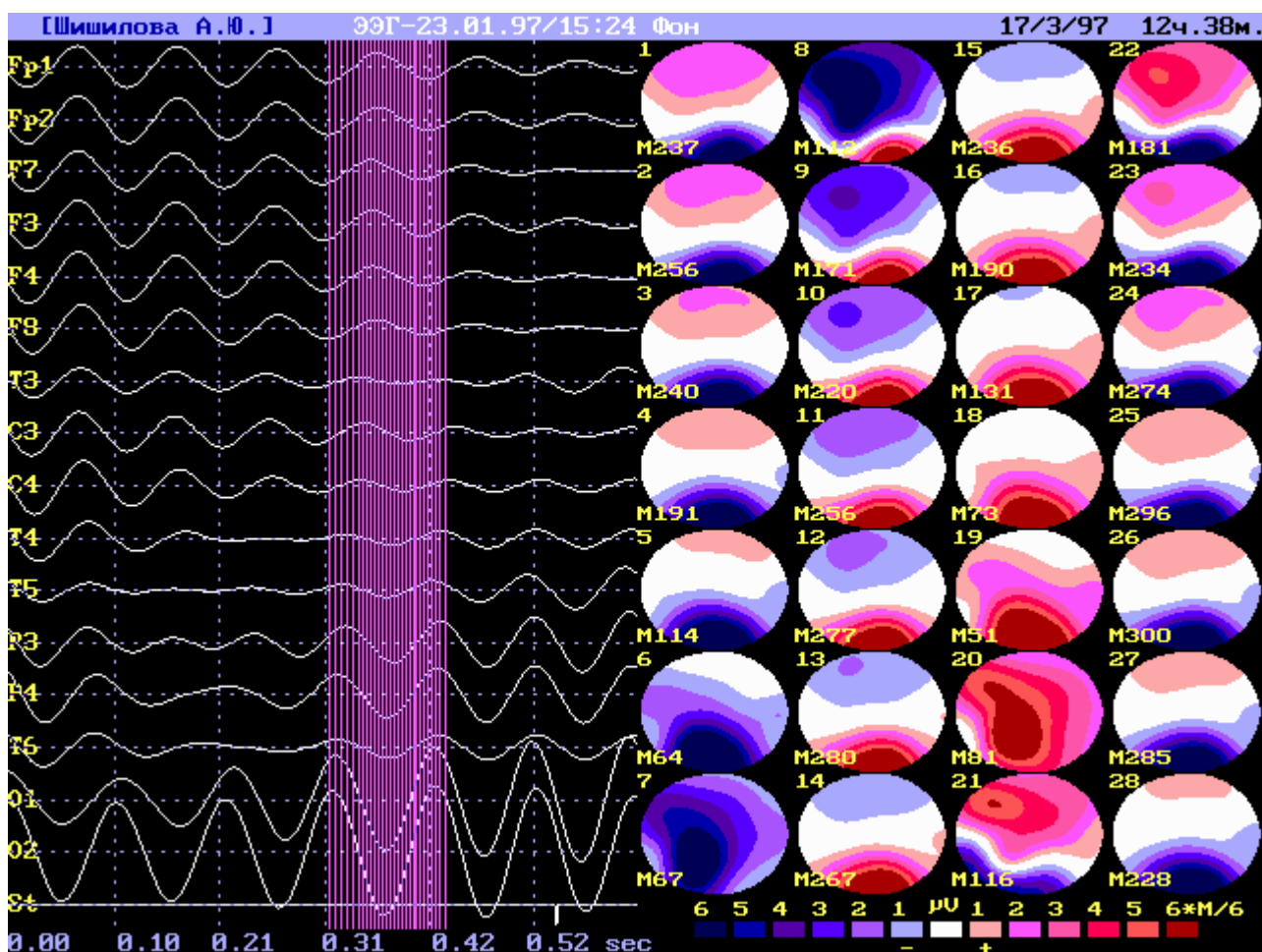


Рис 12. Затылочно – лобные переливы. В левой части рисунка фильтрованная ЭЭГ, картируемые срезы отмечены курсорами. В правой части 28 последовательных карт, номер карты в левом верхнем углу. В левом нижнем углу указана максимальное значение потенциала на карте (например карта N 21 M267- максимальное значение 116 мкв, амплитуда вычисляется по формуле  $N \text{ цвета} * \text{максимальное значение} / 6$ ). На рисунке видно, как отрицательный экстремум перемещается снизу – вверх от 1 до 18 карты, затем этот путь повторяет положительный экстремум от 8 до 28 карты.

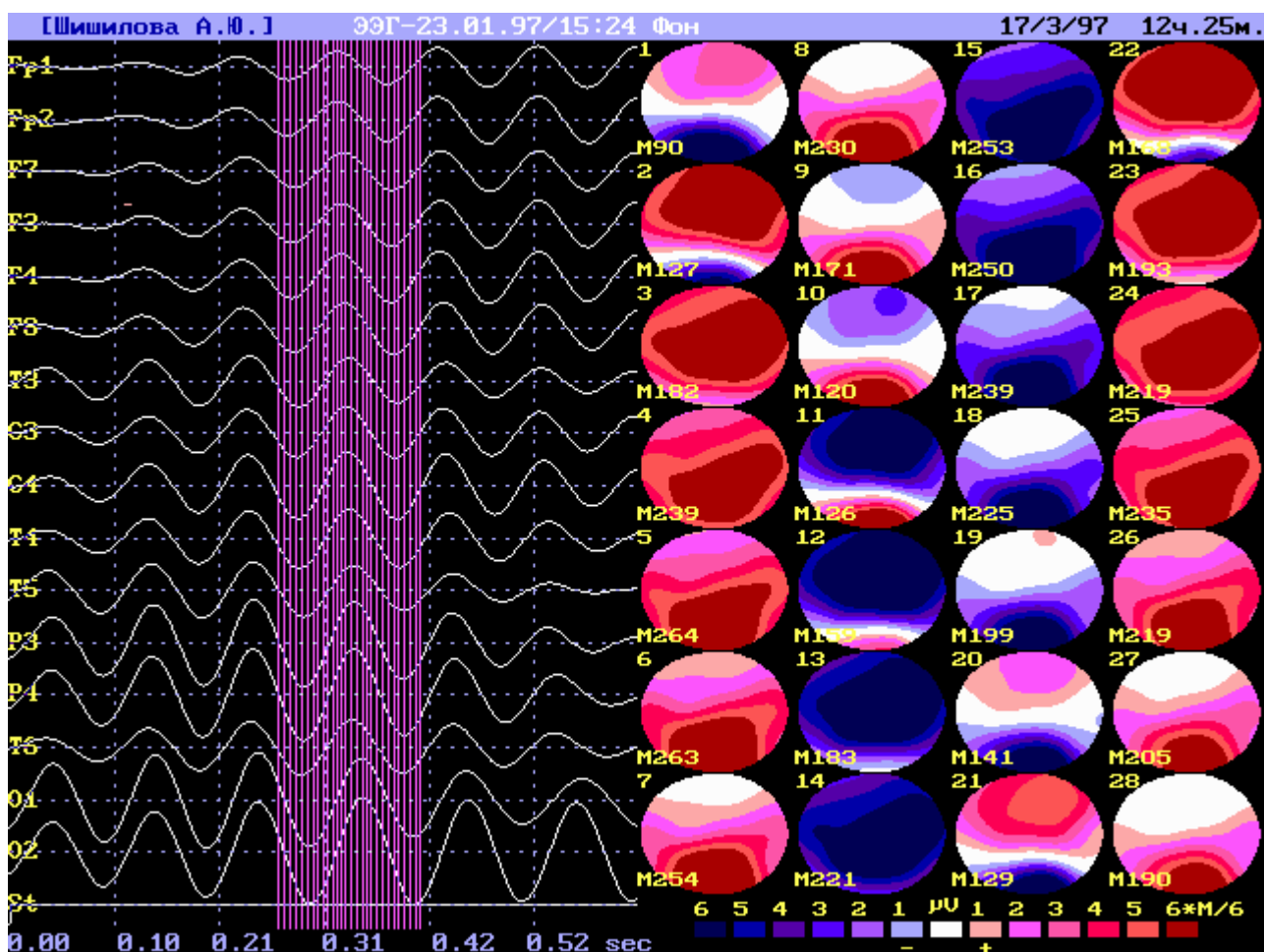


Рис. 13. Лобно – затылочные перемены. Положительный экстремум перемещается сверху – вниз с 1 по 13 карту, отрицательный экстремум повторяет тот же путь с 9 по 21 карту. Обозначения те же, что и на Рис. 12.

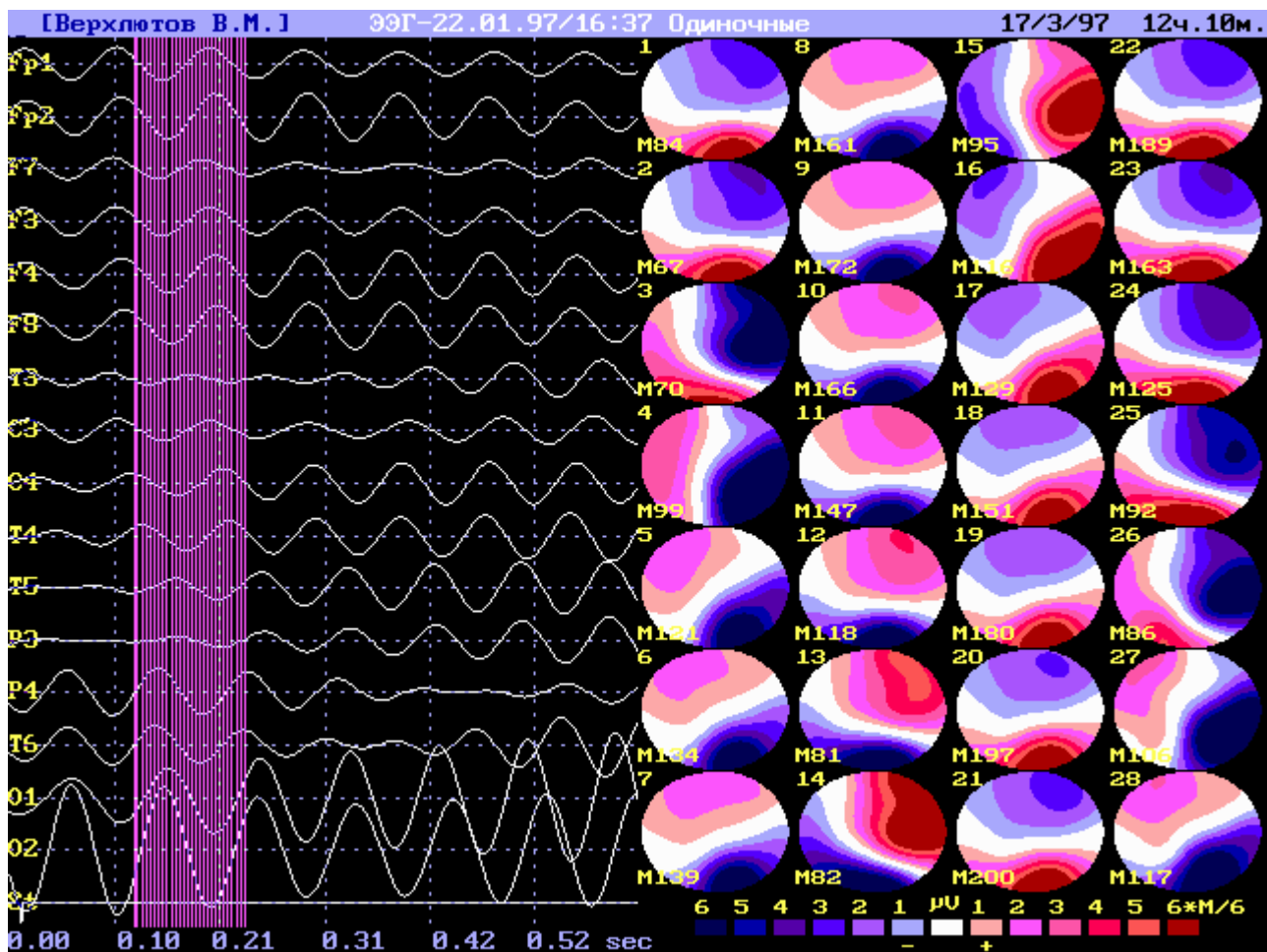


Рис. 14. Вращающиеся по часовой стрелке переливы. Обозначения те же, что и на рис 12.

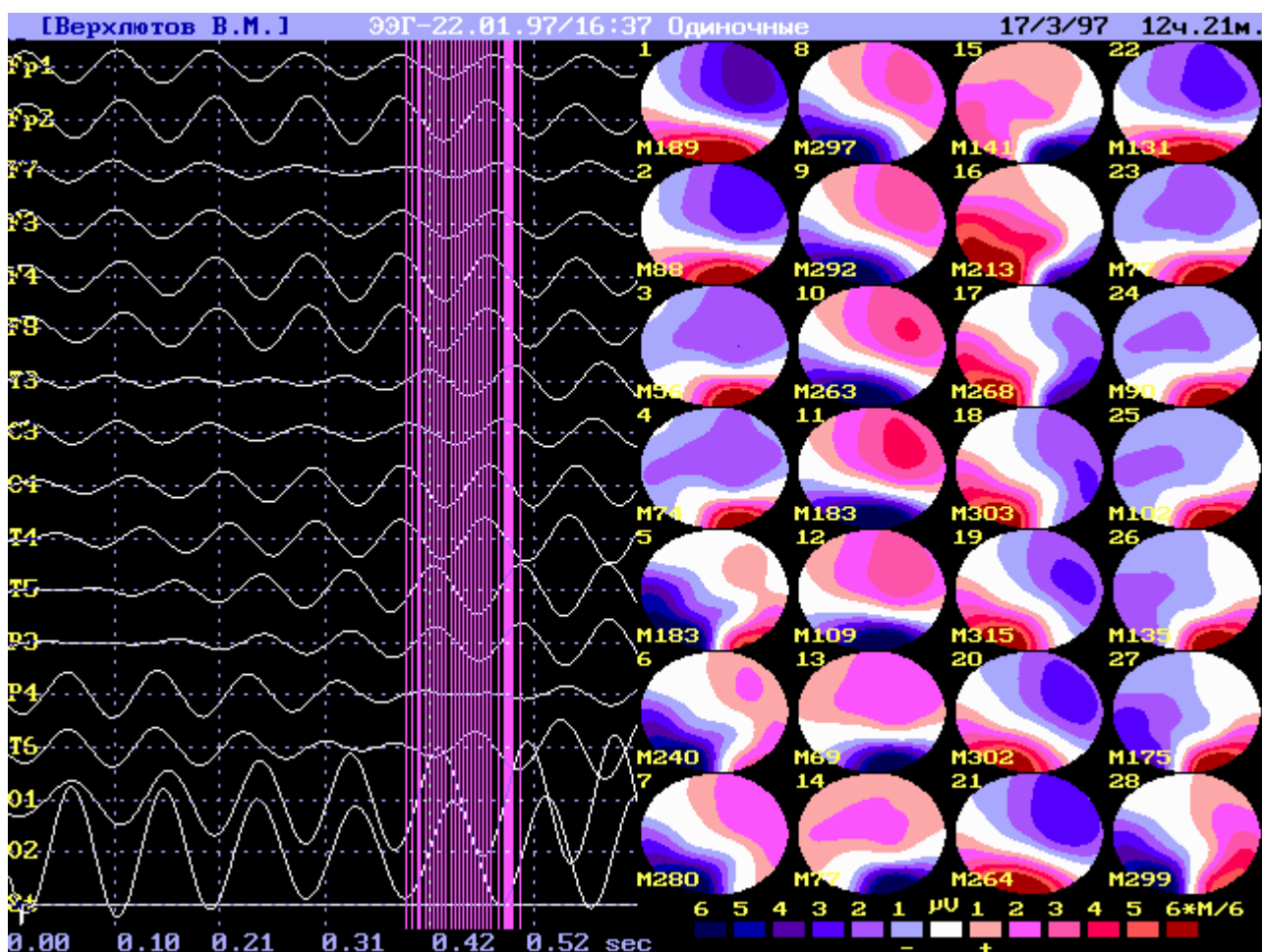


Рис. 15. Вращающиеся против часовой стрелки переливы. Обозначения те же что и на рис 12.

Вращающиеся переливы идентифицируются по вращению изопотенциальной линии, выделенной на рисунках белым цветом. Вращения по часовой стрелке и против часовой встречаются примерно с одинаковой частотой. Наиболее редко в состоянии покоя в предстимульный период встречаются поперечные ДВ ЭЭГ (рис. 16). В этом случае экстремум перемещается от правого или левого виска или теменной области через центр к противоположной стороне поверхности головы вправо или влево. Данный вид переливов крайне неустойчив, часто переходит во вращения или неясные неидентифицируемые карты.

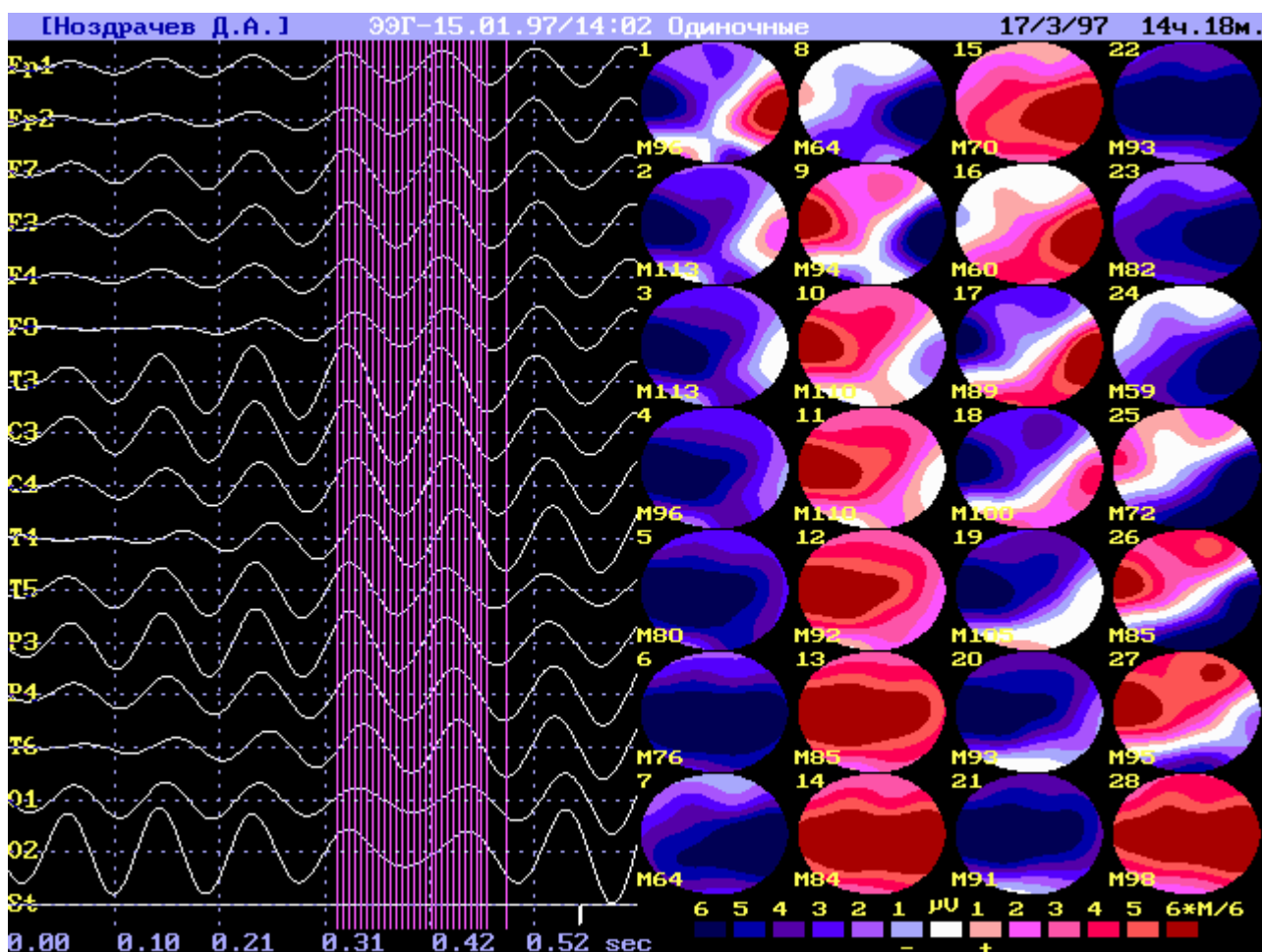


Рис 16. Поперечные переливы. Отрицательные и положительные фокусы перемещаются слева – направо. Обозначения те же, что и на рис.12.

