

ВЕРОЯТНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ГЕНЕРАЦИИ ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАММЫ

Фокина Ю.О., Павленко В.Б., Куличенко А.М.

В обзоре рассматриваются базисные механизмы формирования электроэнцефалограммы, с учетом специфики корково-подкорковых медиаторных сетей.

Ключевые слова: электроэнцефалограмма, подкорковые структуры, кора, осцилляции, когерентность.

Понимание природы и механизмов генеза электроэнцефалограммы (ЭЭГ) является критическим на протяжении всей истории электроэнцефалографии. Сегодня этот метод широко используется в клинической практике. Однако механизмы генерации ЭЭГ остаются не вполне ясными [1–3]. Например, альфа-главный ритм в ЭЭГ человека, некоторые считают ритмом «холостого хода», другие – функциональным ритмом, или глобальным феноменом стоячих волн [3]. В настоящее время существует как минимум три теории происхождения альфа-активности и локализации ее генераторов: 1) факультативная теория пейсмекеров, сформулированная П. Андерсоном и коллегами, основана на локализации центрального механизма генерации альфа ритма в таламических ядрах, влияющих на нейронную активность в соответствующих корковых областях [4, 5]. Эта теория, однако, подвергается серьезной критике. Так, исследования, которые легли в ее основу, были проведены на модели, весьма далекой от воспроизведения основных свойств альфа-ритма человека - на так называемых веретенах, вспышках ритмической активности с частотой, близкой к частоте альфа-ритма, но свойственных определенным стадиям сна, естественного или вызванного барбитуратным наркозом, в которых и у человека, и у животных отсутствует альфа-ритм [6]. Оказалось, что альфа-ритм и веретена существенно различаются по ряду свойств, в частности, по спектру мощности и по распределению на поверхности коры [7]. 2) модель корковых и таламических генераторов предложенная Ф. Лопесом да Сильва с сотр. [7, 8], которая базируется на существовании относительно независимых генераторов, локализованных как в ядрах таламуса, так и в коре, 3) теория Басара Е. [9, 10], постулирующая наличие множества мультифункциональных селективно распределенных по мозгу генераторов альфа-ритма, образующих диффузно-распределенную альфа-систему. Т.о. уже из этого примера видно, что экспериментальные данные, посвященные вопросу электрогенеза мозга, очень противоречивы. В связи с этим целью данной работы явился детальный анализ литературы (преимущественно за последние двадцать лет), посвященной механизмам генерации электроэнцефалограммы.

Биофизические механизмы коркового электрогенеза. К анализу формирования ЭЭГ возможны два основных подхода. Первый подход заключается в том, что в качестве элементарного источника ЭЭГ принимается клеточный диполь, момент которого создается множеством импульсов, приходящих к данной клетке от других нейронов и вызывающих многочисленные постсинаптические потенциалы в разных участках клеточной мембраны. Второй подход к анализу формирования ЭЭГ возможен на основе представлений о «кванте ЭЭГ», развитых в работе Гутмана [11]. Аксоны корковых клеток или приходящие к коре афференты, ветвясь, оканчиваются на множестве корковых клеток, образуя большое число синаптических окончаний. В большинстве случаев это ветвление охватывает клетки, расположенные в пределах одного и того же микрообъема коры. Но могут быть и такие случаи, когда нервное волокно образует окончания и на нейронах, находящихся на большом расстоянии друг от друга. Нервный импульс, приходящий по ветвящемуся волокну, вызывает синхронные постсинаптические потенциалы на всех клетках охватываемых ветвлением этого волокна. Степень синхронности возникающих постсинаптических потенциалов определяется разбросом в длинах отдельных веточек ветвления, разбросом в синаптических задержках и, возможно, разнообразием индивидуальных свойств клеток и их мембран. Вся совокупность этих синхронных постсинаптических потенциалов образует единый дипольный источник внеклеточного поля и формирует в точке измерения элементарное изменение потенциала, названное «квантом ЭЭГ». Величина дипольного момента источника одного кванта определяется, как [12].

$$M = N \frac{\tau I \lambda}{4 \pi}$$

где I – сила тока через синаптическую мембрану, τ – удельное сопротивление коры, λ – средняя постоянная длины дендрита от синапса до сомы, N – число синапсов, которыми оканчивается на дендритах один и тот же аксон.

Согласно этим двум подходам, кора выступает в виде двойного электрического слоя, создаваемого системой дипольных источников тока, одинаково ориентированных перпендикулярно поверхности этого слоя. Предполагается, что такой слой генерирует электрический ток, поперечный слою, с одинаковой плотностью в один и тот же момент времени во всех участках двух поверхностей, образующих слой. При этом одна поверхность является источником тока, а другая – стоком. Изменения плотности тока во времени, происходящие синхронно по всем участкам образующих слой поверхностей, приводят к возникновению ЭЭГ [13].

Speckmann E.J., Walden J. 1991, Zschocke St., 1991 разработали концепцию статистического отображения активности множественных нейронных потенциалов в суммарной ЭЭГ. Данная концепция предполагает, что ЭЭГ является результатом сложной суммации электрических потенциалов многих нейронов, работающих в значительной степени независимо [14, 15].

