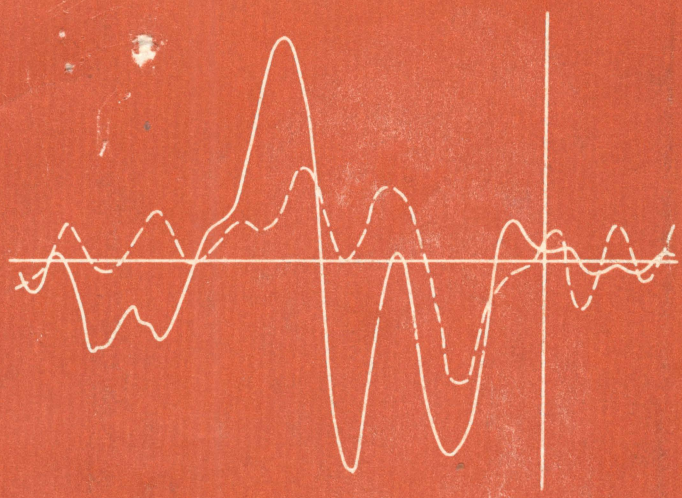


159,91  
798

ИТАН

# ЭЭГ

## И НЕЙРОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ В ПСИХО- ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ



«Наука»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ ПСИХОЛОГИИ

---

# ЭЭГ И НЕЙРОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ В ПСИХО- ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Ответственные редакторы

доктор медицинских наук

В. Б. ШВЫРКОВ

доктор психологических наук

В. М. РУСАЛОВ

кандидат медицинских наук

Д. Г. ШЕВЧЕНКО



МОСКВА

«НАУКА»

1987

159,91  
398

В основу монографии легли материалы симпозиума по психофизиологии (Хельсинки, май 1985 г.). Книга посвящена актуальной проблеме — изучению поведения и психики животных и человека объективными методами, среди которых особое место занимает регистрация импульсной активности отдельных нейронов в суммарной биоэлектрической активности (ЭЭГ). Проблемы организации импульсной активности в поведении, генеза биоэлектрической активности и отдельных компонентов медленных потенциалов мозга, соотношения структуры деятельности и основных электрографических феноменов, применения ЭЭГ в психофизиологических исследованиях — таков основной круг проблем, рассматриваемых авторами.

Для психологов, психофизиологов, нейрофизиологов.

Рецензенты

Т. Н. УШАКОВА, К. К. МОНАХОВ.

13324



13. *Lyttinen H.* The psychophysiology of anticipation and arousal // *Jyvaskyla Stud. Educ. Psychol. and Soc. Res.* 1984. Vol. 52.
14. *Lyttinen H.* Anticipation: a psychophysiological perspective // *XXII Intern. Congr. Psychol. IUPS. Abstr.* 1984. Vol. 1.
15. *Näätänen R.* Selective attention and evoked potentials // *Ann. Acad. Sci. Fenn. B.* 1967. Vol. 151. P. 1.
16. *Requin J., Lecas J., Bonnet M.* Some experimental evidence for a three-step model of motor preparation // *Preparatory states processes.* L.: Lawrence, 1984.
17. *Richter F., Beatty J.* Pupillary dilations in movement preparation and execution // *Psychophysiology.* 1985. Vol. 22, N 2. P. 204—207.
18. *Watanabe M.* Prefrontal unit activity during delayed conditional discrimination in monkeys // *Brain Res.* 1981. Vol. 225. P. 51—65.
19. *Weinrich M., Wise J. E.* The premotor cortex and the monkey // *J. Neurosci.* 1982. Vol. 2. P. 1329—1345.

## СООТНОШЕНИЕ ЭЭГ И ИМПУЛЬСНОЙ АКТИВНОСТИ НЕЙРОНОВ В ПОВЕДЕНИИ У КРОЛИКА

**В. В. Гаврилов**

Институт психологии АН СССР

Установление системной специфичности нейронов открывает возможность изучения субъективной реальности при анализе импульсной активности нейронов [11]. Такое изучение уже показало, что субъективная реальность состоит из функциональных систем поведенческих актов различного возраста, что элементы одной системы обнаруживаются в различных структурах мозга, а в одной и той же структуре представлены элементы разных систем и что на любом отрезке поведенческого континуума оказываются одновременно активированными многие системы, а последовательное поведение осуществляется как смена составов активированных систем [1; 2; 10—12; 18].

Регистрация активности отдельных нейронов в поведении является довольно сложной методикой и может быть применена не во всех формах поведения, особенно человека. Поэтому представляется весьма заманчивым установить зависимости между характеристиками нейрональной активности и суммарных потенциалов с тем, чтобы использовать для анализа субъективной реальности суммарную электрическую активность мозга, регистрация которой является наиболее доступным и широко распространенным методом изучения мозговых процессов в поведении.