Диагональные переливы, то есть перемещения в правый верхний угол, левый верхний, правый нижний и левый нижний угол по карте, встречаются крайне редко и часто являются случайной находкой.

#### 4.3 Оценка индивидуальной и общей динамики переливов в состоянии покоя и после одиночной вспышки света.

Классифицированные виды динамики карт ЭЭГ подсчитывали каждые 500 мс, то есть в каждом из четырех отрезков записи – одном предстимульном и трех постстимульных. Результаты подсчета суммировали по 25-50 предъявлениям стимула с вычислением процентного соотношения ко всему числу переливов за один из четырех отрезков времени в 500 мс и процентной



дисперсии, а затем сводили в таблицу для каждого испытуемого. Ниже приводятся табличные данные для 12 испытуемых, шести мужчин и шести женщин (Таб.1-12). Каждая таблица состоит из шести основных столбцов, выделенных более жирными линиями. В первом указаны виды переливов или ДВ ЭЭГ, соответствующие выше приведенной классификации: 1) вверх – перелив "затылок-лоб"; 2) вниз- перелив "лоб-затылок"; 3) по час. стр. – вращение по часовой стрелке; 4) прот.час.стр. – вращение против часовой стрелки; 5)вправо – поперечный перелив вправо; 6) влево – поперечный перелив влево; 7) пр.вер. – диагональный перелив из левой затылочно-височной к правой лобно-височной области; 8) лев. вер. – диагональный перелив из правой затылочно-височной к левой лобно-височной области; 9) пр.ниж - диагональный перелив из левой лобно-височной к правой затылочно-височной области; 10) лев.ниж - диагональный перелив из правой лобно-височной к левой затылочно-височной области; 11) неясно – неясные неидентифицируемые структуры. Второй – пятый столбцы содержат данные о числе различных видов переливов в четырех временных периодах по 500 мс – первый предстимульный и три постстимульных, разделенных на три дополнительных столбца. Первый из дополнительных столбцов содержит абсолютное значение числа того или иного вида переливов, а два других- их процентный состав и дисперсию в процентном выражении. К процентному отражению данных пришлось прибегнуть для того, чтобы более точно провести сравнительный анализ между различными временными периодами и разными испытуемыми, так как общее число переливов за фиксированный период времени могло колебаться в связи с изменением частоты альфа-ритма. Кроме этого для разных испытуемых число предъявлений стимула было разным.

Таб. 1. Испытуемый М-ев.

| Вид ДВ.   | 1t  | 1t%   | 1σ % | 2t  | 2t%   | 2σ % | 3t  | 3t%   | 3σ % | 4t  | 4t%   | 4σ % | Σ t | Σ t % |
|-----------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|
| Вверх     | 13  | 9,6   | 2,7  | 10  | 7,5   | 2,4  | 7   | 5,2   | 2,0  | 13  | 10,1  | 2,8  | 43  | 8,1   |
| Вниз      | 41  | 30,1  | 4,7  | 23  | 17,2  | 3,6  | 30  | 22,4  | 4,1  | 24  | 18,6  | 3,8  | 118 | 22,1  |
| По час.   | 16  | 11,8  | 3,0  | 22  | 16,4  | 3,5  | 21  | 15,7  | 3,4  | 28  | 21,7  | 4,1  | 87  | 16,3  |
| Прот. час | 48  | 35,3  | 5,1  | 22  | 16,4  | 3,5  | 22  | 16,4  | 3,5  | 21  | 16,3  | 3,6  | 113 | 21,2  |
| Вправо    | 7   | 5,1   | 2,0  | 32  | 23,9  | 4,2  | 14  | 10,4  | 2,8  | 17  | 13,2  | 3,2  | 70  | 13,1  |
| Влево     | 2   | 1,5   | 1,0  | 17  | 12,7  | 3,1  | 22  | 16,4  | 3,5  | 14  | 10,9  | 2,9  | 55  | 10,3  |
| Пр.вер.   | 2   | 1,5   | 1,0  | 1   | 0,7   | 0,7  | 4   | 3,0   | 1,5  | 1   | 0,8   | 0,8  | 8   | 1,5   |
| Лев.вер.  | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,7   | 0,7  | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,2   |
| Пр.нижн.  | 6   | 4,4   | 1,8  | 5   | 3,7   | 1,7  | 0   | 0,0   | 0,0  | 6   | 4,7   | 1,9  | 17  | 3,2   |
| Лев.ниж.  | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,7   | 0,7  | 3   | 2,2   | 1,3  | 1   | 0,8   | 0,8  | 5   | 0,9   |
| Неясно    | 1   | 0,7   | 0,7  | 1   | 0,7   | 0,7  | 10  | 7,5   | 2,4  | 4   | 3,1   | 1,6  | 16  | 3,0   |
| Сумма.    | 136 | 100,0 |      | 134 | 100,0 |      | 134 | 100,0 |      | 129 | 100,0 |      | 533 | 100,0 |

Условные обозначения: **1t** – суммарное число переливов в предстимульный отрезок времени от –500 до 0 мс. **2t** – суммарное число переливов в постстимульный отрезок времени от 0 до 500 мс. **3t** – суммарное число переливов в постстимульный отрезок времени от 500 до 1000 мс. **4t** – суммарное число переливов в постстимульный отрезок времени от 1000 до 1500 мс. ? □ - суммарное число переливов за все 4 отрезка времени от –500 до 1500 мс. **1t%, 2t%, 3t%, 4t%, □ %** – то же, что и **1t, 2t, 3t, 4t**, но в процентном отношении к общему числу переливов за соответствующий период, ? □ % – дисперсия в процентах.

Дополнительные столбцы шестого основного содержат суммарные данные по всем четырем временным отрезкам в абсолютном и процентном выражении. В последней строке таблицы приводится сумма всех видов переливов за соответствующий временной период и их общая сумма.

Таб. 2. Испытуемый К-ов. Условные обозначения см. таб.1.

| Вид ДВ.    | 1t  | 1t%   | 1σ % | 2t  | 2t%   | 2σ % | 3t  | 3t%   | 3σ % | 4t  | 4t%   | 4σ % | Σ t | Σ t % |
|------------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|
| Вверх      | 31  | 23,7  | 5,3  | 15  | 12,6  | 4,8  | 9   | 7,2   | 1,7  | 10  | 7,4   | 2,2  | 65  | 12,7  |
| Вниз       | 55  | 42,0  | 5,3  | 40  | 33,6  | 5,0  | 44  | 35,2  | 5,7  | 57  | 41,9  | 5,7  | 196 | 38,4  |
| По час.    | 6   | 4,6   | 2,3  | 4   | 3,4   | 2,4  | 6   | 4,8   | 2,8  | 2   | 1,5   | 1,5  | 18  | 3,5   |
| Прот. час. | 10  | 7,6   | 2,4  | 6   | 5,0   | 1,9  | 11  | 8,8   | 2,8  | 17  | 12,5  | 3,1  | 44  | 8,6   |
| Вправо     | 5   | 3,8   | 2,7  | 30  | 25,2  | 4,9  | 24  | 19,2  | 4,1  | 31  | 22,8  | 4,2  | 90  | 17,6  |
| Влево      | 11  | 8,4   | 2,2  | 11  | 9,2   | 1,8  | 22  | 17,6  | 3,7  | 14  | 10,3  | 2,8  | 58  | 11,4  |
| Пр.вер.    | 1   | 0,8   | 0,7  | 1   | 0,8   | 0,4  | 1   | 0,8   | 0,5  | 1   | 0,7   | 0,6  | 4   | 0,8   |
| Лев.вер.   | 4   | 3,1   | 1,2  | 1   | 0,8   | 0,4  | 5   | 4,0   | 1,8  | 0   | 0,0   | 0,0  | 10  | 2,0   |
| Пр.нижн.   | 6   | 4,6   | 2,1  | 4   | 3,4   | 1,9  | 1   | 0,8   | 0,5  | 1   | 0,7   | 0,6  | 12  | 2,3   |
| Лев.ниж.   | 2   | 1,5   | 1,3  | 5   | 4,2   | 2,1  | 2   | 1,6   | 0,9  | 1   | 0,7   | 0,6  | 10  | 2,0   |
| Неясно     | 0   | 0,0   | 0,0  | 2   | 1,7   | 0,8  | 0   | 0,0   | 0,0  | 2   | 1,5   | 1,3  | 4   | 0,8   |
| Сумма.     | 131 | 100,0 |      | 119 | 100,0 |      | 125 | 100,0 |      | 136 | 100,0 |      | 511 | 100,0 |

Таб. 3. Испытуемый Т-ов. Условные обозначения см.таб.1.

| Вид ДВ.   | 1t  | 1t%   | 1σ % | 2t  | 2t%   | 2σ % | 3t  | 3t%   | 3σ % | 4t  | 4t%   | 4σ % | Σ t | Σ t % |
|-----------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|
| Вверх     | 20  | 15,9  | 3,6  | 7   | 5,6   | 2,1  | 18  | 14,4  | 3,4  | 11  | 8,8   | 2,7  | 56  | 11,2  |
| Вниз      | 63  | 50,0  | 6,3  | 46  | 37,1  | 5,5  | 38  | 30,4  | 5,0  | 54  | 43,2  | 5,9  | 201 | 40,2  |
| По час.   | 4   | 3,2   | 1,6  | 2   | 1,6   | 1,1  | 3   | 2,4   | 1,4  | 1   | 0,8   | 0,8  | 10  | 2,0   |
| Прот.час. | 10  | 7,9   | 2,5  | 7   | 5,6   | 2,1  | 10  | 8,0   | 2,5  | 16  | 12,8  | 3,2  | 43  | 8,6   |
| Вправо    | 2   | 1,6   | 1,1  | 27  | 21,8  | 4,2  | 22  | 17,6  | 3,8  | 29  | 23,2  | 4,3  | 80  | 16,0  |
| Влево     | 15  | 11,9  | 3,1  | 28  | 22,6  | 4,3  | 23  | 18,4  | 3,9  | 14  | 11,2  | 3,0  | 80  | 16,0  |
| Пр.вер.   | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   |
| Лев.вер.  | 7   | 5,6   | 2,1  | 0   | 0,0   | 0,0  | 5   | 4,0   | 1,8  | 0   | 0,0   | 0,0  | 12  | 2,4   |
| Пр.нижн.  | 5   | 4,0   | 1,8  | 3   | 2,4   | 1,4  | 3   | 2,4   | 1,4  | 0   | 0,0   | 0,0  | 11  | 2,2   |
| Лев.ниж.  | 0   | 0,0   | 0,0  | 4   | 3,2   | 1,6  | 3   | 2,4   | 1,4  | 0   | 0,0   | 0,0  | 7   | 1,4   |
| Неясно    | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   |
| Сумма.    | 126 | 100,0 |      | 124 | 100,0 |      | 125 | 100,0 |      | 125 | 100,0 |      | 500 | 100,0 |

Таб. 4. Испытуемый И-ев. Условные обозначения см.таб.1.

| Вид ДВ.   | 1t  | 1t%   | 1σ % | 2t  | 2t%   | 2σ % | 3t  | 3t%   | 3σ % | 4t  | 4t%   | 4σ % | Σ t | Σ t % |
|-----------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|
| Вверх     | 23  | 13,7  | 2,9  | 39  | 23,5  | 3,6  | 25  | 14,4  | 3,1  | 30  | 17,9  | 4,0  | 117 | 17,3  |
| Вниз      | 56  | 33,3  | 4,3  | 41  | 24,7  | 4,0  | 39  | 22,4  | 3,6  | 28  | 16,7  | 2,8  | 164 | 24,3  |
| По час.   | 17  | 10,1  | 2,5  | 17  | 10,2  | 2,7  | 9   | 5,2   | 1,6  | 15  | 8,9   | 2,5  | 58  | 8,6   |
| Прот.час. | 21  | 12,5  | 3,0  | 1   | 0,6   | 0,4  | 21  | 12,1  | 2,8  | 12  | 7,1   | 2,2  | 55  | 8,1   |
| Вправо    | 16  | 9,5   | 2,2  | 26  | 15,7  | 3,2  | 6   | 3,4   | 1,3  | 39  | 23,2  | 4,0  | 87  | 12,9  |
| Влево     | 20  | 11,9  | 3,0  | 30  | 18,1  | 3,6  | 62  | 35,6  | 4,5  | 33  | 19,6  | 3,3  | 145 | 21,4  |
| Пр.вер.   | 1   | 0,6   | 0,6  | 3   | 1,8   | 0,8  | 3   | 1,7   | 1,8  | 2   | 1,2   | 0,7  | 9   | 1,3   |
| Лев.вер.  | 2   | 1,2   | 1,1  | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,6   | 0,6  | 3   | 1,8   | 0,9  | 6   | 0,9   |
| Пр.нижн.  | 11  | 6,5   | 2,1  | 5   | 3,0   | 1,7  | 1   | 0,6   | 0,6  | 4   | 2,4   | 1,2  | 21  | 3,1   |
| Лев.ниж.  | 0   | 0,0   | 0,0  | 4   | 2,4   | 1,0  | 3   | 1,7   | 1,7  | 1   | 0,6   | 0,4  | 8   | 1,2   |
| Неясно    | 1   | 0,6   | 0,6  | 0   | 0,0   | 0,0  | 4   | 2,3   | 1,6  | 1   | 0,6   | 0,4  | 6   | 0,9   |
| Сумма.    | 168 | 100,0 |      | 166 | 100,0 |      | 174 | 100,0 |      | 168 | 100,0 |      | 676 | 100,0 |

Таб. 5. Испытуемый Н-ев. Условные обозначения см.таб.1.

| Вид ДВ.   | 1t  | 1t%   | 1σ % | 2t  | 2t%   | 2σ % | 3t  | 3t%   | 3σ % | 4t  | 4t%   | 4σ % | Σ t | Σ t % |
|-----------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|
| Вверх     | 22  | 13,3  | 2,9  | 42  | 25,8  | 4,0  | 21  | 12,9  | 2,8  | 20  | 12,1  | 2,7  | 105 | 16,0  |
| Вниз      | 61  | 36,4  | 4,7  | 39  | 23,9  | 3,8  | 40  | 24,5  | 3,9  | 36  | 21,8  | 3,6  | 175 | 26,7  |
| По час.   | 16  | 9,7   | 2,4  | 15  | 9,2   | 2,4  | 11  | 6,7   | 2,0  | 13  | 7,9   | 2,2  | 55  | 8,4   |
| Прот.час. | 18  | 10,9  | 2,6  | 2   | 1,2   | 0,9  | 19  | 11,7  | 2,7  | 11  | 6,7   | 2,0  | 50  | 7,6   |
| Вправо    | 19  | 11,5  | 2,7  | 24  | 14,7  | 3,0  | 7   | 4,3   | 1,6  | 34  | 20,6  | 3,5  | 84  | 12,8  |
| Влево     | 16  | 9,7   | 2,4  | 25  | 15,3  | 3,1  | 62  | 38,0  | 4,8  | 36  | 21,8  | 3,6  | 139 | 21,2  |
| Пр.вер.   | 0   | 0,0   | 0,0  | 5   | 3,1   | 1,4  | 0   | 0,0   | 0,0  | 3   | 1,8   | 1,1  | 8   | 1,2   |
| Лев.вер.  | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,6   | 0,6  | 0   | 0,0   | 0,0  | 4   | 2,4   | 1,2  | 5   | 0,8   |
| Пр.нижн.  | 10  | 6,1   | 1,9  | 3   | 1,8   | 1,1  | 0   | 0,0   | 0,0  | 4   | 2,4   | 1,2  | 17  | 2,6   |
| Лев.ниж.  | 4   | 2,4   | 1,2  | 6   | 3,7   | 1,5  | 1   | 0,6   | 0,6  | 2   | 1,2   | 0,9  | 13  | 2,0   |
| Неясно    | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,6   | 0,6  | 2   | 1,2   | 0,9  | 2   | 1,2   | 0,9  | 5   | 0,8   |
| Сумма.    | 166 | 100,0 |      | 163 | 100,0 |      | 163 | 100,0 |      | 165 | 100,0 |      | 656 | 100,0 |

Таб. 6. Испытуемый С-ин. Условные обозначения см.таб.1.

| Вид ДВ.   | 1t  | 1t%   | 1σ % | 2t  | 2t%   | 2σ % | 3t  | 3t%   | 3σ % | 4t  | 4t%   | 4σ % | Σ t | Σ t % |
|-----------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|
| Вверх     | 1   | 0,8   | 0,2  | 5   | 3,7   | 1,2  | 12  | 9,8   | 3,7  | 5   | 4,3   | 1,2  | 23  | 4,6   |
| Вниз      | 53  | 42,1  | 6,6  | 27  | 19,9  | 4,2  | 24  | 19,7  | 3,6  | 31  | 26,5  | 5,4  | 135 | 26,9  |
| По час.   | 13  | 10,3  | 2,6  | 18  | 13,2  | 2,8  | 20  | 16,4  | 3,6  | 25  | 21,4  | 4,1  | 76  | 15,2  |
| Прот.час. | 45  | 35,7  | 5,2  | 24  | 17,6  | 3,8  | 19  | 15,6  | 3,3  | 18  | 15,4  | 3,4  | 106 | 21,2  |
| Вправо    | 6   | 4,8   | 1,8  | 27  | 19,9  | 3,5  | 13  | 10,7  | 2,9  | 10  | 8,5   | 2,1  | 56  | 11,2  |
| Влево     | 1   | 0,8   | 0,6  | 29  | 21,3  | 5,2  | 23  | 18,9  | 4,0  | 17  | 14,5  | 3,9  | 70  | 14,0  |
| Пр.вер.   | 0   | 0,0   | 0,0  | 2   | 1,5   | 1,4  | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,9   | 0,9  | 3   | 0,6   |
| Лев.вер.  | 1   | 0,8   | 0,6  | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,9   | 0,8  | 2   | 0,4   |
| Пр.нижн.  | 4   | 3,2   | 1,3  | 2   | 1,5   | 0,7  | 1   | 0,8   | 0,7  | 5   | 4,3   | 1,8  | 12  | 2,4   |
| Лев.нижн. | 2   | 1,6   | 0,9  | 2   | 1,5   | 1,5  | 2   | 1,6   | 0,9  | 1   | 0,9   | 0,9  | 7   | 1,4   |
| Неясно    | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   | 0,0  | 8   | 6,6   | 2,1  | 3   | 2,6   | 1,3  | 11  | 2,2   |
| Сумма.    | 126 | 100,0 |      | 136 | 100,0 |      | 122 | 100,0 |      | 117 | 100,0 |      | 501 | 100,0 |

Таб. 7. Испытуемая И-ва. Условные обозначения см.таб.1.

| Вид ДВ.   | 1t  | 1t%   | 1σ % | 2t  | 2t%   | 2σ % | 3t  | 3t%   | 3σ % | 4t  | 4t%   | 4σ % | Σ t | Σ t % |
|-----------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|
| Вверх     | 31  | 13,5  | 2,4  | 29  | 12,6  | 2,3  | 31  | 13,5  | 2,4  | 30  | 13,0  | 2,4  | 121 | 13,1  |
| Вниз      | 95  | 41,3  | 4,2  | 61  | 26,5  | 3,4  | 48  | 20,9  | 3,0  | 81  | 35,1  | 3,9  | 285 | 30,9  |
| По час.   | 34  | 14,8  | 2,5  | 23  | 10,0  | 2,1  | 52  | 22,6  | 3,1  | 48  | 20,8  | 3,0  | 157 | 17,0  |
| Прот.час. | 22  | 9,6   | 2,0  | 25  | 10,9  | 2,2  | 29  | 12,6  | 2,3  | 18  | 7,8   | 1,8  | 94  | 10,2  |
| Вправо    | 13  | 5,7   | 1,6  | 42  | 18,3  | 2,8  | 12  | 5,2   | 1,5  | 19  | 8,2   | 1,9  | 86  | 9,3   |
| Влево     | 8   | 3,5   | 1,2  | 33  | 14,3  | 2,5  | 28  | 12,2  | 2,3  | 10  | 4,3   | 1,4  | 79  | 8,6   |
| Пр.вер.   | 11  | 4,8   | 1,4  | 8   | 3,5   | 1,2  | 10  | 4,3   | 1,4  | 5   | 2,2   | 1,0  | 34  | 3,7   |
| Лев.вер.  | 4   | 1,7   | 0,9  | 2   | 0,9   | 0,6  | 2   | 0,9   | 0,6  | 4   | 1,7   | 0,9  | 12  | 1,3   |
| Пр.нижн.  | 2   | 0,9   | 0,6  | 6   | 2,6   | 1,1  | 7   | 3,0   | 1,2  | 3   | 1,3   | 0,8  | 18  | 2,0   |
| Лев.нижн. | 10  | 4,3   | 1,4  | 1   | 0,4   | 0,4  | 11  | 4,8   | 1,4  | 13  | 5,6   | 1,6  | 35  | 3,8   |
| Неясно    | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   |
| Сумма.    | 230 | 100,0 |      | 230 | 100,0 |      | 230 | 100,0 |      | 231 | 100,0 |      | 921 | 100,0 |

