Показатели электроэнцефалограммы при оценке когнитивных функций

А.Г. ПОЛУНИНА

Научный центр сердечно-сосудистой хирургии им. А.Н. Бакулева РАМН, Московский научно-практический центр наркологии Департамента здравоохранения Москвы

Electroencephalogram characteristics in the assessment of cognitive functions

A.G. POLUNINA

Bakulev Scientific Center of Cardiovascular Surgery, Russian Academy of Medical Sciences, Moscow, Moscow Research Practical Center of Drug Addiction, Moscow

Ключевые слова: *ЭЭГ, α-активность, β-активность, γ-активность, δ-активность, θ-активность.*

Key words: *alpha activity, beta activity, gamma activity, delta activity, EEG, theta activity.*

Электроэнцефалография широко используется в исследованиях заболеваний нервной системы в течение 80 лет, однако клиническое значение выявляемых с ее помощью феноменов продолжает оставаться предметом дискуссий. Поиск эпилептической активности является единственным обоснованным показанием к назначению электроэнцефалографии в современной неврологической практике [4, 7]. В то же время интерпретация таких нередких находок на электроэнцефалограмме (ЭЭГ), как пароксизмальная высокоамплитудная θ-активность, низкоамплитудная медленноволновая активность, выраженная межполушарная асимметрия биоэлектрической активности мозга (БЭА), слабая выраженность или, напротив, гиперсинхронность α-ритма, оказываются в большинстве случаев затруднительными.

В классификации Е.А. Жирмунской и В.С. Лосева [3] выделяются 5 типов БЭА у здоровых взрослых людей: организованный, гиперсинхронный, десинхронный, дезорганизованный с преобладанием α-активности, дезорганизованный с преобладанием θ- и δ-активности. Авторы подчеркивают связь между личностными характеристиками испытуемых и особенностями БЭА в покое. В отечественных педиатрических исследованиях также была продемонстрирована связь между характеристиками БЭА и поведенческими особенностями детей [1, 6]. Внедрение компьютерных технологий анализа данных ЭЭГ создало возможности изучения природы электроэнцефалографических феноменов на совершенно ином математическом уровне [2, 5].

Создатель электроэнцефалографии Hans Berger (цит. по [58]) предполагал, что регистрируемые осцилляции структур головного мозга имеют прямое отношение к когнитивной деятельности и процессам, обеспечивающим функции сознания. Однако до появления компьютерной обработки данных ЭЭГ это мнение традиционно оспаривалось. Данное обстоятельство являлось следствием неправильной интерпретации результатов ранних экспериментальных исследований, регистрировавших спонтанную α-активность в нейрональных популяциях таламуса, а спонтанную θ-активность — в гиппокампе [11]. Исследователи предположили, что любая α-активность структур коры полушарий мозга, в первую очередь α-ритм, проецируется из структур таламуса, и соответственно любая θ-активность проецируется из структур гиппокампа. Именно такая интерпретация доминирующих ритмов спонтанной БЭА мозга вошла в неврологические учебники. В то же время данные более поздних исследований, опровергнувших облигатность участия таламуса и гиппокампа в генерации корковой α- и θ-активности, известны преимущественно психофизиологам.

Цель настоящего обзора современных исследований — демонстрация возможностей компьютерной ЭЭГ как инструмента оценки когнитивных функций. В первой части работы рассмотрены нейрофизиологические факторы, обусловливающие частотные и амплитудные характеристики осцилляций структур коры мозга, регистрируемых с помощью ЭЭГ. Во второй части приводятся исследования, в которых были установлены специфичные ассоциации между особенностями когнитивной активности и частотными характеристиками сопровождающих ее осцилляций нейросетей.

Факторы, определяющие характеристики БЭА

Частота осцилляций нейрональных популяций

Результаты ряда экспериментальных исследований свидетельствуют, что важнейшее влияние на частоту осцилляций локальных популяций нейронов в норме ока-

© А.Г. Полунина, 2012

Zh Nevrol Psikhiatr im SS Korsakova 2012;112:7:74

e-mail: anpolunina@mail.ru

зывает *расстояние между элементами нейросети*, в составе которой данная популяция клеток функционирует [40, 49, 58, 75]. Отношение между расстоянием элементов в нейросети и частотой нейрональных осцилляций является обратным, т.е. чем больше расстояние, тем ниже частота регистрируемой нейроактивности. Так, в экспериментальном исследовании A. Von Stein и J. Sarnthein [75] было показано, что когнитивные процессы, требующие локальной активации структур коры мозга (зрительная перцепция), сопровождаются нейрональными осцилляциями в γ-частотном диапазоне. Когнитивные операции, осуществляемые соседними отделами височной и теменной коры (семантический процессинг мультимодальной информации), поддерживаются более низкочастотными осцилляциями в β-1-частотном диапазоне. Наконец, когнитивные операции, требующие совместного участия структур префронтальной и теменной коры (зрительное воображение и др.), характеризуются увеличением когерентности БЭА в θ- и α-частотном диапазонах между соответствующими регионами мозга. Таким образом, расстояние между элементами нейросети является ведущим фактором, определяющим частоту осцилляций нейронов в ее составе.

Возможно также, что на частоту регистрируемых осцилляций влияет *количество нейрональных популяций, вовлеченных в функционирующую нейросеть*. Однако вклад данного предполагаемого фактора исследован крайне мало. Косвенным свидетельством в пользу этого предположения являются результаты нашего исследования [57], показавшего достоверную обратную связь между уровнем интеллекта и показателями абстрактного мышления с одной стороны и частотой спонтанных медленноволновых (δ-1) осцилляций в состоянии покоя — с другой. Можно предположить, что замедление δ-активности у испытуемых с высоким интеллектом обусловлено большим количеством элементов в спонтанно функционирующих нейросетях по сравнению с испытуемыми с более низким интеллектом.

В реальных условиях на частоту осцилляций головного мозга человека влияет не только расстояние между элементами функционирующих нейросетей, но и *сформированность связей* между нейрональными популяциями. Так, среднечастотные показатели БЭА у детей более низкие по сравнению со взрослыми, несмотря на меньший внутричерепной объем и соответственно меньшие межнейрональные расстояния [17, 52, 81]. Кроме того, по мере созревания мозга увеличивается синхронизация высокочастотной активности между различными регионами мозга [78, 81]. N. Kopell и соавт. [40] указывают на феномен увеличения скорости проведения сигнала в нейрональных аксонах после регулярного включения соответствующего нейрона в процессы обработки информации. Таким образом, созревание миелинизированных связей между отдаленными регионами головного мозга приводит к ускорению обработки сложных паттернов информации и увеличению среднечастотных показателей БЭА у взрослых людей по сравнению с детьми [9].

