

**ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ (ПСИХИЧЕСКОЙ)
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА**

УДК 612.821.6 + 612.822.3 + 612.014.423 + 843.7

**ТРАЕКТОРИИ СМЕЩЕНИЯ ПО МОЗГУ ЧЕЛОВЕКА ДИПОЛЬНОГО
ИСТОЧНИКА ФОНОВОЙ АЛЬФА-АКТИВНОСТИ**

© 2005 г. **Е. Д. Барк, И. А. Шевелев, М. А. Куликов, В. М. Каменкович,
Л. Н. Показаньева**

*Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва,
e-mail: shevelev2@mail.ru*

Поступила в редакцию 07.10.2004 г.
Принята в печать 08.12.2004 г.

В состоянии спокойного бодрствования с закрытыми глазами у семи человек регистрировали в 19 отведениях фоновую ЭЭГ и решением обратной задачи динамически (с шагом 4 мс) локализовали дипольные источники альфа-ритма с помощью однодипольной модели. У всех испытуемых обнаружено достоверное смещение по коре последовательно возникающих диполей во время развития каждой альфа-волны. Иерархическим кластерным анализом выделены основные типы траекторий и получены статистические оценки координат смещающихся диполей. Проведено совмещение дипольных данных с магнитно-резонансными томограммами мозга, что прямо свидетельствует о периодическом распространении альфа-волны по затылочной области мозга человека и о возможном внешнем управлении этим процессом. В свете “гипотезы сканирования” обсуждается значение альфа-активности для обработки информации о признаках зрительного образа в процессе его опознания.

Ключевые слова: альфа-ритм, зрительная кора, дипольный источник, локализация, магнитно-резонансная томография, поле 17, сканирование, электроэнцефалограмма, траектория.

**Trajectories of Alpha Rhythm Dipoles Shifting
over Human Brain Cortex**

E. D. Bark, I. A. Shevelev, M. A. Kulikov, V. M. Kamenkovich, L. N. Pokazanyeva

*Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow,
e-mail: shevelev2@mail.ru*

Dynamic study of 3D localization of the equivalent current dipoles (ECD) – sources of the EEG alpha rhythm in the human brain was performed in seven subjects with closed eyes using a one-dipole model. An exact localization of ECDs was obtained by combination of EEG and MRI mapping that allowed tracing of ECD shifts over the cortex with 4 ms step. Our data confirmed localization of these ECDs mainly in the occipital cortex and revealed their successive shift over this area during generation of each alpha-wave. Typical trajectories of these shifts were revealed and quantitatively compared by the hierarchical cluster analysis. The data obtained directly proved periodical rhythmic alpha-wave spreading process in the human visual cortex and an external control of this process. The data are discussed in terms of the “scanning hypothesis” (Pitts W., McCulloch W.H. Bull. Math. Biophys. 1947. V. 9. P. 127) which predicted a certain functional meaning of the alpha activity for cortical processing of sensory information in the human brain.

Key words: alpha rhythm, area 17, equivalent current dipole, EEG, localization, MRI, recognition, scanning hypothesis, trajectory, visual cortex.

Функциональное значение альфа-ритма ЭЭГ до сих пор остается дискуссионным. Распространено представление, что этот ритм отражает колебания потенциалов, синхронно генерируемых в зрительной коре, т.е. стоячую волну. Между тем, существует гипотеза сканирования (“scanning hypothesis” [22]), согласно которой альфа-ритм отображает движущуюся по коре волну возбуждения. Предполагалось, что каждые 100 мс в центре корковой

проекции поля зрения возникает волна, движущаяся к ее границам. Последовательно суммируясь в корковых нейронах с афферентной активацией, она усиливает их деполяризацию до надпорогового уровня. В результате такого сканирования может происходить последовательное считывание информация, которая передается в экстрастриарные области коры. Этот механизм, если он реально существует, очень важен для перевода позици-

онного кодирования признаков образа в более гибкий пространственно-временной код. Однако прямые доказательства гипотезы долгое время отсутствовали. Экспериментально сам сканирующий процесс не был обнаружен (см. обзоры [14, 17, 27, 28]), а косвенные данные о нем оказались противоречивыми.

Ранее для проверки гипотезы сканирования мы провели опыты, в которых получили подтверждение ряда простых ее следствий [4–6, 8–10, 23–25]. Однако только в последнее время при исследовании локализации в коре эквивалентных токовых диполей (ЭТД) альфа-ритма был прямо обнаружен их сдвиг по коре во время каждой альфа-волны [2, 7, 12, 26]. Между тем, до сих пор не была проведена детальная количественная оценка траекторий смещения по коре таких диполей, что и стало целью настоящего исследования.

МЕТОДИКА

В исследовании участвовали семь здоровых взрослых (22–25 лет) испытуемых обоего пола с нормальным зрением, которые сидели с закрытыми глазами в кресле в светоизолированной камере с фотопической фоновой освещенностью (6 св/м^2). В течение 40 мин проводили непрерывную 19-канальную регистрацию фоновой ЭЭГ по схеме 10–20% с частотой квантования сигнала 1000 Гц (усилитель “Agnis-16” фирмы “Agnis”, Литва). Сопротивление электродов не превышало 5–10 кОм, индифферентным был правый ушной электрод. Полосу пропускания усилителей ограничивали фильтры верхних частот (постоянная времени 0.3 с) и нижних частот (30 Гц) с подавлением 5 дБ. Сигнал с усилителя вводили в компьютер через 10-разрядный аналого-цифровой преобразователь. После быстрого Фурье-преобразования сигнал фильтровали в полосе частот шириной ± 1 –2 Гц от альфа-пика в спектре мощности ЭЭГ правой затылочной области.

Для трехмерной локализации диполей записи анализировали с помощью программы “EEG Expert” (фирма BFL, Япония). Обратную задачу [3, 12, 13, 15, 16, 18–21, 27] решали с помощью однодипольной модели на трехслойной сферической модели головы, рассчитывая с шагом 4 мс трехмерную динамическую локализацию ЭТД. Качество расчета локализации диполя оценивали по коэффициенту дипольности [2], достоверной считали дипольность выше 0.95.

