

Л.И. Афтанас, А.В. Тумялис

НИИ физиологии и фундаментальной медицины СО РАМН, Новосибирск, Российская Федерация

# Индивидуальная частота $\alpha$ -осцилляций электроэнцефалограммы как нейрофизиологический эндофенотип эмоциональных predispositions

Индивидуальная частота  $\alpha$ -ритма электроэнцефалограммы (*individual alpha frequency, IAF*) является важным нейрофизиологическим эндофенотипом, характеризующим predisposition к эффективной когнитивной деятельности. Учитывая, что когнитивные стратегии — важнейший компонент восприятия, переживания и регуляции эмоций, определяющий медицинские аспекты индивидуального здоровья и риски развития психосоматических заболеваний, цель настоящего исследования — оценить возможный вклад IAF в механизмы индивидуальной эмоциональной реактивности. **Пациенты и методы.** В качестве испытуемых выступали здоровые мужчины ( $n=62$ ). Выполнено 3 психофизиологических исследования с различными моделями вызванных эмоций у человека: восприятия эмоций (1); переживания тревожного опасения (ожидания неизбежного аверсивного воздействия) (2); переживания дискретных положительных и отрицательных эмоций (3). **Результаты.** Установлено, что у лиц с высокой IAF наблюдается преобладание парасимпатических влияний в глобальном контуре вегетативной регуляции, проактивных копинг-стратегий совладания с неизбежной угрозой, преобладание активности положительной эмоциональной установки и доступность следов памяти на положительные переживания. Напротив, для индивидов с низкой IAF характерны преобладание симпатических влияний в глобальном контуре вегетативной регуляции, неадаптивные избегательные копинг-стратегии совладания со стрессором, недостаточность механизмов положительной эмоциональной активации. **Выводы.** Предполагается, что IAF создает устойчивый типологический контекст (*hardware*), оказывающий модулирующее влияние на формирование индивидуального эмоционального пространства и адаптивность стратегий совладания с эмоциональными вызовами.

**Ключевые слова:** электроэнцефалограмма, индивидуальная частота  $\alpha$ -ритма, эмоция, нейрофизиологический эндофенотип, сердечно-сосудистая реактивность.

(Вестник РАМН. 2013; 12: 69–79)

69

## Введение

Осцилляции электроэнцефалограммы (ЭЭГ) со средней частотой 10 Гц и максимумом мощности в частотном диапазоне 6–16 Гц, регистрируемые в условиях закрытых глаз в затылочных отделах коры больших полушарий

головного мозга человека, квалифицируются как  $\alpha$ -ритм [1, 2]. На сегодняшний день установлены физиологические, когнитивные и поведенческие корреляты фоновой мощности и реактивности  $\alpha$ -ритма, выделены функционально гетерогенные субдиапазоны  $\alpha$ -активности (например, 6–8, 8–10 и 10–12 Гц) [3, 4].

L.I. Aftanas, A.V. Tumyalis

Scientific Research Institute of Physiology and Basic Medicine under the Siberian Branch of the Russian Academy of Medical Sciences, Novosibirsk, Russian Federation

## Individual Alpha Frequency EEG as Neurophysiological Endophenotype of Affective Predispositions

*Individual alpha frequency (IAF) of electroencephalogram (EEG) is regarded as a neurophysiological endophenotypic indicator of cognitive activity featuring individual propensity to efficient cognitive performance and creativity. Considering that cognitive coping style is intrinsic part of emotional regulation, defining medical aspects of individual health as well as risks of psychosomatic diseases, we intended to assess IAF contribution into mechanisms of individual emotional reactivity. **Participants and methods.** As participants was healthy man subjects ( $n=62$ ). Three models of laboratory induced emotions were used: emotional perception (1); anxious apprehension (awaiting of inescapable aversive punishment) (2); experience of discrete emotions of anger and joy (3). **Results.** It was revealed that high IAF individuals exhibit predisposition to prevalence of parasympathetic activity in the global circuit of autonomous regulation, proactive-like coping with inescapable threat, prevailing contribution of the positive emotional stance and better accessibility of recent positive memories. By contrast, low IAF subjects manifested predisposition to prevalence of sympathetic activity in the global circuit of autonomous regulation, maladaptive avoidance-like coping with inescapable threat, insufficiency positive emotional arousal mechanisms. **Conclusions.** It is suggested that IAF creates a «hardware» construct featuring individual emotional space and adaptability of coping styles to emotional challenges.*

**Key words:** electroencephalogram, Individual alpha frequency, emotion, neurophysiological endophenotype, cardiovascular reactivity.  
(Vestnik Rossiiskoi Akademii Meditsinskikh Nauk — Annals of the Russian Academy of Medical Sciences. 2013; 12: 69–79)

Важным интегральным показателем  $\alpha$ -активности является индивидуальная частота  $\alpha$ -ритма (individual alpha frequency, IAF), которая у взрослых в возрасте 25–40 лет составляет величину  $10 \pm 0,5$  Гц [3]. Гипотетически, IAF отражает состояние единого агрегированного ресурса  $\alpha$ -активности [5]. На клеточном уровне в основе IAF могут лежать генетически детерминированные особенности структурной организации нейронов, точнее — их кальциевых каналов, а вариабельность показателя отражает изменения в кортикально-таламических взаимодействиях, зависящие от вида и активности рецепторов [6]. Концептуально предполагается, что частота  $\alpha$ -ритма отражает уровень «когнитивной готовности» (cognitive preparedness), т.е. готовности нейрональных сетей к когнитивной деятельности [7]. Согласно другой гипотезе, основанной на корреляциях частоты  $\alpha$ -ритма со скоростью моторных реакций в простых и сложных заданиях, IAF отражает скоростные характеристики работы мозга: при высокой частоте происходит более быстрое чередование фаз возбуждения и торможения, и соответственно, возрастает скорость обработки информации и моторных реакций [8, 9].

В качестве доминирующей закономерности можно отметить, что IAF положительно коррелирует с эффективностью выполнения когнитивных [10, 11] и креативных заданий [10] и отрицательно — с возрастом у взрослых [12]. При заболеваниях и поражениях мозга, ограничивающих индивидуальные когнитивные ресурсы, IAF уменьшается [13–16]. IAF рассматривается даже как маркер глобальной архитектуры и функциональных свойств головного мозга, отражающий общие когнитивные способности или фактор «g» интеллекта [11]. На внутрииндивидуальном уровне, оставаясь стабильной в состоянии покоя, IAF может меняться, например под воздействием блокатора NMDA-рецепторов кетамина, модулирующего активность таламокортикальных образований [17, 18], и изофлурана [19]. Введение никотина приводит к увеличению IAF и эффективности когнитивной деятельности [20, 21]. С ростом эффективности повторно выполняемых когнитивных заданий IAF также может увеличиваться [22], а длительная медитативная практика, направленная на редукцию когнитивной активности (mindfulness), вызывает снижение IAF [23].

По данным повторных исследований одних и тех же индивидов (протоколы «тест-ретест») IAF является относительно инвариантным и устойчивым во времени показателем [11, 24]. Для IAF характерна высокая генетическая наследуемость, причем индивидуальные различия мало зависят от изменений нейрональной пластичности, обусловленных онтогенезом или индивидуальным опытом [25]. Обладая большой вариабельностью между индивидами, IAF в последнее время рассматривают в качестве возможного нейрофизиологического эндотипа — индикатора индивидуальных различий, характеризующего склонность к эффективной когнитивной деятельности и ее высшей форме — креативности [10, 22, 26, 27].

В то же время сведения о связи индивидуальной вариабельности IAF и эмоциональной реактивности отрывочны и противоречивы. В единичных работах показано, что возникающие в процессе произвольного медленного абдоминального дыхания субъективные ощущения увеличения внутренней энергии и активности (vigor-activity) с тенденцией к снижению тревоги сопровождаются градуальным снижением низкочастотной (8–10 Гц) и ростом высокочастотной (10–13 Гц)  $\alpha$ -активности [28]. Антидепрессивный эффект кетамина сопровождается увеличением IAF [17]. Между тем, учи-

тывая, что когнитивные стратегии являются важнейшим компонентом восприятия, переживания и регуляции эмоций, определяющим медицинские аспекты индивидуального здоровья и риски развития психосоматических заболеваний, целью исследования было оценить возможный вклад IAF в механизмы индивидуальной эмоциональной реактивности в моделях восприятия и переживания эмоций.

## Пациенты и методы

### Участники исследования

Работа выполнена на здоровых испытуемых (мужчины в возрасте от 18 до 47 лет с отсутствием в анамнезе сердечно-сосудистых и психических заболеваний). Накануне исследования у каждого испытуемого оценивались рост, вес, индекс массы тела (ИМТ). В соответствии со стандартами Европейского общества кардиологов, измерение «офисного» артериального давления (АД) проводили трехкратно. В исследование не включались индивиды с показателями АД, соответствующими критериям артериальной гипертонии 1-й степени (САД >140 мм рт.ст.; ДАД >90 мм рт.ст.) [29]. С помощью специализированных опросников у каждого испытуемого оценивали показатели ситуативной и личностной тревожности STAI-s и STAI-t, депрессивности BDI, агрессивности STAXI, а также систем активации и торможения поведения (САП и СТП). Для каждой модели вызванных эмоций на основе медианы распределения IAF формировали группы с низкой и высокой частотой (НЧ и ВЧ), а данные испытуемых со значениями IAF, совпадающими с медианой, исключали из межгрупповых сравнений.