Таб. 8. Испытуемая П-ва. Условные обозначения см.таб.1.

| Вид ДВ.   | 1t  | 1t%   | 1σ % | 2t  | 2t%   | 2σ % | 3t  | 3t%   | 3σ % | 4t  | 4t%   | 4σ % | Σ t | Σ t % |
|-----------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|
| Вверх     | 39  | 26,2  | 5,9  | 22  | 16,2  | 6,1  | 17  | 12,9  | 3,0  | 21  | 15,8  | 4,8  | 99  | 18,0  |
| Вниз      | 36  | 24,2  | 3,1  | 37  | 27,2  | 4,0  | 20  | 15,2  | 2,5  | 33  | 24,8  | 3,4  | 126 | 22,9  |
| По час.   | 13  | 8,7   | 4,4  | 7   | 5,1   | 3,7  | 11  | 8,3   | 4,8  | 20  | 15,0  | 15,1 | 51  | 9,3   |
| Прот.час. | 20  | 13,4  | 4,3  | 9   | 6,6   | 2,5  | 8   | 6,1   | 1,9  | 15  | 11,3  | 2,8  | 52  | 9,5   |
| Вправо    | 6   | 4,0   | 2,9  | 28  | 20,6  | 4,0  | 36  | 27,3  | 5,8  | 17  | 12,8  | 2,4  | 87  | 15,8  |
| Влево     | 13  | 8,7   | 2,3  | 21  | 15,4  | 2,9  | 30  | 22,7  | 4,8  | 15  | 11,3  | 3,0  | 79  | 14,4  |
| Пр.вер.   | 11  | 7,4   | 2,1  | 4   | 2,9   | 1,6  | 2   | 1,5   | 1,4  | 1   | 0,8   | 0,7  | 18  | 3,3   |
| Лев.вер.  | 4   | 2,7   | 1,0  | 4   | 2,9   | 1,5  | 3   | 2,3   | 1,0  | 4   | 3,0   | 2,8  | 15  | 2,7   |
| Пр.нижн.  | 1   | 0,7   | 0,3  | 3   | 2,2   | 1,3  | 3   | 2,3   | 1,3  | 4   | 3,0   | 2,9  | 11  | 2,0   |
| Лев.нижн. | 5   | 3,4   | 2,9  | 1   | 0,7   | 0,4  | 1   | 0,8   | 0,4  | 0   | 0,0   | 0,0  | 7   | 1,3   |
| Неясно    | 1   | 0,7   | 0,3  | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,8   | 0,7  | 3   | 2,3   | 2,2  | 5   | 0,9   |
| Сумма.    | 149 | 100,0 |      | 136 | 100,0 |      | 132 | 100,0 |      | 133 | 100,0 |      | 550 | 100,0 |

Таб. 9. Испытуемая К-ва. Условные обозначения см.таб.1.

| Вид ДВ.   | 1t  | 1t%   | 1σ % | 2t  | 2t%   | 2σ % | 3t  | 3t%   | 3σ % | 4t  | 4t%   | 4σ % | Σ t | Σ t % |
|-----------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|
| Вверх     | 9   | 7,6   | 2,5  | 14  | 11,9  | 3,2  | 6   | 5,1   | 2,1  | 11  | 9,2   | 2,8  | 40  | 8,4   |
| Вниз      | 50  | 42,0  | 6,0  | 20  | 16,9  | 3,8  | 16  | 13,6  | 3,4  | 37  | 31,1  | 5,1  | 123 | 25,9  |
| По час.   | 9   | 7,6   | 2,5  | 10  | 8,5   | 2,7  | 23  | 19,5  | 4,1  | 12  | 10,1  | 2,9  | 54  | 11,4  |
| Прот.час. | 20  | 16,8  | 3,8  | 13  | 11,0  | 3,1  | 6   | 5,1   | 2,1  | 15  | 12,6  | 3,3  | 54  | 11,4  |
| Вправо    | 4   | 3,4   | 1,7  | 28  | 23,7  | 4,5  | 35  | 29,7  | 5,0  | 19  | 16,0  | 3,7  | 86  | 18,1  |
| Влево     | 7   | 5,9   | 2,2  | 20  | 16,9  | 3,8  | 25  | 21,2  | 4,3  | 10  | 8,4   | 2,7  | 62  | 13,1  |
| Пр.вер.   | 4   | 3,4   | 1,7  | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,8   | 0,9  | 3   | 2,5   | 1,5  | 8   | 1,7   |
| Лев.вер.  | 2   | 1,7   | 1,2  | 3   | 2,5   | 1,5  | 3   | 2,5   | 1,5  | 3   | 2,5   | 1,5  | 11  | 2,3   |
| Пр.нижн.  | 7   | 5,9   | 2,2  | 9   | 7,6   | 2,6  | 1   | 0,8   | 0,9  | 3   | 2,5   | 1,5  | 20  | 4,2   |
| Лев.нижн. | 6   | 5,0   | 2,1  | 1   | 0,8   | 0,9  | 1   | 0,8   | 0,9  | 2   | 1,7   | 1,2  | 10  | 2,1   |
| Неясно    | 1   | 0,8   | 0,8  | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,8   | 0,9  | 4   | 3,4   | 1,7  | 6   | 1,3   |
| Сумма.    | 119 | 100,0 |      | 118 | 100,0 |      | 118 | 100,0 |      | 119 | 100,0 |      | 474 | 100,0 |

Таб. 10. Испытуемая Н-на. Условные обозначения см.таб.1.

| Вид ДВ.   | 1t  | 1t%   | 1σ % | 2t  | 2t%   | 2σ % | 3t  | 3t%   | 3σ % | 4t  | 4t%   | 4σ % | Σ t | Σ t % |
|-----------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|
| Вверх     | 16  | 13,2  | 2,1  | 14  | 11,5  | 2,6  | 7   | 5,9   | 1,6  | 12  | 9,9   | 2,5  | 49  | 10,1  |
| Вниз      | 48  | 39,7  | 7,2  | 23  | 18,9  | 3,1  | 12  | 10,1  | 2,3  | 35  | 28,9  | 4,8  | 118 | 24,4  |
| По час.   | 12  | 9,9   | 3,3  | 14  | 11,5  | 4,4  | 24  | 20,2  | 6,4  | 13  | 10,7  | 2,8  | 63  | 13,0  |
| Прот.час. | 18  | 14,9  | 2,9  | 8   | 6,6   | 2,5  | 7   | 5,9   | 2,4  | 18  | 14,9  | 3,5  | 51  | 10,6  |
| Вправо    | 4   | 3,3   | 1,7  | 27  | 22,1  | 4,7  | 37  | 31,1  | 5,1  | 18  | 14,9  | 3,6  | 86  | 17,8  |
| Влево     | 9   | 7,4   | 2,3  | 22  | 18,0  | 3,6  | 27  | 22,7  | 4,2  | 10  | 8,3   | 2,3  | 68  | 14,1  |
| Пр.вер.   | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,8   | 0,8  | 1   | 0,8   | 0,8  | 4   | 3,3   | 1,8  | 6   | 1,2   |
| Лев.вер.  | 1   | 0,8   | 0,6  | 2   | 1,6   | 1,2  | 1   | 0,8   | 0,6  | 6   | 5,0   | 2,5  | 10  | 2,1   |
| Пр.нижн.  | 5   | 4,1   | 3,5  | 8   | 6,6   | 6,6  | 1   | 0,8   | 0,5  | 1   | 0,8   | 0,6  | 15  | 3,1   |
| Лев.нижн. | 7   | 5,8   | 5,8  | 1   | 0,8   | 0,8  | 2   | 1,7   | 1,1  | 2   | 1,7   | 1,2  | 12  | 2,5   |
| Неясно    | 1   | 0,8   | 0,6  | 2   | 1,6   | 1,2  | 0   | 0,0   | 0,0  | 2   | 1,7   | 1,2  | 5   | 1,0   |
| Сумма.    | 121 | 100,0 |      | 122 | 100,0 |      | 119 | 100,0 |      | 121 | 100,0 |      | 483 | 100,0 |

Таб. 11. Испытуемая Т-ва. Условные обозначения см.таб.1.

| Вид ДВ.   | 1t  | 1t%   | 1σ % | 2t  | 2t%   | 2σ % | 3t  | 3t%   | 3σ % | 4t  | 4t%   | 4σ % | Σ t | Σ t % |
|-----------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|
| Вверх     | 39  | 31,2  | 5,0  | 19  | 15,3  | 3,5  | 14  | 11,4  | 3,1  | 16  | 12,8  | 3,2  | 88  | 17,7  |
| Вниз      | 31  | 24,8  | 4,5  | 38  | 30,6  | 5,0  | 19  | 15,4  | 3,6  | 36  | 28,8  | 4,8  | 124 | 24,9  |
| По час.   | 9   | 7,2   | 2,4  | 7   | 5,6   | 2,1  | 10  | 8,1   | 2,6  | 15  | 12,0  | 3,1  | 41  | 8,2   |
| Прот.час. | 26  | 20,8  | 4,1  | 7   | 5,6   | 2,1  | 6   | 4,9   | 2,0  | 18  | 14,4  | 3,4  | 57  | 11,5  |
| Вправо    | 4   | 3,2   | 1,6  | 22  | 17,7  | 3,8  | 38  | 30,9  | 5,0  | 17  | 13,6  | 3,3  | 81  | 16,3  |
| Влево     | 11  | 8,8   | 2,7  | 26  | 21,0  | 4,1  | 29  | 23,6  | 4,4  | 13  | 10,4  | 2,9  | 79  | 15,9  |
| Пр.вер.   | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,8   | 0,8  | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,2   |
| Лев.вер.  | 2   | 1,6   | 1,1  | 2   | 1,6   | 1,1  | 2   | 1,6   | 1,2  | 4   | 3,2   | 1,6  | 10  | 2,0   |
| Пр.нижн.  | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,8   | 0,8  | 3   | 2,4   | 1,4  | 2   | 1,6   | 1,1  | 6   | 1,2   |
| Лев.нижн. | 1   | 0,8   | 0,8  | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   | 0,0  | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,2   |
| Неясно    | 2   | 1,6   | 1,1  | 2   | 1,6   | 1,1  | 1   | 0,8   | 0,8  | 4   | 3,2   | 1,6  | 9   | 1,8   |
| Сумма.    | 125 | 100,0 |      | 124 | 100,0 |      | 123 | 100,0 |      | 125 | 100,0 |      | 497 | 100,0 |

Таб. 12. Испытуемая Р-ва. Условные обозначения см.таб.1.

| Вид ДВ.   | 1t  | 1t%   | 1σ % | 2t  | 2t%   | 2σ % | 3t  | 3t%   | 3σ % | 4t  | 4t%   | 4σ % | Σ t | Σ t % |
|-----------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|------|-----|-------|
| Вверх     | 24  | 11,9  | 1,9  | 27  | 12,7  | 2,9  | 27  | 12,2  | 3,3  | 22  | 10,1  | 2,5  | 100 | 11,7  |
| Вниз      | 90  | 44,8  | 8,1  | 59  | 27,7  | 4,5  | 51  | 23,1  | 5,3  | 85  | 39,0  | 6,5  | 285 | 33,4  |
| По час.   | 27  | 13,4  | 4,5  | 18  | 8,5   | 3,2  | 51  | 23,1  | 7,3  | 41  | 18,8  | 4,9  | 137 | 16,1  |
| Прот.час. | 29  | 14,4  | 2,8  | 28  | 13,1  | 5,0  | 26  | 11,8  | 4,8  | 19  | 8,7   | 2,1  | 102 | 12,0  |
| Вправо    | 11  | 5,5   | 2,7  | 39  | 18,3  | 3,9  | 12  | 5,4   | 0,9  | 20  | 9,2   | 2,2  | 82  | 9,6   |
| Влево     | 4   | 2,0   | 0,6  | 33  | 15,5  | 3,1  | 25  | 11,3  | 2,1  | 8   | 3,7   | 1,0  | 70  | 8,2   |
| Пр.вер.   | 4   | 2,0   | 0,0  | 3   | 1,4   | 1,2  | 9   | 4,1   | 4,1  | 3   | 1,4   | 0,8  | 19  | 2,2   |
| Лев.вер.  | 3   | 1,5   | 1,1  | 1   | 0,5   | 0,3  | 3   | 1,4   | 1,0  | 2   | 0,9   | 0,5  | 9   | 1,1   |
| Пр.нижн.  | 3   | 1,5   | 1,7  | 5   | 2,3   | 2,4  | 7   | 3,2   | 1,8  | 2   | 0,9   | 0,7  | 17  | 2,0   |
| Лев.ниж.  | 5   | 2,5   | 2,5  | 0   | 0,0   | 0,0  | 9   | 4,1   | 1,5  | 13  | 6,0   | 0,7  | 27  | 3,2   |
| Неясно    | 1   | 0,5   | 0,4  | 0   | 0,0   | 0,0  | 1   | 0,5   | 0,5  | 3   | 1,4   | 0,7  | 5   | 0,6   |
| Сумма.    | 201 | 100,0 |      | 213 | 100,0 |      | 221 | 100,0 |      | 218 | 100,0 |      | 853 | 100,0 |

Таб. 13. Сводная таблица по всем испытуемым. Обозначения см. таб.1.

| Вид ДВ.   | 1t   | 1t%  | 1σ % | 2t   | 2t%  | 2σ % | 3t   | 3t%  | 3σ % | 4t   | 4t%  | 4σ % | Σ t  | Σ t % |
|-----------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|
| Вверх     | 334  | 14,0 | 2,7  | 336  | 14,2 | 2,89 | 270  | 11,4 | 2,61 | 267  | 11,3 | 2,61 | 1207 | 12,7  |
| Вниз      | 912  | 38,3 | 5,02 | 607  | 25,6 | 3,8  | 522  | 22,0 | 3,37 | 686  | 29,0 | 4,24 | 2727 | 28,7  |
| По час.   | 226  | 9,5  | 2,6  | 209  | 8,8  | 2,47 | 284  | 12,0 | 3,28 | 287  | 12,2 | 3,65 | 1006 | 10,6  |
| Прот.час. | 381  | 16,0 | 3,05 | 186  | 7,8  | 2,22 | 253  | 10,7 | 2,49 | 255  | 10,8 | 2,55 | 1075 | 11,3  |
| Вправо    | 140  | 5,9  | 1,83 | 456  | 19,2 | 3,46 | 304  | 12,8 | 2,97 | 382  | 16,2 | 2,89 | 1282 | 13,5  |
| Влево     | 169  | 7,1  | 1,86 | 407  | 17,1 | 3,3  | 548  | 23,1 | 3,62 | 294  | 12,4 | 2,53 | 1418 | 14,9  |
| Пр.вер.   | 35   | 1,5  | 0,52 | 38   | 1,6  | 0,77 | 35   | 1,5  | 0,98 | 30   | 1,3  | 0,75 | 138  | 1,5   |
| Лев.вер.  | 40   | 1,7  | 0,88 | 17   | 0,7  | 0,58 | 32   | 1,4  | 0,75 | 39   | 1,7  | 1,09 | 128  | 1,3   |
| Пр.нижн.  | 90   | 3,8  | 1,44 | 67   | 2,8  | 1,75 | 33   | 1,4  | 0,86 | 48   | 2,0  | 1,06 | 238  | 2,5   |
| Лев.ниж.  | 48   | 2,0  | 1,51 | 42   | 1,8  | 0,79 | 47   | 2,0  | 0,93 | 40   | 1,7  | 0,62 | 177  | 1,9   |
| Неясно    | 9    | 0,4  | 0,34 | 9    | 0,4  | 0,27 | 42   | 1,8  | 0,71 | 34   | 1,4  | 0,9  | 94   | 1,0   |
| Сумма.    | 2384 | 100  |      | 2374 | 100  |      | 2370 | 100  |      | 2362 | 100  |      | 9490 | 100   |

Для сравнительного анализа табличные данные представили в виде диаграмм. Ниже приводятся индивидуальные диаграммы для всех испытуемых, шести мужчин и шести женщин, для которых данные получены из вышеприведенных таблиц.

Диаграммы отражают число классифицированных видов переливов в процентном выражении за четыре отрезка времени в 500 мс, первый предстимульный и три постстимульных. Преобладание лобно-затылочных переливов над затылочно-лобными и другими видами переливов в предстимульный и постстимульный периоды характерно для большинства испытуемых (рис.17), что находит свое подтверждение в сводной таблице для всех испытуемых (таб. 13) и соответствующей диаграмме (рис. 18).

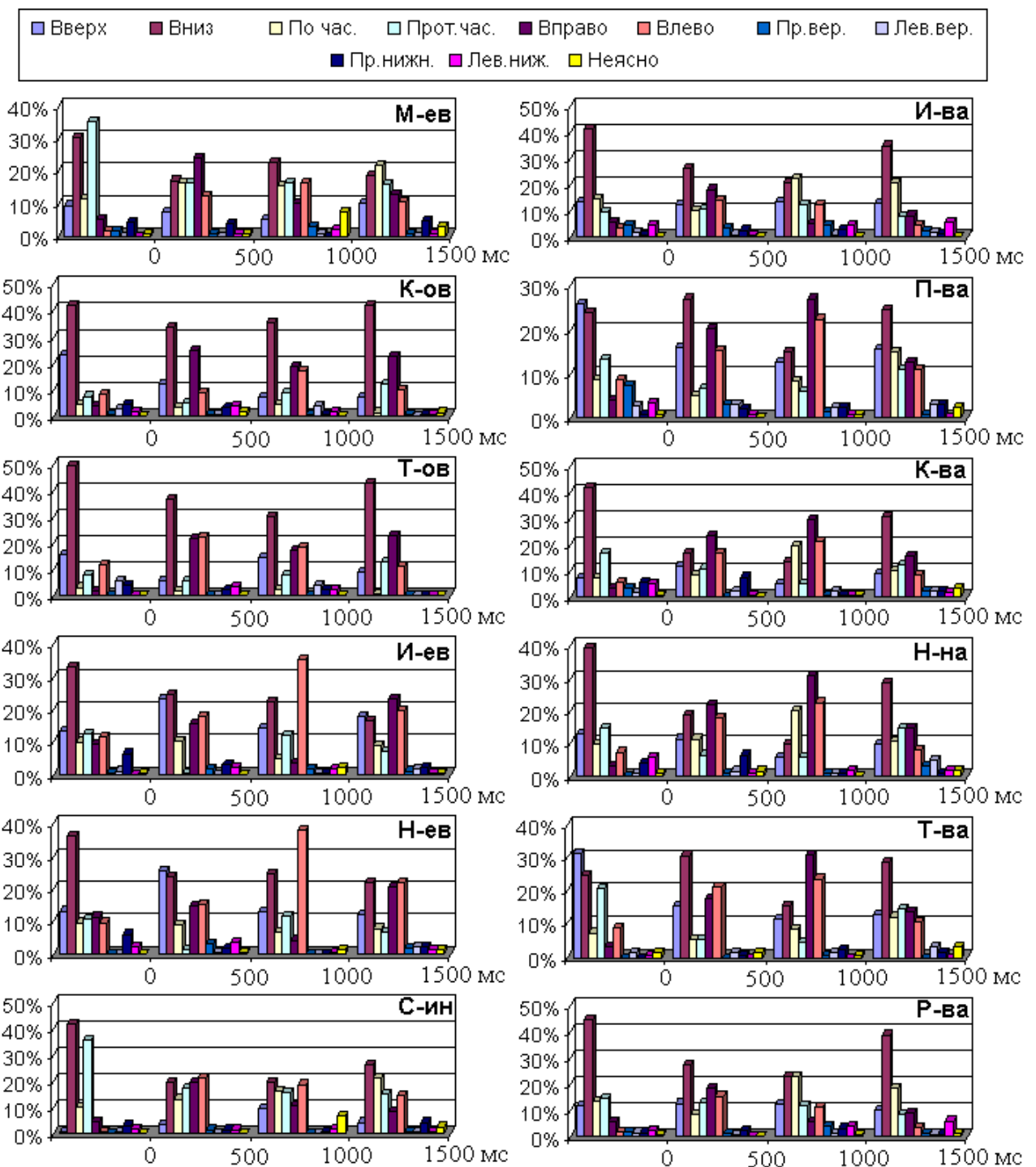


Рис.17. Индивидуальная динамика ДВ ЭЭГ у 12 испытуемых (левый ряд мужчины, правый женщины) в состоянии покоя с закрытыми глазами в период за 500 мс до стимула и за три периода по 500 мс после одиночной вспышки света. Число ДВ каждого из видов обозначено столбцами разного цвета (цветовая легенда расположена в верхней части рисунка) в процентах к сумме ДВ за соответствующий период в 500 мс.