Для того чтобы различные методы анализа ЭЭГ, такие, например, как спектральный анализ или анализ формы потенциалов, стали действительно информативными, необходимо в первую очередь выяснить значение одиночных позитивных и негативных колебаний, так как ЭЭГ, отводимая от какого-либо пункта мозга, это, как известно, прежде всего запись изменений потенциала этого пункта во времени. В импульсной активности нейронов, расположенных под макроэлектродом, изменениям потенциала в ту или иную сторону может соответствовать изменение числа активи-



рующихся нейронов, или изменение их состава, или то и другое вместе.

В настоящей работе предпринята попытка выяснить, какие изменения нейрональной активности соответствуют различным по амплитуде и длительности негативным и позитивным изменениям суммарного электрического потенциала в зрительной и моторной областях коры мозга кролика в поведении.

#### *Методика*

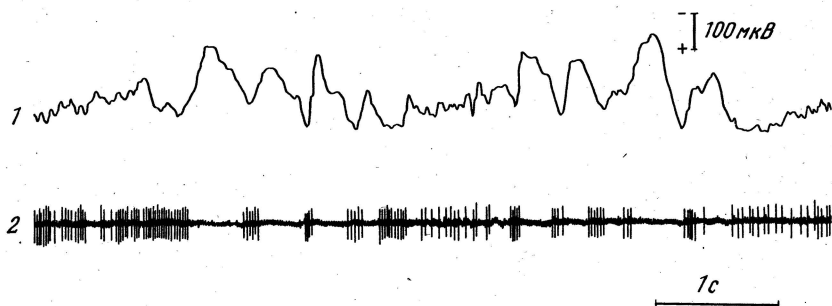
Данные получены на 2 кроликах в пищедобывательном поведении (эксперименты проведены совместно с Ю. И. Александровым и А. В. Корпусовой). В эксперименте кролик сидел у кормушки и ждал появления пищи. Кормушка подавалась экспериментатором поочередно то с морковью, то с пластиком, похожим на морковку, и кролику необходимо было вынуть пластик из кормушки, чтобы в следующей кормушке получить морковь. Помимо актов захвата пищи и пластика, наблюдались проверочные наклоны в кормушку, поисковое поведение и «покой», когда кролик лежал практически без движений. Поведение записывалось на видеоманитофон для последующего анализа поведенческой специфичности нейронов. Анализ заключался в сопоставлении активности нейрона с разными поведенческими актами и в определении тех актов, при осуществлении которых нейрон во всех случаях давал активации.

Регистрация импульсной активности нейрона производилась по методике Ю. В. Гринченко и В. Б. Швыркова [5] с помощью стеклянного микроэлектрода, заполненного 2,5 М раствором KCl с диаметром кончика около 1 мкм и сопротивлением от 2 до 8 Мом на частоте 1 кГц. Одновременно с нейрональной активностью регистрировали 2 отведения ЭЭГ: «поверхностное» с помощью электрода, помещенного в агар-агар, заполнявший трепанационное отверстие, через которое погружался микроэлектрод, и «глубокое» — от того же микроэлектрода, которым регистрировали импульсную активность. Это отведение использовалось главным образом для определения глубины погружения микроэлектрода по соотношению полярности макропотенциалов глубокого и поверхностного отведений. Референтный электрод располагался над лобными пазухами (*a. 12, d. 3*).

В эксперименте ЭЭГ и нейрональную активность регистрировали на магнитографе НО—46 (постоянная времени каналов усиления — 2 с, верхняя граница полосы пропускания усилителей — 1 кГц). Данные вводились в ЭВМ с частотой дискретизации 500 Гц. Вся последующая обработка ЭЭГ и импульсной активности нейронов проводилась на мини-ЭВМ «Плюримат-С» и состояла в использовании 2 видов программ: усреднении ЭЭГ от каждого спайка анализируемого нейрона и подсчете спайков во время различных колебаний ЭЭГ, как для отдельных нейронов, так и для всей проанализированной совокупности.

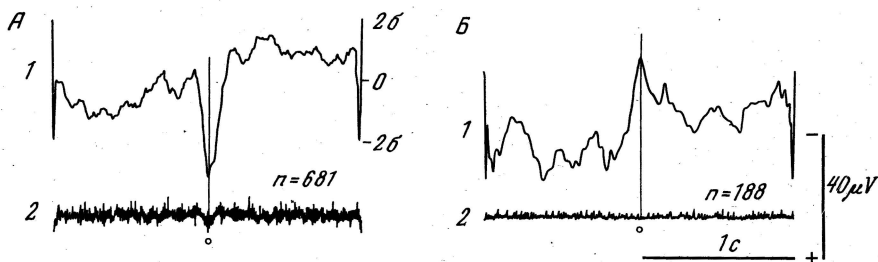
#### *Результаты*

Проанализировано 110 нейронов (62 в зрительной и 48 в моторной областях коры головного мозга). Из них 43 активировались