**Модель восприятия эмоций.** В исследовании приняло участие 62 испытуемых (средний возраст 20,98 лет,  $1SD=5,44$ ). Испытуемым на экране монитора предъявляли нейтральные, угрожающие (фрустрация) и положительные эмоциональные зрительные стимулы Международной системы аффективных изображений (International Affective Picture System, IAPS). Все стимулы включали изображения людей с хорошо различимой лицевой экспрессией, переживающих негативные (утрата) и позитивные эмоции, либо находящихся в эмоционально нейтральном состоянии [30]. В процессе восприятия одновременно регистрировали ЭЭГ, жонно-гальваническую реакцию (КГР) и кардиоваскулярную реактивность.

**Модель переживания тревожного опасения (ожидание неизбежного аверсивного наказания) в оборонительном рефлексе сердца (ОРС).** Работа выполнена на 49 испытуемых (средний возраст 26,94 лет,  $1SD=8,41$ ). Как детально представлено ранее, для индукции трех последовательных ОРС индивидам предъявлялось 3 аверсивных акустических стимула (белый шум 115 дБ SPL, длительность 1000 мсек, мгновенное нарастание и падение фронтов) с фиксированным межстимульным интервалом 110 с. Анализировали 3 последовательных предстимульных интервала (от -15 с до 0 с), предшествующих предъявлению акустического удара, вызывающего ОРС [31, 32].

**Модель переживания дискретных эмоций гнева и радости.** Обследовано 48 испытуемых (средний возраст 26,92 лет,  $1SD=8,14$ ). Отрицательную эмоциональную активацию исследовали в условиях переживания эмоции гнева при воспроизведения из памяти и контролируемой актуализации в воображении недавних персонально значимых событий (recall generation method) [33]. Испытуемым предлагалось вспомнить из собственного недавнего прошлого и контролируемо воспроизвести

в воображении (техника управляемого воображения) ситуации межличностной конфронтации, связанной с сильным переживанием эмоции гнева (сценарий «Гнев»). Положительная эмоциональная активация изучена при актуализации в воображении эмоции радости (сценарий «Радость»). В соответствии с протоколом испытуемый при закрытых глазах в течение 110 с воспроизводил сценарии «Гнев» и «Радость». Порядок воспроизведения сценариев был сбалансирован между всеми испытуемыми. Для каждого испытуемого рассчитывалась реактивность ЭЭГ, КГР, дыхания и кардиоваскулярных мер в сценариях «Гнев» и «Радость» по формуле: значение показателя при воспроизведении сценария минус значение показателя в состоянии физиологического покоя. Оценку эффективности воспроизведения каждого из предложенных сценариев выполняли с помощью 9-балльных шкал с факторами «Легкость» (легкость извлечения ситуации из памяти: от «не удалось» до «очень легко»), «Отчетливость» (отчетливость представления в воображении: от «нет образа» до «отчетливый образ»), «Интенсивность» (интенсивность переживания эмоции: от «совсем нет» до «очень сильно»). Специфичность индукции целевых эмоций радости и гнева оценивали с помощью шкал эмоциональных профилей с факторами «Грусть», «Страх», «Тревога», «Радость», «Расслабленность», «Гнев», «Отвращение» (от «совсем нет» до «очень сильно»).

#### Методы исследования

**Многоканальную электроэнцефалограмму** (62 канала, полоса пропускания 0,3–120,0 Гц, 6 дБ, 12 дБ/октаву, частота дискретизации 1000 Гц) регистрировали монополярно с помощью программы Brain Product Acquisition 1.1 и многоканального усилителя QuickAmp (Brain Products Gmbh) и модифицированной 64-канальной шапочки со встроенными Ag/AgCl-электродами (QuikCap, NeuroSoft, Inc.). Референтный электрод располагался на кончике носа, заземляющий — в центре лба. Поддерживалось сопротивление  $\leq 5$  кОм. Для контроля глазодвигательных артефактов регистрировались вертикальная и горизонтальная электроокулограммы (ЭОГ). Под визуальным контролем и с помощью метода анализа независимых компонент (Independent Components Analysis, ICA) проводилась коррекция глазодвигательных, миографических и других артефактов. Безартефактные фрагменты ЭЭГ подвергались быстрому преобразованием Фурье (FFT) с перекрытием в 50% и использованием окна Парзена. Спектры мощности ЭЭГ рассчитывали в  $\delta$  (2–4 Гц),  $\theta$ -1 (4–6 Гц),  $\theta$ -2 (6–8 Гц),  $\alpha$ -1 (8–10 Гц),  $\alpha$ -2 (10–12 Гц) и  $\alpha$ -3 (12–14 Гц),  $\beta$ -1 (14–20 Гц),  $\beta$ -2 (20–30 Гц) и  $\gamma$  (30–45 Гц) диапазонах и подвергали логарифмированию для нормализации распределения (lnP).

**Непрерывную регистрацию АД** осуществляли способом Penaz (volume-clump) при помощи монитора FinometerTM (FMS, Нидерланды) и наложенной микроманжеты на третьем пальце левой руки обследуемого (Finometer TMSUser'sguide, FMS, Finapres Medical System BV, 2003). Рассчитывали показатели систолического и диастолического АД, ударного объема, сердечного выброса и общего периферического сопротивления сосудов (ОПСС).

**Дыхание** регистрировали с помощью резистивного пояса на субторакальной области. Оценивали частоту и средний период дыхания, амплитуду вдоха/выдоха, длительность вдоха/выдоха и экспираторной паузы.

**Кожно-гальваническую реакцию** регистрировали в варианте кожной проводимости (skin conductance response) в соответствии с принятыми рекомендациями,

значения КГР получали в микросименсах ( $\mu$ S) [34]. Дополнительный анализ электрической активности кожи проводился с помощью программы LEDALab [http://www.ledalab.de/] для анализа восстановленной из КГР судомоторной активности постганглионарных симпатических волокон, иннервирующих потовые железы [35]. Для нормализации распределения из магнитуды КГР извлекали квадратный корень. IAF ЭЭГ рассчитывали в отведении Pz для состоянии покоя (закрытые глаза, 90 с). ЭЭГ сегментировали на 5-секундные отрезки, для каждого сегмента выполняли быстрое преобразование Фурье (FTT) с последующим усреднением всех спектров. В случае отчетливо выраженного пика  $\alpha$ -активности IAF определялась как его максимальная частота, а при наличии двух и более пиков рассчитывалась средневзвешенная частота по формуле  $IAF = \frac{\sum(AF \times F)}{\sum(AF)}$ , где AF — мощность пика, F — частота пика [26]. Точность определения составляла 0,2 Гц.

#### Статистическая обработка данных

Данные субъективных отчетов (легкость и четкость извлечения образа, интенсивность переживания эмоции-мишени) анализировали с помощью ANOVA по схеме: Группа (2: НЧ, ВЧ)  $\times$  Эмоция (2: радость, гнев) с повторными измерениями по второму фактору. Фоновые показатели гемодинамики сравнивали с помощью однофакторных ANOVA с фактором Группа, а реактивности — с помощью двухфакторных ANOVA по схеме Группа (НЧ, ВЧ)  $\times$  Условие с повторными измерениями по второму фактору. Для КГР (число реакций и амплитуда) в условиях эмоциональной активации также использовали двухфакторные ANOVA — Группа (НЧ, ВЧ)  $\times$  Условие. Спектральные плотности ЭЭГ на индивидуальных электродах усредняли в пределах 24 топографических зон, сформировав в последующем 3 фактора топографии — Каудальность (6 уровней: лобный, F — AF7, F7, F5, F6, F8, AF8, F3, F1, F2, F4; лобно-центральный, FC — FT7, FC5, FC6, FT8, FC3, FC1, FC2, FC4; центральный, C — T7, C5, C6, T8, C3, C1, C2, C4; центрально-теменной, CP — TP7, CP5, CP6, TP8, CP3, CP1, CP2, CP4; теменной, P — P7, P5, P6, P8, P3, P1, P2, P4; теменно-затылочный, PO — PO7, O1, O2, PO8, PO5, PO3, PO4, PO6), Сагитальность (2 уровня: Медиальный, Латеральный) и Латеральность (2 уровня: Левое полушарие, Правое полушарие). Эффекты активации ЭЭГ оценивали с помощью ANOVA с повторными измерениями по пятифакторной схеме: Группа (2: НЧ, ВЧ)  $\times$  Эмоция (2: гнев, радость)  $\times$  Полушарие (2: левое, правое)  $\times$  Латеральность (2: медиальная, латеральная)  $\times$  Каудальность (6: F, FC, C, CP, P, PO) с повторными измерениями по четырем последним факторам. Во всех случаях эффекты взаимодействий анализировали с помощью отдельных ANOVA, множественных и post-hoc (Тьюки) сравнений. При необходимости применялась коррекция значений уровней статистической значимости с помощью поправки Гринхауза–Гейссера. Для оценки корреляционных взаимоотношений IAF с регистрируемыми психофизиологическими показателями использовалась линейная корреляция Пирсона ( $p < 0,05$ ).

#### Результаты

У обследованных испытуемых медиана распределения составила 10,2 Гц, что соответствует нормативным данным, полученным в различных лабораториях [2]. Показатели IAF не коррелировали ни с антропометрическими

(возраст, индекс массы тела), ни с исследованными психометрическими (тревожность, депрессия, алекситимия, агрессивность, экстраверсия, нейротизм, психотизм, социальная желательность, активность систем активации и торможения поведения, эмоциональная позитивность и негативность) факторами.

