

Кардиосинхронные феномены работы мозга:  
Психофизиологические аспекты

А.Я.Каплан, С.Л.Шишкин

AYa Kaplan, SL Shishkin. Cardiosynchronous phenomena of the work of the brain: the psychophysiological aspects. Nauchnye Dokl. Vyss. Shkoly: Biol. Nauki. 1992. 10: 5-24 (in Russian).

Обзор посвящен кардиосинхронным компонентам ЭЭГ, а также кардиосинхронной модуляции вызванных потенциалов головного мозга и поведенческих показателей у человека. Исследования этих феноменов ведутся как в рамках развития гипотезы Лейси о роли висцеральной афферентной обратной связи в психофизиологических процессах, так и в направлении изучения осознанного восприятия висцеральной афферентации. Данные, полученные в этих исследованиях, свидетельствуют об участии кардиосинхронной висцеральной афферентации в процессах психофизиологической интеграции, не связанных непосредственно с механизмами кардиоваскулярного гомеостаза. Обсуждаются вопросы функциональной интерпретации отдельных кардиосинхронных феноменов работы мозга.

Клинико=физиологические исследования, опыт профилактической медицины и субъективные наблюдения свидетельствуют о тесной связи психических и вегетативных процессов в формировании адаптивного поведения организма. При этом наряду с установившимся взглядом о первопричинной роли психического фактора в развитии комплекса вегетативного обеспечения адаптивных регуляций в последнее время все большее внимание уделяется вопросам функциональной роли обратной афферентации от вегетативных систем в интегративной деятельности мозга.

Висцеральная афферентация в системных процессах нервной деятельности традиционно, со времен К.Бернара, а затем и в трудах У.Кэннона и Дж.Баркрофта, рассматривалась лишь как часть петли обратной связи в рамках механизмов гомеостатического обеспечения функциональных систем организма. В то же время еще в "физиологической теории эмоций" Джемса-Ланге была сделана попытка придать висцеральной афферентации качество модулятора психической деятельности. Бихевиористская направленность этой концепции не позволила ей найти прочные обоснования в психофизиологических экспериментах, что в значительной мере дискредитировало идею о вегетативном контексте психических функций. Экспериментальная разработка этой идеи затруднялась еще и отсутствием надежной модели для идентификации событий вегетативной сферы организма на уровне таких психических процессов, как внимание, восприятие, сенсомоторная деятельность и др.

В 60-е годы в качестве такой модели был выбран коррелированный с фазами кардиоцикла мониторинг психофизиологических показателей или ЭЭГ в разные фазы кардиоцикла. В рамках подобного рода моделей оказалось возможным вплотную подойти к экспериментальному анализу модулирующего воздействия кардиоваскулярной активности на психические функции, как одной из возможных компонент психовегетативного взаимодействия.

К настоящему времени с использованием разнообразных методологических подходов выполнен целый ряд исследований феноменов мозговой деятельности, связанных во времени с сердечными сокращениями.

Однако полученные в этом направлении разными авторами результаты противоречивы и требуют критического анализа. Попытка такого анализа предпринята в настоящем обзоре.

#### Диссоциация arousal и гипотеза Лейси

Исходным пунктом для развития работ по кардиосинхронной модуляции психофизиологических функций стала так называемая барорецепторная гипотеза, выдвинутая в 60-е годы американскими психофизиологами Джоном и Беатрисой Лейси. В то время была широко распространена концепция, в рамках которой показатели активности ЦНС, различных висцеральных систем и поведения считались индикатором общей активации (arousal), разные уровни которой составляют непрерывный континуум состояний организма (см., например, [1]). Лейси, обратив внимание на несоответствие такого подхода реальной сложности протекающих в организме процессов, собрали довольно многочисленные факты "диссоциации" электрокортикального, висцерального и поведенческого arousal. Для объяснения одной из форм такой диссоциации они и предложили "барорецепторную гипотезу", ставшую, по мнению ряда исследователей, одной из самых значительных теорий в психофизиологии [51].