**Рис. 1.** Фрагмент записи активности нейрона и суммарной электрической активности мозга с отчетливой связью спайков нейрона с фазами колебаний ЭЭГ

1 — поверхностное отведение ЭЭГ; 2 — нейрограмма



**Рис. 2.** Связь спайков нейронов с фазами колебаний ЭЭГ, выявляемая при помощи усреднения ЭЭГ от каждого спайка нейрона

А — пример нейрона со связью спайков с позитивными колебаниями; Б — с негативными колебаниями ЭЭГ; 1 — усредненный потенциал (поверхностное отведение ЭЭГ); в начале и конце канала показаны значения доверительного интервала; 2 — гистограмма нейрональной активности с центральной референтной точкой;  $n$  — количество спайков в усреднении

в соответствии с реализацией того или иного поведенческого акта, а 67 нейронов давали разряды вне связи с рассматриваемым поведением.

Для некоторых нейронов связь спайков с колебаниями ЭЭГ была очевидна даже при визуальном анализе (рис. 1). Однако для большинства нейронов она выявлялась только статистически. Первая программа компьютерной обработки состояла в усреднении ЭЭГ от каждого спайка нейрона. Усредняли отрезки записей ЭЭГ и нейрональной активности в окрестностях спайка по 1 с до и после него. Количество усредняемых отрезков варьировало от нескольких десятков до нескольких тысяч, что зависело не только от времени регистрации нейронов (в среднем около 3 мин), что, в свою очередь, зависело от времени выполнения «поведенческой программы» — захвата 10 кусочков моркови и 10 кусочков пластика, но и от частоты их разрядной активности. Связью спайков с колебанием ЭЭГ считалось превышение усредненным потенциалом ЭЭГ величины  $m \pm 2\sigma_m$ , где  $m$  — среднее значение потенциала ЭЭГ на анализируемом отрезке, а  $\sigma_m$  — стандартная ошибка среднего значения.

Этим методом проанализирована связь с ЭЭГ активности 44 нейронов (29 в зрительной и 15 в моторной области коры). У 26 нейронов выявлена достоверная связь спайков с фазами колебаний потенциала ЭЭГ, при этом у 22 из них спайки приходились на позитивный фронт или на максимум позитивного колебания поверхностного отведения ЭЭГ, и только у 4 — на негативный фронт — негативность (рис. 2) (различия по критерию знаков достоверны с  $p < 0,01$ ). Эти данные совпадают с полученными другими исследователями [4, 7—9, 15 и др.]. Они говорят о том, что позитивному отклонению потенциала соответствуют спайки большего числа нейронов, чем негативному. Несмотря на то что при усреднении от каждого спайка в ряде случаев бесспорно выявляются медленные колебания ЭЭГ, связывать появления спайков нейрона с колебаниями именно такой амплитуды и продолжительности довольно сложно, так как форма колебания при данном виде усреднения зависит как от структуры ЭЭГ, так и от структуры разрядной активности нейрона. Метод усреднения от спайка скорее позволяет судить о том, какой потенциал чаще наблюдается при наличии спайка, чем о том, какая активность нейрона соответствует разным ЭЭГ-колебаниям. Для выявления этого соответствия был использован метод подсчета спайков нейрона во время разных колебаний ЭЭГ.

Последовательные двухсекундные отрезки ЭЭГ при помощи фильтрации преобразовались в составляющие электроэнцефалограммы на 4 диапазонах частот: 0,5—3, 4—6, 8—12 и 28—32 Гц, после чего в каждой из них выделяли фазы (позитивность — негативность, позитивизация — негативизация), определяли количество спайков во время каждой из фаз и сравнивали их попарно. Различия в количестве спайков между фазами ЭЭГ-колебаний оценивались по  $\chi^2$ -критерию, достоверными считались различия с  $p < 0,05$ .

Этим методом проанализировано 102 нейрона (37 во время поведения и покоя, 60 — только поведения, 5 — только покоя). Результаты анализа связей импульсной активности нейронов в поведении с фазами колебаний ЭЭГ на разных частотах представлены в табл. 1.