Функциональное состояние нейрона также является одним из ведущих факторов, обусловливающих частоту производимых им осцилляций. Очевидно, что эффективное осциллирование нейрона в рамках когнитивной деятельности является крайне затратным процессом, требующим бесперебойного поступления энергетических и материальных ресурсов. Так, было показано, что при снижении объема церебрального кровотока до 22 мл/100 г/мин среднечастотные показатели спонтанных осцилляций нейронов замедляются [20]. Дальнейшее уменьшение перфузии мозга приводит к полному прекращению спонтанных осцилляций. Сходная динамика описана при охлаждении мозга во время операций с искусственным кровообращением [26]. Неудивительно, что замедление БЭА описано при самых различных заболеваниях головного мозга. Данное обстоятельство длительное время давало основание многим исследователям ЭЭГ трактовать спонтанную медленноволновую активность мозга, особенно в δ-частотном диапазоне, как патологический феномен. Однако в настоящее время очевидно, что снижение функциональных возможностей нейронов является лишь одним из ряда факторов, индуцирующих медленноволновые осцилляции нейронов мозга. Подчеркнем, что в нормальных условиях частота осцилляций нейросетей в первую очередь определяется дистанцией между составляющими ее нейрональными популяциями и сформированностью межнейрональных связей.

Факторы, определяющие амплитуду осцилляций нейрональных популяций

Амплитуда нейрональных осцилляций и ее математическое производное «мощность» БЭА обусловлены *количеством синхронно осциллирующих нейронов*, которые локализуются в непосредственной близости от регистрирующего электрода. Так, данные целого ряда исследований продемонстрировали достоверные ассоциации между уровнем интеллекта, толщиной серого вещества коры мозга и мощностью БЭА (см. обзоры литературы [8, 9]). У взрослых людей толщина коры, мощность БЭА и уровень интеллекта демонстрируют сильные позитивные корреляции, т.е. чем толще кора, тем выше мощность БЭА и уровень интеллекта. В пожилом возрасте в связи с атрофическими изменениями в коре мозга амплитуда спонтанной и вызванной БЭА снижается [61, 77], достигая минимальных показателей при деменции [72]. В исследовании R. Thatcher и соавт. [73] у пациентов с черепно-мозговой травмой увеличение времени релаксации Т2-сигнала в сером веществе мозга сопровождалось снижением амплитуды β-активности.

Хорошо известна закономерность: чем выше частота нейрональных осцилляций, тем ниже амплитуда регистрируемой ЭЭГ-активности. Иными словами, наименьшая амплитуда характерна для γ-активности, а наибольшая — для δ-активности. В случае γ-активности амплитуда высокочастотных осцилляций (100—200 Hz) столь мала, что регистрация последних возможна только при непосредственном контакте электродов с корой мозга (электрокортикограмма) [43]. По мнению E. Leuthardt и соавт. [43], γ-частотные осцилляции возможны только при вовлечении в синхронизированную активность минимального числа нейронов, соответственно минимальной является и мощность γ-активности. Логично предположить, что более высокая амплитуда (мощность) низкочастотных осцилляций отражает большее количество нейронов, вовлеченных в синхронизированную медленноволновую активность.

На первый взгляд, данные современных нейровизуализационных исследований противоречат предположению о более общих эффектах медленноволновых осцил-

ляций на активность коры головного мозга по сравнению с локальной высокочастотной активностью. Так, в состоянии «расслабленного бодрствования» или при тактильном раздражении пальцев испытуемых активация коры головного мозга (по данным функциональной МРТ — фМРТ) коррелирует преимущественно с мощностью высокочастотной β- и γ-активности, а не с медленночастотными осцилляциями коры мозга [41, 67]. В то же время в процессе медленноволнового сна доминирующая высокоамплитудная δ-активность позитивно коррелирует с усилением кровотока в зрительной и слуховой коре мозга [30]. В действительности высокочастотная активность требует больших энергетических и метаболических ресурсов по сравнению с медленночастотной [66], и именно это обстоятельство объясняет большее усиление кровотока по данным фМРТ в процессе высокочастотных осцилляций. В целом локализация «возбуждения» в коре мозга по данным фМРТ и электрофизиологических исследований совпадает далеко не всегда [35, 67].

Хорошо известно, что в очагах с грубыми деструктивными изменениями головного мозга регистрируется преимущественно δ-активность, а в прилежащих к очагу отделах коры — более высокочастотная θ-активность [19]. Показано также, что разрядам высокоамплитудной δ-активности на фоне гипервентиляции предшествует деактивация коры мозга вследствие гипоперфузии [45]. Интересны данные R. Thatcher и соавт. [73], показавших, что высокоамплитудная δ-активность была характерна только для пациентов с увеличенным временем релаксации Т2-сигнала в белом веществе мозга после черепно-мозговой травмы, в то время как повреждение серого вещества сопровождалось снижением амплитуды БЭА. Угнетение же метаболизма в сером веществе мозга в условиях общей анестезии или охлаждении мозга также сопровождается уплощением осцилляций мозга во всех частотных диапазонах [20, 26].

Суммируя данные приведенных выше исследований, можно сделать вывод, что *состояние связей между нейрональными популяциями* имеет ключевое значение в генерации высокоамлитудных медленноволновых осцилляций. Последний тезис подтверждают также данные нейрофизиологических исследований развития мозга. В процессе созревания мозга амплитуда ранних компонентов вызванных потенциалов (N1, N2 и т.д.) прогрессивно снижается [33, 78, 81], в то же время амплитуда более поздних компонентов продолжает увеличиваться до более позднего возрастного диапазона [33, 69]. Описанные нейрофизиологические тенденции соответствуют порядку созревания связей между нейрональными популяциями: от близлежащих к отдаленным регионам мозга [8].

Кора мозга многослойна, и возбуждение нейронов разных ее слоев происходит неравномерно. Фазическое поступление нейромедиаторов (глутаминовая кислота, γ-аминомасляная кислота, ацетилхолин) индуцирует различные паттерны активации разных нейрональных групп коры мозга как по вертикали, так и горизонтали в зависимости от природы нейромедиатора [58, 63]. Очевидно, что сигналы из отдаленных структур мозга приходят с неравномерной скоростью и постепенно вовлекают в ритмическую активность целевые нейрональные группы. Соответственно регистрируемая медленноволновая активность отражает синхронную активность значительно большего количества нейронов как по вертикали, так и горизонтали по сравнению с узколокальными высокочастотными разрядами в γ- и β-частотных диапазонах. В то же время сформированные возбуждающие и, главное, тормозящие связи между нейрональными популяциями индуцируют более «адресную» активацию нейрональных групп, имеющую соответственно более низкую амплитуду синхронных осцилляций.

Таким образом, высокая амплитуда медленноволновой активности по сравнению с высокочастотной обусловлена более медленным вовлечением в синхронную активность большего количества нейронов различных слоев коры мозга. Незрелость или повреждения белого вещества мозга затрудняют прохождение сигналов между отдаленными структурами мозга и, возможно, нарушают механизмы «торможения» избыточной генерализации сигнала, что приводит к неравномерности и диффузности его распространения в сером веществе мозга. В то же время любые процессы, нарушающие функционирование серого вещества мозга, приводят к угнетению БЭА и нарушениям межнейрональных коммуникаций и соответственно проявляются снижением амплитуды осцилляций во всех частотных диапазонах.