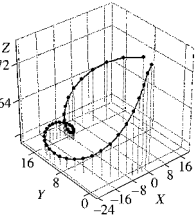
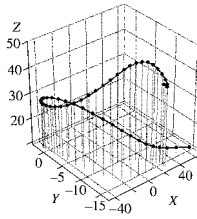
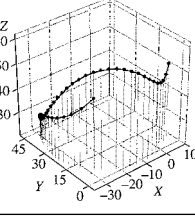
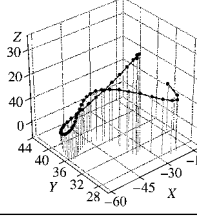
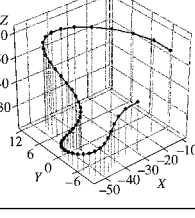
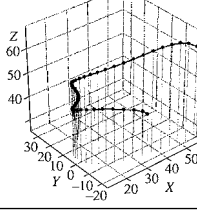
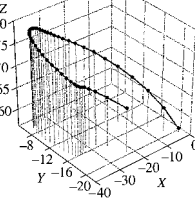
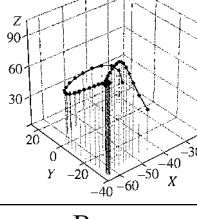
Мы исходили из того, что смещение диполя может быть описано периодическим процессом со случайной стационарной составляющей. Поэтому для анализа выбирали записи, имеющие четко выраженную автокорреляционную функцию со значением первого пика более 0.8, причем смежные с пиком значения должны были отличаться от него не менее чем на 0.1. Альфа-периоды в каждой за-

писи имели одинаковую длину, а в разных записях мы синхронизовали их относительно начала периода. Это позволило провести иерархический кластерный анализ траекторий методом Варда, а в качестве меры сходства между траекториями ЭТД использовать суммы евклидовых расстояний между координатами точек, соответствующих одному и тому же моменту от начала цикла. По дендрограмме кластерного анализа для каждого испытуемого выделили близкие по структуре кластеры траекторий. Для оптимального выбора числа кластеров и оценки максимального расстояния между циклами каждого кластера строили диаграммы оценок значений первых двух главных компонент матрицы корреляций циклов (“factor scores”) и первых двух размерностей, получаемых при многомерном шкалировании. Сопоставление структуры дендрограммы и расположения на указанных диаграммах точек, соответствующих отдельным циклам, позволяло выбрать оптимальное число кластеров и определить их состав.

Для каждого кластера определяли усредненную по всем вошедшим в него циклам траекторию ЭТД и ее стандартные отклонения по трем координатам для каждой точки траектории. Эту усредненную траекторию считали “прототипом” всех траекторий, входящих в данный кластер. В связи с различием длительности альфа-периода у разных испытуемых при групповом усреднении траекторий значения их координат выражали как непрерывную функцию от длины цикла. Аппроксимацию производили с помощью полиномов 7-го порядка, причем надежным считали приближение, учитывающее не менее 80% общей изменчивости координаты. По объединенным данным для всех типов траекторий у всех испытуемых повторно проводили иерархический кластерный анализ. Оценку надежности средних данных и их различий производили с помощью стандартной статистической процедуры (t-критерий и однофакторный дисперсионный анализ ANOVA).

На заключительном этапе работы для привязки траекторий ЭТД к структурам мозга проводили магнитно-резонансную томографию (МРТ) головы каждого испытуемого [2, 7, 11, 26]. Использовали томограф “Tomikon S50” (“Bruker”, Германия) и методику трехмерного градиентного эха при двух усреднениях сигнала. Поле зрения охватывало всю голову испытуемого, а пространственное разрешение составило около 1 мм по всем осям. Совмещение данных ЭЭГ и МРТ проводили, измеряя положения электродов на поверхности скальпа относительно трех опорных точек. Реалистическую по форме модель головы строили путем трехэтапной сплайн-интерполяции с помощью программы “EEG Expert” на базе 600 точек, выделенных на внешней поверхности компьютерной модели головы.

Представленность 8 кластеров траекторий ЭТД у 7 испытуемых

Кластер	Число циклов	Частота, %	Испытуемые	Кластер	Число циклов	Частота, %	Испытуемые
	84	21.5	С., Л., И.		46	11.8	С., Е., Д.
	76	19.4	С., И., А., Д.		45	11.5	Н., А.
	63	16.1	Е., Д., Н.		19	4.9	Л.
	50	12.8	Е., И., Н.		8	2.0	Е.
				Всего	391	100	

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Индивидуальные траектории движения диполя. Динамическая трехмерная локализация источника альфа-ритма осуществлена у семи испытуемых, ЭЭГ которых имела достаточную для дипольных расчетов амплитуду альфа-ритма. Всего проанализировано 70 записей, содержащих 391 цикл альфа-волны. Как и в наших предыдущих работах [2, 7, 11, 26], у всех испытуемых во всех случаях наблюдали смещение диполя альфа-ритма (ЭТД) во время развития каждой альфа-волны. За время развития одиночной альфа-волны ЭТД сдвигается, описывая в трехмерном пространстве затылочных долей мозга дугу и возвращаясь к началу следующей волны в положение, обычно близкое к исходному (таблица).

На рис. 1, А–З представлены примеры траекторий смещения диполя у нескольких испытуемых, причем на каждом графике показано наложение нескольких последовательных траекторий. На

рис. 1, А (данные испытуемого Л.Б.) видно, что диполь перемещается в сагиттальной плоскости по дугообразной траектории незначительной протяженности (30 мм) сзади вперед и снизу вверх и обратно по межполушарной щели (координата Y в области нуля) в течение каждой из нескольких альфа-волн. На графике 1, Б (испытуемый А.С.) видно, что диполь в течение каждой волны плавно перемещается сзади кпереди и снизу вверх, проходя из правой затылочной области в левую лобную область, затем резко, в течение 4–6 мс, возвращается в исходную зону. На рис. 1, В (испытуемый Е.С.) смещение ЭТД происходит практически по прямой линии и направлено медиально и сверху вниз в пределах затылочной части левого полушария, а на рис. 1, Г (испытуемый Л.Б.) диполь описывает дугу в горизонтальной плоскости между левым и правым висками через передние отделы мозга. На графиках 1, Д и Е (испытуемый Л.Б.) представлены два случая кругового смещения ЭТД. В первом