Из таблицы видно, во-первых, что на всех диапазонах частот, кроме самых высоких, преобладают нейроны, дающие больше спайков в позитивность и позитивацию, чем в негативность и негативацию, что совпадает с данными усреднения ЭЭГ от каждого спайка. Данные по первым трем диапазонам показывают, что связь активаций с позитивностью и позитивацией наблюдалась у 41 нейрона, а с негативностью и негативизацией у 21 нейрона, что достоверно различно с  $p < 0,01$ . Преимущественная связь разрядной активности с негативными потенциалами в диапазоне высоких частот (28—32 Гц) можно, по-видимому, объяснить тем, что в генезе этих колебаний участвуют, вероятно, не только медленные мембранные потенциалы, но и сами высокоамплитудные негативные спайки нейронов [6]. В пользу этого предположе-

**Таблица 1. Связь импульсной активности нейронов в поведении с фазами колебаний ЭЭГ разных частотных диапазонов**

Количество нейронов с преимущественной активностью в разные фазы колебаний	Диапазон частот							
	0,5—3 Гц		4—6 Гц		8—12 Гц		28—32 Гц	
Негативность— негативизация	8	18*	4	6	2	4	7	10
Позитивность— позитивизация	16	30*	8	26*	6	10*	0	1
Общее количество нейронов	48		32		14		11	

\* Несоответствие суммарных значений связано с наличием нейронов, у которых наблюдалась связь активности с обеими фазами.

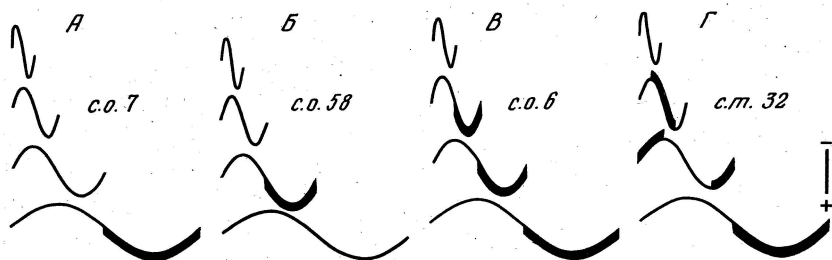
ния говорит и тот факт, что в отличие от медленных колебаний, высокочастотная активность в поверхностных и глубоких слоях коры не инвертирована.

Во-вторых, обращает на себя внимание уменьшение общего числа нейронов, преимущественно разряжающихся в связи с той или иной фазой колебаний ЭЭГ при увеличении частоты ЭЭГ. Так, в диапазоне 0,5—3 Гц достоверная связь спайка с теми или иными фазами ЭЭГ наблюдалась у 48 нейронов, в диапазоне 4—6 Гц — у 32 (различия достоверны при  $p < 0,05$ ), а в диапазоне 8—12 Гц — у 14 нейронов ( $p < 0,01$ ). Эти данные свидетельствуют о том, что большим изменениям потенциала как в позитивную, так и в негативную фазу соответствует большее число нейронов, изменяющих активность.

В результате анализа не выявлено различий между нейронами зрительной и моторной коры по их связи с фазами колебаний ЭЭГ. Это относится как к общему числу нейронов связанных с той или иной фазой ЭЭГ на всех диапазонах частот ЭЭГ (из 54 нейронов зрительной коры у 42 была достоверная преимущественная связь с какой-либо фазой ЭЭГ, из 43 нейронов моторной коры — у 28 ( $X^2 = 1,34$ )), так и к нейронам с преобладанием их активности в позитивацию-позитивность (из 42 нейронов «со связью» в зрительной коре у 27 она была в позитивность, а из 28 нейронов моторной коры — у 14 ( $X^2 = 0,88$ )), а также и к распределению связей нейронов с фазами колебаний ЭЭГ на разных частотных диапазонах.

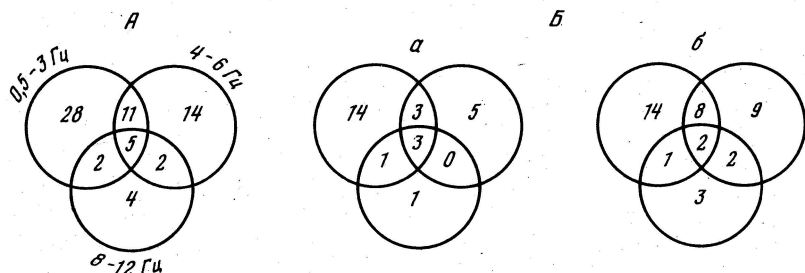
Кроме того, оказалось, что разные нейроны могут быть связаны с какой-либо фазой только на одном диапазоне частот ЭЭГ или на нескольких, при этом один и тот же нейрон может давать достоверно больше спайков как в одни и те же, так и в разные фазы на разных диапазонах частот (рис. 3). Это означает, что каждый отдельный нейрон может больше активироваться в соответствии не с одним определенным потенциалом, как можно было бы думать на основании усреднения ЭЭГ от каждого спайка, а с несколькими разными уровнями и изменениями потенциала. Другими словами, разным уровням и изменениям потенциала соответствует активация не только разного количества, но и раз-