Жадин М.Н. сформулировал общую биофизическую теорию формирования ритмических процессов в электрической активности коры головного мозга. Эта теория согласуется с основными принципами строения коры и действием подкорковых структур на кору. Анализ выведенного интегрального уравнения,

описывающего электрическую активность коры в различных условиях, позволяет понять единый механизм широкого разнообразия электрофизиологических явлений, основных форм электроэнцефалографических реакций (реакции активации у животных, реакция депрессии альфа-ритма у человека, изменений при переходах от сна к бодрствованию и наоборот, реакции усвоения ритма сенсорной стимуляции, формы вторичного вызванного ответа коры, определенной зависимости формы клеточной реакции от уровня активации коры и др.), а также онтогенетических и филогенетических различий в ЭЭГ [16–18].

$$V(t) = A \int_{-\infty}^t E(t - \tau) V_E(\tau) d\tau - B \int_{-\infty}^t \int_{-\infty}^{\tau_1} E(t - \tau_1) I(\tau_1 - \tau_2) d\tau_2 d\tau_1 + W(t)$$

$$A \approx N_e a_{e1} p_{e1} b_e, \quad B \approx N_i N_e a_{e1} a_{i1} p_{e1} p_{i1} b_i b_e$$

Где: $V(t)$ - ЭЭГ, $W(t)$ - средние изменения мембранного потенциала возбудительных нейронов под влиянием импульсации, приходящей по корковым афферентам, $E(t)$ - ВПСП, $I(t)$ -ТПСП, N - общее число соответствующих нейронов и a - средняя эффективность соответствующих синапсов в коре, p - средняя вероятность прямой связи между соответствующими нейронами; b - возрастает с ростом среднего уровня активации соответствующих нейронов. Индексы E и I относятся к возбудительным и тормозным нейронам, соответственно.

Эволюционный подход к анализу коркового электрогенеза. Данный вопрос детально изложен в работе Г.Г. Князева [3], в связи с чем в рамках данной работы мы остановимся на нем более кратко. По данным группы Баллока [19, 20], которая много лет занималась сравнительным изучением электрической активности мозга животных, стоящих на разных ступенях эволюционной лестницы, наиболее яркое различие - это отсутствие медленных осцилляций у беспозвоночных животных. Медленными они называют осцилляции в диапазоне от 2 до 15 Гц, которые включают дельта-, тета- и альфа- ритмы ЭЭГ. Баллок считает, что ритмические процессы в этом диапазоне отражают активность интегративных центров, которых еще нет у беспозвоночных, но которые появляются при возникновении нервной системы позвоночных. По наблюдениям Баллока, электрическая активность мозга мало отличается у разных видов позвоночных. Основные ритмы ЭЭГ можно наблюдать и у рыб, и у пресмыкающихся и у млекопитающих. Существует значительный массив данных, позволяющих соотнести дельта- и тета- ритмы со стволовыми и лимбическими структурами [21–24], соответственно, в то время как альфа- и бета- связаны с таламо-кортикальными нейронными сетями [21, 25]. Ряд отличительных свойств низкочастотных ритмов указывает на их эволюционно более раннее происхождение. Альфа – это доминирующий ритм в ЭЭГ человека. У низших млекопитающих доминирует тета-ритм, а у рептилий – дельта [26–28]. С предположением о более раннем эволюционном происхождении дельта- и тета-ритмов согласуется тот факт, что в ответ на стимуляцию степень их синхронизации обычно увеличивается, в то время как альфа- и бета- отвечают десинхронизацией [26]. Известно, что синхронизация ритмов ЭЭГ в ответ на стимуляцию наблюдается

у всех позвоночных, стоящих на эволюционной лестнице ниже млекопитающих, в то время как у млекопитающих и птиц активация связана со снижением мощности и синхронности ЭЭГ [29]. Князев Г.Г. считает, что три осцилляторные системы (дельта, тета, альфа) связаны с тремя иерархическими филогенетическими системами мозга – стволовой, лимбической и корково-таламической. Каждая из этих систем относительно самостоятельна, в том смысле, что на определенных этапах эволюции она полностью или преимущественно определяла поведение. У человека эти три системы параллельно участвуют в регуляции поведения, но между собой они находятся в реципрокных взаимоотношениях. А смысл этой реципрокности в том, что, как правило, эволюционно более новые системы осуществляют тормозный контроль над эволюционно более старыми [3].

Анализ участия подкорковых структур в формировании ЭЭГ (экспериментальные исследования). Начиная с классических работ о влиянии подкорковых структур на кору [30, 31] внимание электрофизиологов привлекают вопросы об их роли в формировании ЭЭГ. Существенный вклад в эту область внесен работами E.D. Adrian, B. Matthews (1934), B.C. Русинова (1954), B.E. Майорчик (1957), Н.П. Бехтеревой (1960), Н. Jasper (1954) [32–36]. Большое значение для понимания природы электрических колебаний головного мозга имели исследования нейрофизиологии отдельных нейронов с помощью метода микроэлектродов, выявившие те структурные субъединицы и механизмы, из которых складывается суммарная ЭЭГ [37, 38]. В 1968 году Андерсоном была сформулирована первая теория о происхождении ритмической активности в ЭЭГ. Он утверждал, что ЭЭГ формируется за счет таламических пейсмекеров, управляющих постсинаптическими потенциалами коры [4, 5, 22]. При отсутствии сильных активирующих импульсов со стороны мезэнцефальной ретикулярной формации ритмическая активность усилена за счет активации со стороны пейсмекеров таламуса, а при воздействии этих импульсов со стороны ретикулярной формации на кору и таламус развивается депрессия ритмической активности [22]. Современные представления о генерации ЭЭГ не опровергают эту теорию, но в тоже время значительно ее расширяют. Ритмический характер ЭЭГ определяется как минимум тремя ритмообразующими компонентами. Под первым понимается управляющее влияние ретикулярной формации среднего мозга на таламус [39]. Второй компонент - таламус и лимбическая система. Третий – пирамидные нейроны коры (рис. 1).