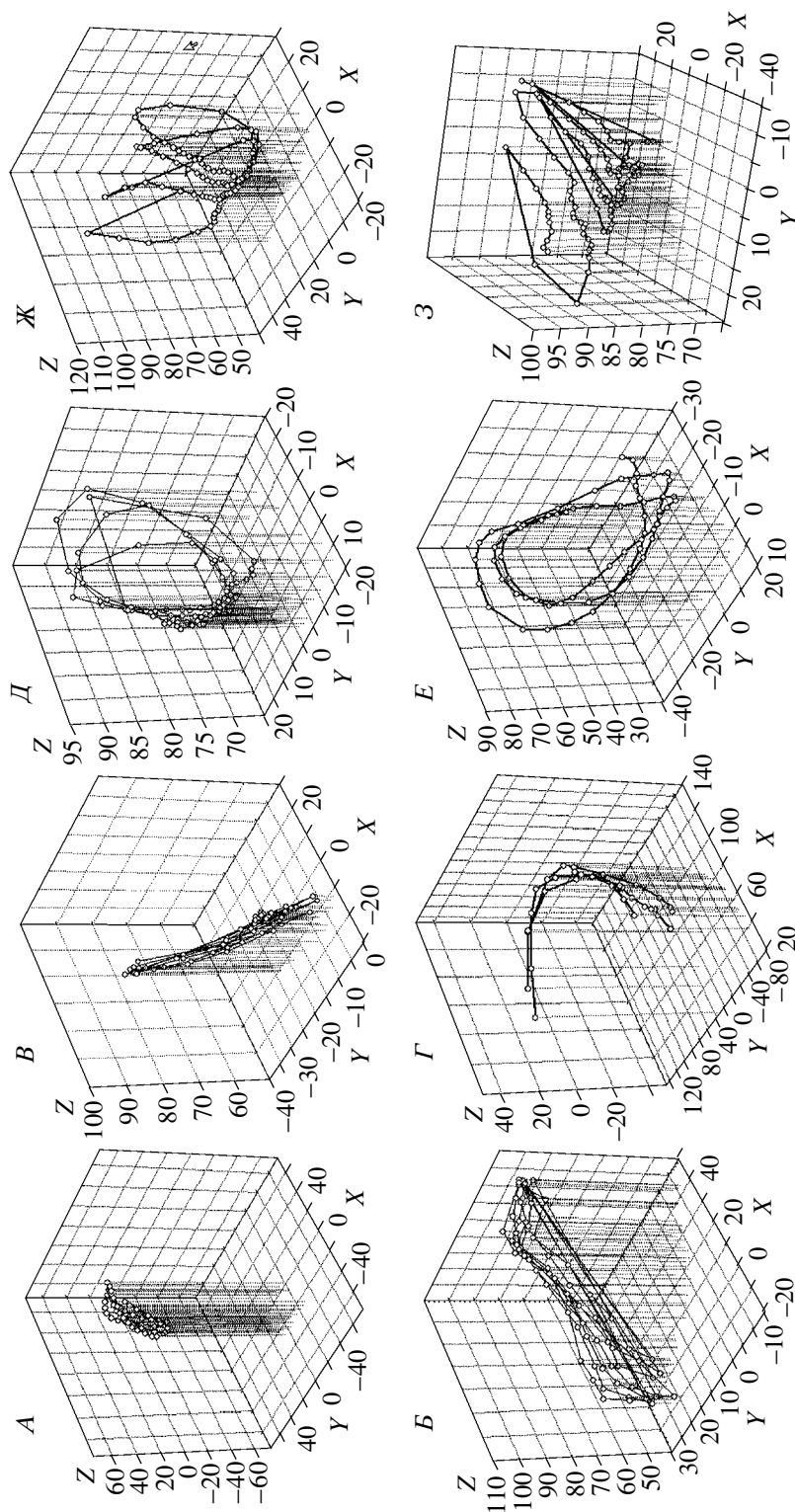


Рис. 1. Типичные траектории смещения эквивалентного токового диполя (ЭТД) альфа-волны в трехмерных координатах (в мм) у разных испытуемых (А–З). Масштаб осей и проекция графиков подобраны индивидуально для наглядного представления траектории.