**Рис. 3.** Разнообразие связей импульсной активности нейронов с фазами колебаний ЭЭГ

*А, Б* — примеры нейронов с преимущественной связью их разрядной активности с определенной фазой колебаний ЭЭГ одного частотного диапазона; *В* — пример нейрона со сходной активностью на нескольких диапазонах; *Г* — пример нейрона, разряжающегося в разные фазы ЭЭГ-колебаний разных частотных диапазонов. Синусоиды — схематическое представление колебаний разных диапазонов частот ЭЭГ, жирная линия — фазы колебаний ЭЭГ с достоверно большей активностью нейронов; в правой части каждого фрагмента — обозначения нейронов



**Рис. 4.** Распределение нейронов, разрядная активность которых преимущественно связана с определенной фазой колебаний ЭЭГ разных частотных диапазонов *А* — вся совокупность проанализированных нейронов, *Б* — отдельно для нейронов, связанных с исследуемым поведением (*а*), и для нейронов, поведенческая специализация которых не установлена (*б*). В областях перекрытий кругов показано количество нейронов, связанных с несколькими диапазонами

личных, хотя и перекрывающихся, совокупностей нейронов (рис. 4).

Для характеристики этих совокупностей прежде всего необходимо выявить, насколько постоянна связь активности нейрона с фазами колебаний ЭЭГ. С этой целью у 14 нейронов были проанализированы потенциалы, усредняемые от каждого спайка на разных отрезках поведения и в покое. Из них только у 11 наблюдалась связь спайков с одной и той же фазой колебаний ЭЭГ и в поведении и в покое, у 2 она выявлялась только в покое и у 1 — только в поведении.

С той же целью у 42 нейронов связь разрядов с ЭЭГ была проанализирована по второй программе также не только в поведении, но и в покое (табл. 2). Общее соотношение разрядной активности и фаз ЭЭГ в покое не отличалось от того, что наблюдалось в поведении. Суммарно по первым трем диапазонам: в позитивность и позитивацию активировались 20 нейронов, а в негативность-негативацию — 5 (различия достоверны на уровне  $p < 0,01$ )

**Таблица 2. Связь импульсной активности нейронов в покое с фазами колебаний ЭЭГ разных частотных диапазонов**

Количество нейронов с преимущественной активностью в разные фазы колебаний	Диапазон частот							
	0,5—3 Гц		4—6 Гц		8—12 Гц		28—32 Гц	
Негативность— негативизация	3	5*	1	3*	2	4*	2	6
Позитивность— позитивизация	1		1		1		4	
	11	22*	2	8*	3	6	1	1
	3		5		3		0	
Общее количество нейронов	27		11		10		7	

\* Несоответствие суммарных значений связано с наличием нейронов, у которых наблюдалась связь активности с обеими фазами ЭЭГ-колебаний.

**Таблица 3. Стабильность связи импульсной активности нейронов с фазами колебаний ЭЭГ разных частотных диапазонов при осуществлении разных видов поведения (пищедобывательное поведение и покой)**

Количество нейронов, у которых наблюдается связь	Диапазон частот			
	0,5—3 Гц	4—6 Гц	8—12 Гц	28—32 Гц
С одной и той же фазой колебаний ЭЭГ в обоих видах поведения	13	2	1	1
С какой-либо фазой только в одном поведении	13	15	13	5
С противоположными фазами в разных видах поведения	1	2	0	0

и сохранилась зависимость уменьшения связей при переходе к более высокочастотному диапазону ЭЭГ: 27, 11, 10. При этом, однако, у одного и того же нейрона связь спайков с фазами ЭЭГ могла различаться в поведении и в покое и в зависимости от частотного диапазона ЭЭГ. Так, в диапазоне 0,5—3 Гц из нейронов с достоверно большей связью их разрядов с определенной фазой ЭЭГ на этом диапазоне 13 сохранили ее и в поведении и в покое, у 13 нейронов эта связь исчезала или в поведении, или в покое, и у 1 произошло изменение типа связи на противоположный. В диапазоне же 4—6 Гц эти соотношения были соответственно: 2, 15, 2, а в диапазоне 8—12 Гц: 1, 13, 0 (табл. 3).

Таким образом, стабильность связи разрядов нейрона с определенной фазой ЭЭГ максимально выражена в диапазоне 0,5—3 Гц, но и в нем количество нейронов, сохраняющих связь в разных видах поведения, равно количеству нейронов, изменяющих ее.

Нестабильность связи наблюдалась для некоторых нейронов и в рамках одного и того же поведения на разных отрезках его осуществления. Все эти данные говорят о том, что выявляемые связи являются статистическими и изменяющимися. Другими словами, тот или иной потенциал ЭЭГ является показателем изменения активности не конкретного нейрона, а активности определенной совокупности нейронов.