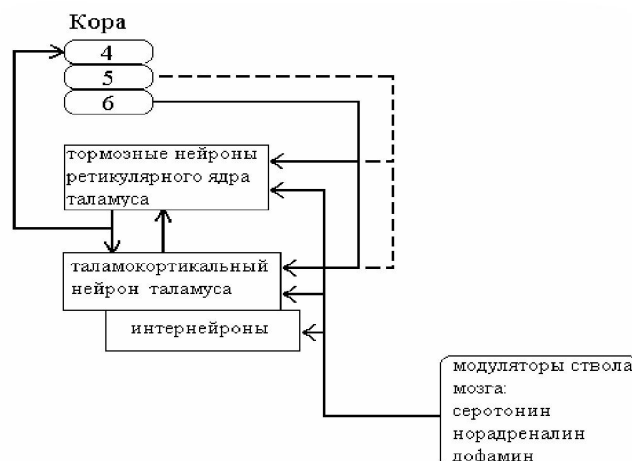


Рис. 1. Связи основных ритмогенных структур: ретикулярной формации ствола мозга, таламуса и коры. Сплошной линией показаны доказанные связи, пунктиром – предположительные. 4, 5, 6 – соответствующие слои коры.

Полагают, что активность коры модулируется пейсмекерами таламуса, которые в свою очередь имеют периферические входы и получают сигналы от ретикулярной формации ствола мозга. Известно, что для формирования ритмической активности достаточно трех или даже двух типов нейронов таламуса: первый – возбуждающий таламокортикальный нейрон, второй – тормозный нейрон ретикулярного ядра таламуса, обеспечивающий подавление активности таламокортикального нейрона и третий – интернейрон, который координирует взаимодействие между первым и вторым. Таламокортикальные клетки могут играть роль «реле», которое передает в кору интегрированную информацию или быть осцилляторами, т.е. блокировать вход к коре путем торможения афферентного притока [40]. Исайчев С.А. и др. установили, что наиболее адекватной моделью для описания распределения альфа-ритма по скальпу является двухуровневая модель генерации. Первый уровень представлен двумя базовыми генераторами, локализованными в ретикулярных ядрах таламуса, второй – двумя модально-специфическими корковыми генераторами, расположенными в соответствующих определенной модальности корковых областях [41].

В работе Е.А. Жирмунской рассмотрено 6 основных структур лимбико-ретикулярного комплекса, формирующих паттерн ЭЭГ:

1. ретикулярная формация ствола мозга;
2. неспецифические ядра таламуса;
3. ассоциативные ядра таламуса;
4. задний гипоталамус;
5. передний гипоталамус;
6. хвостатое ядро.

Каждая из этих структур может находиться в двух (активированном и угнетенном) или в трех (активированном, спокойном и угнетенном) состояниях [42] (рис. 2).

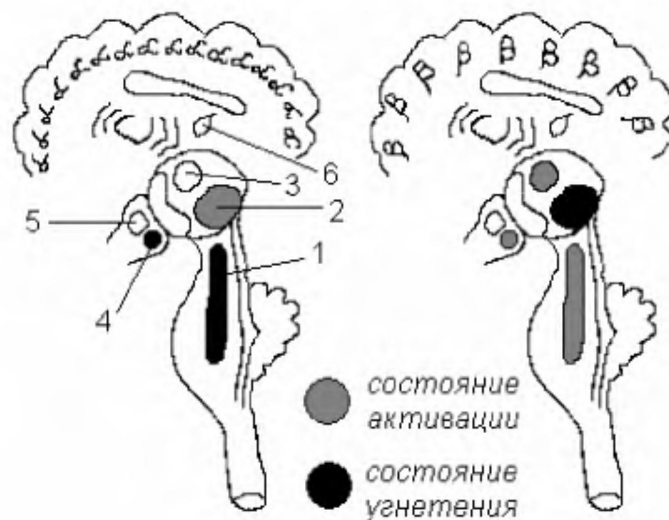


Рис. 2. Пример структур мозга и их состояний, организующих паттерн альфа и бета-активности. Все обозначения в тексте (по [42]).

Влияния неспецифических стволовых образований на формирование корковой биоэлектрической активности мозга довольно подробно исследованы в эксперименте. Описаны преимущественно десинхронизирующие эффекты со стороны оральностволовых (мезенцефалических) и синхронизирующие – от каудальностволовых (мостовых и бульбарных) отделов ретикулярной формации [31, 43–46].

