

ЧАСТОТНО-ФАЗОВОЕ ВЛИЯНИЕ ФОНОВОЙ АКТИВНОСТИ ГОЛОВНОГО МОЗГА ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ НА ПАРАМЕТРЫ ВЫЗВАННЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ

Пушкин А.А.

Параметры ВП находятся в существенной зависимости от параметров фоновой активности, которая обусловлена доминирующей потребностью человека и животных. Исследование процессов постстимульной пластичности необходимо проводить с обязательным учетом функционального состояния человека и животного и характером их фоновой электроэнцефалограммы во время стимуляции.

Ключевые слова: частотно-фазовое соотношение, тета-ритм, альфа-ритм, вызванные потенциалы, эффект пластичности.

Целью данной работы является исследование частотно-фазового влияния фоновой активности на параметры вызванных потенциалов (ВП) человека и животных.

Зависимость параметров ВП от частотно-фазовых характеристик фоновой ритмики еще мало изучена и в литературе плохо представлена. С нашей точки зрения, данная проблема представляет собой большой интерес в психофизиологическом и нейрофизиологическом представлениях когнитивных функций человека и животных. На данный момент времени проведены эксперименты по данной проблеме на животных и имеется задел для организации серии дальнейших экспериментов на человеке. Но для того, чтобы перейти к описанию проблемы соотношения частотно-фазовых влияний фонового ритма на параметры ВП необходимо, с нашей точки зрения, постараться понять механизмы генерации и функциональное значение фоновой активности головного мозга, также какую она роль может играть в интегративных функциях ЦНС? Этот вопрос остается актуальным в науке о мозге и на сегодняшний день, нет четких ответов на данный момент времени.

Одни рассматривают фоновую активность как шум в нервной системе (Wall, 1959), другие полагают, что фоновая активность мозга играет важную роль в интегративных функциях на разных уровнях ЦНС [1].

Известно, что ритмическая активность головного мозга определяет функциональное состояние ЦНС животных и человека и вносит существенный вклад в осуществление различных форм поведения. Первые гипотезы о механизмах ритмообразования основывались на особенностях функционирования нейросетевых структур, где развитие ритма осуществляется благодаря межклеточным синаптическим связям.

Однако с конца 70-х гг. развивается иная теория генерации ритмов, согласно которой в структурах мозга имеются нейроны, обладающие свойствами водителя ритма (пейсмекера), выходные сигналы которого задают ритм другим клеткам.

Свойства водителя ритма таких нейронов обусловлены наличием особых катионных каналов, активирующихся на фазе гиперполяризации (так называемые h-каналы), которые обеспечивают развитие эндогенных осцилляций мембранного потенциала нейронов.

Изучение механизмов генерации ритмической фоновой активности, обусловленных деятельностью в основном неспецифических и ассоциативных систем мозга, играет важную роль в понимании основных процессов организации и функционирования различных структур мозга. Особое внимание исследователей привлекает фоновая активность мозга тета- и альфа- частотного диапазонов, поскольку они хорошо представлены у всех высших животных и играют большую роль в их жизнедеятельности, то мы остановимся только на этих двух ритмах.

Согласно многим исследователям тета-ритм отражает процессы памяти и обучения. По данным ряда авторов ритмы тета-диапазона усиливаются в активном состоянии при выработке рефлексов [2-4]. По мнению Эйди [5], обучение и воспроизведение невозможно при отсутствии тета-ритма. Он показал, что повреждение субталамуса, при котором исчезает тета-ритм существенно нарушает возможность обучения. С другой стороны, электрическое раздражение ретикулярной формации, вызывающее усиление регулярной активности гиппокампа и коры, приводит к облегчению выработки и сохранению следов памяти.

Важная роль тета-ритма в образовании временных связей была показана в лаборатории Ливанова. Методы корреляционного анализа биопотенциалов позволили детально исследовать дистантную синхронизацию (под которой имеется в виду сходство биопотенциалов в различных областях головного мозга) при выработке условного рефлекса и развить представление о ее функциональной значимости. Было показано, что необходимым условием для установления функциональной связи между различными центрами является сходство их биопотенциалов, которое проявляется в высоких коэффициентах корреляции, высокой степени когерентности колебаний в диапазоне тета-спектра [6, 7].

Шевелев в очень длительных исследованиях показал, что альфа-ритм функционально связан с уровнем восприятия и осознания сигналов [8, 9]. Имеются данные о том, что альфа-ритм осуществляет фазовую модуляцию возбуждения анализаторов, в результате чего наибольший эффект от сенсорного воздействия возникает лишь в определенной фазе альфа-волны. Было показано, что величина ответной реакции на световой стимул, латентный период двигательной реакции при предъявлении световой вспышки были максимальны при подаче стимула в момент перехода негативной фазы альфа-волны в позитивную.