В своих экспериментах Лейси и их коллеги [25] обнаружили, что у испытуемых, готовящихся реагировать на стимул, предъявляемый через фиксированный промежуток времени после предупредительного сигнала, ритм сердечных сокращений замедлялся, а не ускорялся, как можно было бы ожидать в соответствии с теорией активации. Более того, быстрые реакции соответствовали большему замедлению сердечного ритма, а медленные – меньшему [26]. Получалось, что сдвигу в сторону большей активации на поведенческом уровне соответствовал сдвиг в противоположную сторону на висцеральном уровне. Лейси предположили, что в механизмах психовегетативного взаимодействия сердечный ритм выполняет особую "инструментальную" роль, регулируя поступление сенсорной информации через посредство механизма барорецепторного торможения процессов, идущих на уровне коры больших полушарий.

Обычно понятие "барорецепторное торможение" используется для обозначения эффекта угнетения сердечно-сосудистой активности, возникающего при участии бульбо-спинальных центров в ответ на увеличение афферентации барорецепторов, в частности, при пульсовых колебаниях кровотока (см., например, [2]). Однако многие исследователи регистрировали при искусственной стимуляции барорецепторов каротидного синуса немедленное торможение активности высших центров, проявляющееся и на уровне поведения, и в электрофизиологических показателях, которое не удавалось связать с функциями регуляции работы сердечно-сосудистой системы (см. обзоры в [24, 39]). В частности, Бонвалле с сотрудниками в опытах на кошках показали, что стимуляция барочувствительных афферентов синокаротидной зоны вызывает депрессию электрокортикальной активности, сдвигая ее частотный спектр в сторону медленных колебаний [8] (цит. по [24]), а лишение продолговатого мозга афферентации от сердечно-сосудистой системы, напротив, пролонгирует кортикальную активность, индуцированную стимуляцией ретикулярной формации [7]. На основании этих и других данных Лейси предположили, что увеличение частоты сердечных сокращений (ЧСС) и артериального давления, приводя к возрастанию афферентации от артериальных барорецепторов, тем самым препятствует поступлению информации из окружающей среды к коре больших полушарий (состояние "rejection"), что способствует оптимизации собственно когнитивных процессов. Соответственно уменьшение ЧСС и артериального давления, снижая барорецепторное торможение, приводит к улучшению восприятия внешних сигналов ("intake"). Снижение барорецепторного торможения также облегчает, с точки зрения Лейси, сенсорную деятельность. Таким образом, структуры мозга, не отно-

сящиеся собственно к системе кардиоваскулярного гомеостаза, оказываются как бы включенными в ту же петлю "висцеральной афферентной обратной связи", которая обеспечивает барорефлекс. Однако использование этого механизма в процессе реализации психической деятельности заключается, в частности, в формировании состояний "intake" или "rejection" [23-27].

Теоретические построения Лейси неоднократно подвергались серьезной критике (см. [13]). Но сформулированная ими концепция об адаптивном модулировании активности психических функций афферентацией от сердечно-сосудистой системы, несмотря на всю ее экстравагантность, вызвала не ослабевающий до сих пор поток исследований. Эти исследования были посвящены, главным образом, воздействиям висцеральной афферентации, и прежде всего афферентации сердечно-сосудистого происхождения, на функции человеческого мозга, не связанные с регуляцией кардиоваскулярного гомеостаза. Во многих из них, как и в ранних экспериментах Лейси, была показана зависимость поведенческих показателей и ЭЭГ от частоты сердечных сокращений (см. обзоры в [13, 39]). Однако воздействия, с помощью которых в эксперименте вызывают изменения ритма сердца, могут одновременно непосредственно влиять и на центральные процессы, тем самым определяя наблюдаемый эффект. Поэтому делать однозначные выводы о влиянии висцеральной афферентации на центральные процессы на основании данных таких экспериментов вряд ли возможно [43]. В то же время, как отметил еще сам Дж.Лейси [24], перспективен и другой подход к исследованию кардиогенных воздействий на функции мозга, заключающийся в регистрации интересующих экспериментатора психофизиологических показателей в различные фазы кардицикла (КЦ). Фазы КЦ различаются по интенсивности воздействий со стороны сердечно-сосудистой системы, которые могут участвовать в модуляции активности мозговых структур, т.е. по уровню афферентации от механорецепторов сердца и барорецепторов [24], а также, заметим, и по действию непосредственно на ткани мозга пульсовых колебаний кровяного давления. В связи с этим существование зависимости того или иного психофизиологического показателя от фазы КЦ (так называемый "cardiac cycle effect" - КЦ=эффект) должно служить весомым аргументом в пользу того, что отражаемые этим показателем процессы модулируются воздействиями сердечно-сосудистого происхождения. В качестве альтернативного объяснения КЦ=эффекта можно лишь предполагать существование некоего центрального ритмического процесса, который одновременно детерминирует и сердечный ритм, и синхронные с ним вариации поведенческих и электрофизиологических показателей, что, очевидно, менее правдоподобно [43].