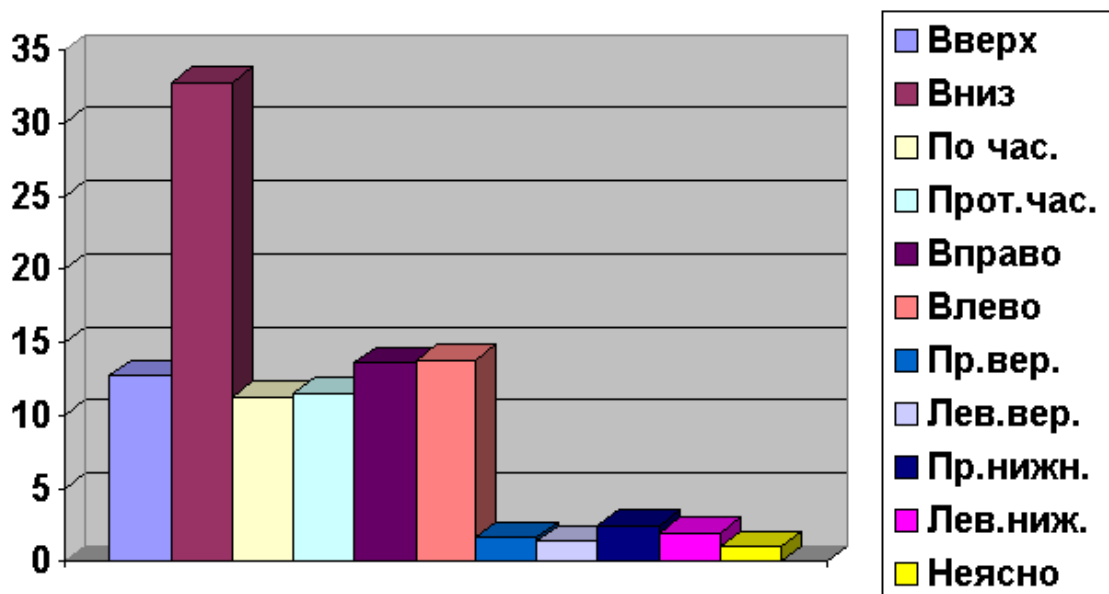


Рис. 18. Диаграмма, иллюстрирующая преобладание лобно – затылочных переливов (данные из таблицы для всех испытуемых суммарно за все время записи).

Преобладающий перелив проявляет отчётливую динамику на стимул, что особенно хорошо видно по суммарным данным для всех испытуемых (таб.13, рис.19).

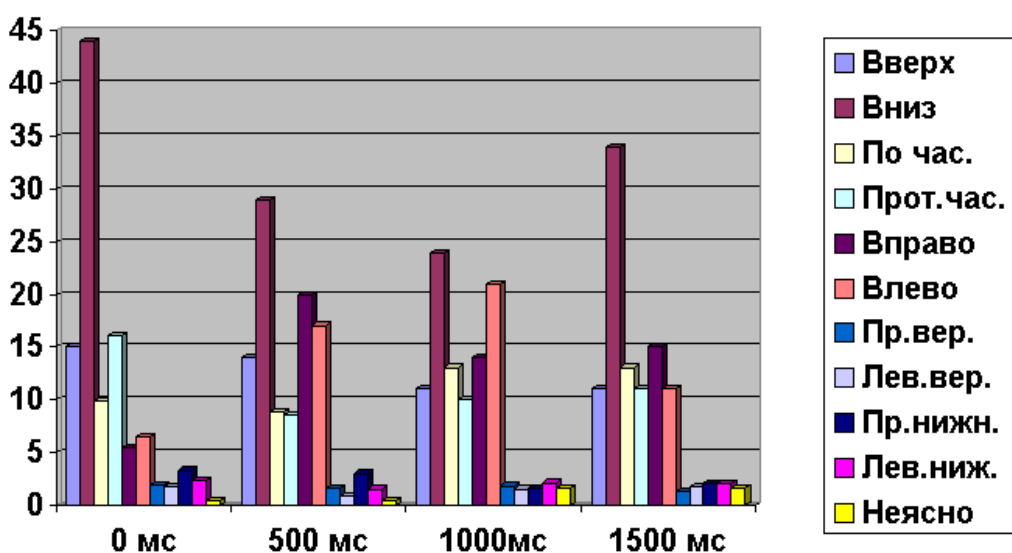


Рис.19 Обобщенные данные соотношения числа различных видов переливов в предстимульный период 0 мс и три периода через 500,1000,1500 мс после стимула по 12 испытуемым.



Только в двух случаях у испытуемых женщин затылочно-лобные ДВ ЭЭГ (вверх на графике) несколько преобладают над лобно-затылочными (вниз на графике). У этих испытуемых перемены вверх имеют такую же динамику, как у других перемены вниз, то есть происходит замещение преобладающих перемен другим видом ДВ. Однако это является исключением

В большинстве случаев снижение числа лобно-затылочных перемен (вниз на графике) начинается в первый постстимульный период, достигая минимума во второй период, показывая тенденцию к восстановлению в период от 1000 до 1500 мс после одиночной вспышки света (рис. 19). Установлено статистически значимое различие между числом перемен в предстимульный период и первый постстимульный, в предстимульный и второй постстимульный период ( $p < 0,01$ ), а также увеличение числа перемен в последний постстимульный период в сравнении с предпоследним ( $p < 0,05$ ) (рис.20). Число затылочно-лобных перемен (вверх на графике) остается относительно стабильным во все периоды анализа (рис. 19).

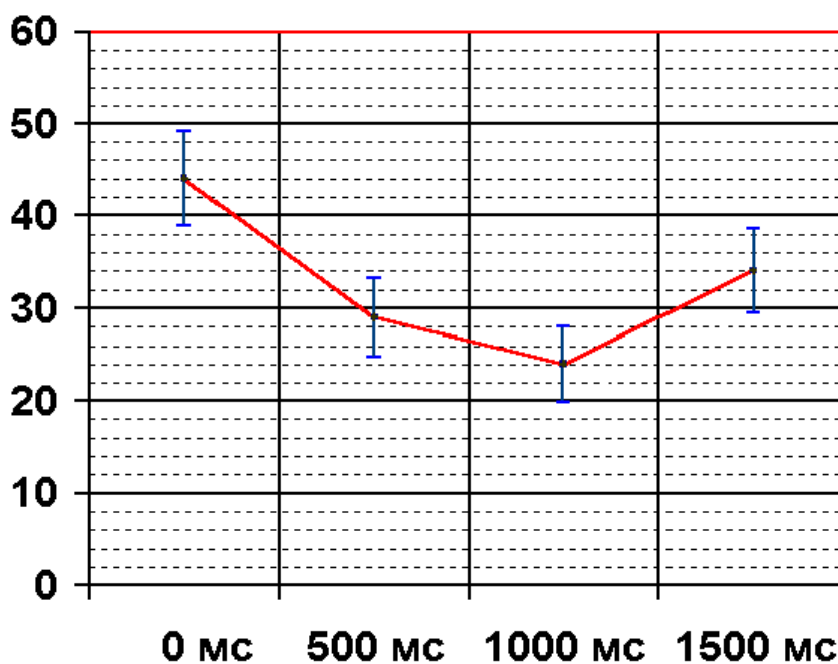


Рис. 20. Динамика числа лобно-затылочных перемен при стимуляции. По оси абсцисс - периоды времени по отношению к стимулу, по оси ординат - число перемен в % и дисперсия для 12 испытуемых.

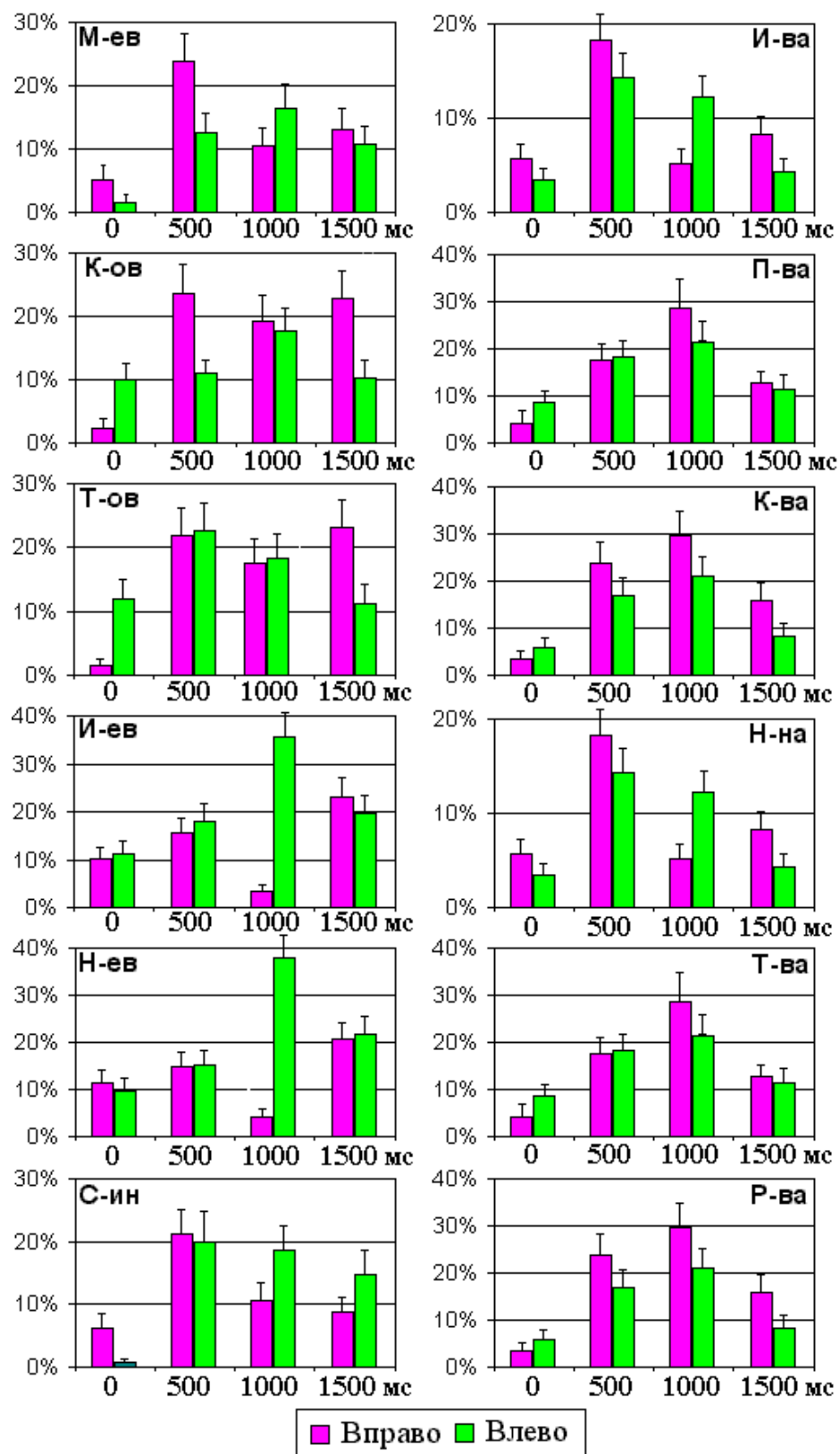
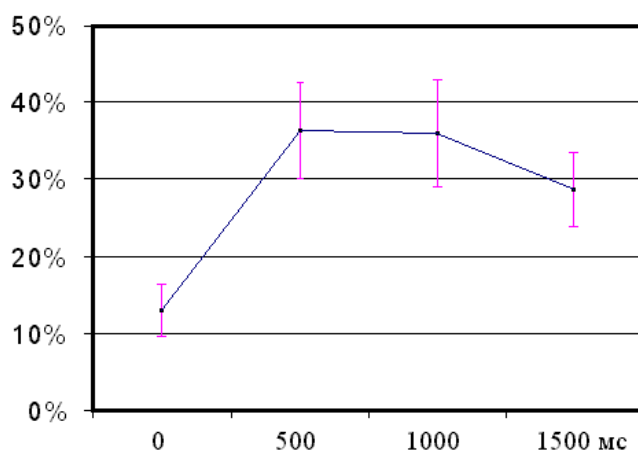


Рис. 21. Индивидуальная динамика поперечных переливов для испытуемых шести мужчин (левая колонка) и шести женщин (правая колонка).

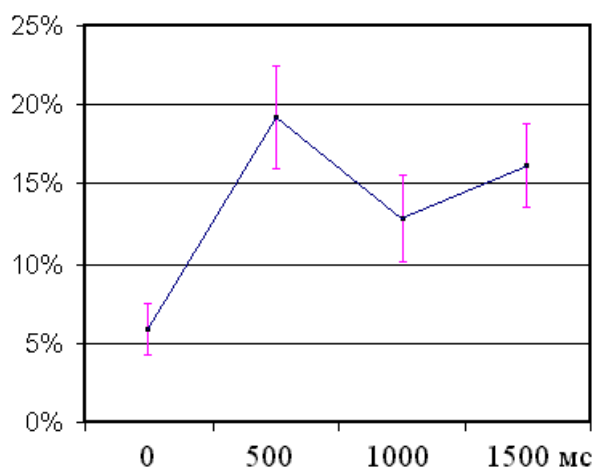
Поперечные переливы как вправо, так и влево имеют реципрокные отношения с лобно–затылочными. Количество их увеличивается в первые постстимульные периоды с тенденцией к снижению в последний постстимульный период (рис. 19). Рост числа поперечных переливов происходит в первый постстимульный период и достигает своего максимума в первый или во второй постстимульные периоды (рис.21).

Показано статистически значимое увеличение числа поперечных переливов после стимуляции как для индивидуальных (рис.21), так и для обобщенных данных по всем испытуемым (рис.22).

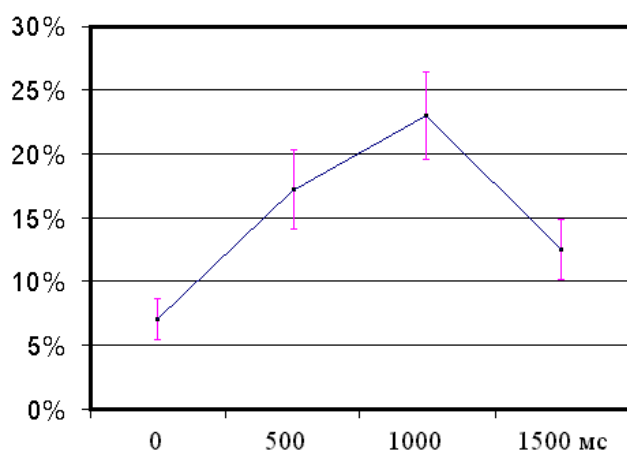


*Рис. 22. Поперечные переливы для 12 испытуемых в предстимульный период до 0 мс и три постстимульных до 500, 1000, 1500 мс. Статистически значимое увеличение числа поперечных переливов происходит в первый, второй постстимульные ( $p < 0,01$ ) и в третий постстимульный периоды ( $p < 0,05$ ) в сравнении с предстимульным периодом. Снижение числа переливов в третий постстимульный период в сравнении с первым и вторым постстимульными периодами статистически недостоверно ( $p < 0,05$ ).*

Тенденция к снижению числа переливов различается для поперечных переливов вправо и поперечных переливов влево. Для поперечных ДВ ЭЭГ вправо снижение их числа отмечается уже во второй постстимульный период, а в последнем постстимульном периоде вероятность их появления вновь возрастает (рис.23). Для переливов влево рост продолжается до 1000 мс после стимула, а снижение отмечается только в третий постстимульный период (рис.24).



*Рис.23. Динамика числа поперечных переливов вправо на одиночный стимул. Рост числа переливов в постстимульные периоды статистически значимо по сравнению с предстимульным периодом ( $p < 0.01$ ). Снижение числа переливов во второй постстимульный период, по сравнению с первым, статистически достоверно, а в третий период статистически недостоверно ( $p < 0.05$ ).*



*Рис.24. Динамика числа поперечных переливов влево на одиночный стимул. Рост статистически достоверен для периодов 500,1000 мс ( $p < 0.01$ ) и для периода 1500 мс ( $p < 0.05$ ). Снижение статистически достоверно для периода 1500 мс в сравнении с периодом 500 мс ( $p < 0.05$ ) и периодом 1000мс ( $p < 0.01$ ).*

С учётом модельных представлений о формировании вращающихся и поперечных переливов в результате межполушарной асимметрии амплитуд корковых ДВ данные были сгруппированы по признаку пола. Ниже приведены сводные таблицы (таб. 14, 15) и диаграммы (рис. 25,26) отдельно для испытуемых мужчин и женщин.