Уолтер [10] выдвинул теорию внутреннего сканирования как функцию электрических ритмов мозга на заключительном этапе восприятия. Ритмичность он считает признаком непрерывного поиска информации. Альфа-ритм был им выдвинут в качестве возможного претендента на реализацию процесса внутреннего сканирования. Из приведенных выше данных можно сделать вывод, что фоновая активность мозга тета- и альфа- частотного диапазонов играет очень важную роль в интегративных функциях мозга человека. Но для более глубокого понимания механизмов интегративной деятельности мозга человека и животных необходимо учитывать процессы на клеточном уровне, так называемые эффекты синаптической пластичности, которые, по мнению многих авторов, лежат в основе обучения и памяти.

Синаптическая пластичность – способность нейронов изменять свою активность в зависимости от функционального состояния и потоков предшествующих стимулов является наиболее важным свойством мозга млекопитающих и человека. Можно сказать, что синаптическая пластичность играет ведущую роль в механизмах обучения и памяти.

Паттерн афферентной активации определяет как направление изменения синаптического эффекта – увеличение, т.е. потенциацию, или уменьшение, т.е. депрессию, – так и длительность эффекта.

Поскольку синаптическая пластичность зависит от паттерна афферентной активации, она должна в значительной степени зависеть и от глобальных электрических ритмов, существующих в момент запоминания новой информации [11].

В последние годы особую актуальность приобрели также исследования механизмов посттетанической тета-пластичности, тесно связанной с наличием тета-ритма, как индикатора активного рабочего состояния мозга.

А.М. Клещевниковым было показано, что стимуляция, поданная на тета-ритм одиночными импульсами с частотой 5 Гц эффективно вызывает депотенциацию ранее потенцированных синапсов, а также длительную гомосинаптическую депрессию ответов. В случае наложения стимула на негативную волну тета – ритма наблюдается депрессия ответов (Клещевников). А активация короткими пачками стимулов с частотой около 5 Гц вызывает длительную потенциацию, т.е. эффективность синаптической пластичности. Таким образом, ответ коры зависит не только на какую фазу попадает внешний стимул, но также и от характеристик самого стимула [11].

Такого рода явления обусловлены характеристиками синаптической передачи, однако механизмы их развития широко обсуждаются в литературе и единого мнения по этому вопросу нет. По-видимому, эффект пластичности и проблема ритмообразования тесно связаны друг с другом.

Как уже отмечалось, на данный момент в современной литературе нет полного понимания механизмов генерации, поддержания и затухания ритмической активности. Нужно отметить, что исследования возможных механизмов ритмообразования могут существенно способствовать развитию теории стимул-зависимой пластичности нейронных структур мозга, которая может быть исследована при помощи вызванных потенциалов (ВП).

Регистрация и анализ вызванных потенциалов является также одним из основных электрофизиологических методов изучения процесса восприятия, опознания, информационной обработки и определения биологической значимости стимула для человека. ВП представляют собой стереотипные комплексы колебаний, возникающие на залп афферентных импульсов, характеризуются определенным латентным периодом, а динамика развития компонентов ВП непосредственно связана с постсинаптическими потенциалами и импульсной активностью нейронов.

Различные компоненты ВП отражают различные процессы постстимульного возбуждения и торможения, которые играют важную роль в регуляции возбудимости, лабильности и кратковременной пластичности в корковых колонках. Большинство авторов [12, 13] полагают, что первичный ответ связан

с активацией специфических афферентных входов коры и отражает информацию о физических параметрах стимула, а вторичные компоненты ответов связаны с фоновой активностью мозга и отражают информацию о биологической значимости стимула для живого организма.

Так, экспериментальные данные, полученные в лаборатории А.Г. Сухова при помощи методики регистрации импульсной активности нейронов, подтверждают справедливость такого подхода. Уже визуальное сравнение конфигурации усредненных ВП в состоянии спокойного бодрствования и во время дремоты выявляет наличие четких отличий всех компонентов ВП разных функциональных состояниях животного. В частности, в состоянии дремоты наблюдается уменьшение амплитуды и укорочение длительности первичного ответа (ПО), укорочение длительности со 150 мс до 100 мс медленного потенциала (МП), следующего за первичным ответом, и возрастание амплитуды и длительности ритмичных разрядов последействия (РР).

Данные изменения конфигурации ВП, скорее всего, связаны с активирующим влиянием подкорки, которое, в свою очередь, зависит от функционального состояния ЦНС.

Следующие за ПО вторичные ритмичные разряды, по мнению многих исследователей, являются отражением работы неспецифических систем мозга [14]. Среди вторичных послеразрядов выделяют медленный компонент, длительностью 150-200 мс, который отражает тормозные процессы корковых нейронов и ритмичные разряды или, как их еще называют, вызванная ритмическая активность, разряды последействия. Обычно вспышка активности носит затухающий характер – амплитуда волн разряда последействия максимальна в его начале и постепенно убывает к концу.