Ритмические осцилляции нейросетей — основной принцип функционирования мозга

Гипотеза о ведущем значении ритмических осцилляций нейронов как механизма реализации межнейрональных коммуникаций в последнее десятилетие получила широкое признание среди исследователей БЭА. На начальном этапе предполагалось, что нейроны, входящие в одну нейросеть склонны функционировать на определенных частотах, и именно этот фактор объединяет нейроны в единую нейросеть. Действительно, данные целого ряда исследований свидетельствуют, что в процессе обработки сложной зрительной информации соответствующие нейросети осциллируют преимущественно в α-частотном диапазоне, в то время как обработка вербально-слуховой информации осуществляется преимущественно на фоне θ-δ-осцилляций [53, 56, 68, 77]. Тем не менее стимулы любой модальности индуцируют широкополостные ритмические осцилляции, в рамках которой наблюдаются пики доминирующих частот. Последнее обстоятельство противоречит предположению об особой «биологической» склонности нейронов функционировать в узкополостном частотном диапазоне. Как цитировалось ранее, в настоящее время доказано, что расстояние между нейронами и сформированность межнейрональных связей являются ведущими факторами в определении частоты их взаимодействия.

В целом ряде исследований было продемонстрировано, что получаемые в результате многократного суммирования компоненты когнитивных вызванных потенциалов (ВП) складываются из синхронизирующихся α-, θ- и δ-осцилляций [25, 32, 38]. По данным исследования W. Gruber и соавт. [25], более ранние комплексы когнитивных вызванных потенциалов складываются из более высокочастотных компонентов БЭА, соответственно медленноволновые осцилляции формируют длиннолатентные потенциалы. Так, исследователи наблюдали максимум синхронизации α-активности в интервале 50—100 мс после стимула, θ-активности — около 150—200 мс и δ-активности — около 300 мс. Неудивительно, что характеристики спонтанной БЭА имеют прямое отношение к

амплитуде и латентности комплексов ВП [31]. Так, высокая амплитуда компонентов ВП наблюдается только у испытуемых с высокоамплитудными спонтанными осцилляциями, однако данная связь характерна только для необычных (target) стимулов.

Несколько исследовательских групп установили гармоничность «парных» (coupled) пиковых частот, на которых осциллирует определенная нейрональная группа в процессе спонтанной или индуцированной активности [49, 66, 76]. Так, J. Mikkonen и M. Penttonen [49] производили кратковременную стимуляцию гиппокампальной коры в β-частотном диапазоне и наблюдали ответ не только в диапазоне 20 Hz, но и субгармоничные ответы в диапазоне 200 и 2 Hz, при этом вспышка ответных осцилляций как начиналась, так и заканчивалась в γ-частотном диапазоне. Исследователи предположили, что «γ-ответ» является следствием активности локальных нейрональных субпопуляций, а субгармоничная β-активность отражает вовлечение в индуцированную активность других гиппокампальных нейрональных групп. В то же время субгармоничные δ-осцилляции отражали вовлечение в ритмическую активность нейрональных групп за пределами гиппокампа.

C. Schroeder и P. Lakatos [66] указывают на ритмичность любой поступающей в мозг сенсорной информации. Синусоидальность осцилляций здорового мозга отражает синхронизацию по фазе осцилляций в близлежащих и отдаленных друг от друга нейрональных группах. Так, в экспериментальном исследовании авторов амплитуда γ-осцилляций достигала максимума с периодичностью θ-активности, в то время как амплитуда синхронизированной с γ θ-активности достигала максимума с периодичностью в δ-частотном диапазоне. По мнению исследователей, возбуждаемая сенсорной стимуляцией локальная корковая активность при благоприятных условиях охватывает все релевантные нейрональные группы, которые включаются в генерализованную синхронизированную по фазе активность на субгармоничных частотах в различных частотных диапазонах. В то же время локальный ответ любой нейрональной группы всегда производится в γ-частотном диапазоне и только синхронизируется по фазе с отдаленными нейрональными популяциями. Следовательно, по выражению C. Schroeder и P. Lakatos [66], локальная γ-активность значительно чаще является «рабом» (индуцируема), чем индуктором синхронизированной активности в отдаленных нейрональных популяциях. В частности, в исследовании C. Haenschel и соавт. [27] было продемонстрировано как в ответ на простой звуковой стимул формируется локальный «γ-ответ» в слуховой коре, вслед за которым в данной области возникают синхронизированные β-1-осцилляции, которые далее распространяются в теменную область, где в свою очередь формируется «γ-ответ». Важно, что описанный феномен был отчетливо представлен преимущественно при поступлении необычных слуховых стимулов и угасал при повторении сходных стимулов.

К механизмам, ограничивающим генерализацию медленноволновых осцилляций в здоровом мозге, относится фазовая активность ацетилхолина в корковых структурах. Так, в ряде исследований группы О.С. Виноградовой [74] было показано, что ацетилхолин стабилизирует гиппокампальный цикл θ-активности, инициируемый поступающим сенсорным стимулом. Иными словами, фазовое поступление ацетилхолина в кору гиппокампа повышает рефрактерность осциллирующих нейронов к интерферирующим стимулам до окончания «θ-цикла». В последующих исследованиях было установлено, что холинергическая иннервация оказывает сходное «стабилизирующее» влияние на функционирование первичной коры больших полушарий, усиливает поток сигналов из таламических структур и блокирует поступление в первичную кору сигналов из ассоциативной коры [63, 65]. Интересно, что наиболее низкие концентрации ацетилхолина в мозге регистрируются в стадии медленноволнового сна, т.е. в период функционирования мозга в режиме максимально выраженной генерализации БЭА, результатом которой является консолидация следов эпизодической памяти (т.е. внутренняя ассоциативная активность) в новой коре [22].

Таким образом, любая когнитивная активность сопровождается осцилляциями в широком диапазоне частот, в структуре которого выделяются субгармонические пиковые частоты. Локальный сенсорный корковый ответ осуществляется γ-частотными осцилляциями, индуцирующими субгармонические β-осцилляции, которые в свою очередь вовлекают в активность близлежащие ассоциативные области коры, отвечающие гармоничной γ-активностью. Наконец, генерализация сигнала приводит к ритмическим изменениям локальной высокочастотной активности с медленноволновой периодичностью.

Функциональное значение спонтанных и вызванных осцилляций головного мозга в различных частотных диапазонах

Результаты современных исследований спектральных показателей БЭА в процессе когнитивной деятельности свидетельствуют о единой тенденции: чем более сложной, многокомпонентной и «интеллектуальной» является выполняемая задача, тем ниже частота активности мозга, обеспечивающей ее выполнение. Ниже суммированы данные исследований, иллюстрирующие описанную закономерность.