**В фоне (состояние физиологического покоя)** среди всех изученных установлены достоверные корреляции IAF с показателями активности дыхательной и сердечно-сосудистой систем: высокая IAF достоверно коррелирует с большей длительностью экспираторной паузы ( $r=0,388, p=0,003$ ) и периода ( $r=-0,346, p=0,020$ ), а также сниженной частотой ( $r=-0,371, p=0,045$ ) дыхания; в сердечно-сосудистой системе — с большей вариабельностью сердечного ритма (SDNN:  $r=0,307, p=0,038$ ; вариационный размах R-R интервалов:  $r=0,343, p=0,021$ ) (рис. 1.1 и 1.2).

**Модель восприятия эмоций.** Изучены 2 группы испытуемых (медиана распределения IAF=10,04 Гц): низкочастотные (НЧ: IAF=9,46 Гц,  $n=30$ ), высокочастотные (ВЧ: IAF=10,64 Гц,  $n=28$ ). По данным субъективного восприятия знака эмоции, ВЧ оценивают негативные изображения как более негативные, чем НЧ (Группа 2НЕГ:  $F(1,56)=4,342, p=0,042$ ), и на уровне тенденции; нейтральные ( $p=0,079$ ) и положительные эмоциональные ( $p=0,071$ ) как более позитивные. По показателю субъективного восприятия активационного содержания ВЧ оценивали все категории сигналов как более активирующие (Группа 2:  $F(1,56)=9,10, p=0,004$ ) (рис. 2.1). По данным корреляционного анализа, индивиды с более высокой IAF демонстрировали также более высокие

значения магнитуды кожно-гальванической реакции в условиях восприятия нейтральных ( $rSpearman=0,317, p=0,041$ ), положительных ( $rSpearman=0,318, p=0,040$ ) и фрустрирующих ( $rSpearman=0,337, p=0,029$ ) сигналов. Такая же закономерность наблюдалась и для судомоторной активности (нейтральные:  $rPearson=0,350, p=0,027$ ; положительные:  $rPearson=0,394, p=0,012$ ; фрустрирующие: на уровне тенденции —  $rPearson=0,311, p=0,051$ ) (рис. 2.2).

Анализ данных ЭЭГ проводится в каждом частотном диапазоне с включением факторов Группа 2 (НЧ, ВЧ), Время 5 (0–0,25, 0,25–0,5, 0,5–1, 1–3, 3–5 с), Эмоция 3 (нейтральное изображение, позитивное, негативное), топографических факторов Каудальность 6 (F, FC, C, CP, P, PO), Полушарие 2 (левое, правое), Латеральность 2 (латеральные, медиальные). Восприятие нейтральных и эмоциогенных стимулов лицами с высокой IAF сопровождалось эффектами в целом большей ВС ЭЭГ в  $\theta$ -1 и  $\theta$ -2 диапазонах в группе ВЧ по сравнению с НЧ. В  $\theta$ -1 диапазоне — в медиальных отделах центральной, центрально-теменной и затылочной коре (Группа-F(1,54)=7,881,  $p=0,007$ ; Группа×Каудальность-F(5,270)=3,533,  $p=0,042$ ; Группа×Латеральность-F(1,54)=5,513,  $p=0,023$ ). В  $\theta$ -2 — в медиальных отделах центрально-теменной и затылочной коры (Группа×Каудальность×Латеральность-F(5,255)=4,926,  $p=0,005$ ; Группа×Каудальность<sub>мед</sub>-F(5,255)=4,956,  $p=0,017$ ; Группа×Каудальность<sub>лат</sub>-F(5,255)=1,597,  $p=0,213$ ) (рис. 3). В  $\alpha$ -3 межгрупповые различия были связаны с различной временной динамикой ВС/ВД и топографией: у ВЧ на протяжении первой секунды восприятия в лоб-

72

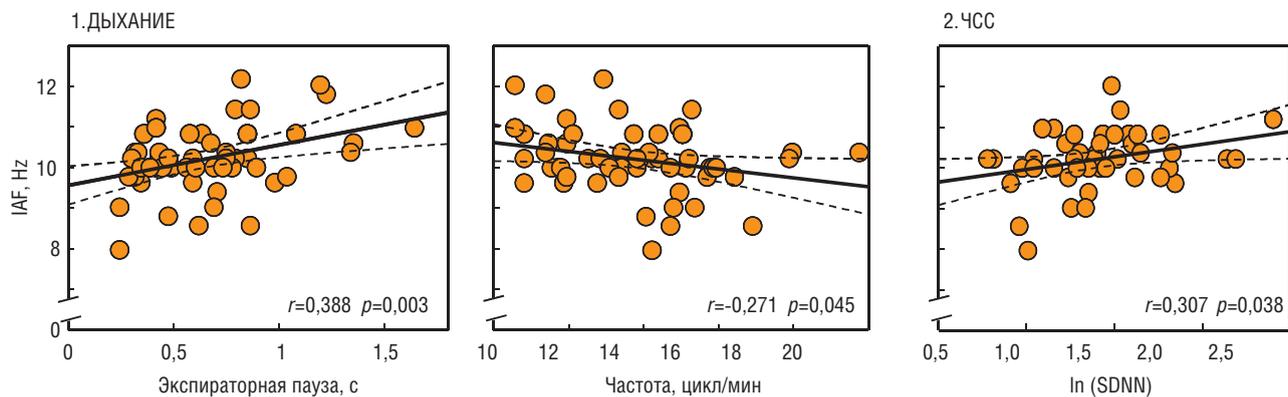


Рис. 1 (1–2). Графики линейной корреляции (Spearman) IAF с частотой дыхания и длительностью экспираторной паузы (1), а также показателем вариабельности сердечного ритма — SDNN (2) — в состоянии физиологического покоя.

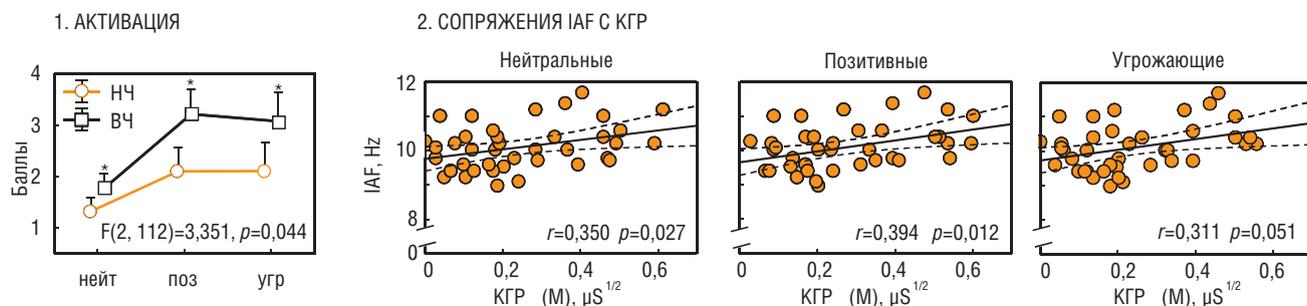


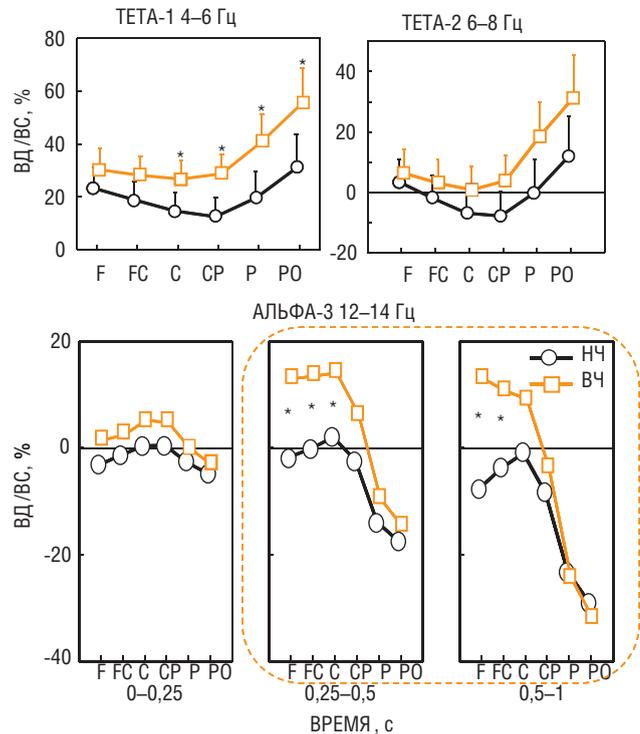
Рис. 2 (1–2). Восприятие эмоций. 1. Средние значения ( $M \pm SE$ ) субъективного восприятия активационной компоненты нейтрального, угрожающего и положительного эмоциогенного стимулов индивидами с низкой (НЧ) и высокой (ВЧ) IAF. 2. Графики линейной корреляции (Spearman) IAF с показателями восстановленной из КГР судомоторной активности постганглионарных симпатических волокон, иннервирующих потовые железы (см. «Методы исследования»), при восприятии этих же стимулов.