Стоит также отметить работу Колотиловой О.И. с соавт. В которой анализируется связь частоты фоновой импульсной активности норадренергических нейронов голубого пятна и серотонинергических нейронов ядер шва со спектральной мощностью ритмов ЭЭГ. Авторами показано, что активность большинства СТ-нейронов, положительно коррелировала со всеми ЭЭГ ритмами. Наиболее тесно связан с импульсной активностью СТ-нейронов бета-ритм. Уровень фоновой активности исследуемых НА-нейронов также наиболее часто был положительно связан со всеми ритмами ЭЭГ. Анализируя фоновую активность НА-нейронов и ЭЭГ обнаружено, что увеличение частоты разрядов большинства предполагаемых НА-нейронов сопровождалось усилением альфа-ритма. Т.о. полученные в результате исследования факты указывают на активное участие аминергических систем в формировании индивидуальных особенностей текущего паттерна ЭЭГ [47–49].

Роль регуляторных структур в формировании ЭЭГ человека (клинические исследования). Вопрос о правомерности экстраполяции данных, получаемых на

животных на ЭЭГ человека не является до конца выясненным. В связи с этим особый интерес представляют клинические ЭЭГ исследования пациентов с поражением стволовых и подкорковых структур. Большая серия экспериментальных работ и исследований на человеке с помощью долгосрочных глубинных электродов, посвященных изучению роли структур ствола мозга, гипоталамуса и неспецифических систем таламуса, показала сложность влияний их разных отделов на кору и ее биоэлектрическую активность [50–53]. Шарова Е.В. и др. провели исследование изменений спонтанной ЭЭГ и ее пространственно-временной организации у 48 нейрохирургически больных с очаговым поражением ствола мозга в ходе развития целостных послеоперационных адаптивно-компенсаторных реакций. Авторы показали, что у больных с поражением оральных отделов (средний мозг – Варолиев мост) в ЭЭГ, как правило, отмечается снижение уровня биопотенциалов, замедление или уплощение рисунка, снижение степени синхронизации. При каудальностволовом расположении очага (продолговатый мозг – мост) более характерно увеличение амплитуды ЭЭГ, синхронизация альфа- и дельта-ритмов, сочетание их с эпилептоидными разрядами в лобных и центральных областях коры [54]. Наиболее характерной особенностью изменений ЭЭГ при дизэнцефальном поражении является увеличение степени синхронизации биопотенциалов коры. Это выражается в наличии гиперсинхронизированных, генерализованных или локально выраженных ритмов разных диапазонов, доминирующих в ЭЭГ или носящих пароксизмальный характер [55]. Исследования ЭЭГ при очагах в гипоталамической области показали, что под их влиянием происходит разрушение нормальных межцентральных отношений. При этом снижение когерентности ЭЭГ наиболее выражены в лобных отделах коры [56]. Кроме этого поражение гипоталамуса сопровождается усилением, главным образом, дистантной синхронизации в коре. Это выражается в нарастании тета-активности, которая приобретает диффузный характер, генерализации альфа-ритма, чаще замедленного и проявляющегося без характерного для ЭЭГ здоровых людей амплитудного градиента в затылочно-лобном направлении. Эти признаки отражают нарушение регионарных свойств ЭЭГ в виде стирания ее зональных особенностей [55]. Т.о. данные таких исследований свидетельствуют о том, что в характере корковой биоэлектрической активности отражаются особенности, обусловленные локализацией патологического процесса, и косвенно подтверждают то, что подкорковые структуры могут играть далеко не последнюю роль в формировании характерного паттерна ЭЭГ.

Нейроны коры и ЭЭГ. Осцилляторная теория электрогенеза мозга. Важным вопросом является выяснение направленности связей между структурами, участвующими в формировании паттерна ЭЭГ. Так, при исследовании когерентности альфа-подобной ритмической активности, регистрируемой в структурах мозга собаки, было показано, что активность в различных ядрах таламуса в весьма разной степени связана с активностью коры, причем когерентность внутри коры существенно превышает таламо-кортикальную когерентность [57], что говорит о существенной роли внутрикорковых связей в генерации альфа-ритма. Andrew Sharott et al. исследовали направления когерентной

осцилляторной активности в цикле «кора – базальные ганглии». Авторы регистрировали местные потенциалы (local field potentials) в субталамическом ядре, бледном шаре и ретикулярной части черной субстанции, совместно с ипсилатеральной фронтальной электрокортикограммой у анестезированных крыс. На протяжении медленно-волновой активности 1 Гц между электрокортикограммой и местными потенциалами базальных ганглиев авторы доказали, что активность направлена от коры к базальным ганглиям. В базальных ганглиях на этой частоте активность направлена от ретикулярной части черной субстанции к бледному шару и субталамическому ядру, и от субталамического ядра к бледному шару. На протяжении глобальной активации (15-60 Гц) активность также направлена от коры к базальным ганглиям. В базальных ганглиях, однако, связь в основном направлена от бледного шара к субталамическому ядру и ретикулярной части черной субстанции. Т.е. эффективность направления когерентной осцилляторной активности преобладает от коры к базальным ганглиям на протяжении 2-х различных мозговых состояний: низко-волновой активности и общей активации. Однако, эффективность направления когерентной осцилляторной активности в ядрах базальных ганглиев динамична и изменяется от мозгового состояния (рис. 3) [58].