γ-Активность

γ-Активность включает чрезвычайно широкий спектр нейрональных осцилляций (30—300 Hz), при этом стандартная ЭЭГ способна регистрировать преимущественно активность в частотном диапазоне от 30 до 100 Hz. Следует отметить, что именно в этом частотном диапазоне (50 или 60 Hz) функционируют электросети, наводки от которых могут быть источником артефактных узкополостных осцилляций. По мнению J. Nottage [51], электросетевые наводки могут также проявляться на гармоничных частотах (150 или 250 Hz). Кроме того, значительную проблему при регистрации γ-активности с помощью скальповой ЭЭГ представляют мышечные и глазодвигательные (саккады) артефакты [51, 82]. В настоящее время предлагаются к использованию методики по удалению артефактной БЭА, однако их широкое применение в клинической практике является делом будущего. В целом активное изучение γ-активности стало проводиться в клинических условиях лишь в последние 10—15 лет, при этом высокочастотные осцилляции (100—300 Hz) изучаются преимущественно с использованием магнитоэнцефалографии или электрокортикографии у пациентов с эпилепсией.

Результаты многочисленных исследований γ-активности *in vivo* подтверждают концепцию «узколокального» происхождения высокочастотных осцилляций. Так, γ-активность является ведущим электрофизиологическим ответом на тактильное раздражение в соматосенсорной коре (30—60 Hz) [67], элементарный зрительный стимул в зрительной коре (30—130 Hz) [21, 35, 71] и простой звуковой стимул в слуховой коре (30—50 Hz) [27, 34]. В простой сенсомоторной пробе (представление о движении руки) также было зарегистрировано увеличение мощности γ-активности (40—180 Hz) в соответствующих зонах (префронтальная, премоторная, сенсомоторная и речевая) коры мозга при подготовке и в процессе выполнения движения [43]. Следует отметить, что локализация генераторов γ-осцилляций и зон активаций коры мозга, по данным фМРТ, очень близки, но совпадают неполностью в связи с особенностями дипольной ориентации первых [67].

При усложнении пробы (выбор одного из двух зрительных паттернов) синхронизированная γ-активность (20—30 Hz) регистрируется как в релевантной сенсорной коре, так и лобных отведениях в течение 80—150 мс после предъявления стимула [35]. Продемонстрирована также достоверная связь между увеличением сложности выбора зрительного паттерна и повышением мощности γ-активности (30—45 Hz) в лобной коре и соответствующих зонах коры зрительного анализатора [70]. Важно, что спектральные характеристики γ-активности в лобных отведениях в состоянии покоя коррелируют со степенью развития речи и когнитивных функций уже у детей 1,5—3 лет [14].

Таким образом, результаты исследований γ-активности довольно точно согласуются с основными топографическими концепциями. Соответственно регистрация γ-активности в той или иной области коры мозга позволяет с большой определенностью констатировать непосредственное компьютационное участие данной структуры мозга в когнитивной активности. Спектральные характеристики γ-активности как в процессе когнитивной деятельности, так и «расслабленного бодрствования» варьируют в зависимости от состояния когнитивных функций испытуемых.

β-Активность

β-Активностью обычно обозначают нейрональные осцилляции в частотном диапазоне 13—30 Hz. В отличие от γ-осцилляций регистрация β-активности полностью доступна в процессе рутинной клинической электроэнцефалографии. В нормальных условиях в β-частотном диапазоне осциллируют нейроны глубоких слоев коры мозга, включая пирамидные нейроны, осуществляющие коммуникацию с близлежащими отделами ассоциативной коры [58, 63].

В ряде исследований было продемонстрировано увеличение мощности или когерентности β-активности (преимущественно в β-1-диапазоне) у здоровых испытуемых в процессе выполнения перцептивных проб, требующих анализа несложных зрительных или звуковых паттернов [27, 53, 75]. В исследовании C. Haenschel и соавт. [27] была продемонстрирована субгармоничность частот и корреляции по мощности между вызванной β-1- и γ-активностью в процессе анализа простых звуков. Мощность вызванной β-1-активности максимальна при анализе новых перцептивных паттернов информации [27, 53], в то время как при анализе знакомых изображений чаще регистрируется усиление когерентности в β-частотном диапазоне в теменно-височных отделах коры мозга по сравнению с состоянием покоя [75]. E. Marosi и соавт. [48] выявили положительные корреляции между мощностью β-активности в состоянии покоя с закрытыми глазами и показателями психомоторной скорости (тест «Шифровка») у здоровых испытуемых.

В то же время в патологических условиях высокая мощность β-активности дисфункциональна. Так, увеличение мощности β-активности описано при старении [55], диффузной ишемии мозга после операций с искусственным кровообращением [23, 83], героиновой абстиненции [56], у лиц из групп риска по алкоголизму и наркомании [62]. Прием бензодиазепинов также сопровождается увеличением мощности β-активности [18, 58], которая в этих случаях отрицательно коррелирует с показателями психомоторной скорости [44, 57]. Исследователи данного феномена отмечают, что в патологических условиях мощность β-активности увеличивается за счет замедления нормальной γ-активности, что соответственно в первую очередь неблагоприятно отражается на показателях психомоторной скорости.

Таким образом, мощность β-активности позволяет оценить состояние локальных нейросетей, функционирующих в непосредственной близости от регистрирующего ее электрода. В нормальных условиях мощность β-активности позитивно коррелирует с показателями психомоторной скорости, в то же время мощность «бензодиазепининдуцируемой» β-активности отражает замедление базовой γ-активности и, соответственно, замедление психомоторики.

α-Активность

Исследования α-активности (8—12 Hz) на протяжении многих лет оставались наиболее противоречивой и запутанной областью научной нейрофизиологии из-за концепции о «тормозящем» значении α-ритма и других форм α-активности. Как известно, α-ритм доминирует в спонтанной БЭА, регистрируемой при закрытых глазах. При открывании глаз регулярные α-осцилляции в затылочных отведениях прекращаются, что долгие годы являлось аргументом в пользу «тормозящего» происхождения α-ритма. Однако максимум синхронизации α-ритма наблюдается при ритмичной фотостимуляции, т.е. в момент максимальной активации затылочной коры [68, 79]. Последнее обстоятельство полностью опровергает концепцию α-ритма как «резонансного» феномена «холостого хода».

Феномен вызванной α-активности был продемонстрирован во множестве экспериментальных и клинических исследований [11, 38, 42, 76]. В некоторых исследованиях было выявлено только выраженное увеличение когерентности в α-частотном диапазоне при выполнении когнитивных проб, но не увеличение мощности α-активности [54]. Последнее обстоятельство можно объяснить значительной мощностью α-активности в состоянии покоя даже при открытых глазах [39, 60], с которым, собственно, сравнивается БЭА в процессе когнитивных проб.