Таб. 14. Сводная таблица по испытуемым мужчинам. Обозначения см. таб.1.

| Вид ДВ.    | 1t  | 1t%  | 1σ%  | 2t  | 2t%  | 2σ%  | 3t  | 3t%  | 3σ%  | 4t  | 4t%  | 4σ%  | Σ t  | Σ t% |
|------------|-----|------|------|-----|------|------|-----|------|------|-----|------|------|------|------|
| Вверх      | 110 | 12,9 | 2,92 | 118 | 14,0 | 3,01 | 92  | 10,9 | 2,8  | 89  | 10,6 | 2,6  | 409  | 12,1 |
| Вниз       | 329 | 38,6 | 5,33 | 216 | 25,7 | 4,34 | 215 | 25,5 | 4,31 | 230 | 27,4 | 4,55 | 990  | 29,3 |
| По час.    | 72  | 8,4  | 2,4  | 78  | 9,3  | 2,49 | 70  | 8,3  | 2,47 | 84  | 10,0 | 2,52 | 304  | 9,0  |
| Прот. час. | 152 | 17,8 | 3,46 | 62  | 7,4  | 2,11 | 102 | 12,1 | 2,94 | 95  | 11,3 | 2,91 | 411  | 12,2 |
| Вправо     | 55  | 6,4  | 2,08 | 166 | 19,7 | 3,84 | 86  | 10,2 | 2,75 | 160 | 19,0 | 3,57 | 467  | 13,8 |
| Влево      | 65  | 7,6  | 2,05 | 140 | 16,6 | 3,5  | 214 | 25,4 | 4,08 | 128 | 15,2 | 3,25 | 547  | 16,2 |
| Пр.вер.    | 4   | 0,5  | 0,4  | 12  | 1,4  | 0,79 | 8   | 0,9  | 0,63 | 8   | 1,0  | 0,66 | 32   | 0,9  |
| Лев.вер.   | 14  | 1,6  | 0,83 | 2   | 0,2  | 0,17 | 12  | 1,4  | 0,82 | 8   | 1,0  | 0,49 | 36   | 1,1  |
| Пр.нижн.   | 42  | 4,9  | 1,82 | 22  | 2,6  | 1,42 | 6   | 0,7  | 0,53 | 20  | 2,4  | 1,11 | 90   | 2,7  |
| Лев.ниж.   | 8   | 0,9  | 0,57 | 22  | 2,6  | 1,41 | 14  | 1,7  | 1,15 | 6   | 0,7  | 0,59 | 50   | 1,5  |
| Неясно     | 2   | 0,2  | 0,22 | 4   | 0,5  | 0,36 | 24  | 2,8  | 1,16 | 12  | 1,4  | 0,9  | 42   | 1,2  |
| Сумма.     | 853 | 100  |      | 842 | 100  |      | 843 | 100  |      | 840 | 100  |      | 3378 | 100  |

Таб. 15. Сводная таблица по испытуемым женщинам. Обозначения см. таб.1.

| Вид ДВ.    | 1t  | 1t%  | 1σ%  | 2t  | 2t%  | 2σ%  | 3t  | 3t%  | 3σ%  | 4t  | 4t%  | 4σ%  | Σ t  | Σ t% |
|------------|-----|------|------|-----|------|------|-----|------|------|-----|------|------|------|------|
| Вверх      | 158 | 16,7 | 3,32 | 125 | 13,3 | 3,46 | 102 | 10,8 | 2,58 | 112 | 11,8 | 3,03 | 497  | 13,2 |
| Вниз       | 350 | 37,0 | 5,49 | 238 | 25,2 | 3,97 | 166 | 17,6 | 3,35 | 307 | 32,4 | 4,77 | 1061 | 28,1 |
| По час.    | 104 | 11,0 | 3,28 | 79  | 8,4  | 3,02 | 171 | 18,1 | 4,73 | 149 | 15,7 | 5,3  | 503  | 13,3 |
| Прот. час. | 135 | 14,3 | 3,32 | 90  | 9,5  | 2,9  | 82  | 8,7  | 2,6  | 103 | 10,9 | 2,82 | 410  | 10,9 |
| Вправо     | 42  | 4,4  | 2,02 | 186 | 19,7 | 3,96 | 170 | 18,0 | 3,89 | 110 | 11,6 | 2,85 | 508  | 13,4 |
| Влево      | 52  | 5,5  | 1,87 | 155 | 16,4 | 3,33 | 164 | 17,4 | 3,68 | 66  | 7,0  | 2,21 | 437  | 11,6 |
| Пр.вер.    | 30  | 3,2  | 0,87 | 16  | 1,7  | 0,81 | 24  | 2,5  | 1,56 | 16  | 1,7  | 0,96 | 86   | 2,3  |
| Лев.вер.   | 16  | 1,7  | 0,98 | 14  | 1,5  | 1,04 | 14  | 1,5  | 0,97 | 23  | 2,4  | 1,61 | 67   | 1,8  |
| Пр.нижн.   | 18  | 1,9  | 1,39 | 32  | 3,4  | 2,44 | 22  | 2,3  | 1,18 | 15  | 1,6  | 1,25 | 87   | 2,3  |
| Лев.ниж.   | 34  | 3,6  | 2,58 | 4   | 0,4  | 0,41 | 24  | 2,5  | 0,89 | 30  | 3,2  | 0,78 | 92   | 2,4  |
| Неясно     | 6   | 0,6  | 0,54 | 4   | 0,4  | 0,38 | 4   | 0,4  | 0,47 | 16  | 1,7  | 1,23 | 30   | 0,8  |
| Сумма.     | 945 | 100  |      | 943 | 100  |      | 943 | 100  |      | 947 | 100  |      | 3778 | 100  |

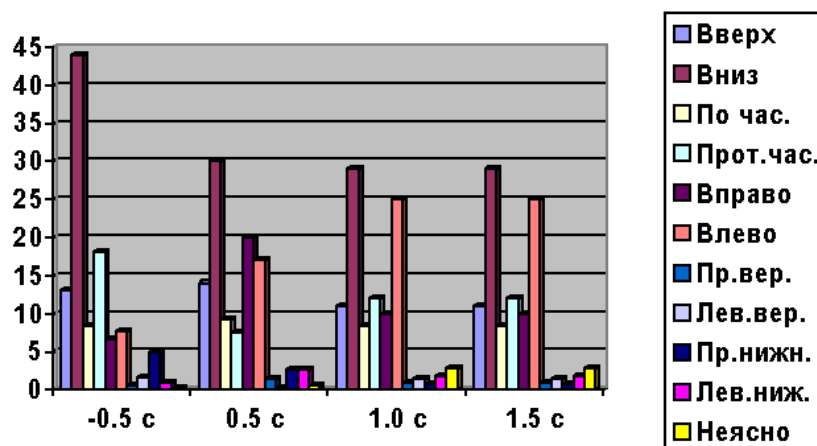


Рис.25 Обобщенные данные соотношения числа различных видов переливов (в % по оси ординат) в предстимульный период  $-0.5$  сек и три периода через  $0.5$ ,  $1$ ,  $1.5$  сек после стимула по 6 испытуемым женщинам.

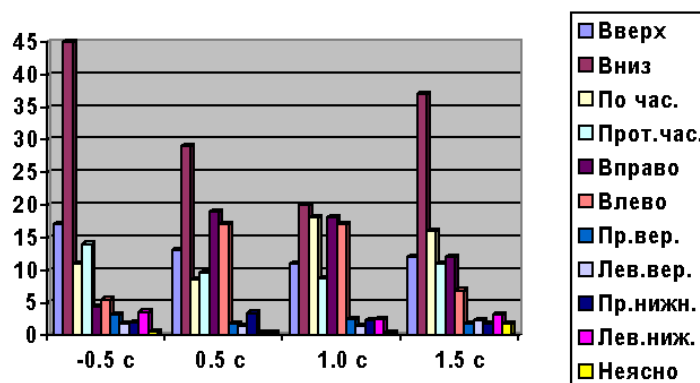
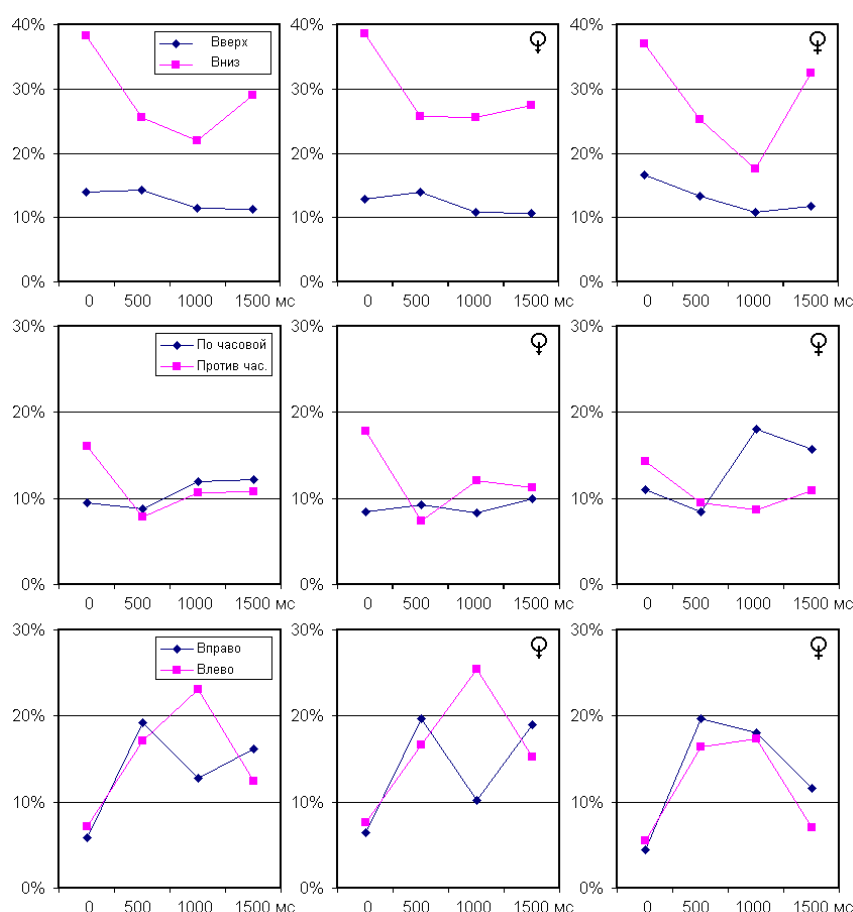


Рис.26. Обобщенные данные соотношения числа различных видов переливов (в % по оси ординат) в предстимульный период  $-0.5$  сек и три периода через  $0.5$ ,  $1$ ,  $1.5$  сек после стимула по 6 испытуемым мужчинам.

Предварительное заключение, которое можно сделать при анализе этих данных, связано с нарастанием межполушарной асимметрии числа вращающихся и поперечных переливов после стимула и с индивидуальными различиями для женщин и мужчин. У испытуемых мужчин происходит увеличение числа вращений против часовой стрелки и поперечных переливов влево в сравнении с противоположными по направлению переливами, в то время, как у испытуемых женщин эти изменения связаны в большей степени с увеличением числа поперечных переливов вправо и вращающихся переливов по часовой стрелке (рис. 23,24). Как у мужчин, так и у женщин эти изменения происходят в период с 500 до 2000 мс после стимула. Другие виды переливов встречаются достаточно редко, и полученных нами данных недостаточно для сравнительного анализа (рис. 24, 26). Для более детального сравнительного анализа были построены графики динамики основных видов ДВ ЭЭГ (рис.27) : продольных ("затылок-лоб" или вверх на рисунке, "лоб-затылок" или вниз на рисунке), вращающихся ( по часовой, против час. на рисунке), поперечных (вправо, влево на рисунке). Продольные переливы характеризуются большим спадом ДВ лоб-затылок у испытуемых женщин во втором постстимульном периоде и практически полным их восстановлением, в отличие от мужчин, в последнем постстимульном периоде. Вращающиеся переливы против часовой стрелки

несколько в большем числе присутствуют у мужчин до стимула, но в постстимульном периоде происходит практическое выравнивание ДВ по часовой стрелке и против часовой стрелки со статистически недостоверным ( $p < 0.05$ ) преобладанием вращений по часовой стрелке. У женщин одинаковое число вращений в обоих направлениях в престимульном и первом постстимульном периоде сменится статистически достоверной асимметрией ( $p < 0.05$ ) с преобладанием вращающихся ДВ ЭЭГ по часовой стрелке во втором постстимульном периоде. Поперечные переделы вывляют статистически достоверную ( $p < 0.01$ ) шарную асимметрию у испытуемых мужчин и практически симметричный ответ для переделов вправо и влево у испытуемых женского пола.



*Рис.27. Динамика основных видов ДВ ЭЭГ. В верхнем ряду продольные переделы, в среднем вращающиеся, в нижнем поперечные. В левой колонке динамика ДВ у всех испытуемых, в средней у испытуемых мужчин, в правой у испытуемых женщин. Легенда, приведенная в левой колонке, справедлива для соответствующего ряда.*

#### 4.4 Динамика локализованных источников альфа-ритма.

Основным из условий рассмотренной нами модели источника альфа-ритма ЭЭГ являлся вращающийся эквивалентный диполь. В связи с этим в представленной работе была предпринята попытка локализовать такого рода диполь в эксперименте. Динамическая трехмерная локализация источника альфа-ритма удалась нам у 8 испытуемых из 12, в четырех случаях ЭЭГ имела недостаточное для расчетов соотношение амплитуды сигнала к шуму. В таких случаях при решении обратной задачи уровень дипольности был ниже 98%, что не позволило сколько-нибудь строго локализовать источник ритма. Анализ считался успешным в том случае, если при локализации по срезам непрерывной ЭЭГ кривой источник локализовался в компактном объеме (рис.28). Основным результатом проведенного исследования явилось обнаружение последовательного поворота дипольного момента и сдвига эквивалентного токового диполя, локализованного в затылочных долях мозга, во время развития альфа - волны. На рисунке 28 отчетливо отражено веерообразное расположение эквивалентного диполя на одном или нескольких планах проекции сферической модели мозга в типичных случаях. Там же представлены последовательности диполей с шагом в 2 мс, локализованные в горизонтальной, фронтальной и сагиттальной плоскостях (на рисунке слева - направо) головы человека при траектории переливов лоб-затылок (а, в, г) и затылок-лоб (б). Видно, что при траектории перелива затылок-лоб (рис. 28, а) источник альфа-ритма прецессирует слева – направо и снизу - вверх, а дипольный момент поворачивается по часовой стрелке в горизонтальной плоскости. Одновременно с этим эквивалентный токовый диполь поворачивается против часовой стрелки в сагиттальной плоскости.



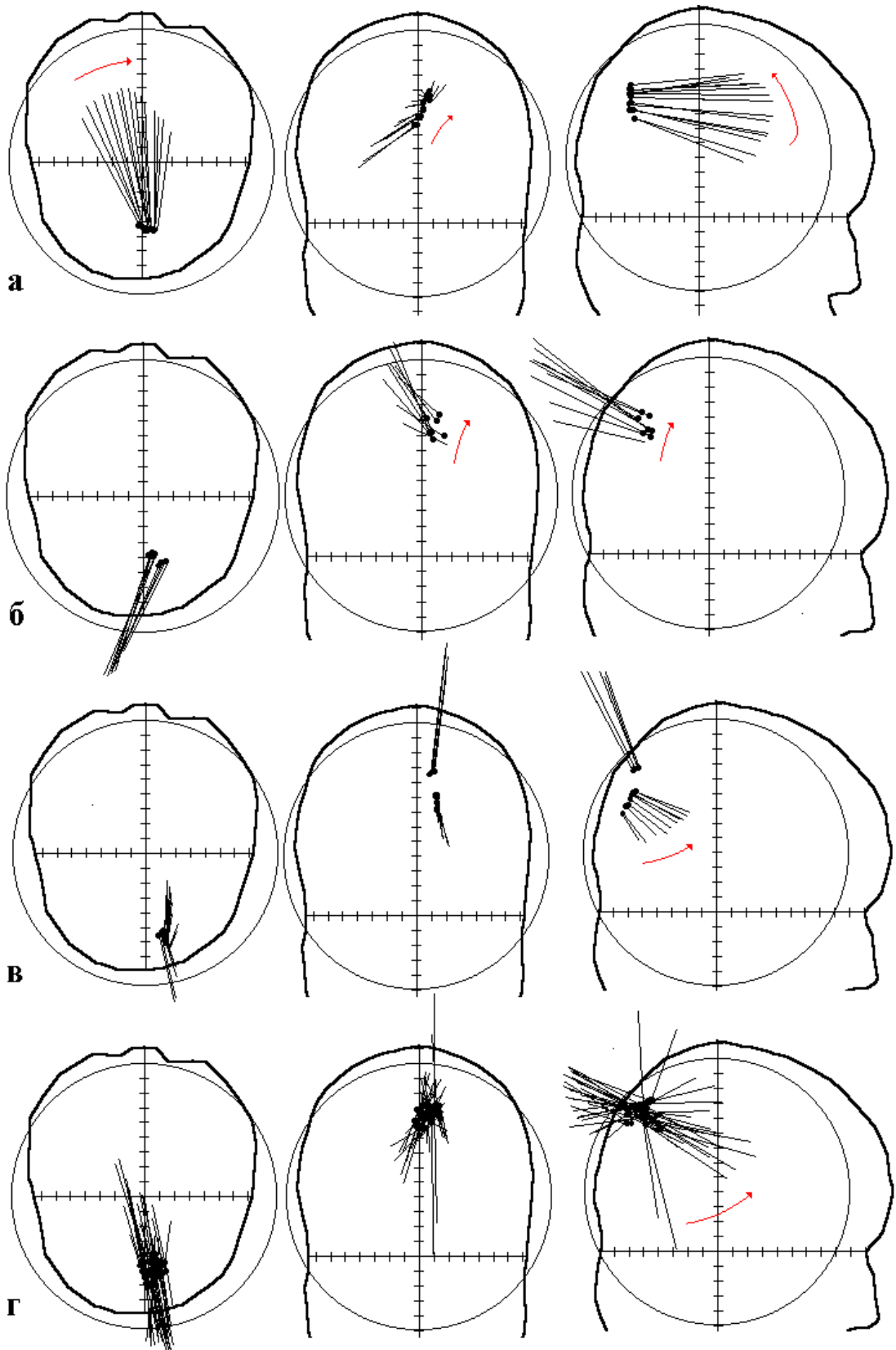
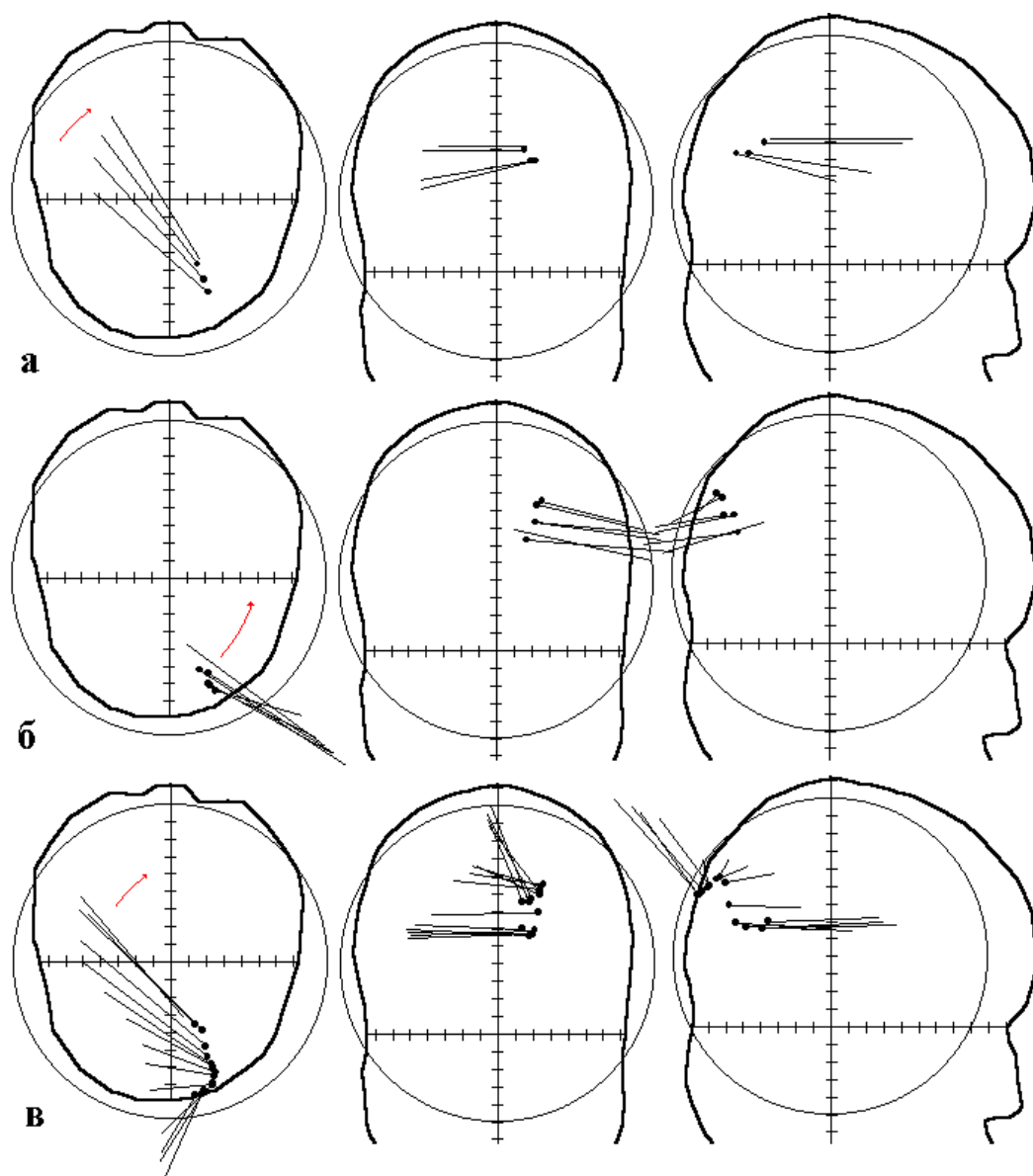


Рис.28. Динамическая локализация источников альфа – ритма при продольных перегибах. Стрелкой обозначено направление вращения эквивалентного токового диполя..

В некоторых случаях единый дипольный "веер" распадался на два сменявших друг друга фрагмента с разным направлением (рис. 28, б), что можно связать с достаточной длительностью участка записи, включавшей в себя положительную и отрицательную фазы альфа-волны. Разрыв между двумя частями графика связан с невозможностью расчета положения диполя из-за низкого уровня сигнала при переходе потенциала ЭЭГ через ноль. Очень редко удавалось отследить непрерывное вращение эквивалентного токового диполя (рис. 28, г).