В силу естественного происхождения сердечного ритма, его относительного постоянства и удобства регистрации оказывается возможным рассматривать влияния сердечных сокращений на мозг человека в качестве очень удобной модели вегетативной модуляции центральных функций в целом. Мы полагаем, что изучение различных КЦ=эффектов должно представлять особый интерес для исследователей, в частности в рамках проблемы интеграции различных функциональных систем организма.

Полученные к настоящему времени данные исследований, в которых использовался "кардиоциклический" подход, и будут рассмотрены в дальнейшем.

#### Поведенческие феномены, указывающие на существование кардиосинхронных влияний на ЦНС

История изучения кардиосинхронной модуляции работы мозга берет свое начало с экспериментов, в которых в качестве интегральных показателей работы мозга использовались поведенческие показатели.

В большинстве поведенческих КЦ=экспериментов был использован широко применяемый в психофизиологии показатель - время сенсомоторной реакции (ВР). Некоторые исследователи продемонстрировали,

что реакции на стимулы, предъявляемые перед очередной систолой желудочков сердца, оказываются в среднем быстрее, чем на стимулы, приходящиеся на более позднюю часть КЦ [6, 12, 34]. Каллавей [12] наблюдал зависимость ВР от фазы КЦ даже у испытуемых с искусственными водителями ритма сердца.

Ряду авторов не удалось обнаружить влияние фазы КЦ на ВР или был найден лишь недостоверный эффект (см. [13, 14]), причем какая-либо закономерная связь между особенностями применяемой методики и наличием или отсутствием эффекта не прослеживалась [14]. Это могло быть связано, в частности, с небольшой величиной изменений ВР на протяжении КЦ. Поскольку величина ВР обычно весьма вариабельна, влияние фазы КЦ может легко маскироваться действиями других факторов (см., например, [39]). Одним из таких факторов является дыхание: характер изменений ВР в ходе КЦ существенно зависит от того, во время вдоха или выдоха подается стимул, причем показано, что лишь на выдохе торможение реакций происходит в соответствии с барорецепторной гипотезой [4]. Поскольку известно, что стимуляция барорецепторных афферентов обычно вызывает замедление сердечных сокращений также лишь на выдохе, эти данные являются косвенным подтверждением тезиса Лейси о вероятной общности механизмов барорефлекса и систолического торможения структур мозга, непосредственно не участвующих в поддержании кардиоваскулярного гомеостаза.

В выполнении испытуемыми задач на ВР можно выделить два компонента: сенсорный (восприятие сигнала) и моторный (ответное движение). Отмечалось, что значительная роль моторного компонента уменьшает их ценность для изучения кардиосинхронной модуляции сенсорных процессов [43]. Вот почему в ряде работ использовались методики, которые не были связаны с моторным ответом и оценивали только эффективность собственно сенсорного восприятия. В случаях, когда эксперимент выявлял зависимость исследуемых показателей (величины порога, индекса выделения сигнала из шума и др.), авторы отмечали ее соответствие барорецепторной гипотезе, т.е. сенсорная функция снижалась через короткий интервал времени после сокращения сердца. Однако достоверный эффект, как и в случае с ВР, удавалось найти далеко не всем исследователям, и причины неудач оставались не вполне ясными (см. обзоры в [13, 14, 43]).

Таким образом, поведенческие эксперименты продемонстрировали существование кардиосинхронной модуляции по крайней мере некоторых психофизиологических функций, но их результаты оказались весьма неоднозначными. В связи с этим большой интерес должны представлять электрофизиологические исследования зависимости процессов восприятия внешних сигналов от фазы КЦ. Физиологическим показателем процессов восприятия в этих экспериментах служили связанные с внешними стимулами вызванные потенциалы.