Следует подчеркнуть, что α-активность регистрируется в процессе когнитивной деятельности как в зрительной, так и слуховой модальности. Тем не менее в ряде исследований была выявлена тенденция к функционирова-

нию затылочной коры и зрительной системы преимущественно в α-частотном диапазоне [54, 68, 76]. Так, при электрокортикографии у больных эпилепсией в процессе выполнения зрительных проб B. Voytek и соавт. [76] регистрировали изменения амплитуды γ-активности в затылочных отведениях с периодичностью в α-частотном диапазоне, а в передних — в θ-частотном. В процессе выполнения слуховых проб α-ответ в зрительной коре отсутствовал. H. Petsche и соавт. [54] наблюдали выраженное усиление когерентности α-активности в затылочных отведениях при рассматривании произведений искусства или попытке воспроизвести картину по памяти, в то же время при слушании и сочинении музыки исследователи регистрировали БЭА преимущественно в θ- и δ-частотных диапазонах.

Природа α-ритма являлась предметом разнообразных исследований. В настоящее время очевидно, что в состоянии «покоя» с закрытыми глазами мозг не прекращает активной деятельности. В исследованиях с использованием фМРТ была многократно продемонстрирована выраженная активация задних отделов поясной извилины, медиальных отделов префронтальной коры, нижних отделов теменной коры, предклинья и медиальных отделов височной коры [13, 41, 63]. По меньшей мере в двух исследованиях были показаны сильные корреляции между активацией поясной извилины и мощностью α-ритма [41, 64]. В исследовании H. Laufs и соавт. [41] α-активность в затылочных отведениях демонстрировала лишь слабую корреляцию с усилением кровотока в затылочной коре по данным фМРТ, а в исследовании S. Sadaghiani и соавт. [64] подобная корреляция имела обратный характер. Данный пародокс можно объяснить первичным характером активации медиальных структур мозга в состоянии покоя с закрытыми глазами, при этом важно отметить труднодоступность прямой регистрации БЭА в данных структурах мозга. В то же время α-ритм является индуцированной активностью. Иными словами, зрительная кора действительно деактивирована при закрытых глазах с точки зрения первичной обработки зрительной информации. Наиболее вероятным объяснением высокомощной α-активности в зрительной коре при закрытых глазах является осуществление данной структурой мозга «зрительной реконструкции» положения испытуемого в кресле, образа помещения лаборатории и других особенностей ситуации. При этом зрительная информация, вероятно, реконструируется зрительной системой на основе данных, поступающих из соматосенсорной системы. Важно подчеркнуть, что поясная извилина играет ключевую роль в интеграции соматосенсорной информации [80].

Мощность α-ритма в состоянии покоя с закрытыми глазами демонстрирует минимальные корреляции с уровнем интеллекта у здоровых людей молодого возраста [48, 57, 59]. В то же время среднечастотные показатели α-осцилляций в лобно-височных отведениях достоверно коррелировали с уровнем невербального интеллекта в нашем исследовании [57] и общего интеллекта в исследовании E. Marosi и соавт. [48]. Продемонстрированы также достоверные корреляции между частотой α-активности в левой височной или лобной области и объемом вербальной памяти [10, 16]. Однако корреляции между пиковой частотой α-ритма и объемом вербальной памяти невысоки [16, 46].

Таким образом, α-активность, в частности α-ритм, является производным когнитивной деятельности. Любая функциональная система мозга может осциллировать в α-частотном диапазоне, однако в наибольшей степени к этому склонна затылочная кора и связанные с ней структуры мозга. α-Ритм является производным взаимодействия затылочной коры со структурами соматосенсорного анализатора, поэтому спектральные характеристики α-ритма слабо коррелируют с показателями интеллекта. Среднечастотные показатели α-активности в лобно-височных отведениях демонстрируют высокие корреляции с интеллектом и другими когнитивными функциями.

θ-Активность

У взрослых людей θ-активность (4—8 Hz) преобладает в лобно-центральных отведениях как при закрытых, так и открытых глазах [39, 42, 76]. В разнообразных исследованиях было показано, что θ-активность синхронизируется в процессе выполнения мнемонических проб [37, 50, 75], при решении арифметических задач [50], сочинении музыки [54], выборе между большим риском и большим вознаграждением [47] и других когнитивных операциях, требующих активации обширных функциональных нейросетей. В настоящее время очевидно, что θ-активность может формироваться при взаимодействии самых различных структур мозга, а не только быть производным активности гиппокампа [37, 50, 76]. В то же время многие исследователи обращали внимание на особенно частое формирование θ-осцилляции при выполнении слуховых когнитивных проб [53, 76] или абстрактных когнитивных операций [29].

Среднечастотные показатели θ-активности в покое демонстрируют сильные корреляции с уровнем интеллекта [48, 57]. В нашем исследовании средняя частота θ-1- и/или θ-2-активности в покое коррелировала с общим интеллектом и результатами выполнения 5 из 11 субтестов шкалы интеллекта Векслера, при этом все корреляции были отрицательными, т.е. чем ниже частота, тем выше интеллект [57]. В сходном исследовании E. Marosi и соавт. [48] были выявлены только две подобные корреляции, однако авторы изучали общий диапазон θ-активности, а не θ-1- или θ-2-субдиапазоны. Абсолютная мощность θ-активности в покое не коррелировала с интеллектом ни в нашем исследовании, ни в исследовании [48]. В исследовании A. Brickman и соавт. [15] категориальная речевая гибкость позитивно коррелировала с абсолютной мощностью θ-активности в покое с открытыми глазами в лобных и височных отведениях.

δ-Активность

Частотные характеристики δ-активности (<4 Hz) близки к θ-активности, соответственно δ-активность также выражена преимущественно в лобно-центральных отведениях [39, 42, 76]. Вызванная δ-активность регистрируется при выполнении арифметических проб [28], выявлении категориальных закономерностей [24], сочинении музыки [54] и в процессе воспроизведения сложного мнемонического материала [28]. Таким образом, θ- и δ-активность регистрируются при выполнении сходных когнитивных операций, требующих взаимодействия обширных и отдаленных функциональных нейросетей. При этом повышенная сложность заданий коррелирует с мощностью преимущественно δ-активности [28].

В нашем исследовании среднечастотные показатели δ-активности коррелировали с показателями общего, вербального и невербального интеллекта, а также результатами выполнения 6 из 11 субтестов шкалы интеллекта Векслера [57]. Все корреляции имели отрицательный вектор, т.е. наиболее высокие показатели интеллекта соответствовали наиболее медленной частоте δ-активности в состоянии покоя с закрытыми глазами. Кроме того, мощность δ-активности позитивно коррелировала с психомоторной скоростью в обследованной нами группе испытуемых. Сходные отрицательные корреляции средней частоты δ-активности с вербальным и невербальным интеллектом, а также позитивные корреляции мощности δ-активности с рядом субтестов шкалы интеллекта описаны группой E. Marosi и соавт. [48].