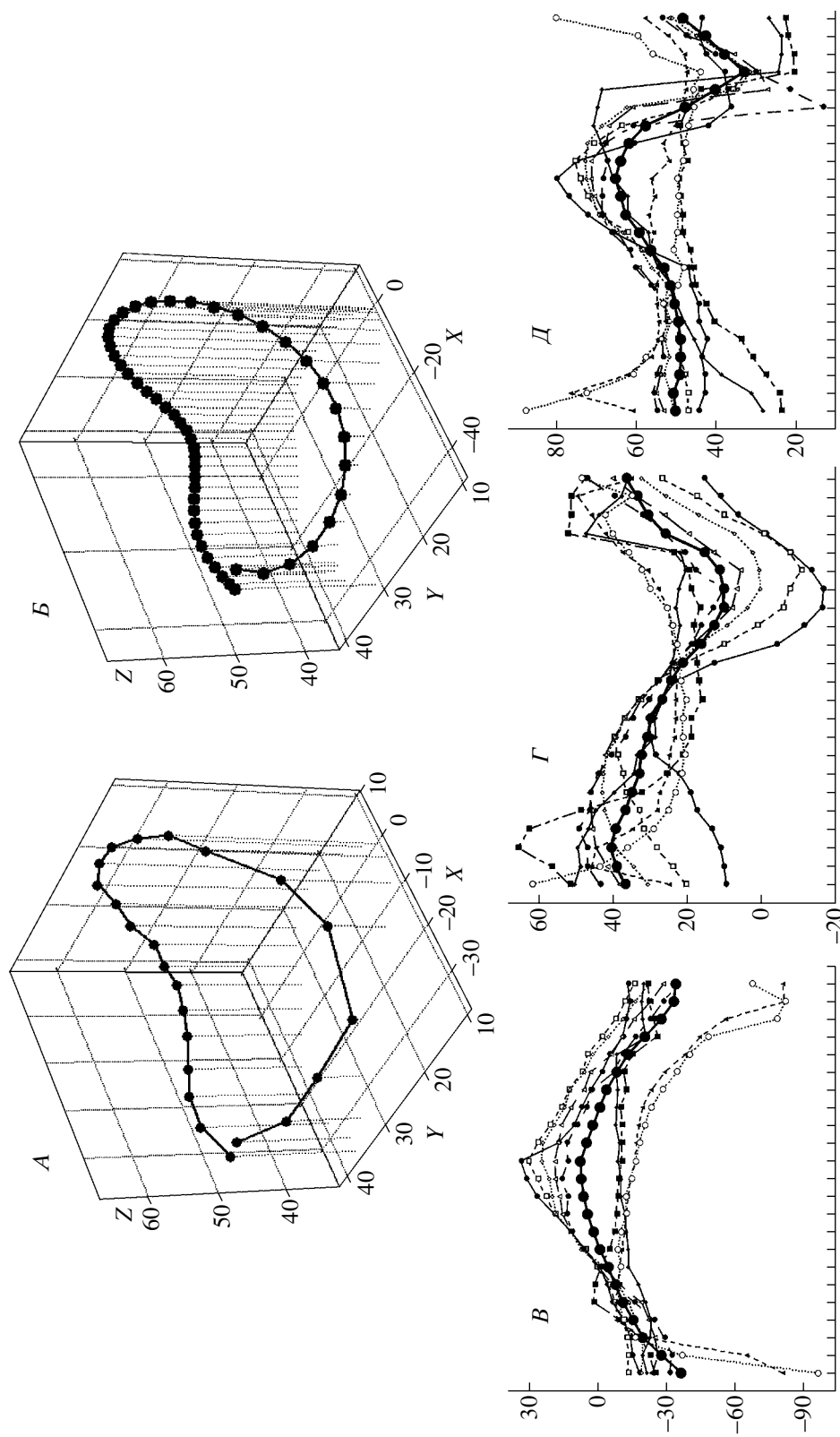


Рис. 2. Пример траектории диполя в индивидуальном кластере (испытуемый И.Т.) по 9 альфа-периодам. А – трехмерная реконструкция усредненной траектории ЭТД данного кластера, Б – координаты той же траектории при аппроксимации полиномами 7-го порядка. В–Д – динамика координаты ЭТД (ось ординат, мм) по осям X, Y и Z (В–Д соответственно) во всех циклах данного кластера (ось абсцисс: 100 мс, шаг 4 мс). Большими черными точками показаны средние значения координаты.

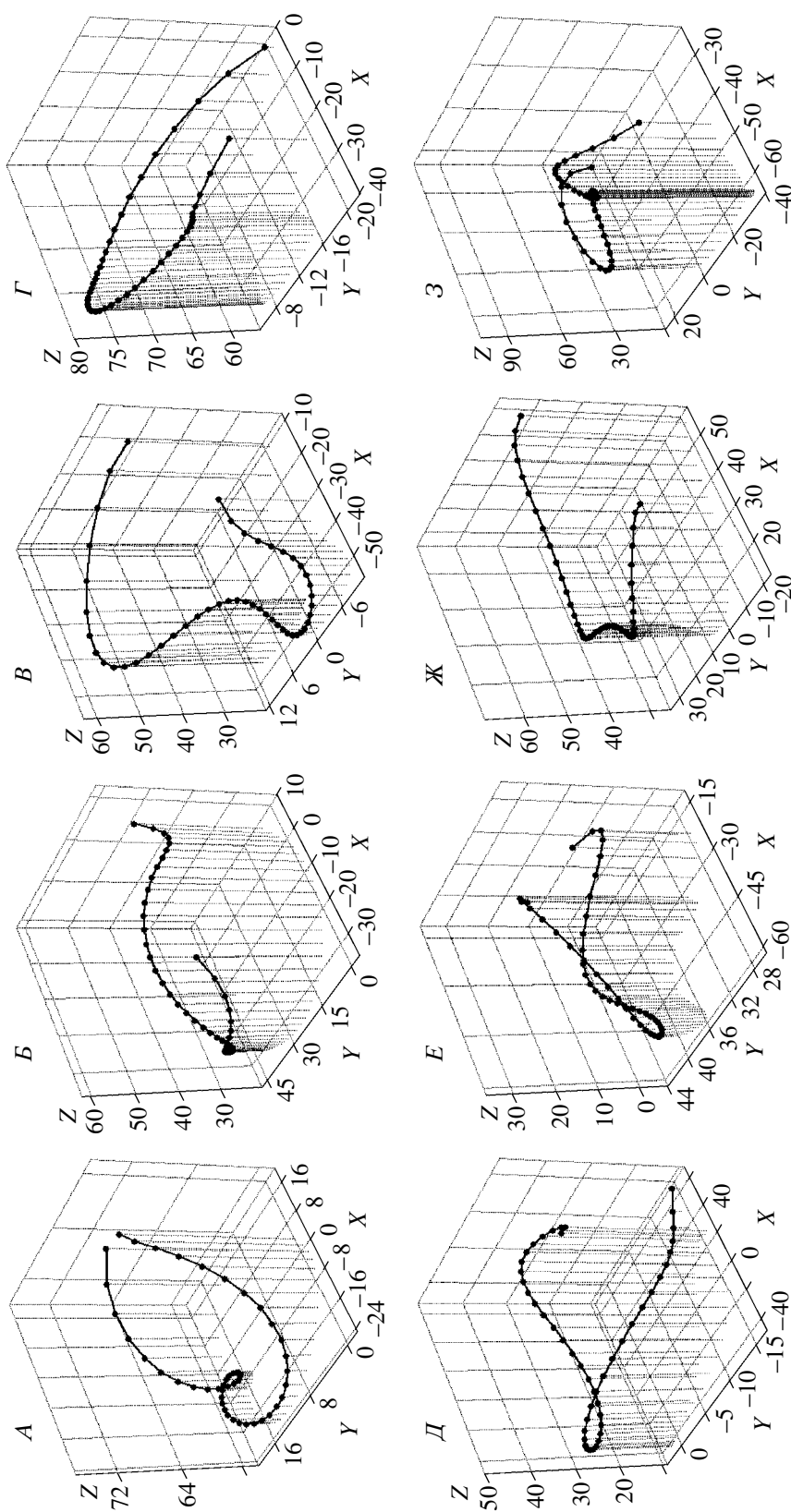


Рис. 3. Восемь аппроксимированных трехмерных усредненных траекторий перемещения ЭТД по данным для всех испытуемых. Размерность осей в миллиметрах. Объяснение в тексте.