#### Вызванные потенциалы на стимулы, синхронизированные с разными фазами кардиоцикла

Каллавей и Буксбаум [11] предъявляли испытуемым стимулы (световые вспышки) синхронно с Q=зубцом ЭКГ и через 250 мс после него. ЭЭГ регистрировалась монополярно в точке Cz. Чтобы исключить влияние артефактов электрокардиографического происхождения, из ВП на стимулы вычиталась фоновая активность - ЭЭГ, регистрируемая в те же фазы, что и ВП, но в отсутствие стимуляции. ВП на стимулы, предъявляемые в одну и ту же фазу кардиоцикла, оказались достоверно более сходными между собой (по коэффициенту корреляции), чем ВП на стимулы, предъявляемые в разные фазы.

Сандман и Уокер с сотрудниками [35, 37, 39, 46] получали усредненные ВП на стимулы, синхронизированные с систолическими и диастолическими пиками пульсового давления. Эти исследователи не только установили существование различий между "систолическими ВП" (СВП) и "диастолическими" ВП (ДВП), но и показали, что эти разли-

чия неодинаковы для отведений от левого и правого полушарий, для синхронизации стимулов с пульсовой волной (ПВ) в сонной артерии, надглазничной артерии или в артерии пальца руки, для ВП на зрительные и звуковые стимулы. В последнем случае, однако, трудно судить, какой конкретно фактор играл основную роль, т.к. разной модальности стимула соответствовали также разные точки отведения ЭЭГ (О1, О2 для зрительных ВП и С3, С4 - для слуховых) и разное задание, предлагавшееся испытуемым.

Для зрительных ВП при синхронизации стимулов с ПВ в сонной и надглазничной артериях было характерным значительное превышение амплитуды диастолических над амплитудой систолических ВП, которое наблюдалось только в правом полушарии. Достоверных различий латентности основных компонентов зрительных СВП и ДВП не найдено [39, 46]. Различия амплитуды компонентов слуховых СВП и ДВП были достоверными, но носили более сложный характер [35, 37, 39]. Латентность отдельных компонентов во время диастолы была достоверно меньше, чем во время систолы [35, 37]. В целом эти данные соответствовали гипотезе Лэйси: характеристики ВП на сигналы, предъявляемые во время систолы, свидетельствовали об ослаблении восприятия внешних сигналов по сравнению с ВП на "диастолические" сигналы [35, 39, 46]. По мнению авторов, это ослабление может быть связано или с влиянием барорецепторной афферентации во время систолы [46], или с прямым воздействием пульсаций кровотока на ткани мозга [35, 39].

Сандман и Уокер с сотрудниками провели предварительные исследования особенностей пульсосинхронных ВП в клинических группах. Было выявлено значительное уменьшение амплитуды слуховых СВП у больных гипертонической болезнью по сравнению с СВП здоровых испытуемых, причем у одного из больного с тяжелой формой этого заболевания вызванная активность во время систолы вообще почти не регистрировалась. У другого больного ремиссия отклонений кровяного давления, получаемая с помощью биологической обратной связи, сопровождалась "нормализацией" ВП. С точки зрения авторов [39], повышение импульсации барорецепторов у больных гипертонической болезнью может приводить к значительному угнетению корковой активности в фазу систолы и тем самым обуславливать снижение восприятия и когнитивных способностей, часто сопровождающие симптомы повышенного кровяного давления. Отмечены аномалии пульсосинхронных ВП у гиперактивных детей (в частности, превышение амплитуды СВП над амплитудой ДВП в правом полушарии) и их изменения, вплоть до нормализации, при фармакологическом воздействии, которые характерным образом сопровождали наблюдавшийся дозозависимый эффект воздействия лекарственного препарата на когнитивные функции [39].

Таким образом, метод регистрации пульсосинхронных ВП оказывается весьма чувствительным к некоторым неврологическим и психиатрическим патологиям, что указывает на возможность практического использования этого метода в диагностических целях.

Сандман и др. [36] также установили существование быстрых реакций сосудов мозга на обычные слуховые стимулы. Оказалось, что и этот вид вызванных потенциалов мозга зависит от фазы КЦ: реоэнцефалограмма показала наличие изменений внутричерепного объема крови только в ответ на стимулы, подававшиеся в период диастолы. Изменения внутричерепного объема крови регистрировались примерно в тот же период после подачи стимула, во время которого отмечаются различия СВП и ДВП.