Заключение

Результаты многочисленных исследований однозначно свидетельствуют, что регистрируемая с помощью стандартной ЭЭГ активность головного мозга является производным корковых процессов, в которых находит отражение когнитивная активность. Расстояние между элементами нейросети, общее количество нейрональных элементов в сети, сформированность связей между последними, а также функциональное состояние нейронов являются ведущими факторами, определяющими доминирующую частоту нейрональных осцилляций. Амплитуда нейрональных колебаний зависит от количества синхронно осциллирующих нейронов и состояния возбуждающих и тормозящих связей между нейрональными популяциями. Любая когнитивная активность сопровождается осцилляциями в широком диапазоне частот, в структуре которого выделяются субгармонические пиковые частоты. Генерализация сигнала приводит к ритмическим изменениям локальной высокочастотной активности с медленноволновой периодичностью. Соответственно регистрация высокочастотной (γ и β) активности мозга позволяет оценить состояние локальных нейросетей, обеспечивающих относительно несложные когнитивные операции. Медленночастотные осцилляции мозга (α, θ и δ) сопряжены с функционированием обширных нейросетей. Среднечастотные показатели БЭА в состоянии покоя демонстрируют сильные корреляции с показателями интеллекта, поэтому стандартная ЭЭГ является перспективным методом оценки когнитивных функций у здоровых людей и пациентов с заболеваниями головного мозга.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Благосклонова Н.К., Новикова Л.А.* Детская клиническая электроэнцефалография. М: Медицина 1994.
2. *Гнездицкий В.В.* Обратная задача ЭЭГ и клиническая электроэнцефалография. Таганрог: Издательство ТРТУ 2000.
3. *Жирмунская Е.А., Лосев В.С.* Системы описания и классификации электроэнцефалограмм человека. М: Наука 1984.
4. *Зенков Л.Р.* Клиническая электроэнцефалография с элементами эпилептологии. Таганрог: Издательство ТРТУ 1996.
5. *Иванов Л.Б.* Прикладная компьютерная электроэнцефалография. М: АОЗТ «Антидор» 2000.
6. *Кропотов Ю.Д.* Современная диагностика и коррекция синдрома нарушения внимания (нейрометрика, электромагнитная томография и нейротерапия). СПб: ЭЛБИ-СПб 2005.
7. *Мухин К.Ю., Петрухин А.С., Глухова Л.Ю.* Эпилепсия: атлас электроклинической диагностики. М: Альварес Паблишинг 2004.
8. *Полунина А.Г., Брюн Е.А.* Злоупотребление алкоголем и наркотиками в подростковом возрасте: неврологические предпосылки. Журн неврол и психиат 2009; 109: 10: 81—86.
9. *Полунина А.Г., Брюн Е.А.* Интеллект и биоэлектрическая активность головного мозга у детей: возрастная динамика в норме и при синдроме дефицита внимания с гиперактивностью. Рус журн дет неврол 2010; 5: 2: 3—16.
10. *Angelakis E., Lubar J.F., Stathopoulou S., Kounios J.* Peak alpha frequency: an electroencephalographic measure of cognitive preparedness. Clinical Neuropshysiology 2004; 115: 887—897.
11. *Başar E., Schürmann M., Başar-Eroglu C., Karakaş S.* Alpha oscillations in brain functioning: an integrative theory. Int J Psychophysiol 1997; 26: 5—29.
12. *Başar E., Başar-Eroglu C., Karakaş S., Schürmann M.* Gamma, alpha, delta, and theta oscillations govern cognitive processes. Int J Psychophysiology 2001; 39: 241—248.
13. *Beason-Held L.L., Kraut M.A., Resnick S.M.* Stability of default-mode network activity in the aging brain. Brain Imaging and Behavior 2009; 14: 3:123—131.
14. *Benasich A.A., Gou Z., Choudhury N., Harris K.D.* Early cognitive and language skills are linked to resting frontal gamma power across the first 3 years. Behav Brain Res 2008; 195: 215—222.
15. *Brickman A.M., Paul R.H., Cohen R.A., Willams L.M., MacGregor K.L., Jefferson A.L., Tate D.F., Gunstad J., Gordon E.* Category and letter verbal fluency across the adult lifespan: relationship to EEG theta power. Arch Clin Neuropsychol 2005; 20: 5: 561—573.
16. *Clark C.R., Veltmeyer M.D., Hamilton R.J., Simms E., Paul R., Hermens D., Gordon E.* Spontaneous alpha peak frequency predicts working memory performance across the age span. Int J Psychophysiology 2004; 53: 1—9.
17. *Clarke A.R., Barry R.J., McCarthy R., Selikowitz M.* Age and sex effects in the EEG: development of the normal child. Clin Neurophysiol 2001; 112: 806—814.
18. *Faulkner H.J., Traub R.D., Whittington M.A.* Anaesthetic/amnesic agents disrupt beta frequency oscillations associated with potentiation of excitatory synaptic potentials in the rat hippocampal slice. Br J Pharmacol 1999; 128: 1813—1825.
19. *Fernandez-Bouzas A., Harmony T., Bosch J., Fernandez T., Valdes P., Silva J., Marosi E., Martinez-Lopez M., Casian G.* Sources of abnormal EEG activity in the presence of brain lesions. Clin Electroencephalogr 1999; 30: 2: 46—52.
20. *Florence G., Guerit J.M., Gueguen B.* Electroencephalography (EEG) and somatosensory evoked potentials (SEP) to prevent cerebral ischemia in the operative room. Neurophysiologie Clinique 2004; 34: 17—32.
21. *Fründ I., Schadow J., Busch N.A., Körner U., Herrmann C.S.* Evoked γ oscillations in human scalp EEG are test-retest reliable. Clinical Neurophysiology 2007; 118: 221—227.
22. *Gais S., Born J.* Low acetylcholine during slow-wave sleep is critical for declarative memory consolidation. Proc Nat Acad Sci USA 2004; 101: 2140—2144.
23. *Golukhova E.Z., Polunina A.G., Lefterova N.P., Begachev A.V.* Electroencephalography as a tool for assessment of brain ischemic alterations after open heart operations. Stroke Research and Treatment 2011; Article ID 980873.
24. *González-Hernández J.A., Pita-Alcorta C., Cedeño I., Bosch-Bayard J., Galán-Garcia L., Scherbaum W.A., Figueredo-Rodriguez P.* Wisconsin Card Sorting Test synchronizes the prefrontal, temporal and posterior association cortex in different frequency ranges and extensions. Human Brain Mapping 2002; 17: 37—47.
25. *Gruber W.R., Klimesch W., Sauseng P., Doppelmayr M.* Alpha phase synchronization predicts P1 and N1 latency and amplitude size. Cerebral Cortex 2005; 15: 371—377.
26. *Gugino L.D., Chabot R.J., Aglio L.S., Aranki S., Dekkers R., Maddi R.* QEEG changes during cardiopulmonary bypass: relationship to postoperative neuropsychological function. Clinical Electroencephalography 1999; 30: 2: 53—63.
27. *Haenschel C., Baldeweg T., Croft R.J., Whittington M., Gruzelier J.* Gamma and beta frequency oscillations in response to novel auditory stimuli: a comparison of human electroencephalogram (EEG) data with in vitro models. PNAS 2000; 97: 13: 7645—7650.