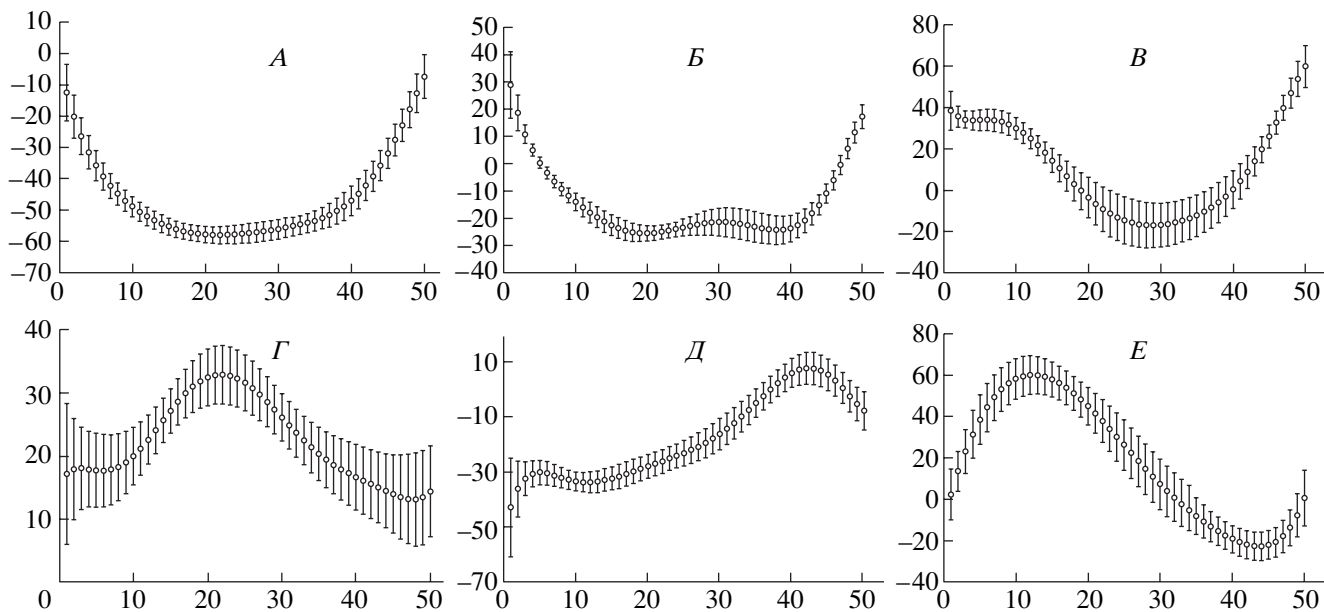


Рис. 4. Проекция усредненных траекторий смещения ЭТД в трех суммарных кластерах (А, Г; Б, Д и В, Е) на оси X (А–В) и Y (Г–Е). Приведены средние данные и их ошибки для всех семи испытуемых. Ось абсцисс – нормированная продолжительность альфа периода (в относительных единицах, длина периода принята за 50 единиц), ось ординат – координата диполя (в мм). Число усредненных типов траекторий $N = 19$ (А), 18 (Б), 11 (В), 23 (Г), 16 (Д) и 6 (Е).

случае (рис. 1, Д) основной дугообразный плавный сдвиг диполя (высокая плотность точек на графике) происходит межполушарно, а его более быстрое смещение по дуге наблюдается в более задних и выше расположенных участках мозга. Плоскость траектории смещения ЭТД наклонена сзади вперед и сверху вниз, причем в части траектории диполь смещается с постоянной скоростью. Во втором случае (рис. 1, Е) диполь перемещается по эллиптической замкнутой траектории, равномерно двигаясь в затылочной области левого, а затем – правого полушария.

На графиках рис. 1, Ж и З представлены сложные спиралевидные траектории смещения ЭТД, обнаруженные у испытуемого Л.Б. На графике 1, Ж видна дуговая траектория ЭТД, направленная снизу вверх и сзади вперед. С каждой последующей альфа-волной она смещается вбок, находясь все время в пределах левого полушария. На З траектория ЭТД направлена сзади вперед и снизу вверх и от одной альфа-волны к другой она смещается латерально и вверх. Траектории ЭТД, как правило, имеют плоскую, вытянутую по направлению сзади-снизу и вперед-вверх форму, причем боковой диаметр этого трека в 1.5–4.5 раза, а высота в 3–100 раз меньше его продольного размера. Первая главная компонента траектории составляет 50–90%, вторая 5–35%, а третья 0.01–17% общей дисперсии.

В типичных случаях стабильная траектория смещения сохраняется в течение нескольких (5–7) альфа-циклов, но в трети записей стабильность траектории удерживается не более трех-четырех периодов. После этого следует поворот траекто-

рии, а затем – новый период стабильности. Если же нормировать динамические координаты ЭТД, чтобы сохранить форму траектории, пожертвовав скачками и трендом, то траектории практически повторяют друг друга.

Классификация траекторий смещения диполя альфа-ритма по данным кластерного анализа. Данные, приведенные в предыдущем разделе, свидетельствуют о значительном разнообразии траекторий смещения диполя. Для объективного выделения типов траекторий у каждого испытуемого и по групповым данным был проведен иерархический кластерный анализ. Оказалось, что у всех испытуемых есть кластеры, объединяющие данные разных опытных дней. В большинстве случаев значительная часть траекторий у всех членов одного кластера очень близка, а существенные различия наблюдаются только на концах траектории, где точность расчета локализации диполя ниже 95%.