*Рис.29. Динамическая локализация источников альфа – ритма при вращающихся перегибах. Стрелкой обозначено направление вращения эквивалентного токового диполя.*

Во всех наблюдениях можно было видеть, что плоскость “веера” и направление дипольных моментов зависят от траектории перелива и полярности фокуса. Так, если для перелива с траекториями ото лба к затылку и от затылка ко лбу плоскость вращения дипольного момента чаще всего была сагиттальной (рис. 28), то для вращающихся переливов она была по преимуществу горизонтальной (рис. 29). Совпадали направления вращения локализованного диполя и ДВ ЭЭГ. На рис. 29 представлены последовательные локализации эквивалентного токового диполя альфа-ритма у трех испытуемых при вращении переливов на поверхности головы. Видна прецессия источника альфа-ритма от затылка ко лбу и поворот дипольных моментов по часовой стрелке во фронтальной плоскости у двух испытуемых (рис. 29 а, в) и вращение против часовой у третьего (рис. 29 б). При других видах переливов, кроме продольных и вращений, не удалось достигнуть достаточного уровня дипольности, что не позволило произвести динамическую локализацию источников альфа-ритма в этих случаях. Мы связываем это с низким уровнем сигнала для поперечных и диагональных переливов, что соответствует результатам, полученным на модели источника альфа-ритма, где показано снижение амплитуды регистрируемой ЭЭГ при данных видах ДВ

#### **Глава IV. Обсуждение результатов.**

Приступая к моделированию источника альфа-ритма, мы ставили цель объяснить переливы альфа-ритма у человека, основываясь на концепции корковых движущихся волн, которые были экспериментально подтверждены у животных (Adrian, Matthews, 1934; Libet, Gerard, 1941), и предположении о том, что записи с поверхности головы от комплекса свернутых структур коры человеческого мозга могут представлять собой только кажущееся распространение волн (Remond, 1968). В результате, наряду с известными явлениями, подтвержденными этой моделью, были сделаны неожиданные

предсказания о поведении переливов при изменении параметров модели. Установлено, что виды переливов зависят от двух основных факторов: 1) положения эпицентра; 2) амплитуды ДВ на различных корковых поверхностях. В частности, если эпицентры располагать на концах боковых лучей модели, что соответствует дну шпорной борозды или центру зрительной проекции первичного коркового анализатора, то при определенных условиях возможно получить поперечные переливы ЭЭГ и компенсаторную депрессию альфа-ритма (в отличие от афферентной депрессии). Другой вывод, связанный с моделированием - предположение о том, что вращающиеся переливы связаны с асимметрией в работе затылочных долей мозга. Предсказанные на модели явления требовали своего экспериментального подтверждения. Это было сделано при количественной оценке числа различных видов ДВ ЭЭГ альфа-ритма у здоровых испытуемых в состоянии покоя и при стимуляции одиночной вспышкой света. Количественный анализ полностью подтвердил предположение об увеличении вероятности появления поперечных переливов после стимуляции. Было показано, что число поперечных переливов достигает своего максимума в первые 500 мс. При этом перестройка переливов происходит постепенно и с разной скоростью для левого и правого полушария. Переливы вправо достигают своего максимума в первые 500 мс после стимула, а переливы влево нарастают до 1000 мс после стимула. Данный результат интерпретируется как большая активность афферентных входов в левой затылочной доле, исходя из предположения, что афферентный приток снижает амплитуду альфа-ритма и соответственно амплитуду корковых ДВ (Pfurtscheller, Aranibar, 1977; Pfurtscheller, Aranibar, 1979; Pfurtscheller-G, 1989; Pfurtscheller G, Aranibar, 1980; Pfurtscheller, 1992; Pfurtscheller, Neuper, 1994). Ранее полученные данные других авторов не давали определенного ответа на соотношение в направлении продольных переливов. Если одни из авторов показывали преобладание затылочно-лобных переливов (Cooper, Mundy-Castle, 1960), то другие обнаружили

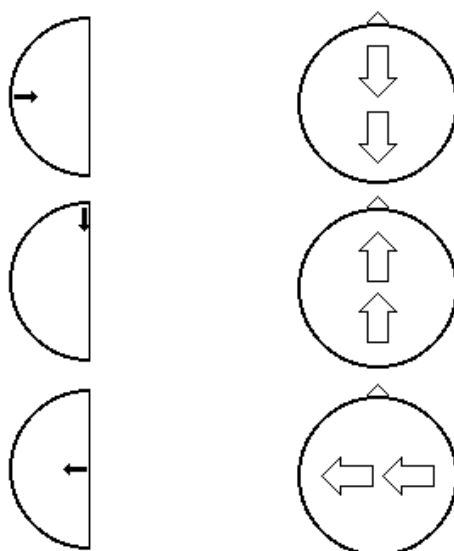
преобладание противоположного направления (Pozo-Olano, 1969). На основании наших исследований установлено, что в состоянии покоя при максимальной амплитуде альфа-ритма наиболее вероятны лобно-затылочные переливы. В свою очередь при стимуляции отмечается достоверное снижение этих переливов, число которых достигает минимума в период с 500 до 1000 мс после стимуляции, но с другой стороны количество затылочно-лобных переливов остается без изменений в постстимульные периоды, хотя в отдельных случаях отмечается их рост, что в общем не противоречит ранее полученным данным (Darrow, 1967; Shaw, McLachlan, 1968). Весьма интересными оказались данные анализа при разделении экспериментальной группы на две подгруппы по признаку пола. Оказалось, что динамика числа переливов отличается у женщин и мужчин для всех основных видов переливов. Во втором и третьем постстимульных периодах у женщин преобладают вращения против часовой стрелки и поперечные переливы влево, напротив, у мужчин доминируют переливы вправо и вращения по часовой стрелке. Согласно модели, это интерпретируется как преобладание афферентных влияний в затылочной доле правого полушария у женщин и левого - у мужчин (рис. 25, 26 и рис. 27 средний ряд). Число продольных переливов "лоб-затылок" уменьшалось более значительно у испытуемых женщин, достигая своего минимума во втором постстимульном периоде, но быстрее восстанавливалось до своих предстимульных значений у женщин, чем у мужчин. Рассмотрение динамики вероятности появления вращающихся переливов в определенной степени объясняет эти различия. Если учесть модельные представления о том, что вращения являются результатом модификации продольных переливов под действием межполушарной асимметрии, то можно сделать вывод о влиянии правого полушария у женщин на более быстрое восстановление коркового зрительного анализатора в исходное состояние после недифференцированного стимула.

У испытуемых мужчин реакция на стимул вызывает большее рассогласование в работе обоих полушарий и удлиняет период перехода в

состояние релаксации (рис.27, нижний ряд). Таким образом, полученные экспериментальные данные вполне могут быть проанализированы с применением модельных представлений. Так, преобладание лобно-затылочных переливов в покое, согласно модели, свидетельствует о симметричных эпицентрах корковых ДВ альфа-ритма в районе задненижних отделов шпорных борозд, что соответствует периферии первичной корковой зрительной проекции (граница между 17 и 18 цитоархитектоническими полями по Бродману). При стимуляции происходит перемещение эпицентра в глубину шпорных борозд и возрастает число поперечных переливов, то есть корковые ДВ распространяются преимущественно из центра первичной зрительной проекции в коре головного мозга (17 поле по Бродману). Кроме этого, сохраняется вероятность нахождения эпицентров в передневерхних отделах окрестности шпорных борозд на границе между центральными и периферическими отделами корковой проекции. Это состояние может характеризоваться как промежуточное между максимальной релаксацией и возбуждением, что подтверждается практически неизменным числом переливов "затылок-лоб" до и после стимула (рис. 27, верхний ряд). Перестройка динамики переливов и соответствующее им изменение положения эпицентров корковых ДВ проиллюстрирована на схеме (рис.30).

Согласно схеме, три основных вида ДВ альфа-ритма ЭЭГ обусловлены движением корковых волн из эпицентров, которые могут быть расположены в области боковой периферии корковой проекции (перелив "затылок-лоб"), в области центральной периферии корковой проекции (перелив "лоб-затылок"), в центре корковой проекции (поперечные переливовы вправо и влево) в зависимости функциональной активности зрительной коры. При максимальной релаксации преобладают лобно-затылочные переливовы, обусловленные движением корковых волн от периферии к центру проекции зрительного анализатора. В состоянии возбуждения, например, после простого стимула в виде одиночной вспышки, увеличивается число продольных переливов, которые связаны с движением корковых волн в

обратном направлении от центра к периферии. Обнаруженная перестройка может быть косвенным подтверждением гипотезы о считывающем механизме альфа-волн (Pitts, McCulloch, 1947). Приведенные данные позволяют сделать дальнейшие выводы о механизмах и роли альфа-ритма в зрительной коре. ДВ распространяются вдоль коры по автоволновым законам, и при отсутствии афферентации их источником являются границы цитоархитектонических полей, в нашем случае границы между 17 и 18 полями. Афферентный приток вызывает появление более мощного пейсмекера ДВ в центральных зонах 17 поля.



*Рис.30. Схема соотношения направлений ДВ по развернутой на плоскости зрительной корковой проекции и соответствующих им переливов на поверхности головы человека. Левая колонка - направление движения ДВ на поверхности коры (проекция левого полуполя зрения на кору шпорной борозды), правая колонка - направление движения перелива альфа-ритма на поверхности головы (вид сверху).*

При дальнейшем анализе потока информации афферентация является фактором, вызывающим депрессию ДВ в локальных зонах корковой проекции.



*Рис.31. Схема гипотетических механизмов взаимодействия афферентной импульсации и ДВ альфа-ритма.*

Отсюда можно предположить, что имеется два независимых пути, по которым афферентная импульсация поступает в кору (рис.31). Один путь связан с распространением корковых ДВ и настройкой сканирующего механизма, а другой - несет информацию о зрительном образе, считываемом этим сканирующим механизмом. При монотонном стимуле, как показано во множестве работ (Бондарь, Федотчев, 1994; Sakamoto et al., 1993; Ricci, et al.,1990; Kaufman, Williamson,1990; Shinosaki et al.,1992; Narici, Romani, 1989, Narici et al.,1990; Lesny et al.,1990; Hamada et al.,1990), альфа-ритм возрастает по амплитуде, синхронизируется, то есть второй путь блокируется, но сохраняется первый путь. Это может объяснять усвоение ритма при ритмической фотостимуляции и механизмы фоточувствительной эпилепсии. Явление афферентной десинхронизации находит свое подтверждение в экспериментальном материале и согласуется с предложенной моделью. Полученные результаты были бы далеко неполными, если не было прямых доказательств о присутствии вращающего эквивалентного диполя. Обнаруженные нами при динамической локализации источников ЭЭГ вращающиеся в сагиттальной и горизонтальной плоскостях диполи - еще один дополнительный факт, подтверждающий корректность



предложенной модели. Диполи были локализованы в ограниченном участке затылочной доли, что еще раз доказывает наличие наиболее мощного источника альфа-ритма в первичных зонах коркового анализатора. Исследования по локализации источника альфа-ритма показали изъяны используемого оборудования и метода локализации. Очевидно, что эти погрешности могут быть преодолены только при использовании новых методов регистрации ЭЭГ (Sorel et al.,1996) и решения обратной задачи с применением реальной геометрии головы и мозга (Pantev et al.,1990; Cuffin,1996). Приведенный фактический материал и его анализ позволяют сформулировать общую гипотезу о происхождении и функции ДВ. Можно предполагать, что организация синхронизирующих сетей - самая простая функция нейронов. Она обеспечивается кортико-кортикальными связями. Разная частота может быть связана с разной плотностью сети: чем выше частота, тем меньше плотность сети и наоборот. Альфа-частотные ритмы в этом смысле являются промежуточными "ритмами холостого хода коры" как для первичных сенсорных, так и, возможно, выходных моторных зон коры, где они несут совершенно особенную координирующую роль. Не исключена дифференциация нервных сетей, динамически формирующаяся под действием распространяющейся волны. Весьма важным при этом является модуляция среды, по которой распространяется волна. Модуляция обеспечивает выделение групп нейронов или групп функциональных блоков (колонок, модулей и т.п.) для реализации скоординированного во времени физиологического акта. Модулирующим элементом при этом может выступать даже единичный нейрон, обеспечивающий эту функцию за счет разветвлений телодендриона. Таких модулирующих нейронов или их групп, каждый из которых обеспечивает определенную функциональную программу срабатывания сети, может быть достаточно много. Эпицентром при этом могут являться как афферентно сформированные, так и "тлеющие" пусковые очаги возбуждения. Эпицентры, находящиеся на границах цитоархитектонических зон, могут формироваться как спонтанно, так и под

влиянием активности соседних участков коры, и таким образом возможно участие корковых ДВ в процессах распознавания образов и в механизмах памяти (Шульгина, 1997).

### **Выводы.**

1. Показано на модели и подтверждено экспериментально, что перестройка направления движения переливов альфа-ритма при стимуляции одиночной вспышкой света связана с перемещением эпицентров движущихся волн вглубь шпорной борозды или от периферических отделов корковой зрительной проекции к её центральным отделам, что может служить косвенным подтверждением гипотезы о роли альфа-волн в считывании зрительной информации.
2. Исходя из модельных представлений и экспериментальных данных, сделано заключение, что эпицентром корковых движущихся волн в состоянии покоя у человека в первичной зрительной коре являются границы цитоархитектонических зон, а именно граница между 17 и 18 полем по Бродману.
3. При динамической локализации источника альфа-ритма продемонстрирован вращающийся токовый диполь в окрестностях первичной зрительной коры, и, таким образом, показана корректность приближения эквивалентным токовым диполем сложного источника, которым является комплекс структур корковых поверхностей в затылочных долях мозга.
4. Обнаружены связанные с полом особенности динамики переливов альфа-ритма после стимуляции одиночной вспышкой света, что, вероятно, обусловлено доминированием различных полушарий при анализе информации в зрительной коре у мужчин и женщин.
5. Экспериментально показано преобладание продольных переливов альфа-ритма ЭЭГ у человека в состоянии спокойного бодрствования.

6. Обнаружено доминирование переливов "лоб-затылок" альфа-ритма ЭЭГ у человека при максимальных значениях амплитуды альфа-ритма, то есть в состоянии наибольшей релаксации, и снижение их числа после стимула.
7. Обнаружено отсутствие заметной динамики появления переливов "затылок-лоб" после предъявления стимула.
8. Показана корректность крестообразной модели области шпорной борозды для моделирования переливов ЭЭГ и интерпретации экспериментальных данных с целью выяснения механизмов и динамики корковых движущихся волн альфа-ритма у человека.

## **СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

- 1.Бехтерева Н.П. Биопотенциалы больших полушарий головного мозга при супратенториальных опухолях. Л.: Наука,1960,189с.
- 2.Богданович В.Н.,Книпст И.Н. Динамика пространственного распределения биопотенциалов коры мозга кролика в покое и при предъявлении внешних стимулов.//Биофизика. 1968. Т.13. N 6. С.1244-1254.
- 3.Бондарь А.Т., Федотчев А.И. Об активации  $\theta$ -ритма ЭЭГ прерывистыми сенсорными воздействиями меняющейся частоты //Физиология человека. 1994. Т.20. N 1.С.5-12.
- 4.Введенский В.Л., Хари Р., Илмониemi Р., Рейникайнен К. Физические основы генерации нейромагнитных полей. //Биофизика. 1985. Т.30. N 1. С.154-158.
- 5.Верхлютов В.М. Пространственная и временная вариабельность альфа-ритма магнитоэнцефалограммы у человека в норме. // Журн.высш.нервн.деят. 1990. Т.40. вып.5. С 944-949.
- 6.Верхлютов В.М. Модель структуры дипольного источника альфа-ритма зрительной коры человека // Журн.высш.нервн.деят.1996. Т.46. вып. 6. С 496-503.

7. Гнездицкий В.В., Коптелов Ю.М., Новожилов В.И. Возможности трехмерной локализации источников ЭЭГ на основе модели эквивалентного диполя. // Журн. высш. нерв. деят. 1981. Т.31. Вып. 4, С. 323-333.
8. Горбач А.М., Магнитографическое картирование электрической активности мозга человека. // Дисс... канд. биол. наук., М.: 1989.
9. Гриндель О.М., Сазонова О.Б., Жиров С.Б., Исследования пространственной структуры альфа-ритма здорового человека методом картирования ЭЭГ. // Журн. высш. нерв. деят. 1992, Т.42, Вып.3, С.491-499.
10. Гусельников В.И., Супин А.Я. Ритмическая активность головного мозга. // М.: МГУ, 1968.
11. Гутман А.М., Моргенштейн В.Я. Возможный механизм генеза МЭГ // Биофизика. 1977, Т.22. Вып. 3. С.529-533.
12. Гутман А.М., Биофизика внеклеточных токов мозга. // М.: Наука, 1980, 184 с.
13. Дубикайтис Ю.В., Дубикайтис В.В., О потенциальном поле и альфа-ритме на поверхности головы человека // Биофизика, 1962, Т.7, N 3, С.345-350.
14. Дубикайтис В.В., Возможное значение быстропротекающих процессов пространственно-временной организации ЭЭГ в формировании психической деятельности. // Физиология человека. 1982, Т.8, N 5, С.757-764.
15. Жадин М.Н. Биофизические механизмы формирования электроэнцефалограммы. // М.: Наука, 1984. 196 с.
16. Изнак А.Ф. Функциональное значение альфа-подобной активности мозга. // Дисс... докт. биол. наук. М. 1987.
17. Каменкович В.М., Барк Е.Д., Верхлютов В.М., Шевелев И.А., Михайлова Е.С., Шараев Г.А. Зрительные иллюзии, вызванные ритмическими вспышками, и "движение" по коре волн альфа - активности. // Журн. высш. нерв. деят. 1998, Т.48, Вып. 3, С. 449-457.
18. Киселева Н.В., Медведев А.В., Фролов А.А. Анализ статистических характеристик биопотенциалов головного мозга крыс. // Журн. высш. нерв. деят. 1989, Т.39, Вып. 4, С. 783-788.

- 19.Книпст И.Н., Кореневский А.В. Курова Н.С. Динамика про-странственных соотношений биопотенциалов коры больших полушарий М.: Наука,1976. 248 с.
- 20.Книпст И.Н., Курова Н.С. Кореневский А.В. Динамика топограмм потенциалов и функциональное состояние коры больших полушарий М.: Наука,1982. 165 с.
- 21.Книпст И.Н., Количественная оценка карт фоновых потенциалов коры при адаптации свободноподвижных животных к окружающей обстановке.// Журн. высш. нерв. деят. 1989, Т.39, Вып. 3, С. 440-448.
- 22.Книпст И.Н., Слагаемые коркового биоэлектрического поля больших полушарий головного мозга.// Доклады академии наук. 1993, Т.333, N 6, С. 801-804.
- 23.Коган А.Б., Электрические проявления деятельности коры головного мозга.//В кн.Частная физиология нервной системы,Л. "Наука",1983,733 с.
- 24.Кожедуб Р.Г., Книпст И.Н., Пространственно-временная организация мембранно - синаптических модификаций и топограмм медленных колебаний корковых потенциалов при обучении.// Журн. высш. нерв. деят. 1995, Т.45, Вып. 6, С. 1121-1133.
- 25.Коньшев В.А.,Верхлютов В.М.,Пространственно-временная динамика альфа - активности ЭЭГ человека. //1-е совещание по картированию мозга, М.1991, С.29-30.
- 26.Коптелов Ю.М., Гнездицкий В.В. Анализ скальповых потенциальных полей и трехмерная локализация эквивалентных источников эпилептической активности мозга человека.//Журнал невропатологии и психиатрии, 1989, Т.89, Вып.6. С.11-18.
- 27.Ливанов М.Н.,Ананьев В.М.,Бехтерева Н.П. Исследование биоэлектрической мозаики коры у больных с опухолью мозга и травмой с помощью энцефалоскопии.//Журнал невропатологии и психиатрии, 1957, Т.56, С.778-790.

- 28.Ливанов М.Н., Ананьев В.М., Электроэнцефалоскопия., 1960, М.Медгиз, 108 с.
- 29.Ливанов М.Н., Пространственная организация процессов головного мозга М.: Наука, 1972. 182 с.
- 30.Ливанов М.Н., Пространственно-временная организация потенциалов и системная деятельность головного мозга М.: Наука, 1989. 400 с.
- 31.Мнацаканян Е.В. Дорохов В.Б. Коптелов Ю.М. Трехмерная локализация послеразрядов одиночных зрительных ВП.// Журн. высш. нерв. деят. 1993, Т.45, Вып. 4, С. 676-685.
- 32.Мнацаканян Е.В. Индивидуальные особенности и механизмы изменения вызванных потенциалов мозга человека с помощью биологической обратной связи //Дисс...канд.биол.наук, Москва, 1996.
- 33.Монахов К.К. О пространственном распределении биоэлектрической активности в коре больших полушарий головного мозга человека и животных. //Бюл.эксперим.биол.и мед. 1960, Т.50, N10, С.23-28.
- 34.Монахов К.К. "Переливы" как особая форма пространственного распределения электрической активности головного мозга //Труды Ин-та высш.нервн.деятельности. 1961. Т.6. С.279-291.
- 35.Новикова Л.А. Влияние зрительной афферентации на формирование ритмической электрической активности головного мозга //Современные проблемы электрофизиологии ЦНС. М.: Наука, 1967, С.200-212.
- 36.Саркисов С.А., Филимонов И.Н. Цитоархитектоника коры большого мозга человека. М.: Медгиз , 1949, 450 с.
- 37.Свидерская Н.Е., Значение синхронных корковых биоэлектрических процессов для оценки активности мозга в норме и патологии //Дисс...докт.биол.наук, Москва ,1985.
- 38.Толстова В.А. Коптелов Ю.М. Зависимость эквивалентных источников разных поддиапазонов а-ритма от состояния зрительной системы у детей 8-11 лет.// Физиология человека. 1996, Т.22, N 5, С.13-19.