ной и лобно-центральной коре обнаруживались эффекты динамической синхронизации, которая в последующем сменялась десинхронизацией ЭЭГ. В то же время в группе НЧ динамическая реакция в виде начальной  $\alpha$ -3 ВС отсутствовала [Группа×Каудальность- $F(5, 255)=3,190, p=0,045$ ; Группа×Время×Каудальность- $F(20, 1020)=2,752, p=0,026$ ] (все множественные сравнения при  $p<0,010$ ) (см. рис. 3).

**Модель тревожного опасения (переживания ожидания неизбежной угрозы).** Исследованы 2 группы испытуемых (медиана распределения IAF=10,20 Гц): низкочастотные (НЧ: IAF=9,66 Гц,  $n=19$ ) и высокочастотные (ВЧ: IAF=10,90 Гц,  $n=21$ ). В связи с совпадением с медианой IAF, данные 7 испытуемых исключались из анализа межгрупповых различий. 2-факторные ANOVA выполняли по схеме Группа(2: НЧ, ВЧ)×Условие (4: фон, предстимульный интервал s1, s2 и s3). Достоверные ассоциации с IAF установлены только для ДАД, а различия между группами максимально проявлялись в периоды ожидания угрозы [Группа: $F(1,38)=10,47, p=0,003$ ; Группа×Условие: $F(3,114)=3,39, p=0,040$ ]. Как видно на рис. 4.1, если в группе НЧ ДАД прогрессивно нарастало от условия к условию [Условие: $F(3,54)=2,76, p=0,051$ ], то у ВЧ динамика была совершенно иной [Условие: $F(3,60)=8,27, p=0,001$ ] — относительно фона: в ожидании первого удара (s1, раздражитель предъявляется впервые) давление снижается, а затем, в периоды ожидания последующих ударов (s2, s3), увеличивается, не достигая, однако, показателей испытуемых в группе НЧ. По данным корреляционного анализа, IAF положительно коррелировала с ДАД во всех периодах ожидания угрозы — s1 ( $r=0,408, p=0,004$ ), s2 ( $r=0,342, p=0,019$ ) и s3 ( $r=0,356, p=0,014$ ) (см. рис. 4.1).

Согласно динамике ЭЭГ, достоверные различия между группами возникают только в низкочастотном  $\alpha$  (8–10 Гц) и в последнем (s3) интервале ожидания угрозы. Анализ взаимодействий факторов Группа×Интервал×Каудальность×Латеральность [ $F(5,190)=5,56, p=0,003$ ] в общем ANOVA и в раздельном для интервала s3 [Группа×Каудальность×Латеральность: $F(5,190)=4,86, p=0,003$ ] показал, что низкочастотные индивиды имеют большую мощность в медиальных отделах центрально-теменной, теменной и теменно-затылочной коры [Латеральность<sub>мед</sub>: Группа×Каудальность: $F(5,190)=5,16, p=0,012$ ]. Чрезвычайно важно, что данный эффект подтверждается результатами корреляционного анализа — рост мощности низкочастотной  $\alpha$  достоверно ассоциируется с IAF (рис. 4.2).

**Модель переживания дискретных эмоций гнева и радости.** Обследованы 2 группы испытуемых (медиана распределения IAF=10,20 Гц): низкочастотные (НЧ: IAF=9,50 Гц,  $n=21$ ) и высокочастотные (ВЧ: IAF=10,93 Гц,  $n=20$ ). По данным профилей эмоциональной активации, у всех испытуемых генерация эмоций радости и гнева оказалась эффективной: в сценарии «Радость» в эмоциональном профиле доминировала радость, а в сценарии «Гнев» — гнев с сателлитными эмоциями отвращения и тревоги. Анализ качества генерации эмоциональных сценариев показывает, что межгрупповые различия зависят от знака извлекаемой эмоции [Группа×Эмоция: $F(1,39)=7,05, p=0,011$ ]: ВЧ легче (легкость извлечения) воспроизводят радость по сравнению с гневом [Эмоция: $F(1,19)=9,96, p=0,005$ ], а у НЧ эти различия недостоверны [Эмоция: $F(1,20)=0,58, p=0,455$ ]. По яркости генерируемых образов (отчетливость воображения), все индивиды более отчетливо актуализировали радость по сравнению с гневом [ЭМ: $F(1,39)=12,15, p=0,001$ ]. Однако с учетом взаи-

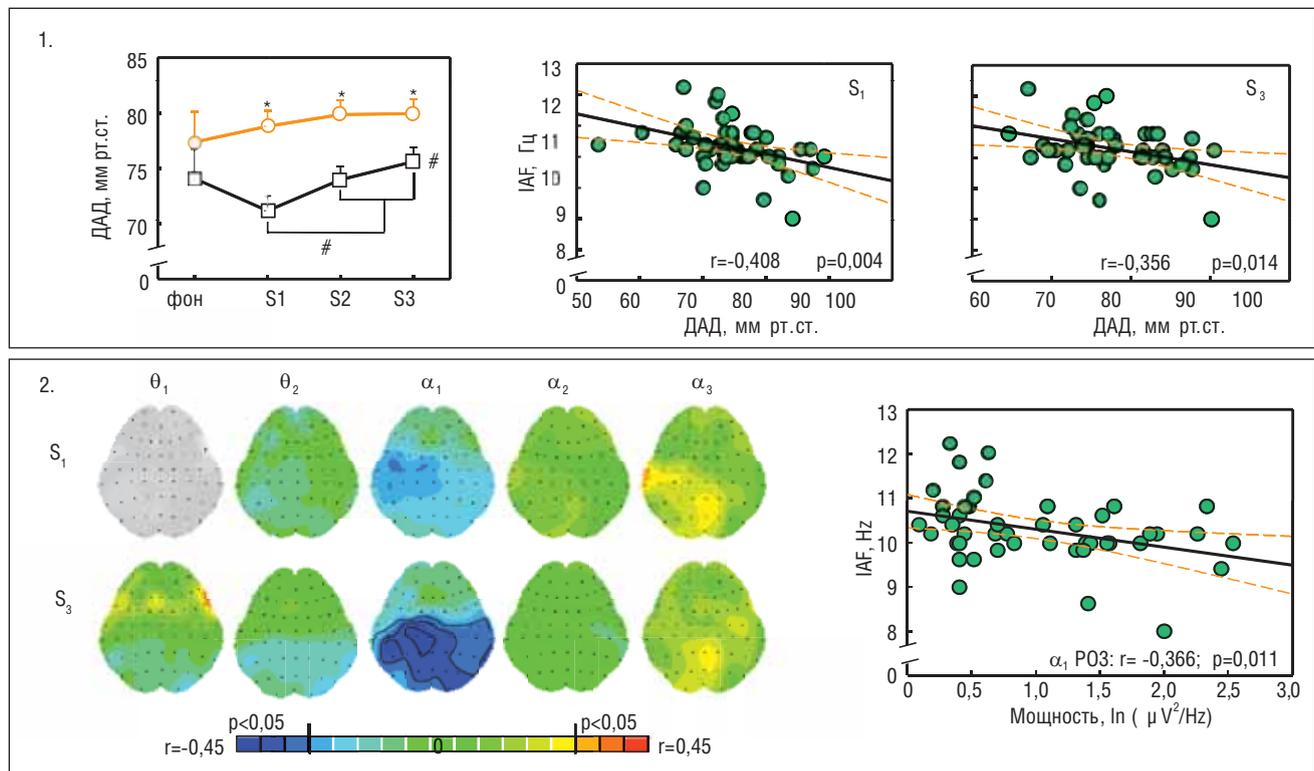


**Рис. 3.** Средние значения ( $M \pm SE$ ) вызванной десинхронизации и синхронизации (ВД/ВС) ЭЭГ в тета-1 (4–6 Гц), тета-2 (6–8 Гц) и альфа-3 (12–14 Гц) диапазонах при восприятии нейтральных и эмоциональных изображений в группах низко- (НЧ) и высокочастотных (ВЧ) испытуемых.

*Примечание.* Представлены взаимодействия факторов Группа Каудальность (тета-1 и тета-2) и Группа Каудальность/Время (альфа-3). По оси абсцисс — зоны коры: лобная (F), лобно-центральной (FC), центральная (C), центрально-теменная (CP), теменная (P) и теменно-затылочная (PO).

модействия факторов Группа×Эмоция [ $F(1,39)=4,07, p=0,050$ ] и результатами раздельных ANOVA этот эффект был достоверным только у ВЧ [фактор Эмоция: ВЧ- $F(1,19)=13,57, p=0,002$ ; НЧ- $F(1,20)=1,21, p=0,285$ ]. Интенсивность переживания также зависит от IAF и знака эмоции. ВЧ переживают радость с большей интенсивностью, чем гнев, а в группе НЧ этот эффект достоверно более слабый [Группа×Эмоция: $F(1,39)=7,62, p=0,009$ ]. Об этом свидетельствует различная сила фактора Эмоция во внутригрупповых ANOVA — она больше у ВЧ [ $F(1,20)=24,34, p=0,000$ ] по сравнению с НЧ [ $F(1,20)=6,69, p=0,018$ ] (рис. 5.1). Связь высокой IAF с положительной эмоциональностью подтверждается достоверными корреляциями IAF с легкостью извлечения следа памяти на эмоцию радости ( $r=0,368, p=0,009$ ) и интенсивностью ее переживания ( $r=0,285, p=0,049$ ). По данным амплитуды КГР, симпатическая активация для обеих эмоций значимо выше у ВЧ [Группа: $F(1,35)=4,61, p=0,039$ ]. При определении раздельных ANOVA межгрупповые различия достоверны только для радости [ $F(1,35)=9,91, p=0,003$ ]. Данные корреляционного анализа подтверждают направленность межгрупповых различий: IAF достоверно положительно коррелирует с амплитудой КГР при переживании радости ( $r=0,400, p=0,008, n=43$ ) (рис. 5.2).