Здесь, однако, возникает вопрос, не могут ли подобные реакции сопровождаться возникновением сдвигов электрических потенциалов, которые могли бы накладываться на вызванную стимулом нейрональную активность и тем самым влиять на результаты регистрации кардиосинхронных ВП. В пользу правомерности этого вопроса говорит характер различий СВП и ДВП на приводимых в работах Сандмана, Уокера и др. рисунков ([35], стр.115; [39], стр.207, 212; [46], стр.522, 524): эти различия выражаются скорее в почти постоянном смещении потенциала в одной фазе КЦ по отношению к другой, обычно наиболее выра-

женном начиная со 100 мс после подачи стимула, чем в усилении или ослаблении отдельных компонентов ВП.

Очевидно, при синхронизации подачи стимула с определенными фазами КЦ возможность наложения на ВП различных электрических влияний, не зависящих напрямую от нейрональной активности, связанной с переработкой информации о стимуле, значительно усложняет интерпретацию показателей ВП. Следует отметить, что авторы рассматривали возможность наложения на ВП скальповой ЭКГ и фоновой кардиосинхронной ЭЭГ=активности: в тех участках КЦ, где регистрировались СВП и ДВП, их выраженность оказалась слабой и не могла повлиять на результаты экспериментов [39]. Однако, к сожалению, не учитывалась возможность наложения на ВП электрических потенциалов, связанных с сосудистыми реакциями на стимул, которые могли быть частично или полностью ответственными и за различия СВП и ДВП, и за межполушарную асимметрию зрительных кардиосинхронных ВП. Заметим, что в известной нам литературе не приводятся результаты одновременной регистрации ВП и поведенческих показателей, "привязанных" к одним и тем же кардиосинхронным стимулам. Следовательно, остается неясным, действительно ли различия ВП в разные фазы КЦ отражают кардиогенную модуляцию интенсивности работы нейрональных систем.

Таким образом, хотя сам факт влияния фазы КЦ на результаты регистрации вызванной электрической активности не вызывает сомнений, его однозначная интерпретация представляется нам преждевременной.

#### Электрофизиологические корреляты восприятия человеком внутренних кардиосинхронных "стимулов"

В описанных выше КЦ=экспериментах ритмическое воздействие со стороны сердечно=сосудистой системы рассматривалось как фактор, действующий полностью вне сферы сознания, хотя и модулирующий функции, которые могут непосредственно влиять на сознание. Другой подход – изучение способности человека к сознательному восприятию ударов сердца (ВУС) – получил широкое распространение в течение двух последних десятилетий не в прямой связи с гипотезой Лейси, а в рамках проблемы осознанного восприятия вегетативной афферентации (см., например, [9, 19]). Способность к ВУС обычно проявляется лишь при определенных условиях, в частности при специальном направлении внимания на удары сердца, однако весьма вероятно, что и в остальное время обеспечивающие ВУС рецепторы посылают в ЦНС импульсы в ритме сердечных сокращений, которые, возможно, участвуют в модуляции мозговых процессов. Есть основания полагать, что этими рецепторами являются interoцепторы, относящиеся к сердечно=сосудистой системе, но большую роль могут играть и рецепторы, лежащие вне ее [9].

Так или иначе, изучение ВУС подводит к рассмотрению сердечного сокращения вместе с последующим механическим процессом – распространением ПВ – в качестве "внутреннего стимула", запускающего в ЦНС определенные процессы, находящиеся во временной связи с фазой КЦ.

Шандри, Спаррер и Вейткунат [40] предположили, что возникающие благодаря деятельности сердца "внутренние стимулы", как и обычные внешние стимулы, могут приводить к появлению корковых ВП – "потенциалов, вызванных сокращением сердца" (ПВС). Свойства этих ВП будут меняться при привлечении внимания к ударам сердца, а также зависеть от способности их воспринимать. Этим исследователям действительно удалось обнаружить ВП с такими свойствами при синхронизации записи фрагментов ЭЭГ с R=зубцом ЭКГ. В отведениях Fz и Cz был найден негативный компонент. Его пик располагался между 200 и 300 мс после R=зубца и в большинстве условий совпадал с вершиной T=зубца ЭКГ, но в условиях направления внимания испытуемых на удары сердца становился более различимым и достоверно сдвигался во времени относительно T=зубца (при этом латентность по отношению к

R=зубцу увеличивалась). Авторы предположили, что имеют дело с компонентом ВП на "внутренний стимул" (выброс крови из сердца в аорту), который в обычных условиях маскируется T=зубцом ЭКГ, хорошо выраженным при усреднении большого числа кардиосинхронных фрагментов ЭЭГ.