- 39.Шевелев И.А.,Костелянец Н.Б.,Каменкович В.М.,Шараев Г.А. Оpozнание движения и альфа-волна ЭЭГ. //Сенсорные системы, 1991, Т.5, N 3, С 54-59.
- 40.Шеповальников А.Н., Цицерошин М. Апанасионок В.С. Формирование биопотенциального поля мозга человека.//Л.: Наука, 1979. 162 с.
- 41.Шульгина Г.И. Синхронизация ритмов ЭЭГ и голографическая теория памяти. // Журн. высш. нерв. деят. 1997, Т.47, Вып. 5, С. 878-887.
- 42.Фарбер Д.А., Вильдавский В.Ю. Гетерогенность и возрастная динамика а-ритма электроэнцефалограммы.// Физиология человека. 1996, Т.22, N 5, С.5-12.
- 43.Хижун А.В. Концептуальная модель формирования альфа-ритма ЭЭГ человека. // Автореф. на соискание уч.ст.докт.биол.наук. М.:1992.
- 44.Холодов Ю.А.,Горбач А.М.,Верхлютов В.М. Магнитные поля головного мозга человека //В кн. Проблемы электромагнитной нейрофизиологии. М.: Наука, 1988. С.99-108.
- 45.Adrian E.D., Matthews B.H.C. The interpretation of potential waves in the cortex. // J.Physiol. 1934.V.81. P.440-471.
- 46.Adrian E.D., Yamagiwa K., The origin of the Berger rhythm. //Brain 1935. V.58. P.323-351.
- 47.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, N 1-4, P.79-104.
- 48.Andersen P., Andersen S.A. Physiological basis of the alpha rhythm. N.Y.: Appleton Century Crofts. 1968, 235 p.
- 49.Barr M.L., Kiernan J.A. The Human Nervous System. //4th ed. Harper and Row: Philadelphia.1983.P.227-228.
- 50.Barth D.S., Di S. The electrophysiological basis of epileptiform magnetic fields in neocortex.//Brain Res. 1990. V.530. N1. P.35-39.
- 51.Barth D.S. Empirical comparison of the MEG and EEG: animal models of the direct cortical response and epileptiform activity in neocortex.//Brain Topogr. 1991. V. 4. N2. P. 85-93.

52. Barth D.S. The neurophysiological basis of epileptiform magnetic fields and localization of neocortical sources. //J.Clin.Neurophysiol. 1993 V.10. N1. P. 99-107.
53. Basar E. EEG dynamics: relations between EEG and evoked potentials. //Elsevier.,1980,North-Holland,New York.P.37-49.
54. Basar E, Schurmann M, Basar-Eroglu C, Karakas S Alpha oscillations in brain functioning: an integrative theory. //Int.J.Psychophysiol. 1997. V.26. N1-3. P.5-29.
55. Basar E., Yordanova J., Kolev V., Basar-Eroglu C. Is the alpha rhythm a control parameter for brain responses? //Biol.Cybern. 1997. V.76. N6. P.471-480.
56. Bechtereva N.P., Zontov V.V. The relationship between certain forms of potentials and the variation in brain excitability (Based on EEG recorded during photic stimuli triggered by rhythmic brain potentials). //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol., 1962, V. 14, P. 320-330.
57. Berger H. Uber das Elektroencephalogramm des Menschen. //Arch. Psychiat. Nervenkr., 1929 , B.87 , S.527-570.
58. Berkhout J., Walter D.O., Adey W.R. Alterations of the human electroencephalogram induced by stressful verbal activity. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol., 1969, V. 27, P. 457-469.
59. Beurle R.L. Properties of a mass of cells capable of regenerating pulses. //Trans.R.Soc. Lond. [Biol.],1956, V.240. P. 55-94.
60. Braitenberg V. Cortical architectonics: general and areal. //In: Brazier M.A.B., Petsche H. (eds). Architectonics of the Cerebral Cortex. Raven Press: New York.1978. P. 443-446.
61. Bishop G.H. Cyclic changes in excitability of the optic pathway of the rabbit.//Amer.J.Physiol.,1933, V.103, P.213-224.
62. Bullock T.H., McClune M.C., Achimowicz J.Z., Iragui-Madoz V.J., Duckrow R.B., Spencer S.S. EEG coherence has structure in the millimeter domain: subdural and hippocampal recordings from epileptic patients. // Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1995, V.95, N 3, P.161-177



63. Burns BD, Grafstein B. The function and structure of some neurones in the cat's cerebral cortex. // *J. Physiol.*, 1952, V.118. P. 412-433.
64. Carelli P., Magnitic study of the spontaneous brain activity of normal subjects. // *Il Nuovo Cimento*.1984. V.2D, N.2, P.538-546.
65. Chapman R.M., Ilmoniemi R.J., Barbanera S., Romani G.L. Selective localization of alpha brain activity with neuromagnetic measurements. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1984, V.58, P.569-572.
66. Chatila M., Milleret C., Buser P., Rougeul A. A 10 Hz "alpha-like" rhythm in the visual cortex of the waking cat // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1992. V.83. N3. P. 217-222.
67. Chatila M., Milleret C., Rougeul A., Buser-P. Alpha rhythm in the cat thalamus. // *C.R. Acad. Sci. III.* 1993. V. 316. N1. P.51-58.
68. Chediak A.D., Demirozu M.C., Nay K.N. Alpha EEG sleep produced by balloon catheterization of the esophagus. // *Sleep.* 1990. V.13. N4. P.369.
69. Classen J., Witte O.W., Schlaug G., Seitz R.J., Holthausen H., Benecke R. Epileptic seizures triggered directly by focal transcranial magnetic stimulation. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, 1995, V.94, N.1, P.19-25.
70. Cohn R. The occipital alpha rhythm: a study of phase variations. // *J. Neurophysiol.* 1948. V.11, P.31-37.
71. Cohen D. Magnetoencephalography: evidence of magnetic fields produced by alpha-rhythm currents. *Science*, 1968, V.161, N3843, P.784.
72. Cohen D., Magnetic measurements and display of current generators in the brain. Part II. Polarization of the alpha-rhythm. // *Digest of XII Intern. Conf. on Medical and Biological Engineering (Jerusalem)*, 1979.
73. Cohen D., Cuffin B.N., Yunokuchi K., Maniewski R., Purcell C., Cosgrove G.R., Ives J., Kennedy J.G. Schomer D.L. MEG versus EEG localization test using implanted sources in the human brain. // *Ann. Neurol.* 1990. V.28. N6. P.811-817.
74. Cohen D., Cuffin B.N. EEG versus MEG localization accuracy: theory and experiment. // *Brain Topogr.* 1991. V. 4. N2. P. 95-103.

- 75.Cooper R. An ambiguity of bipolar recording. //Electroencephalogr.Clin. Neurophysiol.1959. V.11. P. 819-820.
- 76.Cooper R, Mundy-Castle AC. Spatial and temporal characteristics of the alpha rhythm; a toposcopic analysis. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1960. V.12. P. 153-165.
- 77.Cuffin B.N. EEG localization accuracy improvements using realistically shaped head models.//IEEE Trans. Biomed. Eng. 1996. V.43. N3. P. 299-303.
- 78.Darrow C.W., Henry C.E., Brenman M., Gill M. Inter-area electroencephalographic relationships affected by hypnosis: preliminary report. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1950. V. 2. P. 231.
- 79.Darrow C.W., Hicks R.G. Interarea electroencephalographic phase relationships following sensory and ideational stimuli. //Psychophysiology. 1965. V.1. P. 337-346.
- 80.Darrow C.W. Interarea electroencephalographic phase relationships. //In: Brown CC (ed.) Methods in Psychophysiology. Williams and Wilkins: Baltimore. 1967. P. 114-128.
- 81.De Gennaro L., Casagrande M., Violani C., Di Giovanni M., Herman J.,Bertini M. The complementary relationship between waking and REM sleep in the oculomotor system: an increase of rightward saccades during waking causes a decrease of rightward eye movements during REM sleep. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1995. V.95. N 4. P.252-256.
- 82.Deisz R.A. A tetrodotoxin-insensitive sodium current initiates burst firing of neocortical neurons.//Neuroscience. 1996. V.70. N2. P.341-351.
- 83.Doose H., Castiglione E., Waltz S. Parental generalized EEG alpha activity predisposes to spike wave discharges in offspring. //Hum.Genet. 1995. V.96. N6. P.695-704.
- 84.Dorn T., Witte O.W. Refractory periods following interictal spikes in acute experimentally induced epileptic foci.// Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1995. V. 94. N1. P.80-85.

- 85.Emerson R.G., Turner C.A., Pedley T.A., Walczak T.S., Forgiione M. Propagation patterns of temporal spikes. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1995 May; 94(5): 338-48.
- 86.Evans W.J., Cui L., Starr A. Olfactory event-related potentials in normal human subjects: effects of age and gender. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1995. V.95. N4. P.293-301.
- 87.Farley BG, Clark WA. Activity in networks of neuron-like elements. //In; Cherry C (ed). *Symposium on Information Theory: London,1960. Butterworth: London.1961. P.242-251.*
- 88.Ffytche D.H., Guy C.N., Zeki S. The parallel visual motion inputs into areas V1 and V5 of human cerebral cortex.//*Brain.* 1995. V.118. P.1375-1394.
- 89.Foitzl G, Petsche H. Das Verhalten der bioelektrischen Felder bei einem Fall von Hirntumor. //*Arch. Psychiat. Nervenkr.* 1959. V. 200. P.35-51.
- 90.Fonseca L.C., Tedrus G.M. Epileptic syndromes in children with somatosensory evoked spikes. //*Clin.Electroencephalogr.* 1994. V.25. N2. P. 54-58.
- 91.Fonseca L.C., Tedrus G.M., Bastos A., Bosco A., Laloni D.T., Reactivity of rolandic spikes. //*Clin-Electroencephalogr.* 1996. V.27. N3. P.116-120.
- 92.Gaarder K.,Koresko R., Kropfl W. The phasic relation of a component of alpha rhythm to fixation saccadic eye movements. //*Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1966. V.21. P. 544-551.
- 93.Gallen C.C. Sobel D.F., Lewine J.D., Sanders J.A., Hart B.L., Davis L.E.; Orrison W.W. Jr Neuromagnetic mapping of brain function. //*Radiology.* 1993. V.187. N3. P.863-867.
- 94.Garoutte B., Goodman S., Timmons B. Relative times of occurrence of alpha waves recorded from electrodes arranged linearly from frontal to occipital regions. //*Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1959. V.11. P.614.
- 95.George J.S., Aine C.J., Mosher J.C., Schmidt D.M., Ranken D.M., Schlitt H.A., Wood C.C., Lewine J.D., Sanders J.A., Belliveau J.W. Mapping function in the human brain with magnetoencephalography, anatomical magnetic resonance

- imaging, and functional magnetic resonance imaging. //J.Clin.Neurophysiol. 1995. V.12. N5. P.406-431.
- 96.Giannitrapani D. EEG changes under differing auditory stimulations. //Arch. Gen. Psychiatry 1970. V. 23. P.445-453.
- 97.Giannitrapani D., Sorkin A., Enestein J. Laterality preference of children and adults as related to interhemispheric EEG phase activity. //J. Neurol. Sci. 1966. V.3. P.139-150.
- 98.Gloor P., Vera C.L., Sperti L. Electrophysiological studies of hippocampal neurons. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1963. V.15. P.353-378.
- 99.Goldman S., Vivian W.E., Chein C.K., Bowes H.N. Electronic mapping of the activity of the heart and the brain.//Science 1948. V. 24. P.720-723.
- 100.Goldman S., Santelmann W.F., Vivian W.E., Goldman D. Travelling waves in the brain. //Science 1949. V.109 P.524-527.
- 101.Gratton G., Villa A.E. Fabiani M. Colombis G. Palin E. Bolcioni G. Fiori M.G. Functional correlates of a three-component spatial model of the alpha rhythm.//Brain.Res. 1992. V.582. N1. P.159-162.
- 102.Griffin L.D. The intrinsic geometry of the cerebral cortex. //J.Theor.Biol. 1994. V.166. N3. P. 261-273.
- 103.Gurtovoy K.G.,Kajola M.J.,Vvdensky V.L. Distribution of phase for alpha-rhythm measured by multichannel magnetometer over occipital head. //Advances in biomagnetism.1989.Plenium Press.New York.P 249-252.
- 104.Hamada T., Koshino Y., Fukui J., Tsubokawa M. [Reappearance and recovery of alpha rhythm after eye opening] //Rinsho-Byori. 1990. V. 38. N6. P.711-716.
- 105.Hamalainen M., Hari R., Ilmoniemi R.J, Knuutila J., Lounasmaa O.V. Magnetoencephalography-theory,instrumentation,and applications to noninvasive studies of the working human brain. //Reviews of Modern Physics, 1993, V. 65, P 413-497.
- 106.Harding G.F., Degg C., Anderson S.J., Holliday I., Fylan F., Barnes G., Bedford J. Topographic mapping of the pattern onset evoked magnetic response to

- stimulation of different portions of the visual field. //Int.J.Psychophysiol. 1994. V.16. N2-3. P.175-183.
- 107.Hong C.C., Jin Y., Potkin S.G., Buchsbaum M.S., Wu J., Callaghan G.M., Nudleman K.L., Gillin J.C. Language in dreaming and regional EEG alpha power. //Sleep. 1996. V.19. N3. P.232-235.
- 108.Hughes J.R., Kuruvilla A, Fino J.J. Topographic analysis of visual evoked potentials from flash and pattern reversal stimuli: evidence for "traveling waves." //Brain Topogr. 1992. V.4 N3. P.215-228.
- 109.Hughes J.R. The phenomenon of travelling waves: a review. //Clin.Electroencephalogr. 1995. V.26. N1. P.1-6.
- 110.Hughes J.R., Ikram A., Fino J.J. Characteristics of travelling waves under various conditions.//Clin. Electroencephalogr. 1995. V.26. N1. P.7-22.
- 111.Ingber L. Statistical mechanics of neocortical interactions. Basic formulation. //Physica,1982,V.5D, P.83-107.
- 112.Ingber L. Statistical mechanics of neocortical interactions. Derivation of short term memory capacity. //Physiol.Rev. 1984,V.A29. P.3346-3358.
- 113.Ingber L. Statistical mechanics of neocortical interactions. EEG dispersion relations. //IEEE Trans. Biomed. Eng.1985. V.32. P.91-94.
- 114.Inouye T., Shinosaki K., Yagasaki A. The direction of spread of alpha activity over the scalp. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1983. V.55. P.290-300.
- 115.Inouye T., Shinosaki K., Iyama A., Matsumoto Y. Localization of activated areas and directional EEG patterns during mental arithmetic. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1993. V. 86. P.224-230.
- 116.Iramina K., Ueno S.,Source estimation of spontaneous MEG activity and auditory evoked responses in normal subjects during sleep.//Brain Topogr. 1996. V.8. N3. P.297-301.
- 117.Katznelson R.D. Normal modes of the brain: neuroanatomical basis and a physiological theoretical model. //In: Electric fields of the brain: the neurophysics of EEG, 1981,Oxford University Press,New York.

- 118.Jasper H.H., Cruikshank R.M., Electroencephalography. II. Visual stimulation and after-images as effecting the occipital alpha rhythm. //J.gen.Psychol. 1937. V.17. P.29-48.
- 119.Jacobson J.I., Yamanashi W.S. An initial physical mechanism in the treatment of neurologic disorders with externally applied pico Tesla magnetic fields. //Neurol.Res. 1995. V.17. N2. P.144-148.
- 120.Johannisson T., Nilsson H., The alpha rhythm in the electroencephalogram: a theory based on a neurophysiological model.//Med. Hypotheses. 1996. V.46. N6. P.557-561.
- 121.Joliot M., Ribary U., Llinas R. Human oscillatory brain activity near 40 Hz coexists with cognitive temporal binding. //Proc.Nat.Acad.Sci.U.S.A. 1994. V. 91. N24. P.11748-11751.
- 122.Joseph J.P., Rieger H., Lesevre N., Remond A. Mathematical simulations of alpha rhythms recorded on the scalp. //In: Petsche H, Brazier MAB, (eds). Synchronization of EEG Activity in Epilepsies. Springer-Verlag: New York. 1972. P. 327-346.
- 123.Jurgens E., Rosler F., Henninghausen E., Heil M. Stimulus-induced gamma oscillations: harmonics of alpha activity? //Neuroreport. 1995. V.6. N5. P.813-816.
- 124.Kaufman L., Williamson S.J. Neuromagnetic localization of neuronal activity in visual and extravisual cortex. //Res.Publ.Assoc.Res.Nerv.Ment.Dis. 1990. V.67. P.271-287.
- 125.Kaufman L., Kaufman J.H., Wang J.Z. On cortical folds and neuromagnetic fields. //Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol. 1991. V.79. N3. P.211-226.
- 126.Kennedy J., Gottsdanker R., Armington Y., Gray F., A new electroencephalogram associated with thinking. //Science, 1948, V.108, N2811, P.527-529.
- 127.Kirk D.L., Yates G.K. Evidence for electrically evoked travelling waves in the guinea pig cochlea. //Hear.Res. 1994. V.74. N1-2. P.38-50.
- 128.Klimesch W. EEG-alpha rhythms and memory processes.// Int.J.Psychophysiol. 1997. V.26. N1-3. P.319-340.

- 129.Kononen M., Partanen J.V., Blocking of EEG alpha activity during visual performance in healthy adults. A quantitative study. //Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol. 1993. V.87. N3. P.164-166.
- 130.Koszer S., Moshe S.L., Legatt A.D., Shinnar S., Goldensohn E.S. Surface mapping of spike potential fields: experienced EEGers vs.computerized analysis. // Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol. 1996 V.98. N3. P.199-205.
- 131.Kuriki S.,Isobe Y., Mizutani Y. Measurements of auditory and somatically evoked magnetic fields and localization of their dipole sources. //Front.Med.Biol.Eng. 1989. V.1. N2. P.107-118.
- 132.Legarda S., Jayakar P. Electroclinical significance of rolandic spikes and dipoles in neurodevelopmentally normal children. // Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol. 1995. V.95. N4. P.257-259.
- 133.Lehmann D. EEG, evoked potentials, and eye and image movements. //In: The Control of Eye Movements,New York-London. Academic Press. 1971. P.140-174.
- 134.Lehmann D. Multichannel topography of human alpha EEG fields. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1971. V. 31. P.439-449.
- 135.Lehmann D. Human scalp EEG fields: evoked,alpha, sleep and spike-wave patterns. //In: Petsche H, Brazier MAB (eds). Synchronization of EEG Activity in Epilepsies. Springer-Verlag: New York.1972. P.307-326.
- 136.Lehmann D.,Ozaki H.,Pal I. EEG alpha map series: brain micro- states by space-oriented adaptive segmentation.//Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1987. V.67. P.271-288.
- 137.Lehmann D., Past,present and future of topographic mapping//Brain Topogr.1990, V.3.N1. P.191-202.
- 138.Lesevre N, Rieger H, Remond A. Definitions and value of average alpha rhythm and topography. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1967. V.23. P.384-385.