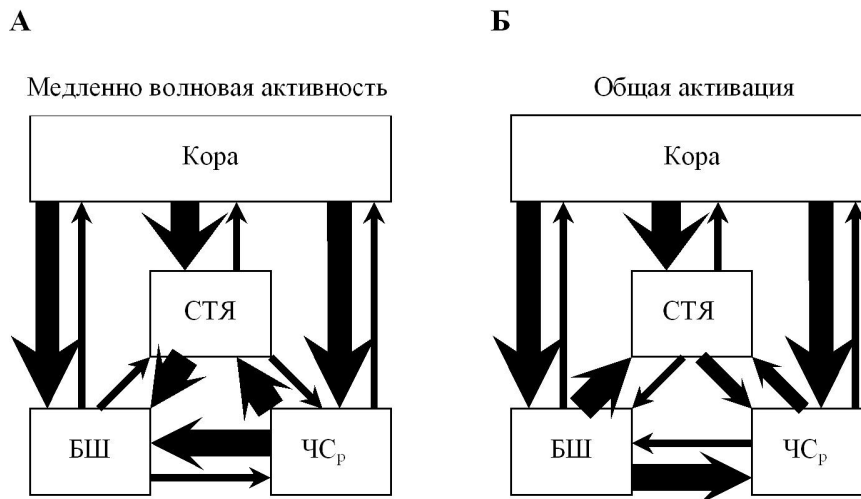


Рис. 3. Суммарные диаграммы, показывающие направление когерентной активности в цикле «кора – базальные ганглии» на протяжении медленно-волновой активности (А) и общей активации активации (Б).

СТЯ – субталамическое ядро; БШ – бледный шар; ЧС_р – ретикулярная часть черной субстанции. Остальные пояснения в тексте.

В тоже время распространенное представление о значении синхронизирующих влияний со стороны подкорковых структур в генерации ритмических колебаний в неокортексе, по-видимому, требует дальнейшего развития, поскольку показано, что колебания ритмов в неокортексе наблюдается

также в условиях изоляции от этих влияний как *in vivo* [59], так и *in vitro* [60, 61]. В связи с чем, опираясь на данные о том, что ритмические колебания могут возникать и в изолированной от таламуса коре, ряд авторов делают предположение, что для формирования паттернов ЭЭГ достаточно кортико-кортикальных связей [62]. Согласно представлениям Дж. Любара кортико-кортикальные связи представляют собой резонансные петли, генерирующие ЭЭГ-ритмы разных частот. Можно выделить три типа резонансов. Первый тип – локальные (между соседними макропучками коры) ответственны за выработку высоко-частотного гамма-ритма. Предположительно в активации этих петель участвует ацетилхолин. Второй тип – зональные (между макропучками, отстоящими друг от друга на несколько сантиметров), вырабатывают альфа-ритм. Предположительно в активации этих петель участвуют норадреналин (НА) и дофамин (ДА). Третий тип – глобальные резонансы (развиваются между далеко отстоящими областями). Ответственны за активность в пределах дельта- и тета – диапазонов. Предположительно в активации этих петель участвует серотонин (СТ). (рис. 4)

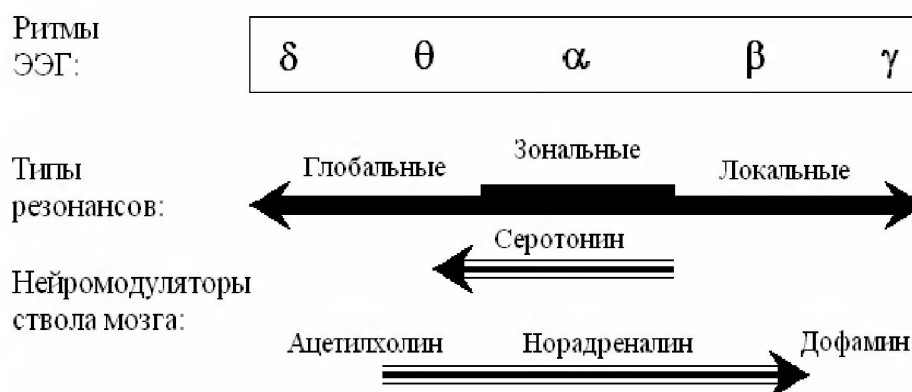


Рис. 4. Связь между различными неокортикальными резонансными формами и нейромодуляторами ствола мозга (по [63]).

Интересно то, что все три типа петель могут запускаться таламическими пейсмекерами или возникать самопроизвольно [63].

Помимо этого хорошо разработанной является концепция селективно распределенных осцилляторных систем [64–66], согласно которой в мозгу существуют системы нейронов, способные генерировать волны импульсов с определенной частотой. Т.е. кроме структурно синаптических свойств нервной ткани в процессах ритмической активности важную роль играют внутриклеточные свойства нейронов [67]. Например, Williamson S.I. считает, что в коре есть собственные автогенераторы, т.е. дискретные источники осцилляций, называя такие источники альфа диапазона «альфонами» [68]. Кроме того, есть предположение, что подобным же образом в коре головного мозга существуют и генераторы бета-, тета-, дельта- ритмов [69]. Эти генераторы могут быть объединены некими механизмами

управления, которые обеспечивают общую организацию ЭЭГ. Другие авторы связывают осцилляции с когнитивными процессами [26]. Некоторые авторы [70] считают, что такие осцилляции отражают процессы неспецифического возбуждения или отмечают, что связать осцилляторные системы с определенными физиологическими процессами не представляется возможным [62].