Трехмерная реконструкция усредненной траектории ЭТД (рис. 2, А) и ее аппроксимация с помощью полиномов 7-го порядка (рис. 2, Б) позволили рассчитать траекторию, характерную для всех членов каждого кластера. Следует отметить, что аппроксимация делает траекторию более наглядной, существенно не меняя ее форму (ср. графики А и Б). Полученные таким образом усредненные прототипы траекторий для разных кластеров имеют различную сложность, форму и размеры, но большая их часть хотя бы в одной из плоскостей имеет форму дуги или подковы. Рисунок 2, В–Д иллюстрирует степень повторяемости траекторий, отнесенных к одному кластеру. Видно, что все де-

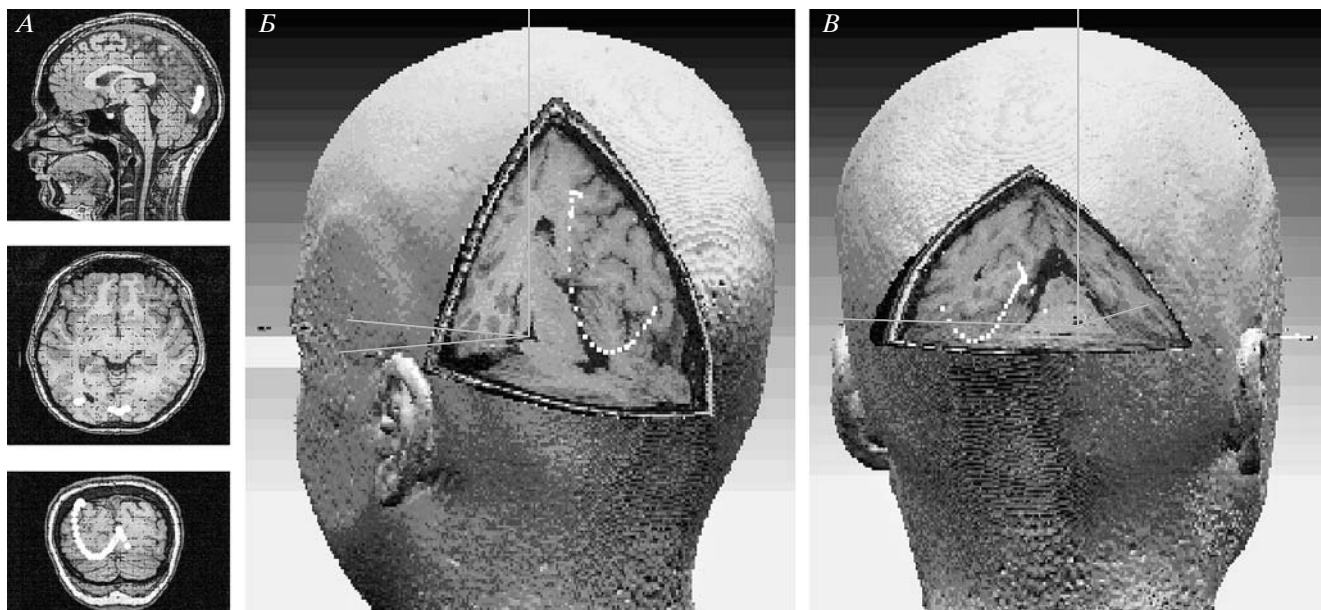


Рис. 5. Пример динамической локализации ЭТД (испытуемая С.Е.) при совмещении ЭЭГ- и МРТ-данных. На *А* – срезы мозга в трех проекциях, на *Б* и *В* – трехмерная реконструкция головы и мозга, где расчетным методом виртуальной хирургии “удалена” часть затылочного полюса левого (*Б*) полушария или двух полушарий (*В*). Последовательно возникшие ЭТД (белые точки) локализованы в области шпорной борозды и смещаются по дугообразной траектории в затылочной части левого полушария.

вать периодов сдвига ЭТД, вошедшие в данный кластер, обладают сходными траекториями, несмотря на то что принадлежат записям, сделанным в разные дни, а средняя оценка локализации диполя по всем координатам в каждый момент времени репрезентативна. Хотя отдельные циклы могут сильно отличаться от средней траектории по одной из осей, сумма дисперсий по всем трем осям для всех членов кластера остается незначительной.

На рис. 3 приведены примеры усредненных аппроксимированных траекторий, отобранных по результатам кластерного анализа для всей группы испытуемых. Представленность траектории среди всей выборки падает в ряду графиков *А–З*. Так, тип траектории, показанный на графике *А*, встречается в 21.5% случаев (84 траектории из 391), на *Б* – в 19.4%, *В* – 16.1%, *Г* – 12.8%, *Д* – 11.8%, *Е* – 11.5%, *Ж* – 4.9% и *З* – 2% (таблица). На рис. 3 видно, что наиболее часто встречающиеся (69.8% случаев) кластеры небольших по протяженности (1.5–3 см) траекторий (*А–Г*) локализованы в затылочной части мозга, о чем свидетельствуют отрицательные значения координаты *X*. В более ростральных отделах мозга в 16.7% случаев (графики *Д, Ж*) встречаются более крупномасштабные сдвиги ЭТД с протяженностью до 9 см в передне-заднем направлении (*Д*). Чаще всего все эти траектории выглядят как дуга или петля разной сложности. На *А* и *Е* точки начала и конца траекторий сближены до 1–6 мм, а на остальных графиках разнесены на большее расстояние. Траектории на *А, Б* и *Е* локализованы в правом полушарии (положительные

значения координаты *Y*), на *Г* и *Д* – в левом полушарии, в то время как траектории *В, Ж* и *З* размещаются биполушарно.

Групповые усредненные траектории ЭТД. Кластерный анализ выявил наличие близких типов траекторий у всей группы испытуемых. Коэффициенты корреляции между проекциями этих траекторий на каждую из координатных осей свидетельствуют, что по форме они незначительно отличаются друг от друга. Наиболее устойчивыми оказались проекции траекторий на оси *X* и *Y*. Большую часть цикла близкие кластеры по сумме расстояний между одномоментными точками их траекторий очень близки.

На рис. 4, где представлены проекции усредненных траекторий трех суммарных кластеров на оси *X* и *Y*, видно, что траектории существенно отличаются от прямой линии и эти отличия высокодостоверны. Видно также, что они отличаются по протяженности сдвига ЭТД, его форме и положению в пространстве. Однако общее их свойство – статистически значимый возврат траектории к концу альфа-цикла в исходную точку. Исключением является только проекция траектории на ось *Y* на графике 4, *Д*, где различие координат начальной и конечной точек траектории более существенны (около 3 см) и достоверны.