- 139.Lesny I., Morawski P., Spalkova V. [Determination of inhibition habituation in the alpha rhythm (eyes open)] //Cesk.Neurol.Neurochir. 1990. V.53. N4. P.269-274.
- 140.Liberson W.T. Reciprocal relationship between the major EEG rhythms and latencies of evoked potential intermediate components. A tentative explanation. //Electromyogr.Clin.Neurophysiol. 1989. V.29. N7-8. P.425-432.
- 141.Libet K.B., Gerard R.W. Steady potential fields and neuron activity. //J.Neurophysiol.1941. V. 4. P.438-455.
- 142.Lilly J.C. A method of recording the moving electrical potential gradients in the brain: the 25 channel bavatron and electroiconograms. //Conference on Electronics in Nucleonics and Medicine, Amer.Inst.Electr.Eng.: New York. 1950. P.37-43.
- 143.Lilly J.C., Cherry R.B. Surface movements of click responses from acoustic cerebral cortex of cat: leading and trailing edges of a response figure.//J. Neurophysiol. 1954. V.17. P.521-532.
- 144.Lilly J.C, Cherry RB. Surface movements of figures in spontaneous activity on anesthetized cerebral cortex: leading and trailing edges. //J. Neurophysiol. 1955. V.18. P.18-32.
- 145.Lindsley D.B. Foci of activity of the alpha rhythm in the human electroencephalogram.//J.Exp.Psychol. 1938. V.23. P.159-171.
- 146.Liske E., Hughes H.M., Stowe D.E. Cross-correlation of human alpha activity: normative data. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1967. V.22. P.429.
- 147.Lopes da Silva F.H., Hoeks H., Smits H., Zetterberg L.H. Model of brain rhythmic activity. //Kybernetik,1974,V.15. P.27-37.
- 148.Lopes da Silva F.H.,Storm L.W., The cortical source of alpha rhythm. //Neurosci. Lett.1977. V.6. P.237-241.
- 149.Lopes da Silva F.H. Neural mechanisms underlying brain waves: from neural membranes to networks. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1991. V.79. N2. P.81-93.



- 150.Lopes da Silva F.H., Pijn J.P., Velis D., Nijssen P.C. Alpha rhythms: noise, dynamics and models.//Int. J. Psychophysiol. 1997. V26. N1-3. P.237-249.
- 151.Lu S., Kajola M., Joutsiniemi S.L., Knuutila J., Hari R. Generator sites of spontaneous MEG activity during sleep. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1992.V.82. P.189-196.
- 152.Martinius J., Hoovey Z. Automatic analysis of interoccipital synchrony in the EEG of children with behavior disturbances. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1971. V.31. P.412.
- 153.Mickle W.A., Ades H.W. Spread of evoked cortical potentials. //J.Neurophysiol. 1953. V.16. P.608-633.
- 154.Minami T.,Gondo K.,Yamamoto T.,Yanai S.,Tasaki K.,Ueda K. Magnetoencephalographic analysis of rolandic discharges in benign childhood epilepsy.//Ann.Neurol. 1996. V.39. N3. P.326-334.
- 155.Motokawa K., Tsujiguchi K. Die Phasen differenzen der a-Wellen und Lokalunterschiede der elektrischen Aktivitat der Grosshirnrinde des Menschen. //Jap.J. Med. Sci, Part III. Biophys. 1944. V.10. P.23-38.
- 156.Nakasato N., Kado H., Nakanishi M., Koyanagi M., Kasai N., Niizuma H., Yoshimoto T. Magnetic detection of sleep spindles in normal subjects. //Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol. 1990.V.76. N2. P.123-130.
- 157.Narici L., Romani G.L. Neuromagnetic investigation of synchronized spontaneous activity. //Brain Topography. 1989. V.2, N1/2. P.19-30.
- 158.Narici L., Pizzella V., Romani G.L., Torrioli G. Traversa R., Rossini P.M. Evoked alpha- and mu-rhythm in humans: a neuromagnetic study.//Brain.Res. 1990. V.520. N1-2. P.222-231.
- 159.Niedermeyer E. Alpha-like rhythmical activity of the temporal lobe.//Clin.Electroencephalogr. 1990. V.21. N4. P.210-224.
- 160.Niedermeyer E. The "third rhythm": further observations. //Clin.Electroencephalogr. 1991. V.22. N2. P.83-96.
- 161.Niedermeyer E. Dipole theory and electroencephalography. //Clin.Electroencephalogr. 1996. V.27. N3. P.121-31

162. Nunez P.L. The brain wave equation: a model for the EEG. //Math. Biosci. 1974. V.21. P.279-297.
163. Nunez P.L. Wave-like properties of the alpha rhythm. //IEEE Trans. Biomed. Eng. 1974. V.21. P. 473-482.
164. Nunez P.L. Electrical fields of the brain. Oxford University Press. New York. Oxford. 1981. P.389-393.
165. Nunez P.L. A study of origins of the time dependencies of scalp EEG. I. Theoretical basis. //IEEE Trans Biomed.Eng.1981,V.28. P.271-280.
166. Nunez P.L. A study of origins of the time dependencies of scalp EEG, II. Experimental support of theory. //IEEE Trans Biomed. Eng. 1981,V.28. P.281-288.
167. Nunez P.L. Electric Fields of the Brain: The Neurophysics of EEG. Oxford University Press: New York,1981.
168. Nunez P.L. The evidence for standing waves in the brain. //14th International Conference on Medical and Biological Engineering, 7th International Conference on Medical Physics, 1985,Espo.
169. Nunez P.L. Global contributions to cortical dynamics: theoretical and experimental evidence for standing wave phenomena. //In: Springer Series in Brain Dynamics 1.,Springer-Verlag,Berlin,Heidelberg,1988, P.173-182.
170. Nunez P.L. Towards a physics of neocortex.//Advanced methods of physiological system modeling, V.2, Ed.by V.Z.Marmarelis, Plenum Publishing Corporaion,1989, P.241-259.
171. Nunez P.L. Generation of Human EEG by a combination of long and short range neocortical interactions.//Brain Topogr. 1989 V.1. N.3. P.199-214.
172. Onofrj M., Fulgente T., Thomas A., Malatesta G., Peresson M., Locatelli T., Martinelli V., Comi G. Source model and scalp topography of pattern reversal visual evoked potentials to altitudinal stimuli suggest that infoldings of calcarine fissure are not part of VEP generators.//Brain Topogr. 1995. V.7. N3. P.217-231.
173. Pantev C. Evoked and induced gamma-band activity of the human cortex. //Brain.Topogr. 1995. V.7. N4. P.321-330.

174. Pantev C., Hoke M., Lehnertz K., Lutkenhoner B., Fahrendorf G., Stober. Identification of sources of brain neuronal activity with high spatiotemporal resolution through combination of nonmagnetic source localization (NMSL) and magnetic resonance imaging (MRI) // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1990. V.75. P.173-184.
175. Papanicolaou A.C., Baumann S., Rogers R.L., Saydjari C. Amparo E.G., Eisenberg H.M. Localization of auditory response sources using magnetoencephalography and magnetic resonance imaging. // *Arch. Neurol.* 1990. V.47. N1. P.33-37.
176. Papakostopoulos D., Cooper R., Walter W.G. A technique for the measurement of phase relations of the EEG. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1971. V.30. P.562-564.
177. Peronnet G., Sindon M., Laveron A., Quoex F., Gerin P. Human cortical electro-genesis: stratigraphy and spectral analysis. // In: Petsche H, Brazier MAB (eds). *Synchronization of EEG Activity in Epilepsies*. Springer-Verlag: New York; 1972. P.235-262.
178. Petsche, H., Marko, A., Das Photozellentoposkop, eine einfache Methode zur Bestimmung der Feldverteilung und Ausbreitung hirnelektrischer Vorgänge. // *Arch. Psychiat. Nervenkr.* 1954. V.192, P.447-462.
179. Petsche H., Marko A., Kugler H. Die Ausbreitung der Spikes and Waves an der Schadeloberfläche. // *Wein. Z. Nervenheilk.* 1954. V.8. P.294-323.
180. Petsche H., Marko A. Toposkopische Untersuchungen zur Ausbreitung des Alpharhythmus. // *Wein. Z. Nervenheilk.* 1955. V.12. P.87-100.
181. Petsche H., Schinko H., Seitelberger F. Neuropathological studies on Van Bogaert's subacute sclerosing leucoencephalitis. // In: Van Bogaert et al (eds). *Encephalitides*. Elsevier: Amsterdam. 1961. P.353-385.
182. Petsche H. Pathophysiologie und Klinik des Petit Mal. Toposkopische Untersuchungen zur Phenomenologie des Spike-Wave-Musters. // *Wein. Z. Nervenheilk.* 1962. V.19. P.345-422.

183. Petsche H., Sterc J. The significance of the cortex for the travelling phenomenon of brain waves. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1968. V.25. P.11-22.
184. Petsche H., Rappelsberger P. Influence of cortical incisions on synchronization pattern and travelling waves. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1970. V.28. P.592-600.
185. Petsche H., Rappelsberger P., Trappl R. Properties of cortical seizure potential maps. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1970. V.29. P.567-578.
186. Petsche H., Rappelsberger P., Frey Z. Intracortical aspects of the synchronization of self sustained bioelectrical activities. // In: Petsche H, Brazier MAB, (eds). *Synchronization of the EEG Activity in Epilepsies.* Springer-Verlag: New York; 1972. P.263-284.
187. Pfurtscheller G., Aranibar A. Event related cortical desynchronization detected by power measurements of scalp EEG. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1977. V.42. P.817-826.
188. Pfurtscheller G., Aranibar A. Evaluation of event related desynchronization (ERD) preceding and following self-paced movement. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1979. V. 46. P.138-147.
189. Pfurtscheller G. Spatiotemporal analysis of alpha frequency components with the ERD technique. // *Brain Topogr.* 1989. V.2. N1-2. P.3-8.
190. Pfurtscheller G, Aranibar A. Voluntary movement ERD: normative studies. // In: Pfurtscheller G, Buser G. Lopes da Silva FH, Petsche H, (eds). *Rhythmic EEG Activities and Cortical Functioning.* Elsevier: Amsterdam; 1980. P.151-177.
191. Pfurtscheller G. Event-related synchronization (ERS): an electrophysiological correlate of cortical areas at rest. // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1992. V.83. P.62-69.
192. Pfurtscheller G., Neuper C. Event-related synchronization of mu rhythm in the EEG over the cortical hand area in man. // *Neurosci Lett.* 1994 V.174. N1. P.93-96.

193. Pfurtscheller G., Neuper C., Berger J. Source localization using event-related desynchronization (ERD) within the alpha band. //Brain Topogr. 1994. V.6. N4. P.269-275.
194. Pfurtscheller G., Neuper C., Mohl W. Event-related desynchronization (ERD) during visual processing. //Int. J. Psychophysiol. 1994. V.16. N2-3. P.147-153.
195. Pitts W., McCulloch W.S. How we know universals. The perception of auditory and visual forms //Bull. Math. Biophys. 1947. V.9. P.127-147.
196. Pozo-Olano J.D.D. Computer studies on the spatio-temporal organization of brain waves on the scalp. //Univ. G.A.: Athens. 1969. P.98.
197. Pulvermuller F., Lutzenberger W., Preissl H., Birbaumer N. Spectral responses in the gamma-band: physiological signs of higher cognitive processes? //Neuroreport. 1995. V.6. N15. P.2059-2064.
198. Pulvermuller F., Eulitz C., Pantev C., Mohr B., Feige B., Lutzenberger W., Elbert T., Birbaumer N. High-frequency cortical responses reflect lexical processing: an MEG study. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1996. V.98. N1. P.76-85.
199. Remond A. Orientations et tendances des methodes topo-graphiques dans l'etude de l'activite blectrique du cerveau. //Rev.Neurol. 1955. V.93. P.399-432.
200. Remond A. Integrated and topographical analysis of the EEG. // Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1961. V.20. P.64-67.
201. Remond A. The importance of topographic data in EEG phenomena and an electric model to reproduce them. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1968. V.27. P.29-49.
202. Ricci G.B., Chapman R.M., Erne-S.N., Narici L., Peresson M., Pizzella V., Romani G.L., Torrioli G., Cilli M. Neuromagnetic topography of photoconvulsive response in man. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1990. V.75. N2. P.1-12.
203. Rodin E.A., Rodin M.J. Dipole sources of the human alpha rhythm. //Brain Topogr. 1995. V.7. N3. P.201-208.
204. Rogers R.L., Papanicolaou A.C., Baumann S.B. Saydjari C., Eisenberg H.M. Neuromagnetic evidence of a dynamic excitation pattern generating the N100

- auditory response. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1990. V.77. N3. P.237-240.
- 205.Rogers R.L., Basile L.F., Papanicolaou A.C. Bourbon T.W., Eisenberg H.M. Visual evoked magnetic fields reveal activity in the superior temporal sulcus.//Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol. 1993. V.86. N5. P.344-347.
- 208.Ruhenstroth-Bauer G., Gunther W., Hantschk I., Klages U., Kugler J., Peters J. Influence of the earth's magnetic field on resting and activated EEG mapping in normal subjects. //Int. J. Neurosci. 1993. V.73. N3-4. P.195-201.
- 206.Rossini P.M., Narici L., Romani G.L. Peresson M., Torrioli G., Traversa R. Simultaneous motor output and sensory input: cortical interference site resolved in humans via neuromagnetic measurements. //Neurosci.Lett. 1989. V.96. N3. P.300-305.
- 207.Sakamoto H., Inouye T., Shinosaki K. Preservation of alpha rhythm shortly after photic driving. //Int.J.Neurosci. 1993. V.73. N3-4. P.227-233.
- 208.Salenius S., Kajola M., Thompson W.L., Kosslyn S., Hari R. Reactivity of magnetic parieto-occipital alpha rhythm during visual imagery. //Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol. 1995. V.95. N6. P. 453-462.
- 209.Salmelin R.H. Characterization of spontaneous MEG rhythms in healthy adults. // Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol. 1994. V.91. N4. P.237-248.
- 210.Salmelin R.H. Spatiotemporal characteristics of sensorimotor neuromagnetic rhythms related to thumb movement.//Neuroscience. 1994. V.60. N2. P.537-550.
- 211.Salmelin R.H.,Hamalainen M.S.A. Dipole modelling of MEG rhythms in time and frequency domains.//Brain Topogr. 1995. V.7. N3. P.251-257.
- 212.Sandyk R. Alpha rhythm and the pineal gland. //Int.J.Neurosci. 1992. V.63. N3-4. P.221-227.
- 213.Sandyk R., Derpapas K. The effects of external picoTesla range magnetic fields on the EEG in Parkinson's disease. //Int.J.Neurosci. 1993. V.70. N1-2. P.85-96.

- 214.Schienze A., Stark R., Walter B., Vaitl D., Kulzer R. Effects of low-frequency magnetic fields on electrocortical activity in humans: a sferics simulation study.//Int. J. Neurosci. 1997. V.90. N1-2. P.21-36.
- 215.Schurmann M., Basar-Eroglu C., Basar E. A possible role of evoked alpha in primary sensory processing: common properties of cat intracranial recordings and human EEG and MEG.//Int. J. Psychophysiol. 1997.V.26. N1-3. P.149-170.
- 216.Seki K., Nakasato N., Fujita S., Hatanaka K., Kawamura T., Kanno A., Yoshimoto T. Neuromagnetic evidence that the P100 component of the pattern reversal visual evoked response originates in the bottom of the calcarine fissure. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1996. V.100. N5. P.436-442.
- 217.Shaw J.C. McLachlan K.R. The association between alpha rhythm propagation time and level of arousal.//Psychophysiology 1968. V.4. P.307-410.
- 218.Shevelev I.A.,Kostelianetz N.B.,Kamenkovich V.M.,Sharaev G.A. EEG alpha-wave in the visual cortex : check of the hypothesis of the scanning process. //International Journal of Psychophysiology, 1991, V.11,P 195-201.
- 219.Shevelev I.A., Kamenkovich V.M.,Kostelianetz N.B., Sharaev G.A. Recognition of direction of uniform and accelerated visual motion and EEG alpha-wave phases. //FEBS Letters , 1996, V.392,P 169-174.
- 220.Shevelev I.A., Tsicalov E.N. Fast thermal waves spreading over the cerebral cortex//Neuroscience. 1997. V.76. N2. P.531-540.
- 221.Shinosaki K., Inouye T., Ukai S., Toi S. Half-field sinusoidally modulated light stimulation at subject's alpha frequency. //Electro-encephalogr. Clin. Neurophysiol. 1992. V.83. N6. P.372-377.
- 222.Shipton H.W. An improved electrotoposcope. //Electro-encephalogr. Clin. Neurophysiol. 1957. V.9. P.182.
- 223.Sloan N.,Jasper H. The identity of spreading depression and "suppression". //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1950. V.2. P.59-78.
- 224.Sorel L. A comparative study of basal rhythms in man using bipolar and vertical montages. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1971. V.30. P.251-252.

- 225.Sorel L., Peters J.P., Leroux D., Michiels M. Present state of development of neoelectroencephalography. //Clin.Electroencephalogr. 1996 V.27. N3. P.132-144.
- 226.Steriade M., Gloor P., Llinas R.R., Lopes da Silva F.H., Mesulam M.M. Basic mechanisms of cerebral rhythmic activities. //Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1990. V.76. P.481-508.
- 227.Suzuki H. Phase relationships of alpha rhythm in man //Jap. J. Physiol. 1974. V.24. N.6. P.569-586.
- 228.Tagliati M., Sabbadini M., Bernardi G., Silvestrini M. Multichannel visual evoked potentials in migraine. // Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1995. V.96. N1. P.1-5.
- 229.Terasaki O., Okudo Y., Musha T., Tory M. Primary visual cortex as possible generators of the alpha - wave. //Proceedings of the 5th ISBET Congress, Munster,1994.
- 230.Tesche C., Kajola M. A comparison of the localization of spontaneous neuromagnetic activity in the frequency and time domains. //Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol. 1993. V.87. N6. P.408-416.
- 231.Thomeer E.C., Stam C.J., van Woerkom T.C. EEG changes during mental activation. //Clin.Electroencephalogr. 1994. V.25. N3. P.94-98.
- 232.Tiihonen J., Hari R., Kajola M., Karhu J., Ahlfors S., Tissari S. Magnetoencephalographic 10-Hz rhythm from the human auditory cortex.//Neurosci. Lett. 1991. V.129. N2. P.303-305.
- 233.Ueno S., Iramina K. Modeling and source localization of MEG activities.//Brain. Topogr. 1990. V.3. N1. P.151-165.
- 234.Van Rotterdam A., Lopes da Silva F.H., van der Ende J., Viergever M.A., Hermans A.J. A model of the spatial-temporal characteristics of the alpha rhythm. //Bull.Math.Biol. 1982. V.44. P.283-305.
- 235.Walter W.G. Toposcopy. //Third International EEG Congress 1953, Symposium I on Recent Developments in Electroencephalographic Techniques. Elsevier: Amsterdam; 1953. P.7-16.



236. Walter W.G. The brain as a machine. // Proc. Roy. Soc. Med. 1957. V.50. P.799-808.
237. Wang G., Takigawa M., Matsushita T. Correlation of alpha activity between the frontal and occipital cortex. // Jap. J. Physiol. 1992. V.42. P.1-13.
238. Wright J.J., Sergejew A.A., Liley D.T. Computer simulation of electrocortical activity at millimetric scale. // Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 1994. V.90. N5. P.365-375.
239. Williamson S.J., Kaufman L. Advances in neuromagnetic instrumentation and studies of spontaneous brain activity. // Brain Topogr. 1989. V.2. N1-2. P.129-139.
240. Williamson S.J., Lu Z.L., Wang J.Z., Karron D., Support for the alphon hypothesis as an organizing principle for occipital alpha rhythm // Abstracts International Conference on Alpha processes in the brain., 1994, Lubeck, Germany., P 55.
241. Williamson S.J., Kaufman L., Lu Z.L., Wang J.Z., Karron D., Study of human occipital alpha rhythm: the alphon hypothesis and alpha suppression. // Int. J. Psychophysiol. 1997. V.26. N1-3. P 63-76.
242. Wilson H.R., Cowan J.D. Excitatory and inhibitory interactions in localized populations of model neurons. // Biophysics. 1972. V.12. P.1-24.
243. Wright J.J., Kydd R.R. A linear theory for global electrocortical activity and its control by the lateral hypothalamus. // Biol. Cybern. 1984. V.50. P.75-82.
244. Wright J.J., Liley D.T. Simulation of electrocortical waves. // Biol-Cybern. 1995. V.72. N4. P.347-356.
245. Yoshida H., Iramina K., Ueno S. Source models of sleep spindles using MEG and EEG measurements. // Brain Topogr. 1996. V.8. N3. P.303-307.
246. Yoneda K., Sekimoto S., Yumoto M., Sugishita M. The early component of the visual evoked magnetic field. // Neuroreport. 1995. V.6. N5. P.797-800