Динамика реактивности мощности ЭЭГ показывает, что факторы Группа и Эмоция связаны только с  $\alpha$ -3 диапазоном, в котором на фоне вызванной синхронизации у всех испытуемых для обеих эмоций, для эмоции радости



**Рис. 4 (1–2).** Переживание неизбежной угрозы. 1. Динамика САД и ДАД и графики линейной корреляции (Spearman) с IAF в периоды ожидания первого (s1) и последнего (s3) предъявления безусловного авersive раздражителя (модель тревожного опасения). 2. Топографическое распределение коэффициентов линейной корреляции (Spearman) IAF с мощностью ЭЭГ в тета-1 (4–6 Гц), тета-2 (6–8 Гц), альфа-1 (8–10 Гц), альфа-2 (10–12 Гц) и альфа-3 (12–14 Гц) диапазонах в модели тревожного опасения в периоды ожидания первого (s1) и последнего (s3) раздражителя. График линейной корреляции (Spearman) IAF с альфа-1 мощностью в теменно-затылочной коре левого полушария (отведение PO3) при ожидании последнего (s3) удара.

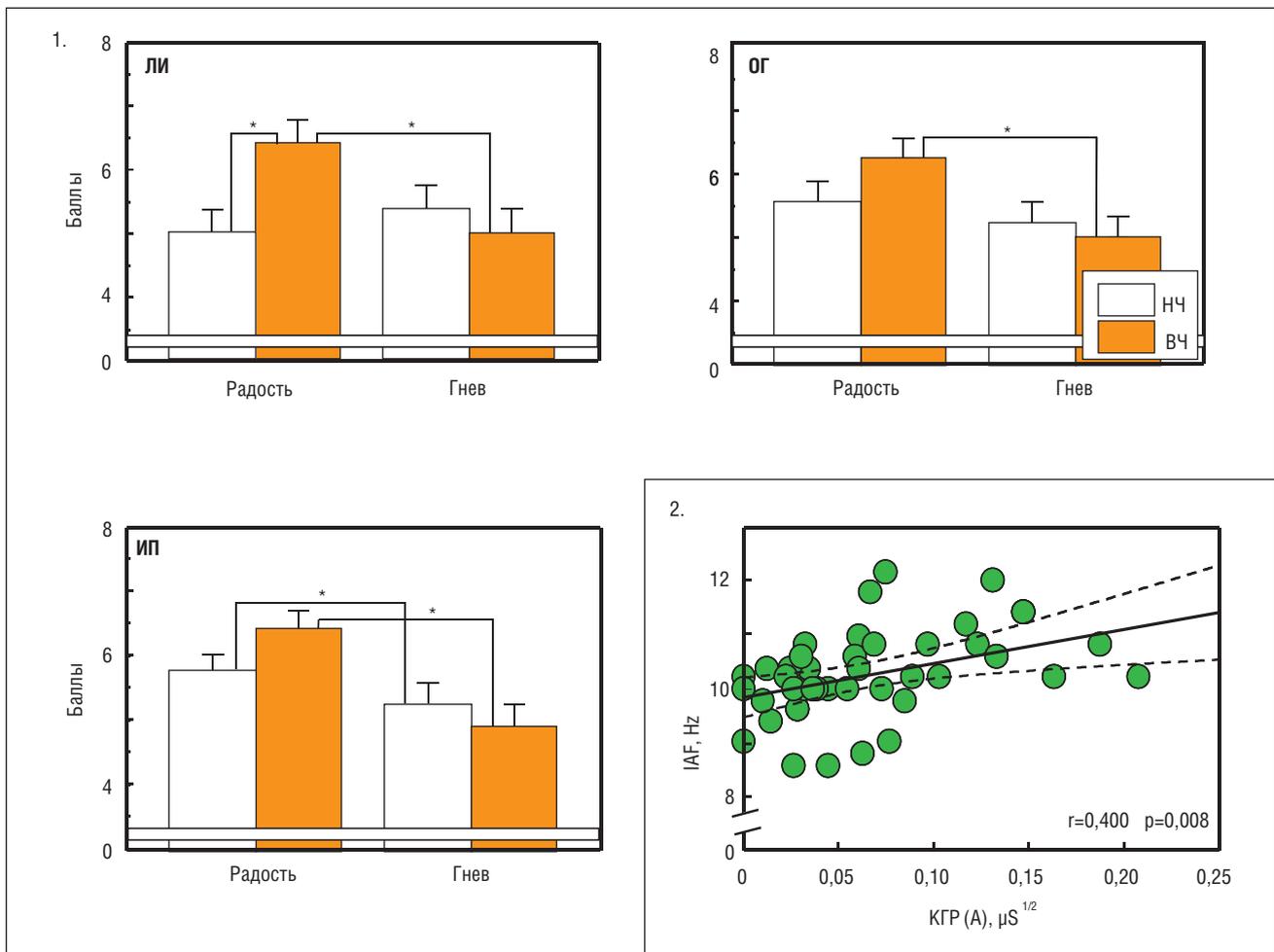
ее прирост достоверно снижен у НЧ [Группа×Эмоция:  $F(1,39)=7,69, p=0,008$ ]. Дополнительно это подтверждается эффектом фактора Группа в раздельном ANOVA при фиксации фактора Эмоция [ $F(1,39)=4,65, p=0,037$ ]. Результаты корреляционного анализа также указывают на достоверную только для положительной эмоциональной активации прямую корреляцию IAF, вызванной синхронизацией высокочастотной  $\alpha$ , и топографически представлены в центрально-теменной коре билатерально (рис. 6.1–2).

### Обсуждение

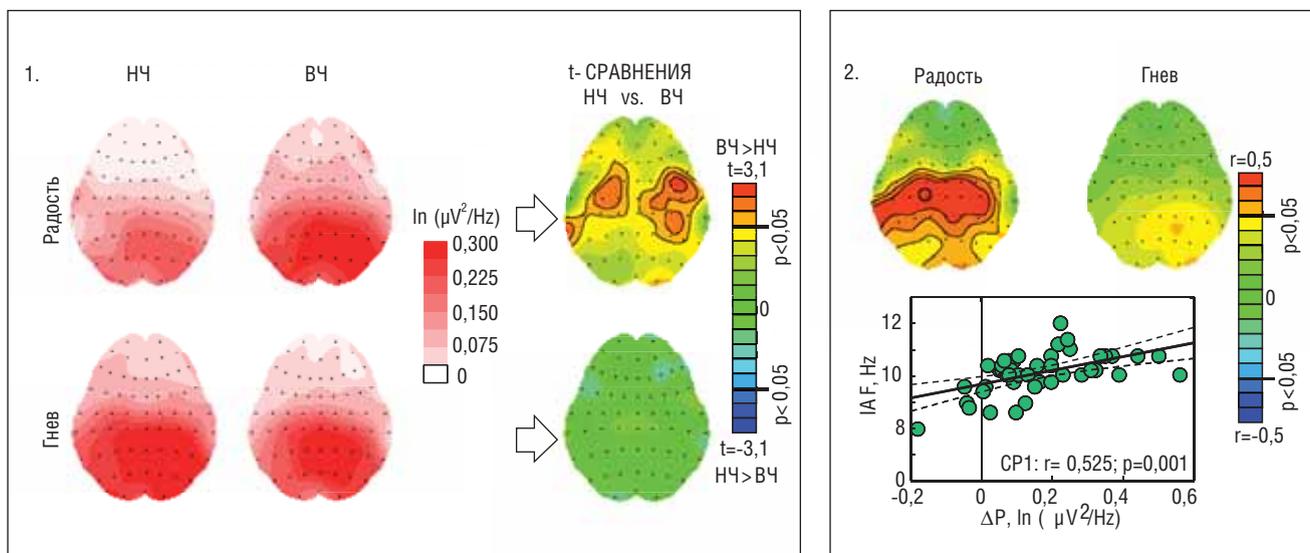
В состоянии покоя установлены достоверные сопряжения IAF с показателями активности дыхательной и сердечно-сосудистой системы. В дыхательной системе данные корреляционного анализа свидетельствуют о положительной связи IAF с экспираторной паузой и периодом дыхания и отрицательной — с частотой, т.е. в целом индивиды с высокой IAF характеризуются более редким дыханием. Связь  $\alpha$ -активности с дыханием отмечена в единичных наблюдениях других авторов, в которых показано, что мощность высокочастотной  $\alpha$  (12–15 Гц) повышается в конце вдоха и снижается до минимальных значений в конце выдоха [36]. Высказывается предположение, что десинхронизация  $\alpha$ -активности на выдохе отражает периоды флуктуации уровня бодрствования через модуляцию активности таламокортикальных сетей при генерации  $\alpha$ -ритма. В нашем случае можно полагать, что сниженная частота дыхания у лиц с высо-

кой IAF отражает не столько более низкую тоническую активацию (tonic arousal), сколько повышенные бдительность (alertness) и готовность к переработке информации, механизмы которых связывают с высокочастотной активностью  $\alpha$  (10,25–13 Гц) [37]. О справедливости такого допущения свидетельствуют психофизиологические эффекты медленного произвольного абдоминального дыхания, характерного для восточных медитативных техник: возникающий активационный сдвиг в сторону высокочастотной (10–13 Гц)  $\alpha$  ЭЭГ сопровождается чувством прилива энергии/активности (vigor-activity) в сочетании с релаксацией и снижением ситуативной тревоги [28, 38]. Предполагая возможные нервные механизмы сопряжения IAF и дыхания, нужно отметить, что адаптивная регуляция дыхательного цикла осуществляется не только первичными инспираторными и экспираторными центрами ствола мозга [39], но и вышележащими структурами моста и среднего мозга [40]. Предполагается, что именно на уровне этих структур частота  $\alpha$ -осцилляций модулирует длительность экспираторной паузы [41].