Совмещение усредненных дипольных данных с данными МРТ. Для сопоставления траектории сдвига ЭТД с морфологическими структурами мозга проводили программное совмещение трехмер-

ных карт локализации ЭТД с реалистической трехмерной моделью мозга каждого испытуемого, полученной по данным МРТ головы (рис. 5). Видно, что в этом случае во время развития альфа-волны ее диполь смещается по дугообразной траектории в затылочной части левого полушария во фронтальной плоскости (область шпорной извилины).

Влияние частотной фильтрации ЭЭГ на локализацию ЭТД. Чтобы оценить это влияние, ЭЭГ фильтровали в диапазонах 0–12, 6–12, 9–12 Гц или не фильтровали совсем. Оказалось, что по *t*-критерию значимость влияния фильтрации на координаты ЭТД возникает только в случае, если ею затрагивается диапазон альфа-ритма. Это означает, что, если альфа-ритм является мощным и доминирующим, установка частотного фильтра вне альфа-полосы несущественно влияет на локализацию ЭТД. Причина этого в том, что координаты ЭТД являются функцией от производной мощности ритма в спектре, а у всех наших испытуемых альфа-диапазон являлся доминирующим.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В работе впервые проведен детальный анализ траекторий смещения по коре мозга человека эквивалентного токового диполя, считаемого источником альфа-ритма, у семи испытуемых во время развития каждой альфа-волны фоновой ЭЭГ. При этом подтверждены данные предыдущих работ [2, 7, 11, 26] о периодическом последовательном изменении локализации, т.е. сдвиге ЭТД по зрительной коре человека, преимущественно в сагиттальной и горизонтальной плоскостях.

Основные новые результаты настоящего исследования сводятся к следующему. Во-первых, показано наличие близких разновидностей траекторий ЭТД у всех испытуемых, что дает основание предполагать наличие универсальных механизмов их генерации. Во-вторых, обнаружен набор различающихся траекторий, закономерно появляющихся время от времени у каждого испытуемого и типичных для всей выборки субъектов. В-третьих, показано наличие переходов от одного типа траектории смещения ЭТД к другому у одного и того же субъекта за незначительный промежуток времени.

Последовательное смещение ЭТД во время волны альфа-ритма может быть наиболее просто объяснено смещением зон активации мозга, т.е. смещением по нему волны возбуждения. Из-за сложной формы зрительной коры в области шпорной извилины при этом смещении неизбежен и поворот траектории [1, 2].

Остается открытым вопрос о причинах разнообразия и изменения траекторий сдвига ЭТД по коре. Можно предположить, что существует некий механизм, управляющий такими переходами.

Высокая корреляция между траекториями ЭТД в последовательных альфа-циклах может свидетельствовать о близкой к линейной зависимости, управляющей переходом от одной траектории к другой. Смещение траектории диполя может указывать на наличие дополнительного плавно меняющегося вектора напряженности, смещающего траекторию ЭТД от цикла к циклу, причем он либо достаточно удален, либо достаточно однороден. В качестве кандидатов на роль этого механизма могут быть названы: 1) изменение локализации фокуса зрительного внимания; 2) неконтролируемые глазные движения; 3) эффект копии моторной команды, запускающей саккаду и, как известно, приводящей к плавному изменению координат зрительного пространства; 4) взаимодействие сигнала затылочного альфа-ритма с гамма-ритмом моторной коры, что при однодипольных расчетах потенциально может привести к ошибкам в локализации источника. Для ответов на эти предположения требуются дальнейшие исследования.

Возникает вопрос: существенен ли исследованный нами феномен для корковой переработки зрительной информации? В нашей работе получено прямое подтверждение наличия в затылочных долях мозга человека ритмического волнового процесса, распространяющегося по коре с периодом альфа-ритма. Представляется, что эти результаты укладываются в “гипотезу сканирования” зрительной коры (“scanning hypothesis”) [22, 29]. Она постулирует распространение по зрительной коре ритмического волнового процесса, служащего для считывания с нее сенсорной информации и эффективной передачи ее в следующие зоны вентрального коркового пути, ответственного за опознание формы изображения. Этот процесс, если он существует, равнозначен переводу чисто позиционного кодирования признаков изображения в последовательную, пространственно-временную форму. Высказывалось предположение, что при альтернативной – параллельной передаче всей этой информации совокупность волокон, выходящих из стриарной коры, не сможет поместиться в белом веществе затылочных долей мозга [22]. Существенно, что при параллельной передаче данных трудно получить в стриарной коре описание образа, инвариантное к его размеру, повороту и пространственному сдвигу по сетчатке. Принципиально важно, что эти проблемы снимаются, если справедлива гипотеза о волновом сканировании коры и о возникающем в результате этого последовательно-параллельном переносе зрительной информации.

ВЫВОДЫ

1. Впервые методом кластерного анализа проведен детальный анализ траекторий смещения по коре мозга человека эквивалентного токового ди-

поля (источника альфа-ритма) у семи испытуемых во время развития альфа-волны фоновой ЭЭГ.

2. Показано наличие близких типов траекторий диполя у разных испытуемых, что дает основание предполагать наличие неких универсальных механизмов их генерации.

3. Обнаружен ряд различных траекторий, появляющихся время от времени у каждого испытуемого и типичных для всей исследованной выборки.

4. Обнаружены быстрые переходы от одного типа траектории смещения диполя к другому типу, обсуждены их возможные механизмы.

5. Полученные результаты подкрепляют “гипотезу альфа-сканирования” зрительной коры ритмическим волновым процессом.