ВЫВОДЫ

На основании данных обзора литературы можно сделать следующие выводы:

1. В настоящее время механизмы генерации электроэнцефалограммы изучены недостаточно, литературные данные, посвященные этому вопросу крайне противоречивы.
2. Особый интерес представляют исследования, в которых анализируются активность нейронов отдельных структур головного мозга и паттерн ЭЭГ-активности при их одновременной регистрации.
3. Вероятно, что в зависимости от области неокортекса механизмы формирования ЭЭГ имеют свои особенности. Эти особенности могут быть связаны, прежде всего, со спецификой образования тех или иных корково-подкорковых нейронных сетей.

Список литературы

1. Steriade M., Gloor P., Llinas R.R., Lopes da Silva F.H., Mesulam M.-M. Basic mechanisms of cerebral rhythmic activities // *Electroenceph. clin. Neurophys.* – 1990. – V. 76. – P. 481–508.
2. Nunez P.L. *Neocortical Dynamics and Human EEG Rhythms.* – Oxford University Press, 1995. – P. 133–194.
3. Князев Г.Г. Осцилляции мозга и поведение человека // Интернет: http://psy.tsu.ru/data/pdf/3_13.pdf.
4. Andersen P., Andersson S.A. Thalamic origin of cortical rhythmic activity // *Handbook of Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* / Ed. Remonds. Amsterdam: Elsevier, 1974. – Vol. 2. – P. 90.
5. Andersson S. A., Holmgren E. Theoretical consideration on the synchronization of thalamo-cortical activity // *Subcortical Mechanisms and Sensorimotor Activities* / Ed. Frigyesi T.L. Bern: Huber, 1975. – P. 229–250.
6. Гусельников В.И., Супин А.Я. Ритмическая активность головного мозга. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968. – 254 с.
7. Lopes da Silva F.H., van Lierop T.H.M.T., Schrijer C.F.M., Storm van Leeuwen W. Essential differences between alpha rhythm and barbiturate spindles: spectra and thalamo-cortical coherence // *Electroenceph. clin. Neurophys.* – 1973b. – V. 35. – P. 626–639.
8. Lopes da Silva F., Pijn J.P., Velis D., Nijssen P.C. Alpha rhythms: noise, dynamics and models // *Int. J. Psychophysiol.* – 1997. – V. 26. – P. 237–249.
9. Basar E. *Brain function and oscillations.* – Berlin, New York: Springer, 1998. – 467 p.
10. Basar E., Shurmann M. Alpha rhythms in the brain: functional correlates // *News. Physiol. Sci.* – 1996. – V. 11. – P. 90–96.
11. Гутман А.М. Биофизика внеклеточных полей мозга. – М.: Наука, 1980. – 378 с.
12. Гроудис Ю., Гутман А., Курас А., Милдажис В. Квант ЭЭГ: (понятие, оценка величины, регистрация) // *ДАН СССР.* – 1972. – Т. 204, № 5. – С. 1246–1253.
13. Жадин М.Н. Биофизические механизмы формирования электроэнцефалограммы. – М.: Наука, 1984. – 200 с.
14. Speckmann E.-J., Walden J. Mechanisms underlying the generation of cortical field potentials // *Acta Otolaryngol (Stockh).* – 1991. – Suppl. 491. – P 17–24.