Неспецифические влияния не участвуют непосредственно в генезе вызванной активности, а лишь модулируют их амплитуду. Таким образом, специфическая посылка нервных импульсов вызывает в коре автоколебательный процесс со сложным взаимодействием возбуждающих и тормозных реакций [17, 18]. Вызванные ритмичные разряды в большей мере, чем ПО зависят от функционального состояния мозга, которое обусловлено в основном неспецифическими влияниями и происходит как бы наложение неспецифических влияний на следовые процессы, вызванные специфической импульсацией.

Как уже отмечалось, компоненты ВП находятся в прямой зависимости от функционального состояния ЦНС.

Изменения ВП прямо связаны с характером стимуляции, силой, длительностью, биологической значимостью, а также фазой фоновой альфа-волны

или фазой ритмичного разряда последействия, на которую приходится раздражение и ВП.

Таким образом, механизмы генерации и функциональное значение отдельных компонентов ВП, распространение ВП в проекционной зоне и за ее пределы, вопросы взаимодействия фоновой и вызванной активности требуют дополнительного изучения.

ВП представляет собой, как уже упоминалось выше, ответ коры на стимул, который формируется по своим нейробиологическим законам, изучение которых представляет огромный интерес и знания которых помогут понять генез вызванной ритмики мозга человека. Данная работа описывает сведения, имеющиеся в литературе и полученные на животных в лаборатории А.Г. Сухова, это обусловлено тем, что механизмы частотно – фазового влияния фонового ритма на параметры ВП на нейронном уровне с точки зрения биоэтики можно изучать только на животных. Также очень важно понимать, что в основе когнитивных функций человека лежит эффект синаптической пластичности, который, по-видимому, может модулироваться частотно – фазовыми надстройками эндогенных ритмов под воздействие внешних стимулов. На человеке планируется исследование зависимости параметров ВП от того, на какую фазу фонового ритма попадет стимул. Существует ряд данных по проблеме влияния параметров фонового ритма на параметры ВП. Однако в этих работах не производится ЭЭГ-мониторинг в режиме реального времени соответствующих частотных диапазонов фоновой активности и стимуляция на определенные фазы доминирующего ритма. Таким образом, полученные данные о механизме синаптической пластичности на животных, можно использовать для изучения частотно – фазовых влияний фоновой ритмики мозга на параметры ВП человека.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гусельников В.И. Электрофизиология головного мозга. – М.: Высшая школа, 1976. – 423 с.
2. Котляр Е.И. Механизмы формирования временной связи. – М.: МГУ, 1977. – 208 с.
3. Шульгина Г.И. Биоэлектрическая активность головного мозга и условный рефлекс. – М.: Наука, 1978. – 231 с.
4. Кураев Г.А. Функциональная асимметрия коры мозга и обучение. – Ростов-на-Дону: РГУ, 1982. – 160 с.
5. Adey W.R. EEG studies of hippocampal system in the learning process // In: Physiologie de l'hippocampe. – Montpellier, 1962. – P. 203.
6. Ливанов М.Н. Пространственная организация процессов головного мозга. – М.: Наука, 1972. – 182 с.

7. Книпст И.Н. Электроэнцефалотопоскопия и функциональное состояние головного мозга // Успехи физиол. наук. – 1987. – Т. 18. – № 3. – С. 17-38.
8. Грановская Р.М. Восприятие и модели памяти. – Л.: Наука, 1974. – 362 с.
9. Шевелев И.А., Каменкович В.М., Костелянц Н.Б., Шараев Г.А. Опознание изображений на разном расстоянии от центра зора в зависимости от фазы альфа-волны ЭЭГ // Сенсорные системы. – 1988. – Т. 2. – № 4. – С. 368.
10. Уолтер Г. Живой мозг. – М.: Мир, 1969. – 300 с.
11. Клещевников А.М. Синаптическая пластичность в гиппокампе при афферентной активации, воспроизводящей паттерн тета-ритма (тета-пластичность) // Ж. Высш. нервн. деят. – 1998. – Т. 48. – № 1. – С. 3-17.
12. Рутман Э.М. Вызванные потенциалы в психологии и психофизиологии. – М.: Наука, 1979. – 213 с.
13. Иваницкий А.М. Мозговые механизмы оценки сигналов. – М.: Медицина, 1976. – 263 с.
14. Сторожук В.М. Нейронные механизмы обучения. – Киев: Наукова Думка, 1986. – 263 с.
15. Сухов А.Г. Структурно-функциональная организация колонок нейронов тактильного анализатора крысы в зоне проекции вибрисс: автореф. докт. дисс. – Ростов-на-Дону, 1995.
16. Ата-Мурадова Ф.А. Развивающийся мозг: системный анализ. – М.: Медицина, 1980. – 296 с.
17. Супин А.Я. Электрофизиологический анализ взаимодействия синаптических систем в коре головного мозга: автореф. докт. дисс. – Москва, 1970. – 30 с.
18. Нарикашвили С.П. Некоторые данные и соображения о таламокортикальной реверберации импульсов // Нейрофизиология. – 1975. – Т. 7. – № 4. – С. 339-344.