С целью выявления различий в связях с фазами колебаний ЭЭГ у нейронов, находящихся на разной глубине в коре мозга, определяли глубину нейрона по инверсии потенциала путем визуального сравнения знаков потенциалов поверхностного и глубокого отведений в диапазоне 0,5—3 Гц, а также сравнением фаз поверхностного и глубокого отведений после статистической обработки. Оба метода, обладая недостатками, тем не менее позволяют ориентировочно судить о глубине залегания нейрона в коре.

Все нейроны разделились на три группы: «синфазные» — 13 — поверхностные, «противофазные» — 24 — глубокие и «неопределенные» — 60, расположенные, очевидно, между нейронами первых двух групп. О распределении нейронов по фазам поверхностного отведения ЭЭГ на частоте 0,5—3 Гц можно судить по табл. 4. Из таблицы видно, что во всех областях коры имеются нейроны с преимущественной активностью в ту или иную фазу и, кроме того, среди нейронов глубоких слоев преобладают нейроны с активациями в позитивности (достоверно по критерию знаков с  $p < 0,01$ ). Однако последнее заключение требует дополнительной проверки, в связи с возможной неточностью определения глубины нейрона в коре. Кроме того, различия «глубоких» нейронов с «поверхностными» по связям с позитивными и негативными фазами ЭЭГ-колебаний недостоверны ( $\chi^2 = 0,93$ ). Анализ средней частоты разрядов нейронов в поведении, определяемой как отношение числа спайков нейрона на всей эпохе его анализа ко времени анализа, показал довольно-таки одинаковые распределения нейронов по выделенным группам, за исключением высоких частот. В табл. 5 представлено распределение нейронов с разной средней частотой их разрядной активности по связям с фазами ЭЭГ-колебаний разных частотных диапазонов. Видно отсутствие различий по анализируемому признаку между этими группами нейронов.

Сравнение нейронов, специализированных относительно актов, исследуемого поведения, с нейронами, для которых их поведенческую специализацию установить не удалось, показало, что между этими группами не существует различий по связям с разными фазами ЭЭГ-колебаний (табл. 6). Вместе с тем следует отметить, что в настоящей работе не удалось провести более детальный ана-

**Таблица 4. Связь импульсной активности нейронов в поведении, расположенных на разной глубине в коре мозга, с фазами колебаний ЭЭГ в диапазоне 0,5—3 Гц**

Количество нейронов с преимущественной активностью в разные фазы колебаний	Глубина нейронов в коре мозга (по инверсии потенциалов поверхностного и микроэлектродного отведений ЭЭГ)				без связи
	синфазные	противофазные	связанные только с одним отведением		
			поверхностным	микроэлектродным	
Негативность—негативизация	6	6	6	20	
Позитивность—позитивизация	7	18	4	13	
Всего	13	24	10	33	17

**Таблица 5. Связь импульсной активности нейронов, различающихся средней частотой разрядной активности, с фазами колебаний ЭЭГ разных частотных диапазонов**

Средняя частота разрядной активности нейронов (спайки/с)	Количество нейронов	Диапазоны частот и фазы колебаний ЭЭГ							
		0,5—3 Гц				4—6 Гц			
		Н	П	С	Б	Н	П	С	Б
0—4	19	4	5	9	10	0	6	6	13
4—7	24	4	12	16	8	2	8	10	14
7—12	25	6	4	10	15	2	5	7	18
12—28	22	0	7	7	15	0	5	5	17
28—32	2	2	0	2	0	0	0	0	2
свыше 32	5	0	1	1	4	0	1	1	4

Средняя частота разрядной активности нейронов (спайки/с)	Количество нейронов	Диапазоны частот и фазы колебаний ЭЭГ							
		8—12 Гц				28—32 Гц			
		Н	П	С	Б	Н	П	С	Б
0—4	19	1	2	3	16	0	1	1	18
4—7	24	1	2	3	21	1	0	1	23
7—12	25	0	3	3	22	2	0	2	23
12—28	22	1	1	2	20	5	0	5	17
28—32	2	1	0	1	1	1	0	1	1
свыше 32	5	0	0	0	5	0	0	0	5

*Примечание.* Н — негативность — негативизация, П — позитивность — позитивизация, С — наличие связи у нейронов с какой-либо фазой колебаний ЭЭГ и Б — ее отсутствие.

**Таблица 6. Связь импульсной активности нейронов различной поведенческой специализации с фазами колебаний ЭЭГ разных частотных диапазонов**

Количество нейронов с установленной (А) и неустановленной (В) поведенческой специализацией с преимущественной активностью в разные фазы колебаний ЭЭГ		Диапазоны частот ЭЭГ							
		0,5—3 Гц		4—6 Гц		8—12 Гц		28—32 Гц	
А.	негативность—	9	23	2	12	3	4	0	4
	негативизация								
В.	негативность—	9	25	4	20	7	10	1	7
	негативизация								
п=38	позитивность—	14	23	10	12	3	4	0	4
	позитивизация								
п=59	позитивность—	16	25	16	20	7	10	1	7
	позитивизация								

*Примечание.* п — количество проанализированных нейронов.