Сниженная частота дыхания и увеличенная глубина, высокая вариабельность ритма сердца (SDNN) — интегральный показатель вариабельности ритма сердца, отражающий влияние на синусовый узел симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы, также положительно коррелирует с IAF. Хорошо известно, что высокие значения SDNN отражают высокую функциональную готовность, гибкость и пластичность вегетативного контура регуляции сердечной деятельности [42], в то время как низкие являются высоко-



**Рис. 5 (1–2).** Переживание эмоций радости и гнева. 1. Средние значения ( $M \pm SE$ ) оценок эффективности актуализации в индивидуальном субъективном пространстве и переживания целевых эмоций «Радость» и «Гнев» по факторам «легкость извлечения следа памяти» (ЛИ), «отчетливость генерации образа» (ОГ) и «интенсивность переживания» (ИП) в группах низко- (НЧ) и высокочастотных (ВЧ) испытуемых. 2. Графики линейной корреляции (Spearman) IAF с величиной КГР при переживании эмоции «Радость».



**Рис. 6 (1–2).** Переживание эмоций. 1. Топографические карты реактивности альфа-3 (12–14 Гц) мощности ЭЭГ ( $\ln P_{\text{эмоция}} - \ln P_{\text{фон}}$ ) при переживании положительной и отрицательной эмоций в группах низко- (НЧ) и высокочастотных (ВЧ) испытуемых и карты статистических различий в реактивности (t-критерий Стьюдента) между группами. 2. Топографические карты распределения коэффициентов линейной корреляции (Spearman) эмоциональной реактивности мощности ЭЭГ с IAF при переживании эмоций «Радость» и «Гнев» и график корреляции (реактивность мощности в левой центрально-теменной зоне в отведении CP1) для эмоции «Радость».

ческой болезнью сердца [43] и у пожилых [44]. SDNN являются признаком повышенной парасимпатической активности [38, 43], сдвигающей IAF в сторону большей частоты. Такой сценарий подтверждают данные психофармакологических исследований: например, активация мускариновых ацетилхолиновых рецепторов с помощью корбахола приводит к увеличению IAF [45]; поступление в организм никотина (курение, подкожные или внутривенные инъекции) вызывает увеличение средней частоты  $\alpha$  ЭЭГ, сопровождающееся одновременным улучшением моторной функции [46], внимания и эпизодической памяти [21], снятием тревоги [47], иногда умеренным увеличением хронотропной активности сердца [48].

Таким образом, полученные данные корреляционных анализов позволяют предполагать участие IAF в модулирующих влияниях на механизмы вегетативной регуляции функций в дыхательной и сердечно-сосудистой системе, а ее высокие значения отражают, по-видимому, индивидуальную предрасположенность к преобладанию парасимпатических влияний в глобальном контуре вегетативной регуляции. Вероятно, IAF является одним из центральных механизмов нисходящего (top-down) контроля / модуляции нейровегетативной активности в соматических системах.

В выполненной работе установлена связь IAF с психофизиологическими индикаторами процесса восприятия эмоций, который у лиц с высокой IAF характеризуется проявлениями большей активации в индивидуальном субъективном пространстве при оценке активационного содержания стимулов и знака эмоции. По данным биоэлектрической активности головного мозга, большая активность процессов восприятия эмоций у лиц с высокой IAF отражается в достоверно более выраженной вызванной синхронизации ЭЭГ в диапазонах  $\theta$  (4–6 Гц и 6–8 Гц) активности в задней, а высокочастотной  $\alpha$  (12–14 Гц) — в передней коре больших полушарий мозга. Это хорошо согласуется с нашими ранними исследованиями и данными других авторов об участии  $\theta$ - и высокочастотной  $\alpha$ -синхронизации ЭЭГ в механизмах мотивационного внимания и фиксации эмоциогенности стимула [34, 49, 50] и свидетельствует о повышенной активности этих механизмов у лиц с высокой IAF. Различную степень вовлечения  $\theta$ - и высокочастотных  $\alpha$ -осцилляторов ЭЭГ в процессы восприятия у лиц с высокой и низкой IAF можно также рассмотреть в контексте работы канонических функциональных нейрональных сетей мозга: «сети значимости», «центральной исполнительной сети/сети когнитивного контроля» и «сети режима по умолчанию». Эти сети, основанные на функциональной коннективности дистантно разделенных нейрональных ансамблей, обеспечивают реализацию сенсорных, когнитивных, эмоциональных и моторных функций.  $\theta$ -Осцилляции ЭЭГ, источниками которых являются передний цингулат, фронтальная кора, инсула и миндалины, соотносятся с активностью «сети значимости» (обнаружение эмоциональной и персонализированной значимости информации, а также переключенные между двумя остальными сетями). Десинхронизация высокочастотной  $\alpha$  в лобно-центрально-теменной коре отражает активность «сети когнитивного контроля» (контроль/поддержание внимания, направленного вовне, активное удержание и манипуляцию информацией в оперативной памяти, оценку и принятие решения в контексте целенаправленного поведения), а ее синхронизация — «сети режима по умолчанию» (фоновый режим ненаправленного ассоциативного мышления — «mind-wandering» и усиление избирательного торможения) [32, 51]. В свете вышеизложенного, лица с высокой IAF обнаруживают

большую активность «сети значимости», отражающуюся усилением  $\theta$ -синхронизации в задней центральной коре. В то же время на стадиях декодирования стимула, первичной и расширенной оценки его значимости (в интервале 250–750 мсек от начала предъявления) увеличивается активность «сети режима по умолчанию», которая с помощью механизмов избирательного торможения обеспечивает большую избирательность перцептивного процесса [2, 52]. В данной связи важно отметить, что отсутствие вызванной синхронизации высокочастотной  $\alpha$  у лиц с низким IAF отражает сниженную активность механизмов селекции поступающей информации. В будущих исследованиях предстоит пролить свет на участие еще одной сети, которая ассоциирована с высокочастотной  $\alpha$  и включает передний дорзальный цингулат, переднюю часть островковой коры и таламус. Активность этой сети контролирует тонический уровень активации коры мозга и уровень бдительности (tonic alertness), обеспечивая готовность к переработке информации [53, 54]. И, наконец, с учетом данных нейровегетативной активности, большая мобилизация центральных механизмов восприятия эмоций у лиц с высоким IAF происходит в том числе и за счет усиления центральных механизмов симпатической активации, что подтверждается данными анализа сопряжений IAF с амплитудой КГР и восстановленной из КГР судомоторной активности [35].

Исследованные нами модели переживания тревожного опасения (ожидание неизбежного аверсивного раздражителя) и дискретных эмоций различного знака подразумевает актуализацию у испытуемых не только активационных физиологических, но и когнитивных механизмов расширенной оценки (extended appraisal) и переоценки (reappraisal) эмоции и контроля активации [30].

В модели переживания тревожного опасения в состоянии физиологического покоя, по данным офисного АД и показателям мощности ЭЭГ, в стандартных диапазонах различий между группами не обнаружено. Картина меняется существенным образом после объявления о предстоящих неизбежных ударах. В ожидании первого удара в условиях максимальной прагматической неопределенности индивиды с низкой IAF увеличивают ДАД и СрАД по сравнению с фоном, удерживая его на повышенных значениях в течение всего исследования. Напротив, индивиды с высокой IAF вначале обнаруживают отчетливо выраженную ориентировочную реакцию в виде фазического снижения давления, которое после нанесения первого удара и в ожидании последующих прогрессивно увеличивается, оставаясь достоверно ниже, чем у лиц с низкой IAF. В последнем интервале ожидания у лиц с низкой IAF усиливающееся эмоциональное напряжение в результате непрекращающегося аверсивного воздействия приводит к увеличению мощности низкочастотной  $\alpha$  в задней коре, отражая, по-видимому, явления сниженной бдительности и нарастающего охранительного торможения с целью защиты от аверсии [1]. Данный факт хорошо согласуется с гипотезой «эмоционального демпинга» (emotional dampening), согласно которой повышение АД и общего периферического сопротивления сосудов в условиях эмоционального стресса активирует центральные защитные механизмы, снижающие эмоциогенность воспринимаемого стрессора и болевую чувствительность [55, 56]. Тем самым профиль кардиоваскулярной реактивности и динамика осцилляторной активности ЭЭГ в низкочастотном диапазоне  $\alpha$  у лиц с низкой IAF отражают неадаптивную избегательную (или эмоциональную) стратегию совладания со стрессом-

ром, ассоциируемую с риском возникновения артериальной гипертензии и ишемической болезни сердца. В то же время лица с высокой IAF демонстрируют более адаптивную проактивную стратегию совладания с угрозой [57].