Другое подтверждение своей гипотезы о связи кардиосинхронных вызванных потенциалов с ВУС авторы получили при анализе их стабильности, которую оценивали по величине коэффициента корреляции между усредненными ВП, регистрировавшимися в разных условиях. Оказалось, что она достоверно положительно коррелировала со способностью воспринимать удары сердца.

Поскольку кардиосинхронная активность коры, если она существует, и накладывающаяся на нее ЭКГ - процессы, имеющие разные источники, Шандри и др. [40] применили факторный анализ кардиосинхронной ЭЭГ и параллельно записываемой ЭКГ. С его помощью удалось показать, что корковая электрическая активность действительно содержит по крайней мере три компонента, которые отличаются от компонентов ЭКГ и по-разному зависят от способности испытуемых к ВУС, от выполняемой ими задачи и от локализации электрода.

Позднее для отделения артефактов ЭКГ от ПВС было применено вычитание из кардиосинхронной ЭЭГ=активности ЭКГ, снимаемой с кончика носа [42, 49].

Данные о существовании ПВС и их зависимости от способности к ВУС почти одновременно с появлением работы Шандри с сотрудниками [40] были опубликованы также Джонсом и др. [17].

Дальнейшие исследования [18, 31, 40, 41, 42, 48, 49] подтвердили вывод о связи параметров ПВС со способностью к ВУС и направленностью внимания по отношению к ударам сердца. Так, увеличение способности к ВУС в результате тренировки сопровождалось достоверным увеличением негативности в интервале 250-400 мс в отведениях F7 и Fz [42], фиксация внимания на ВУС в сравнении с привлечением внимания ко внешним стимулам привела к отрицательному сдвигу ПВС в интервале 400-600 мс в центральных областях коры (отведения Cz, C3, C4) у испытуемых с низкой способностью к ВУС [31], а увеличение в условиях фиксации внимания на ВУС мотивации (обещание денежного вознаграждения за точный счет ударов сердца) - к появлению положительного компонента с максимумом около 400 мс после R=зубца, наиболее выраженного во фронтальных областях, причем этот сдвиг отмечен только у испытуемых с высокой способностью к ВУС [49]. Изменения ПВС в зависимости от направленности внимания и мотивации соответствовали тому, что можно было ожидать для ВП на обычные внешние стимулы [31, 40, 41, 49].

Значительно раньше - еще в 1964 году - Каллавей описал кардиосинхронную волну в ЭЭГ и ЭКоГ с пиковой латентностью (считая от R=зубца ЭКГ) около 200 мс, которая была отрицательной во фронтальной области по отношению к затылочной и "могла не коррелировать с пульсом в каротидном синусе" ([12], стр.428). Интересно, что форма и амплитуда волны, по крайней мере ее поздней части, зависели от функционального состояния испытуемого - в частности, существенно различались при открытых и закрытых глазах. У части испытуемых эта волна начиналась еще до появления ПВ в каротидном синусе и даже, как видно на приводимых авторами рисунках (стр.427, 428), заметно раньше QRS=комплекса. Наиболее ранний из выделенных Шандри с сотрудниками компонентов, если судить по приводимым ими рисункам ([40], стр.268, 270), также начинается еще до R=зубца, и не исключено, что этот компонент соответствует начальному участку волны, найденной Каллавеем. Столь раннее появление этих феноменов в КЦ может свидетельствовать о связи их с афферентацией предсердного происхождения.

Шандри и Вейткунат [42] отметили, что найденная в их эксперименте латентность наиболее выраженного пика ПВС - 250...400 мс после R=зубца - согласуется с предположением о том, что кардиогенный "стимул" связан с выбросом крови в аорту и совпадает во времени с максимумом давления в левом желудочке и аорте. Время миниму-

ма давления (180...220 мс после R=зубца) в сумме с пиковой латентностью компонента N1 соматосенсорного ВП (130...140 мс), который авторы рассматривают как аналог негативного пика ПВС, дает 310...360 мс, т.е. вполне соответствует экспериментальным данным. Свидетельством в пользу того, что ПВС не являются ответами на афферентные послышки от рецепторов, расположенных на периферии, могут служить данные Джонса с сотрудниками [18]. В их опыте резкое улучшение "периферического" ВУС с помощью сжимавшей палец манжеты, которая обеспечивала четкое ощущение пульсаций, не сопровождалось достоверными изменениями ПВС. Для более подробного обсуждения связи ПВС, особенно их поздних компонентов, с конкретными источниками афферентации, очевидно, требуются дальнейшие исследования.