15. Zschocke St. Vom neuron zum EEG: Die Entstehungsmechanismen des EEG. I. Die Potentialquellen des EEG. // EEG-Labor, 1991. – №13, s. 43–57.
16. Жадин М.Н. Формирование ритмических процессов в биоэлектрической активности коры головного мозга // Биофизика. – 1994. – Т. 39. – С. 129–147.
17. Zhadin M.N. Biophysical mechanisms of the EEG formation // In: Mathematical Approaches to Brain Functioning Diagnostics / Manchester Univ. Press, 1991. – P. 13–29.
18. Zhadin M.N. Rhythmicity in the EEG and global stabilization of the average level of excitation in the cerebral cortex // Behavioral and Brain Sciences. – 1996. – №19. – P. 309–310.
19. Bullock T. H. How Do Brains Work? - Birkhouser, Boston, 1993. – 127 p.
20. Bullock, T. H. Signals and sings in the nervous system: The dynamic anatomy of electrical activity is probably information-rich // Proceedings of the National Academy of Sciences of USA. – 1997. – Vol. 94. – P. 1–6.
21. Частная физиология нервной системы. Серия: Руководство по физиологии. – Л.: Наука, 1983. – 734 с.
22. Гнездицкий В.В. Обратная задача ЭЭГ и клиническая электроэнцефалография. – Таганрог: ТРТУ, 2000. – 640 с.
23. Kleshchevnikov A.M. Synaptic plasticity in the hippocampus during afferent activation reproducing a theta-rhythm pattern (theta plasticity) // Zhurnal Vysshey Nervnoy Deyatel'nosti im. I.P. Pavlova. – 1998. – Vol. 48, № 1. – P. 3–18.
24. Kichigina V.F, Kudina T.A, Zenchenko K.I, Vinogradova O.S. The neuronal background activity of the rabbit hippocampus during functional exclusion of the structures that regulate theta rhythm // Zhurnal Vysshey Nervnoy Deyatel'nosti im. I.P. Pavlova. – 1998. – Vol. 48, № 3. – P.505-515.
25. Гусельников В.И. Электрофизиология головного мозга. – М.: Высшая школа, 1976. – 423 с.
26. Klimesch W. EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis // Brain Research Review. – 1999. – V. 29. – P. 169–195.
27. Gaztelu J.M., Garcia-Austt E. & Bullock T.H. Electrocorticograms of hippocampal and dorsal cortex of two reptiles: comparison with possible mammalian homologs // Brain and Behavioral Evolution. – 1991. – Vol. 37 (3). – P. 144–160.
28. Gonzales J., Gamundi A., Rial R., Nicolau M.C., De Vera L. & Pereda E. Nonlinear, fractal, and spectral analysis of the EEG of lizard, Gallotia galloti // American Journal of Physiology. – 1999. – Vol. 277. – P. 86–93.
29. Belekhoва M.G. Neurophysiology of the brain // C. Gans, R.G. Northcut and P.S. Ulinski (Eds), Biology of the Reptilia/ Academic, London, 1979. – Vol. X. – P. 287–359.
30. Jasper H. Diffuse projection systems: the integrative action of the thalamic reticular formation and activation of the EEG // EEG a. Clin. Neurophysiol. – 1949. – V. 1, № 1. – P. 405.
31. Moruzzi G., Magoun H.W. Brain stem reticular formation and activation of the EEG // EEG a. Clin. Neurophysiol. – 1949. – V. 1, №4. – P. 455–473.
32. Adrian E.D., Matthews B.H.C. Interpretations of potential waves in cortex // J. Physiol. – 1934. – V. 81 (4), № 31. – P. 440–471.
33. Jasper H. Functional properties of the thalamic reticular system // In: The brain mechanisms and consciousness / A symposium. Oxford, 1954. – P. 371–401.
34. Бехтерева Н.П. Биопотенциалы больших полушарий головного мозга при супратенториальных опухолях. - Л., 1960. – 188с.
35. Майорчик В.Е. Электрофизиологический анализ функциональных свойств коры больших полушарий в зоне патологического очага // Физиол. Журнал СССР. – 1957. – Т.3. – С. 193–201.
36. Русинов В.С. Некоторые вопросы теории электроэнцефалограммы. – В кн.: Физиология. – Л., 1954. – С. 235-256.
37. Костюк П.Г., Шаповалов А.И. Электрофизиология нейрона. – В кн.: Современные проблемы электрофизиологических исследований нервной системы. – М.: Медицина, 1964. – С. 31-50.
38. Eccles J. C. The Physiology of synapses. – Berlin, Gottingen, Heidelberg: Springer-Verlag, 1964. – 316 p.
39. Contreras D., Steriade M. Cellular basis of EEG slow rhythms: a study of dynamic corticothalamic relationships // J. Neuroscience. – 1995. – V. 15, №.1. – P. 604 – 622.

40. Abarbanel Andrew, Ph. D, M.D. Gates, States, Rhythms, and Resonances: The Scientific Basis of Neurofeedback Training // *Journal of Neurotherapy*. – 1996. – Vol. 2, №2. – P. 215–239.
41. Исайчев С.А., Осипова Д.С., Коптелов Ю.М. Дипольные модели генераторов альфа-ритма // *ЖВНД*. – 2003. – Т. 53, № 5. – С. 577–586.
42. Жирмунская Е.А. Клиническая электроэнцефалография (цифры, гистограммы, иллюстрации). – М.: Вега-Принт, 1993. – 33 с.
43. Гильман И.М. Роль специфических и неспецифических образований ствола головного мозга в формировании корковых ритмов сна и бодрствования // Автореф. дис... докт. мед. наук. – М., 1970. – 27с.
44. Лиманский Ю.П. Рефлексы ствола головного мозга. - Киев: Наукова думка, 1987. – 240с.
45. Хомская Е.Д. Мозг и активация. – М.: Из-во: МГУ, 1972. – 381с.
46. Moruzzi G. Synchronizing influences of the brain stem and the inhibitory mechanisms underlying the production of sleep by sensory stimulation // *EEG a. Clin. Neurophysiol.* – 1960. – Suppl. 13, №4. – P. 231–256.
47. Колотилова О.И., Павленко В.Б., Коренюк И.И., Куличенко А.М., Фокина Ю.О. Взаимосвязь активности нейронов аминергических систем головного мозга и ритмов ЭЭГ у кошки // *Ученые записки ТНУ*. – 2005. – Т. 18 (57), № 1. – С. 131–137.
48. Колотилова О.И., Куличенко А.М., Фокина Ю.О., Павленко В.Б., Зинченко Е.Н. Влияние стволовых структур головного мозга на паттерн массовой электрической активности бодрствующих кошек // *Ученые записки ТНУ*. – 2005. – Т. 18 (57), № 2. – С. 34–42.
49. Павленко В.Б., Куличенко А.М., Колотилова О.И., Фокина Ю.О. Возможные нейронные механизмы эффектов биологической обратной связи по ЭЭГ // Тезисы докладов 3 Всеукраинской научной конференции: Психофизиологические и висцеральные функции в норме и патологии – Киев, 2006. – С.98.
50. Бехтерева Н.П. Здоровый и больной мозг человека. – Л.: Наука, 1980. – 208с.
51. Arnolds D, Lopes da Silva F., Aitink J., Kamp A., Boeijinda P. The spectral properties of hippocampal EEG related to behaviour in man // In: *Rhythmic EEG activities and Cortical Functioning*. Elsevier North/ Holland Biomed. Press, 1980. – P. 91.
52. Lopes da Silva F., Vos Y., Mooibroek J., van Rotterdam A. Potential analysis of thalamic and cortical alpha rhythms in dog- a contribution toward a general model of the cortical organization of rhythmic activities // In: *Rhythmic EEG activities and cortical functioning / Elsevier, North, Holland Biomed. Press, 1980. – 33 p.*
53. Storm van Leeuwen W., Kamp A. Event related Changes of rhythmic cortical potentials // In: *Rhythmic EEG activities and cortical functioning / Elsevier North, Holland Biomed. Press, 1980. – 219 p.*
54. Шарова В.Е., Брагина Н.Н., Баркалая Д.Б., Куликов М.А., Сировский Э.Б., Смирнова И.А. Сопоставление структуры корковой биоэлектрической активности мозга человека при остро развивающихся патологических очагах на разных уровнях ствола // *ЖВНД*. – 1992. – № 42, Вып. 4. – С. 645-653.
55. Боддырева Г.Н., Шарова Е.В., Добронравова И.С. Роль регуляторных структур мозга в формировании ЭЭГ человека // *Физиология человека*. – 2000. – Т. 26, №5. – С. 19–34.
56. Гриндель О.М., Брагина Н.Н., Воронина И.А., Машеров Е.Л., Коптелов Ю.М., Воронов В.Г., Скорятин И.Г. Электроэнцефалографические корреляты нарушения высших корковых функций при локальных поражениях гипоталамической области // *ЖВНД*. – 1995. – Т.45, №6. – С. 1101–1111.
57. Lopes da Silva F.H., van Lierop T.H.M.T., Schrijer C.F.M., Storm van Leeuwen W. Organization of thalamic and cortical alpha rhythm: spectra and coherences // *Electroenceph. clin. Neurophys.* – 1973a. – V. 35. – P. 627–639.
58. Sharott A., Magill P. J., Bolam J. P., Brown P. Directional analysis of coherent oscillatory field potentials in the cerebral cortex and basal ganglia of the rat // *J. Physiol.* – 2005. – Vol. 562, №3. – P. 951–963.
59. Ливанов М.Н. Пространственная организация потенциалов и системная деятельность головного мозга. Избранные труды. – М.: Наука, 1989. – 400с.
60. Luckatch H.S., MacIver M.B. Physiology, pharmacology, and topography of cholinergic neocortical oscillations in vitro // *J. Neurophysiol.* – 1997. – V. 77, № 5. – P. 2427–2445.