28. *Harmony T., Fernandez T., Silva J., Bernal J., Diaz-Comas L., Reyes A., Marosi E., Rodriguez M., Rodriguez M.* EEG delta activity: an indicator of attention to internal processing during performance on mental tasks. Int J of Psychophysiol 1996; 24: 161—171.
29. *Harmony T., Fernandez T., Fernandez-Bouzas A., Silva-Pereyra J., Bosch J., Diaz-Comas L., Galan L.* EEG changes during word and figure categorization. Clin Neurophysiol 2001; 112: 1486—1498.
30. *Hofle N., Paus T., Reutens D., Fiset P., Gotman J., Evans A.C., Jones B.E.* Regional cerebral blood flow changes as a function of delta and spindle activity during slow wave sleep in humans. J Neurosc 1997; 17: 12: 4800—4808.
31. *Intriligator J., Polich J.* On the relationship between EEG and ERP variability. Int J Psychophysiology 1995; 20: 59—74.
32. *Jansen B.H., Agarwal G., Hegde A., Boutros N.N.* Phase synchronization of the ongoing EEG and auditory EP generation. Clinical Neurophysiology 2003; 114: 79—85.
33. *Johnstone S.J., Dimoska A., Smith J.L., Barry R.J., Pleffer C.B., Chiswick D., Clarke A.R.* The development of stop-signal and Go/NoGo response inhibition in children aged 7—12 years: Performance and event-related potential indices. Int J Psychophysiol 2007; 63: 25—38.
34. *Joliot M., Ribary U., Llinas R.* Human oscillatory brain activity near 40 Hz coexists with cognitive temporal binding. Proc Natl Acad Sci USA 1994; 91: 11748—11751.
35. *Keil A., Stolarova M., Heim S., Gruber T., Müller M.M.* Temporal stability of high-frequency brain oscillations in the human EEG. Brain Topography 2003; 16: 2: 101—110.
36. *Kevin W., Doug W., Matthias S., Gerhard S.* Correspondence of visual evoked potentials with fMRI signals in human visual cortex. Brain Topogr 2008; 21: 86—92.
37. *Kirk I.J., Mackay J.C.* The role of theta-range oscillations in synchronizing and integrating activity in distributed mnemonic networks. Cortex 2003; 39: 993—1008.
38. *Kolev V., Yordanova J., Schürmann M., Başar E.* Increased frontal phase-locking of event-related alpha oscillations during task processing. Int J Psychophysiol 2001; 39: 159—165.
39. *Kondakor I., Brandeis D., Wackermann J., Kochi K., Koenig T., Frei E., Pascual-Marqui R.D., Yagyu T., Lehmann D.* Multichannel EEG fields during and without visual input frequency domain model source locations and dimensional complexities. Neuroscience Letters 1997; 226: 49—52.
40. *Kopell N., Ermentrout G.B., Whittington M.A., Traub R.D.* Gamma rhythms and beta rhythms have different synchronization properties. PNAS 2000; 97: 4: 1867—1872.
41. *Laufs H., Krakow K., Sterzer P., Eger E., Beyerle A., Salek-Haddadi A., Kleinschmidt A.* Electroencephalographic signatures of attentional and cognitive default modes in spontaneous brain activity fluctuations at rest. Proc Natl Acad Sci USA 2003; 100: 19: 11053—11058.
42. *Lehmann D., Koenig T.* Spatio-temporal dynamics of alpha brain electric fields, and cognitive modes. Int J Psychophysiol 1997; 26: 99—112.
43. *Leuthardt E.C., Schalk G., Wolpaw J.R., Ojemann J.G., Moran D.W.* A brain-computer interface using electrocorticographic signals in humans. J Neural Eng 2004; 1: 63—71.
44. *Lucchesi L.M., Pompeia S., Manzano G.M., Kohn A.F., Galduroz J.C., Bueno O.F., Tufik S.* Flunitrazepam-induced changes in neurophysiological, behavioural, and subjective measures used to assess sedation. Prog Neuropsychopharmacol Biol Psychiatry 2003; 27: 3: 525—533.
45. *Mäkiranta M.J., Ruohonen J., Suominen K., Sonkajärvi E., Salomäki T., Kiviniemi V., Seppänen T., Alahuhta S., Jäntti V., Tervonen O.* BOLD-contrast functional MRI signal changes related to intermittent rhythmic delta activity in EEG during voluntary hyperventilation — simultaneous EEG and fMRI study. Neuroimage 2004; 22: 222—231.
46. *Maltseva I.V., Masloboev Y.P.* Alpha rhythm parameters and short-term memory span. Int J Psychophysiology 1997; 26: 369—380.
47. *Marco-Pallares J., Cucurell D., Cunillera T., Garcia R., Andres-Pueyo A., Münte T.F., Rodriguez-Fornells A.* Human oscillatory activity associated to reward processing in a gambling task. Neuropsychologia 2008; 46: 241—248.
48. *Marosi E., Rodriguez H., Harmony T., Yanez G., Rodriguez M., Bernal J., Fernandez T., Silva J., Reyes A., Guerrero V.* Broad band spectral EEG parameters correlated with different IQ measurements. Int J Neuroscience 1999; 97: 17—27.
49. *Mikkonen J.E., Penttonen M.* Frequency bands and spatiotemporal dynamics of β burst stimulation induced after discharges in hippocampus in vivo. Neuroscience 2005; 130: 239—247.
50. *Mitchell D.J., McNaughton N., Flanagan D., Kirk I.J.* Frontal-midline theta from the perspective of hippocampal «theta». Progress in Neurobiology 2008; 86: 156—185.
51. *Nottage J.F.* Uncovering gamma in visual tasks. Brain Topogr 2010; 23: 58—71.
52. *Orekhova E.V., Stroganova T.A., Posikera I.N., Malykh S.B.* Heritability and «environmentability» of electroencephalogram in infants: the twin study. Psychophysiology 2003; 40: 727—741.
53. *Özgören M., Başar-Eroglu C., Başar E.* Beta oscillations in face recognition. Int J Psychophysiol 2005; 55: 51—59.
54. *Petsche H., Kaplan S., Von Stein A., Filz O.* The possible meaning of the upper and lower alpha frequency ranges for cognitive and creative tasks. Int J Psychophysiol 1997; 26: 77—97.
55. *Pierce T.W., Watson T.D., King J.S., Kelly S.P., Pribram K.H.* Age differences in factor analysis of EEG. Brain Topography 2003; 16: 1: 19—27.
56. *Polunina A.G., Davydov D.M.* EEG spectral power and mean frequencies in early heroin abstinence. Progr Neuropsychopharmacol Biol Psychiatry 2004; 28: 1: 73—82.
57. *Polunina A.G., Davydov D.M.* EEG correlates of Wechsler Adult Intelligence Scale. Int J Neurosc 2006; 116: 10: 1231—1248.
58. *Porjesz B., Almasy L., Edenberg H.J., Wang K., Chrlian D.B., Foroud T., Goate A., Rice J.P., O'Connor S.J., Rohrbaugh J., Kuperman S., Bauer L.Ol, Crowe R.R., Schuckit M.A., Hesselbrock V., Conneally P.M., Tischfield j.A., Li T.K., Reich T., Begleiter H.* Linkage disequilibrium between the beta frequency of the human EEG and a GABAA receptor gene locus. PNAS 2002; 99: 6: 3729—3733.
59. *Posthuma D., Neale M.C., Boomsma D.I., de Geus E.J.C.* Are smarter brains running faster? Heritability of alpha peak frequency, IQ, and their interrelation. Behavior Genetics 2001; 31: 6: 567—579.
60. *Pritchard W.S., Duke D.W.* Segregation of the thalamic alpha rhythm from cortical alpha activity using the Savit-Green S-statistic and estimated correlation dimension. Int J Psychophysiology 1997; 26: 263—271.
61. *Puligheddu M., de Munck J.C., Stam C.J., Verbunt J., de Jongh A., van Dijk B.W., Marrosu F.* Age distribution of MEG spontaneous theta activity in healthy subjects. Brain Topography 2005; 17: 3: 165—175.
62. *Rangaswamy M., Porjesz B., Chorlian D.B., Wang K., Jones K.A., Kuperman S., Ronrbaugh J., O'Connor S.J., Bauer L.O., Reich T., Begleiter H.* Resting EEG in offspring of male alcoholics: beta frequencies. Int J Psychophysiol 2004; 239—251.
63. *Roopun A.K., Lebeau F.E., Ramell J. et al.* Cholinergic neuromodulation controls directed temporal communication in neocortex in vitro. Front Neural Circuits 2010; 22: 4: 8.
64. *Sadaghiani S., Scheeringa R., Lehongre K., Morillon B., Giraud A.-L., Kleinschmidt A.* Intrinsic connectivity networks, alpha oscillations, and tonic alertness: a simultaneous electroencephalography/ functional magnetic resonance imaging study. J Neurosc 2010; 30: 30: 10243—10250.
65. *Sarter M., Hasselmo M.E., Bruno J.P., Givens B.* Unraveling the attentional functions of cortical cholinergic inputs: interactions between signal-driven and cognitive modulation of signal detection. Brain Research Reviews 2005; 48: 98—111.
66. *Schroeder C.E., Lakatos P.* The gamma oscillation: master or slave? Brain Topogr 2009; 22: 24—26.
67. *Schulz M., Chau W., Graham S.J., McIntosh A.R., Ross B., Ishii R., Pantev C.* An integrative MEG-fMRI study of the primary somatosensory cortex using cross-modal correspondence analysis. Neuroimage 2004; 22: 120—133.
68. *Schürmann M., Başar E.* Functional aspects of alpha oscillations in the EEG. Int J Psychophysiol 2001; 39: 151—158.
69. *Segalowitz S.J., Davies P.L., Santesso D., Gavin W.J., Schmidt L.A. The* development of the error negativity in chidren and adolescents. In: M. Ullsperger, M. Falkenstein (eds.). Errors, conflicts and the brain: current opinions on performance monitoring. Leipzig: Max Planck Institute for Cognition and Neuroscience 2004; 177—184.
70. *Simos P.G., Papanikolaou E., Sakkalis E., Micheloyannis S.* Modulation of gamma-band spectral power by cognitive task complexity. Brain Topography 2002; 14: 3: 191—196.
71. *Tallon-Baudry C., Bertrand O., Henaff M.A., Isnard J., Fischer C.* Attention modulates gamma-band oscillations differently in the human lateral occipital cortex and fusiform gyrus. Cerebral Cortex 2005; 15: 654—662.
72. *Tanaka H., Koenig T., Pascual-Marqui R.D., Hirata K., Kochi K., Lehmann D.* Event-related potential and EEG measures in Parkinson's disease without and with dementia. Dement Geriatr Cogn Disord 2000; 11: 39—45.
73. *Thatcher R.W., Biver C., McAlaster R., Camacho M., Salazart A.* Biophysical linkage between MRI and EEG amplitude in closed head injury. Neuroimage 1998; 7: 352—367.
74. *Vinogradova O.S.* Expression, control, and probable functional significance of the neuronal theta-rhythm. Prog Neurobiol 1995; 45: 6: 523—583.