Авторы также обратили внимание на соответствие их данных о наибольшей выраженности ПВС во фронтальных отведениях некоторым нейроанатомическим данным о существовании проекционных зон висцеральных афферентов во фронтальной коре [42]. Заметим, что в опытах на кошках первичные ответы на раздражение висцеральных афферентов, в т.ч. передающих импульсы от сердечно-сосудистой системы, регистрируются также в передних отделах коры больших полушарий [3]. В то же время наиболее ранний из выделенных Шандри с сотрудниками компонентов, который мы сочли возможным предположительно связать с афферентацией от предсердий (см. выше), в равной мере был выражен во фронтальном, центральном и темпоральном отведениях [40], что говорит о возможности существования и более диффузного ввода в кору ранней информации от сердца.

Уокер и Уокер [45] сравнивали спектр мощности усредненных фрагментов ЭЭГ, запись которых запускалась синхронно с систолическими и диастолическими фазами давления в сонной артерии. Мощность ЭЭГ в медленноволновом диапазоне (4 Гц) в "систолических" фрагментах оказалась выше, чем в "диастолических". По мнению авторов, это подтверждает предположение Лэйси о фазическом торможении корковой активности залпами барорецепторов. Однако использование процедуры усреднения могло, на наш взгляд, привести к появлению артефактов, поскольку авторы не контролировали различие вариабельности связанного с пульсом ЭЭГ=эффекта в систолу и в диастолу.

Другие исследователи [21, 22] описали увеличение мощности медленных составляющих спектра усредненной ЭЭГ при синхронизации используемых в усреднении фрагментов с пульсовой волной по сравнению с некардиосинхронной ЭЭГ. К сожалению, при этом не контролировалось возможное влияние артефактов ЭКГ, и описанные эффекты (в частности, увеличенная мощность медленных составляющих спектра анализируемых образцов пульсосинхронной ЭЭГ по сравнению с "фоновой" ЭЭГ) могут быть в значительной степени связаны с наложением на активность мозгового происхождения медленных компонент скальповой ЭКГ (например, T=зубца).

Как уже отмечалось выше, значительный КЦ=эффект для зрительных ВП отмечен только при отведении от правого полушария коры головного мозга [39, 46]. Для испытуемых с большей активацией правого полушария по сравнению с левым, определяемой с помощью теста на боковые движения глаз, характерна более высокая способность к ВУС [20, 30, 47]; более того, ВУС улучшается во время фиксации взора в левом положении [47]. На основании этих и некоторых других данных делается вывод о преобладании влияния сердечных сокращений на правое полушарие (например, [19, 20, 46]). В правом полушарии (отведение F8) найдена достоверная корреляция между ВУС и амплитудой одного из компонентов ПВС [48], а также наибольшее влияние фактора мотивации на амплитуду ПВС [49]. Однако в двух случаях связь ВУС с ПВС не была найдена в правом полушарии, но в то же время была достоверной в левом полушарии [31, 42]. Напомним, что, с нашей точки зрения, данные по влиянию КЦ на ВП, которым часто придается большее значение в плане проблемы латерализации, еще не могут быть интерпретированы однозначно. Приходится констатировать, что проблема латерализации влияния сердечной ритмики на кору остается открытой.