В модели дискретных эмоций лица с высокой IAF обнаруживают сниженные пороги считывания следов памяти недавно пережитых сильных положительных эмоций, увеличенную яркость их актуализации в воображении, большую интенсивность переживания. По данным реактивности мощности высокочастотной  $\alpha$  наблюдается достоверное ее увеличение для обеих эмоций у всех испытуемых, однако при переживании радости у лиц с низкой IAF прирост мощности достоверно ниже. Общий рост высокочастотной  $\alpha$  в условиях эмоциональной активации связан с моделью вызванных эмоций, основывающейся на механизмах интернализации внимания (rejection) [58], актуализацией механизмов воображения, а также избирательного активного торможения нерелевантной к процессу переживания когнитивной активности [52]. Соответственно, слабый прирост высокочастотной  $\alpha$  при переживании радости свидетельствует о функциональной недостаточности или гипоактивации этих механизмов у лиц с низкой IAF. Данные субъективных индикаторов доступности следа памяти и его реактивации в режиме управляемого воображения, а также прямые, достоверные только для положительной эмоциональной активации, корреляции амплитуды КГР и высокочастотной  $\alpha$  в центрально-теменной коре с IAF, позволяют рассматривать этот показатель в качестве нейрофизиологического эндофенотипа индивидуальной predisпозиции к преобладанию в индивидуальном эмоциональном пространстве позитивной аффективности в случае высокой IAF и негативной аффективности — в случае низкой IAF.

В целом IAF, по-видимому, создает вполне определенный типологический контекст (hardware), модулирующий или определяющий структуру индивидуального эмоционального пространства и его реактивности в условиях положительной и отрицательной эмоциональной активации. У лиц с высокой IAF наблюдается преобладание парасимпатических влияний в глобальном контуре вегетативной регуляции, проактивных копинг-стратегий совладания с неизбежной угрозой, большая активность

положительной эмоциональной установки и доступность следов памяти на положительные переживания. Напротив, для индивидов с низкой IAF характерными являются преобладание симпатических влияний в глобальном контуре вегетативной регуляции, неадаптивные избежательные копинг-стратегии совладания со стрессором, недостаточность механизмов положительной эмоциональной активации. Результаты немногочисленных пока исследований свидетельствуют о возможной генетической базе таких predisпозиций [25, 59, 60]. Кроме того, полученные нами данные являются важным эмпирическим аргументом в пользу оригинальной гипотезы Э. Башара о глобально сопряженных осцилляторах, которые, управляя вместе с системой нейромедиаторных подстроек когнитивными и эмоциональными процессами, играют ключевую роль в механизмах интеграции в системе «мозг—тело—сознание» и формирования индивидуального психосоматического пространства человека [61, 62].

### Заключение

1. В состоянии покоя установлена связь IAF с активностью вегетативной нервной системы: низкие значения IAF ассоциируются с преобладанием симпатических влияний, а высокие значения — с преобладанием парасимпатических влияний в глобальном контуре вегетативной регуляции.

2. Восприятие эмоциогенных изображений у лиц с высокой IAF, по сравнению с лицами с низкой IAF, характеризуется большей субъективной и вегетативной симпатической активацией, а также более выраженной синхронизацией  $\theta$ -1,  $\theta$ -2 и  $\alpha$ -3 ритмов ЭЭГ.

3. Ожидание неизбежного аверсивного стимула у лиц с низкой IAF, по сравнению с лицами с высокой IAF, сопровождается устойчивыми, более высокими значениями диастолического артериального давления и более высокой  $\alpha$ -1 активностью ЭЭГ.

4. Индивидуальная частота  $\alpha$ -ритма ассоциируется с субъективной, вегетативной симпатической активацией и синхронизацией  $\alpha$ -3 ЭЭГ активности при актуализации в памяти положительного эмоционального эпизода.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Klimesch W., Sauseng P., Hanslmayr S. EEG alpha oscillations: The inhibition—timing hypothesis. *Brain Research Reviews*. 2007; 1 (53): 63–88.
2. Bazanova O.M., Vernon D. Interpreting EEG alpha activity. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 2013; 13: in press.
3. Klimesch W. EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis. *Brain Research Reviews*. 1999; 2–3 (29): 169–195.
4. Tenke C.E., Kayser J. Reference-free quantification of EEG spectra: Combining current source density (CSD) and frequency principal components analysis (fPCA). *Clinical Neurophysiology*. 2005; 12 (116): 2826–2846.
5. Hooper G.S. Comparison of the distributions of classical and adaptively aligned EEG power spectra. *International journal of psychophysiology*. 2005; 2 (55): 179–189.
6. Pfurtscheller G., Lopes da Silva F.H. Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles. *Clinical Neurophysiology*. 1999; 33 (110): 1842–1857.
7. Angelakis E., Lubar J.F., Stathopoulou S., Kounios J. Peak alpha frequency: an electroencephalographic measure of cognitive preparedness. *Clinical Neurophysiology*. 2004; 4 (115): 887–897.
8. Klimesch W., Doppelmayr M., Schimke H., Pachinger T. Alpha frequency, reaction time, and the speed of processing information. *Clinical Neurophysiology*. 1996; 6 (13): 511–518.
9. Jin Y., O'Halloran J.P., Plon L., Sandman C.A., Potkin S.G. Alpha EEG predicts visual reaction time. *International Journal of Neuroscience*. 2006; 9 (116): 1035–1044.
10. Базанова О.М., Афтанас Л.И. Индивидуальные показатели альфа-активности электроэнцефалограммы и невербальная креативность. *Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова*. 2007; 1: 14–26.
11. Grandy T.H., Werkle-Bergner M., Chicherio C., Schmiedek F., Lovden M., Lindenberger U. Peak Individual alpha frequency as a stable neurophysiological trait marker in healthy younger and older adults. *Psychophysiology*. 2013; 6 (50): 570–582.
12. Clark C.R., Veltmeyer M. D., Hamilton R.J., Simms E., Paul R., Hermens D. et al. Spontaneous alpha peak frequency predicts working memory performance across the age span. *International Journal of Psychophysiology*. 2004; 1 (53): 1–9.
13. Katada A., Hasegawa S., Ohira D., Kumagai T., Harashima T., Ozaki H. et al. On chronological changes in the basic EEG rhythm in persons with Down syndrome — with special reference