75. *Von Stein A., Sarnthein J.* Different frequencies for different scales of cortical integration. From local gamma to long-range alpha/theta synchronization. Int. J Psychophysiol 2000; 38: 301—313.

76. *Voytek B., Canolty R.T., Shestyuk A., Crone N.E., Parvizi J., Knight R.T.* Shifts in gamma phase-amplitude coupling frequency from theta to alpha over posterior cortex during visual tasks. Frontiers in Human Neuroscience 2010; 4: 191.

77. *Walhovd K.B., Fjell A.M.* The relationship between P3 and neuropsychological function in an adult life span sample. Biological Psychology 2002; 62: 65—87.

78. *Werkle-Bergner M., Shing Y.L., Müller V., Li S.C., Lindenberger U.* EEG gamma-band synchronization in visual coding from childhood to old age: evidence from evoked power and inter-trial phase locking. Clin Neurophysiol 2009; 120: 1291—1302.

79. *Wu Z., Yao D.* The influence of cognitive tasks on different frequencies steady-state visual evoked potentials. Brain Topogr 2007; 20: 97—104.

80. *Xie Y., Huo F., Tang J.* Cerebral cortex modulation of pain. Acta Pharmacol Sin 2009; 30: 1: 31—41.

81. *Yordanova J., Kolev V.* Alpha response system in children: changes with age. Int J Psychophysiol 1997; 26: 411—430.

82. *Yuval-Greenberg S., Deouell L.Y.* The broadband-transient induced gamma-band response in scalp EEG reflects the execution of saccades. Brain Topogr 2009; 22: 3—6.

83. *Zeitlhofer J., Saletu B., Anderer P., Asenbaum S., Spiss C., Mohl W., Kasall H., Wolner E., Deecke L.* Topographic brain mapping of EEG before and after open-heart surgery. Neuropsychobiology 1988; 20: 1: 51—56.

★ ★ ★

Новые книги по психиатрии, неврологии и смежным областям медицины, изданные в 2011—2012 гг.

Вейсман М. Скрытые возможности нашего мозга. СПб: Вектор 2012.

Левин О.С. Основные лекарственные средства, применяемые в неврологии. М: МЕДпресс-информ 2012.

Луцкий М.А., Есауленко И.Э., Земсков А.М. Окислительный стресс при цереброваскулярных заболеваниях. М: Медицина 2012; 192.

Михайленко А.А. Клиническая неврология. Семиотика и топическая диагностика. М: Фолиант 2012.

Пальчик А.Б., Федорова Л.А., Понятишин А.Е. Неврология недоношенных детей. М: МЕДпрес-информ 2012.

Сакс О. Мигрень. СПб: Астрель 2012.

Фесенко Ю.А., Шигашов Д.Ю. Детская психиатрия. Карманный справочник. М: Наука и техника 2011; 416.

Цизерлинг В.А., Чухловина М.Л. Инфекционные поражения нервной системы. Вопросы этиологии, патогенеза и диагностики. СПб: ЭЛБИ-СПб 2011.