61. Silva L.R., Amitai Y., Connors B.W. Intrinsic oscillations of neocortex generated by layer 5 pyramidal neurons // *Science*. – 1991. – V. 251, № 4992. – P. 432–435.
62. Petsche H., Etlinger S.C. EEG and thinking. Power and coherence analysis of cognitive processes. – Vienna: Austrian Academy of Sciences, 1998.
63. Lubar J.F. Neocortical dynamics: implication for understanding the role of neurofeedback and related techniques for the enhancement of attention // *Applied Psychophysiology and Biofeedback*. – 1997. – V. 22, № 2. – P. 111–126.
64. Basar E., Basar-Eroglu C., Karakas S., Schurmann M. Brain oscillations in perceptions and memory // *Int. J. Psychophysiol.* – 2000. – №35. – P. 95–124.
65. Gray C.M. Synchronous oscillations in neuronal systems: mechanisms and functions // *J. Comput. Neurosci.* – 1994. – V. 1, № 1–2. – P. 11–38.
66. Silberstein R.B. Neuromodulation of neocortical dynamics // *Neocortical dynamics and Human EEG Rhythms*. - Oxford University Press. – 1995. – P.591-627.
67. Карпук Н.Н., Воробьев В.В. Роль электрофизиологических свойств нейронов в механизмах группирования их разрядов в коре головного мозга // *ЖВНД*. – 2003. – Т. 53, №5. - С. 595-603.
68. Williamson S.L., Kaufman L., Z. – L. Lu, et al. Study of human occipital alpha rhythm: the alphon hypothesis and alpha suppression // *Int. J. Psychophysiol.* – 1997. - №26. – P. 63-76.
69. Лобасюк Б.А. Роль ретикулярной формации ствола мозга в механизмах электрогенеза // *Нейрофизиология*. – 2005. – Т. 37, №1. – С.39-45.
70. Robinson D.L. The technical, neurological and psychological significance of «alpha», «delta» «theta» waves confounded in EEG evoked potentials: a study of peak latencies // *Clinical Neurophysiology*. – 1999. – V.110. – P. 1427-1434.

Фокина Ю.О., Куличенко А.М., Павленко В.Б. **Вірогідні механізми генерації електроенцефалограми** // *Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія”*. – 2007. – Т. 20 (59). – № 4. – С. 96-108.

У огляді розглядаються базисні механізми формування електроенцефалограми, з урахуванням специфіки корково-підкіркових медіаторних мереж.

Ключові слова: електроенцефалограма, підкіркові структури, кора, осциляції, когерентність.

Fokina J.O., Kylichenko A.M., Pavlenko V.B. **The probable mechanisms of electroencephalogram generation** // *Uchenye zapiski Tavricheskogo Natsionalnogo Universiteta im. V. I. Vernadskogo. Series «Biology, chemistry»*. – 2007. – V.20 (59). – № 4. – P. 96-108.

The bases mechanisms of electroencephalogram forming in view of cortical-subcortical transmitter networks specificity are considered in a review.

Keywords: electroencephalogram, subcortical structures, cortex, oscillations, coherence.

Поступила в редакцію 20.09.2007 г.