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 97-04-48415 и 01-04-48407), Российского гуманитарного научного фонда (грант № 98-06-08027), программой “Интеграция” (проект № 429), а также Программой Отделения биологических наук РАН “Интегративные механизмы регуляции функций в организме”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Верхлютов В.М.* Модель структуры дипольного источника альфа-ритма зрительной коры человека // Журн. высш. нерв. деят. 1996. Т. 46. № 3. С. 496–503.
2. *Верхлютов В.М., Барк Е.Д., Шевелев И.А., Каменкович В.М., Коньшев В.А., Михайлова Е.С., Полянский В.Б., Ярных В.Л., Анисимов Н.Б.* Динамическая локализация дипольного источника альфа-ритма в мозге человека // Журн. высш. нерв. деят. 1999. Т. 49. № 1. С. 3–11.
3. *Гнездицкий В.В.* Обратная задача ЭЭГ и клиническая энцефалография. Таганрог: Изд-во ТРТУ. 2000. 453 с.
4. *Каменкович В.М., Барк Е.Д., Верхлютов В.М., Шевелев И.А., Михайлова Е.С., Шараев Г.А.* Зрительные иллюзии, вызванные ритмическими вспышками, и “движение” по коре волн альфа-активности // Журн. высш. нерв. деят. 1998. Т. 48. № 3. С. 449–457.
5. *Каменкович В.М., Барк Е.Д., Шевелев И.А., Шараев Г.А.* Связь зрительных иллюзий с частотой и фазовым сдвигом ритмической фотостимуляции // Журн. высш. нерв. деят. 1997. Т. 47. № 3. С. 461–468.
6. *Шевелев И.А.* Временная переработка сигналов в зрительной коре // Физиология человека. 1997. Т. 23. № 2. С. 1–12.
7. *Шевелев И.А., Барк Е.Д., Верхлютов В.М.* Альфа сканирование зрительной коры: данные ЭЭГ и МРТ // Рос. физиол. журн. 2002. Т. 87. № 8. С. 1050–1059.
8. *Шевелев И.А., Каменкович В.М., Костелянец Н.Б., Шараев Г.А.* Опознание изображений на разном расстоянии от центра зрения в зависимости от фазы альфа-волны ЭЭГ // Сенсорные системы. 1988. Т. 2. № 4. С. 368–376.
9. *Шевелев И.А., Каменкович В.М., Шараев Г.А.* Зрительные иллюзии и альфа-ритм ЭЭГ // Журн. высш. нерв. деят. 1996. Т. 46. № 1. С. 34–39.
10. *Шевелев И.А., Костелянец Н.Б., Каменкович В.М., Шараев Г.А., Ильянок В.А.* Электроэнцефалограмма и считывание информации в зрительной коре человека при опознании образов // Физиология человека. 1985. Т. 11. № 5. С. 707–711.
11. *Bark E.D., Shevelev I.A., Kamenkovich V.M., Verkhlyutov V.M., Konyshev V.A., Sharaev G.A.* Dynamic localization of equivalent current dipole (ECD) of alpha rhythm during visual illusions evoked by flicker with alpha frequency and the scanning hypothesis // Perception. 1999. V. 28S. P. 120.
12. *Fender D.H.* Source localization of brain electrical activity // Handbook of Electroencephalography and Clinical Neurophysiology. Methods of Analysis of Brain Electrical and Magnetic Signals / Eds Gevins A.S., Remond A. Amsterdam: Elsevier, 1987. V. 1. P. 355–399.
13. *Grave de Peralta R., Gonzalez S.L.* Single dipole localization: Some numerical aspects and a practical rejection criterion for the fitted parameters // Brain Topography. 1994. V. 6. P. 277–282.
14. *Greenlee M.W.* Human cortical areas underlying the perception of optic flow: brain imaging studies // Int. Rev. Neurobiol. 2000. V. 44. P. 269–292.
15. *He B., Musha T., Okamoto Y., Homma S.* Electric dipole tracing in the human brain by means of the boundary element method and its accuracy // IEEE Trans. Biomed. Eng. 1987. V. 34. P. 406–414.
16. *Henderson C.J., Butler S.R., Glass A.* The localization of equivalent dipoles of EEG sources by the application of electrical field theory // EEG a. Clin. Neurophysiol. 1975. V. 39. P. 117–130.
17. *Hughes J.R.* The phenomenon of traveling waves: a review // Clin. Electroencephalogr. 1995. V. 26. № 1. P. 1–6.
18. *Koles Z.J., Kasmia A., Paranjape R.B., McLean D.R.* Computed radial-current topography of the brain: patterns associated with the normal and abnormal EEG // EEG a. Clin. Neurophysiol. 1989. V. 72. P. 41–47.
19. *Lehmann D., Henggeler B., Koukkou M., Michel C.M.* Source localization of brain electric field frequency bands during conscious, spontaneous, visual imagery and abstract thought // Cogn. Brain. Res. 1993. V. 1. P. 203–210.
20. *Liitkenhoner B.* Frequency-domain localization of intracerebral dipolar sources // EEG a. Clin. Neurophysiol. 1992. V. 82. P. 112–121.
21. *Pascual-Marqui R.D.* Review of methods for solving the EEG inverse problem // Int. J. Bioelectromagnet. 1999. V. 1. P. 75–86.
22. *Pitts W., McCulloch W.H.* How we know universals. The perception of auditory and visual forms // Bull. Math. Biophys. 1947. V. 9. P. 127–147.
23. *Shevelev I.A.* Scanning alpha-wave in visual cortex and recognition of images and motion // Brain Processes, Theories and Models / Eds Moreno-Diaz R., Mira-Mira J. Cambridge, Massachusetts: MIT Press, 1995. P. 401–410.

24. *Shevelev I.A., Kamenkovich V.M., Bark E.D., Sharaev G.A., Verkhutov V.M., Mikhailova E.S.* Visual illusions and traveling alpha-waves produced by flicker at alpha frequency // *Int. J. Psychophysiol.* 2000. V. 39. P. 9–20.
25. *Shevelev I.A., Kosteliantz N.B., Kamenkovich V.M., Sharaev G.A.* EEG alpha-wave in the visual cortex: check of the hypothesis of the scanning process // *Int. J. Psychophysiol.* 1991. V. 11. P. 195–201.
26. *Shevelev I.A., Verkhutov V.M., Bark E.D., Kamenkovich V.M., Konyshov V.A., Musha T.* Dynamic localization of the dipole alpha-rhythm source in the human brain and the scanning hypothesis // *Int. J. Psychophysiol.* 1998. V. 30. P. 210.
27. *Shevelev I.A., Tsicalov E.N.* Fast thermal waves spreading over the cerebral cortex // *Neuroscience.* 1997. V. 76. № 2. P. 531–540.
28. *Williamson S.J., Kaufman L., Lu Z.-L., Karron D.* Study of human occipital alpha rhythm: the alphon hypothesis and alpha suppression // *Int. J. Psychophysiol.* 1997. V. 26. № 1–3. P. 63–75.
29. *Walter W.G.* *The Living Brain.* London: Duckworth, 1953. 320 p.