лиз нейронов в группе с выявленной поведенческой специализацией, что было обусловлено особенностями изучаемого поведения.

### Обсуждение

Полученные результаты показывают, что импульсная активность наблюдается во всех фазах колебаний ЭЭГ, при этом позитивизация и позитивность отличаются от негативизации и негатив-



ности большим числом активирующихся нейронов. Таким образом, различия позитивных и негативных колебаний электроэнцефалограммы заключается не во «включении» и «выключении» нейронов под макроэлектродом, а лишь в соотношении активирующихся и тормозящихся нейронов, при этом сравнение связи разрядной активности нейронов с фазами колебаний ЭЭГ на разных этапах одного и того же поведения, а также в поведении и в покое показало, что это соотношение постоянно изменяется и в перестройках участвуют разные совокупности нейронов.

Эти данные находятся в хорошем соответствии с данными ранее полученными другими авторами [4; 8; 9; 13; 15 и др.], в которых также показана связь спайков нейронов с позитивными колебаниями поверхностного отведения ЭЭГ, а также с данными, в которых показана связь спайков отдельных нейронов с разными фазами колебаний ЭЭГ. Многообразие связей с фазами ЭЭГ у разных нейронов и изменение этих связей у некоторых нейронов при изменении поведения согласуется с данными [3, 4, 14, 15 и др.]. Вместе с тем следует отметить, что мы не получили описанных в работе Василевского [3] зависимостей связи импульсной активности нейронов с фазами ЭЭГ от глубины залегания нейрона в коре и частоты их разрядной активности. Кроме того, нам представляется, что судить о форме потенциала, получаемого в методике усреднения ЭЭГ от каждого спайка нейрона, как это предлагается некоторыми авторами, довольно трудно, так как, что уже отмечалось нами, форма потенциала зависит и от структуры импульсной активности, и от структуры ЭЭГ, несводимости ее к стохастическим точечным процессам, для которых было математически обосновано использование данного метода [16].

Сравнение данных по диапазонам ЭЭГ показывает, что на всех частотных диапазонах, за исключением высокочастотного (28—32 Гц), наблюдается сходная картина: преобладание активирующихся нейронов в связи с позитивными колебаниями ЭЭГ. При этом, чем значительнее по амплитуде и продолжительности то или иное колебание, тем у большего числа нейронов наблюдается изменение активности (и активационного и тормозного характера). Однако при разных формах поведения совокупности нейронов, изменяющих активность в связи с теми или иными фазами ЭЭГ-колебаний, оказываются различными. По-видимому, сама возможность установить (пусть и статистическую) связь разрядов одного нейрона, например, с позитивностью, объясняется тем, что при определенной форме поведения оказываются активными в «фоне» только совершенно определенные нейроны и все позитивности являются суммой мембранных потенциалов только этой совокупности, в которую входит и исследуемый нейрон. Изменение поведения означает изменение совокупности активных в фоне нейронов и возможное исключение из нее исследуемого нейрона.

В силу системоспецифичности нейронов полученные результаты можно рассматривать как свидетельство в пользу предположения,

что позитивные потенциалы соответствуют изменению числа одновременно активированных систем в сторону увеличения, а негативные — уменьшения, причем амплитуда и продолжительность этих потенциалов отражают степень выраженности этих изменений в числе систем.

С этих позиций могут найти системное объяснение и так называемые ритмы ЭЭГ, соответствующие, вероятно, частоте смен состава активированных систем, и происхождение разных компонентов связанных с событием потенциалов, например, Р-300, как это показано И. О. Александровым [1]. По изменениям потенциала ЭЭГ становится возможно судить о смене поведенческих актов и динамике межсистемных отношений.

### *Выводы*

1. Анализ соотношения импульсной активности нейронов зрительной и моторной областей коры, различающихся глубиной их расположения в коре, частотой и структурой разрядной активности и поведенческой специализацией, с фазами колебаний ЭЭГ на разных частотах у кроликов в пищедобывательном поведении и «покое» показал, что активность большего числа нейронов сильнее выражена в соответствии с позитивными колебаниями поверхностного отведения ЭЭГ. Это характерно для всех проанализированных в работе диапазонов частот ЭЭГ, кроме 28—32 Гц, и не зависит от перечисленных выше характеристик нейрона. С ростом частоты колебаний электроэнцефалограммы наблюдается уменьшение количества нейронов, с активностью значимо связанной с фазами колебаний ЭЭГ. Кроме того, в соответствии со «сходными» колебаниями ЭЭГ могут активироваться разные совокупности нейронов.