- to slowing of alpha waves. *Brain and Development*. 2000; 4 (22): 224–229.
14. Jeong J. EEG dynamics in patients with Alzheimer's disease. *Clinical Neurophysiology*. 2004; 7 (115): 1490–1505.
  15. Tran Y., Boord P., Middleton J., Craig A. Levels of brain wave activity (8–13Hz) in persons with spinal cord injury. *Spinal Cord*. 2004; 2 (42): 73–79.
  16. Stoffers D., Bosboom J.L.W., Deijen J.B., Wolters E.C., Berendse H.W., Stam C.J. Slowing of oscillatory brain activity is a stable characteristic of Parkinson's disease without dementia. *Brain*. 2007; 7 (130): 1847–1860.
  17. Hayashi K., Tsuda N., Sawa T., Hagihira S. Ketamine increases the frequency of electroencephalographic bicoherence peak on the a spindle area induced with propofol. *British Journal of Anaesthesia*. 2007; 3 (99): 389–395.
  18. Bojak I., Day H.C., Liley D.T.J. Ketamine, propofol, and the EEG: a neural field analysis of HCN1-mediated interactions. *Frontiers in Computational Neuroscience*. 2013; April: 7–22.
  19. Li D., Li X., Hagihira S., Sleight J.W. Cross-frequency coupling during isoflurane anaesthesia as revealed by electroencephalographic harmonic wavelet bicoherence. *The British Journal of Anaesthesia*. 2013; 3 (110): 409–419.
  20. Hasenfratz M., Nil R., Battig K. Development of central and peripheral smoking effects over time. *Psychopharmacology*. 1990; 3 (101): 359–365.
  21. Lindgren M., Molander L., Verbaan C., Lunell E., Rosen I. Electroencephalographic effects of intravenous nicotine – a dose-response study. *Psychopharmacology*. 1999; 3 (145): 342–350.
  22. Angelakis E., Lubar J.F., Stathopoulou S. Electroencephalographic peak alpha frequency correlates of cognitive traits. *Neurosci. Lett*. 2004; 1 (371): 60–63.
  23. Saggat M., King B.G., Zanesco A.P., Aichele S.R., Jacobs T.L., Bridwell D.A. et al. Intensive training induces longitudinal changes in meditation state-related EEG oscillatory activity. *Frontiers in Human Neuroscience*. 2012; 6: article 256.
  24. Napflin M., Wildi M., Sarnthein J. Test–retest reliability of resting EEG spectra validates a statistical signature of persons. *Clinical Neurophysiology*. 2007; 11 (118): 2519–2524.
  25. Smit C.M., Wright M.J., Hansell N.K., Geffen G.M., Martin N.G. Genetic variation of individual alpha frequency (IAF) and alpha power in a large adolescent twin sample. *Int. J. Psychophysiol*. 2006; 2 (61): 235–243.
  26. Klimesch W., Schimke H., Pfurtschelle G. Alpha Frequency, Cognitive Load and Memory Performance. *Brain Topography*. 1993; 3 (5): 241–251.
  27. Osaka M., Osaka N., Koyama S., Okusa T., Kakigi R. Individual differences in working memory and the peak alpha frequency shift on magnetoencephalography. *Cogn. Brain Res*. 1999; 3 (8): 365–368.
  28. Fumoto M., Sato-Suzuki I., Seki Y., Mohri Y., Arita H. Appearance of high-frequency alpha band with disappearance of low-frequency alpha band in EEG is produced during voluntary abdominal breathing in an eyes-closed condition. *Neuroscience Research*. 2004; 3 (50): 307–317.
  29. Guidelines Committee. European Society of Hypertension–European Society of Cardiology guidelines for the management of arterial hypertension. *Journal of Hypertension*. 2003; 21: 1011–1053.
  30. Pavlov S.V., Reva N.V., Loktev K.V., Tumyalis A.V., Korenyok V.V., Aftanas L.I. The temporal dynamics of cognitive reappraisal: Cardiovascular consequences of downregulation of negative emotion and upregulation of positive emotion. *Psychophysiology*. 2013 (in press).
  31. Сидорова П.В., Афтanas Л.И., Павлов С.В., Махнев В.П., Тумялис А.В. Активность мотивационных систем положительного и отрицательного подкрепления и фоновые показатели артериального давления у человека. *Росс. физиол. журнал им. И.М. Сеченова*. 2007; 12 (91): 1415–1426.
  32. Афтanas Л.И., Брак И.В., Рева Н.В. Павлов С.В. Осцилляторы ЭЭГ и индивидуальная вариабельность оборонительного рефлекса сердца у человека. *Росс. физиол. журнал им. И.М. Сеченова*. 2013; 11 (в печати).
  33. Crawford H.J., Clarke S.W., Kitner-Triolo M. Self-generated happy and sad emotions in low and highly hypnotizable persons during waking and hypnosis: laterality and regional EEG activity differences. *Int. J. Psychophysiol*. 1996; 3 (24): 239–266.
  34. Афтanas Л.И., Махнев В.П., Рева Н.В., Савотина Л.Н. Анализ вызванной синхронизации и десинхронизации ЭЭГ в условиях восприятия эмоциогенных стимулов: связь с процессами вегетативной активации. *Росс. физиол. журнал им. И.М. Сеченова*. 2004; 11 (90): 1314–1323.
  35. Benedek M., Kaernbach C. A continuous measure of phasic electrodermal activity. *Journal of Neuroscience Methods*. 2010; 1 (190): 80–91.
  36. Chervin R.D., Malhotra R.K., Burns J.W. Respiratory cycle-related EEG changes during sleep reflect esophageal pressures. *Sleep*. 2008; 12 (31): 1713–1720.
  37. Aeschbach D., Matthews J.R., Postolache T.T., Jackson M.A., Giesen H.A., Wehr T.A. Two circadian rhythms in the human electroencephalogram during wakefulness. *Am. J. Physiol*. 1999; 6 (277): 1771–1779.
  38. Chan A.S., Cheung M.C., Sze S.L., Leung W.W.M., Shi D. Shaolin dantian breathing fosters relaxed and attentive mind: a randomized controlled neuro-electrophysiological study. *Evid. Based Complement Alternat. Med*. 2011; Article ID 180704.
  39. Feldman J.L., Del Negro C.A. Looking for inspiration: new perspectives on respiratory rhythm. *Nature Reviews Neuroscience*. 2006; 3 (7): 232–241.
  40. Rybak I.A., Shevtsov N.A., Paton J.F.R., Dick T.E., St.-John W.M., Orschel M.M. et al. Modeling the ponto-medullary respiratory network. *Respiratory Physiology & Neurobiology*. 2004; 2–3 (143): 307–319.
  41. Guillery R.W., Sherman S. M. The thalamus as a monitor of motor outputs. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 2002; 1428 (357): 1809–1821.
  42. Aubert A.E., Seps B., Beckers F. Heart Rate Variability in Athletes. *Sports Med*. 2003; 12 (33): 889–919.
  43. Thayer J.F., Ahs F., Fredrikson M., Sollers J.J. 3rd, Wager T.D. A meta-analysis of heart rate variability and neuroimaging studies: Implications for heart rate variability as a marker of stress and health. *Neurosci. Biobehav. Rev*. 2012; 6 (36): 747–756.
  44. Rajendra Acharya U., Joseph K.P., Kannathal N., Lim C.M., Suri J.S. Heart rate variability: a review. *Medical and Biological Engineering and Computing*. 2006; 12 (44): 1031–1051.
  45. Lxrincz M.L., Crunelli V., Hughes S.W. Cellular Dynamics of Cholinergically Induced alpha (8–13 Hz) Rhythms in Sensory Thalamic Nuclei In Vitro. *The Journal of Neuroscience*. 2008; 3 (28): 660–671.
  46. Roth N., Battig K. Effects of cigarette smoking upon frequencies of EEG alpha rhythm and fingertapping. *Psychopharmacology*. 1991; 2 (105): 86–90.
  47. Morrell H.E., Cohen L.M. Cigarette smoking, anxiety, and depression. *J. Psychopathol. Behav. Assessment*. 2006; 4 (28): 283–297.
  48. Foulds J., McSorley K., Sneddon J. Effect of subcutaneous nicotine injections on EEG alpha frequency in non-smokers: a placebo-controlled pilot study. *Psychopharmacology*. 1994; 1–2 (115): 163–166.
  49. Aftanas L.I., Varlamov A.A., Pavlov S.V., Makhnev V.P., Reva N.V. Time-dependent cortical asymmetries induced by emotional arousal: EEG analysis of event-related synchronization and desynchronization in individually defined frequency bands. *Int. J. Psychophysiol*. 2002; 1 (44): 67–82.
  50. Lang P.J., Bradley M.M. Emotion and the motivational brain. *Biol. Psychol*. 2010; 3 (84): 437–450.

51. Sridharan D., Levitin D.J., Menon V. A critical role for the right fronto-insular cortex in switching between central-executive and default-mode networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 2008; 34 (105): 12569–12574.
52. Cooper N.R., Croft R.J., Dominey S.J., Burgess A.P., Gruzelier J.H. Paradox lost? Exploring the role of alpha oscillations during externally vs. internally directed attention and the implications for idling and inhibition hypotheses. *Int. J. Psychophysiol.* 2003; 1 (47): 65–74.
53. Sadaghiani S., Scheeringa R., Lehongre K., Morillon B., Giraud A.L., Kleinschmidt A. Intrinsic connectivity networks, alpha oscillations, and tonic alertness: a simultaneous Electroencephalography/functional Magnetic Resonance Imaging study. *The Journal of Neuroscience.* 2010; 30 (30): 10243–10250.
54. Sadaghiani S., Scheeringa R., Lehongre K., Morillon B., Giraud A.L., D'Esposito M., et al.  $\alpha$ -Band phase synchrony is related to activity in the fronto-parietal adaptive control network. *J. Neurosci.* 2012; 32 (41): 14305–14310.
55. Pury C.L.S., McCubbin J.A., Helfer S.G., Galloway C., McMullen J. Elevated Resting Blood Pressure and Dampened Emotional Response. *Psychosomatic Medicine.* 2004; 4 (66): 583–587.
56. McCubbin J.A., Merritt M.M., Sollers J.J. 3rd, Evans M.K., Zonderman A.B., Lane R.D. et al. Cardiovascular-emotional dampening: the relationship between blood pressure and recognition of emotion. *Psychosom. Med.* 2011; 9 (73): 743–750.
57. Sgoifo A., Costoli T., Meerlo P., Buwalda B., Pico'-Alfonso M.A., De Boer S. et al. Individual differences in cardiovascular response to social challenge. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2005; 1 (29): 59–66.
58. Ray W.J., Cole H.W. EEG Alpha Activity Reflects Attentional Demands, and Beta Activity Reflects Emotional and Cognitive Processes. *Science.* 1985; 4700 (228): 750–752.
59. Sprangers M.A., Bartels M., Veenhoven R., Baas F., Martin N.G., Mosing M. et al. Which patient will feel down, which will be happy? The need to study the genetic disposition of emotional states. *Qual. Life Res.* 2010; 10 (19): 1429–1437.
60. Bodenmann S., Rusterholz T., Durr R., Stoll C., Bachmann V., Geissler E. et al. The functional Val158Met polymorphism of COMT predicts interindividual differences in brain alpha oscillations in young men. *J. Neurosci.* 2009; 35 (29): 10855–10862.
61. Basar E. Oscillations in «brain-body-mind» — a holistic view including the autonomous system. *Brain Res.* 2008; 1235: 2–11.
62. Basar E. Is research on brain oscillations in a new «take off-state» in integrative brain function? *Int. J. Psychophysiol.* 2012; 3 (85): 285–288.

#### КОНТАКТНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

**Афтана́с Любоми́р Ива́нович**, доктор медицинских наук, профессор, академик РАМН, заведующий лабораторией психофизиологии ФГБУ «НИИ физиологии и фундаментальной медицины» СО РАМН

**Адрес:** 630117, Новосибирск, ул. Тимакова, д. 4, **тел.:** (383) 335-98-55, **e-mail:** l.aftanas@physiol.ru

**Тумяли́с Алексе́й Вячесла́вович**, научный сотрудник лаборатории психофизиологии ФГБУ «НИИ физиологии и фундаментальной медицины» СО РАМН

**Адрес:** 630117, Новосибирск, ул. Тимакова, д. 4, **тел.:** (383) 335-97-37 **e-mail:** a.v.tumyalis@physiol.ru