2. Если исходить из системоспецифичности нейронов, то полученные результаты показывают, что колебания ЭЭГ отражают динамику количества активирующихся систем, при этом позитивизациям и позитивным колебаниям соответствует увеличение количества активированных систем. На этой основе возникает возможность объяснять различные феномены ЭЭГ (ритмы, компоненты связанных с событиями потенциалов и др.) и понять закономерности смены систем, т. е. использовать ЭЭГ как инструмент психофизиологического исследования субъективной реальности.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Александров И. О. Психофизиологическое исследование поведения человека и животных при обнаружении сигнала // Психофизика дискретных и непрерывных задач. М.: Наука, 1985. С. 195—228.
2. Александров Ю. И., Гаврилов В. В., Горкин А. Г., Гринченко Ю. В., Шевченко Д. Г. Сопоставление активности нейронов различных областей коры в поведении // Нейроны в поведении: системные аспекты. М.: Наука, 1986. С. 25—35.
3. Василевский Н. Н. Фоновая импульсная активность и электроэнцефалограмма // Механизмы деятельности центрального нейрона. М.; Л.: Наука, 1966. С. 150—166.
4. Георгиев Г. В. Соотношение медленной (ритм напряжения) и импульсной

- активности в электрокортикограмме кролика // ЖВНД. 1966. Т. 16, № 1. С. 76—80.
5. *Гринченко Ю. В., Швырков В. Б.* Простой микроманипулятор для исследования нейрональной активности у кроликов в свободном поведении // ЖВНД. 1974. Т. 24, вып. 4. С. 870—874.
  6. *Думенко В. Н.* Современные представления об электроэнцефалограмме // Успехи физиол. наук. 1979. Т. 10, № 4. С. 71—95.
  7. *Жадин М. Н.* Биофизические механизмы формирования электроэнцефалограммы. М.: Наука, 1984.
  8. *Жадин М. Н., Карнуп С. В.* О взаимоотношениях фоновой импульсной активности корковых нейронов и ЭЭГ // ЖВНД. 1977. Т. 27, вып. 2. С. 289—295.
  9. *Карнуп С. В.* Сравнительный анализ форм статистической зависимости между фоновой импульсацией активных нейронов и ЭЭГ при различных функциональных состояниях мозга // ЖВНД. 1980. Т. 30, вып. 1. С. 105—112.
  10. *Швырков В. Б.* О системных основах психофизиологии // Системный подход к психофизиологической проблеме. М.: Наука, 1982. С. 10—23.
  11. *Швырков В. Б.* На пути к психофизиологической теории поведения // Психол. журн. 1982. Т. 3, № 2. С. 70—88.
  12. *Швырков В. Б.* Системная детерминация активности нейронов в поведении // Успехи физиол. наук. 1983. Т. 14, № 1. С. 45—66.
  13. *Шульгина Г. И.* О функциональной роли медленных колебаний потенциала и упорядоченных потоков импульсации // Успехи физиол. наук. 1976. Т. 7, № 1. С. 47.
  14. *Creutzfeldt O., Houchin J.* Neuronal basis of EEG waves // Neuronal EEG generation: Handbook of electroencephalography and clinical neurophysiology. Amsterdam: Elsevier, 1974. Vol. 26. P. 5—55.
  15. *Frost J., Gol A.* Computer determination of relationships between EEG activity and single unit discharges in isolated cerebral cortex // Exp. Neurol., 1966. Vol. 14. P. 506—519.
  16. *Georg I. Gerstein and Nelson Y. S.* Kiang: An approach to the quantitative analysis of electrophysiological data from single neurons // Biophys. J. 1960. Vol. 1, N 1. P. 15—28.
  17. *Green J. D., Maxwell D. S., Schindler W., Stumpf C.* Rabbit EEG 'theta' rhythm: its anatomical source and relation to activity in single neurons // J. Neurophysiol. 1960. Vol. 23. P. 403—420.
  18. *Shevchenko D. G., Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Gavrillov V. V., Gorkin A. G., Shvirkov V. B.* Proc. Intern. Union of Physiol. Sci. XXIX Congr. Sydney (Australia), Aug. 28 — Sept. 3. 1983. Vol. 15.

## **ТИПОЛОГИЯ МЕДЛЕННЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ МОЗГА, НЕЙРОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА СИСТЕМНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПОВЕДЕНИЯ**

**Н. Е. Максимова, И. О. Александров**

Институт психологии АН СССР

Одним из наиболее значительных и интересных результатов, полученных при изучении медленной электрической активности мозга, является выделение различных типов потенциалов со специфическими амплитудно-временными характеристиками, компонентным составом, топографией, связанных по времени с определенными событиями внешне наблюдаемого поведения. Предполагается, что чем больше будет известно различных типов