На основе опубликованных данных нельзя решить, отражается ли в

электрической активности коры каждое сердечное сокращение и связанные с ним события или только некоторые из них. Более того, хотя возможность влияния на кардиосинхронную ЭЭГ пульсаций мозговых жидкостей и принималась во внимание [40], его экспериментальная оценка не проводилась. В связи с этим для КЦ=зависимых компонентов ЭЭГ, как и для ВП на кардиосинхронные стимулы, остается не до конца ясным, в какой мере они отражают реальную кардиосинхронную модификацию электрической активности коры. Данные о наличии или отсутствии корреляции между степенью выраженности ПВС и поведенческих КЦ=эффектов в известной нам литературе отсутствуют. Однако факт существования кардиосинхронных потенциалов, приходящихся во времени на ранний период КЦ, в течение которого ПВ еще не может достигнуть головного мозга, убедительно свидетельствует о том, что ПВС по крайней мере частично обусловлены кардиосинхронной нейрональной активностью. Кардиосинхронная активность, возможно, присутствует в коре постоянно, поскольку кардиозависимые компоненты ЭЭГ регистрируются не только во время ВУС, но и при отсутствии фиксации внимания на ударах сердца, т.е. когда удар сердца не воспринимается на уровне сознания.

#### Кардиоцикл и альфа=ритм ЭЭГ. Попытка пересмотра гипотезы Лейси

Последний класс феноменов, который мы рассмотрим, - ритмическая активность с частотой альфа=ритма, связанная по фазе с сердечными сокращениями, и быстрые колебания поведенческих показателей, также имеющие частоту альфа=ритма и связанные по фазе с КЦ.

Каллавей [10] отметил, что одни и те же участки КЦ в течение первых 200 мс после Q=зубца ЭКГ могут регулярно совпадать во времени с одной и той же фазой альфа=ритма ЭЭГ. Впоследствии фазовую синхронизацию КЦ и альфа=ритма ЭЭГ изучали Уокер и Сандман с сотрудниками [38, 39, 44, 45]. Они применили когерентное накопление фрагментов ЭЭГ, запускаемых систолическими и диастолическими пиками ПВ (т.е. соответствовавшие более поздней части КЦ, чем в работе Каллавея). В усредненных фрагментах присутствовала ритмическая активность, в которой преобладала частота альфа=ритма, при этом "систолический" и "диастолический" фрагменты находились в противофазе. Кардиосинхронный альфа=ритм был особенно хорошо выражен у детей и депрессивных больных [39]. Эффект был одинаковым при отведении от точек O1 и O2, т.е. отсутствовала межполушарная асимметрия, хорошо выраженная при регистрации в этих же точках кардиосинхронных ВП. Следовательно, эффекты, связанные с синхронизацией сердечного ритма и альфа=ритма, не могли быть единственной причиной, определяющей характер "систолических" и "диастолических" ВП. Тем не менее было высказано предположение, что влияние ритмической активности сердца на ритмы мозга может быть одной из составных частей механизма, обуславливающего ее воздействие на сенсорные функции [45].

Следует подчеркнуть, что данные Сандмана, Уокера и сотрудников по кардиосинхронному альфа=ритму особенно интересны не только тем, что они четко показали существование частичной синхронизации сердечного и одного из основных мозговых ритмов, но и тем, что было установлено участие в сопряжении с кардиогенной активностью затылочного региона коры [45], какая-либо связь которого с сердечно=сосудистой регуляцией не установлена [46]. Специальных исследований топографии кардиосинхронного альфа=ритма не проводилось, однако он проявлялся в ряде усредненных по группе испытуемых записей кардиосинхронной ЭЭГ=активности, отводимой от различных областей, которые иллюстрируют работы не обсуждавших этот феномен Шандри и Вейткуната ([40], стр.266; [42], стр.248, 249; [49], стр.37, 38). На этих записях заметна четкая тенденция усиления выраженности альфа=ритма в ряду фронтальных=центральных=темпоральных отведений. Таким образом, можно предположить, что топография кардиосинхронного альфа=ритма сходна с топографией обычного альфа=ритма, т.е. он

сильнее выражен в затылочных и слабее - в лобных областях коры. Этим он отличается от другого кардиосинхронного ЭЭГ-феномена - ПВС (см. выше).

Как и в отношении влияния фазы КЦ на ВП, высказывались как предположения об участии барорецепторов в опосредовании влияния сердечных сокращений, так и предположения о возможности прямого влияния пульсаций на мозговую ткань [39, 45].

Как известно, способность к восприятию стимулов и скорость реакции на них зависят от фазы альфа-ритма, в которую они предъявляются [15, 28, 32]. Каллавей, предъявляя стимулы с шагом 10 и 15 мс в течение короткого интервала времени после Q-зубца ЭКГ, обнаружил быстрые колебания ВР, фаза которых относительно КЦ была постоянной [10, 12], и объяснил их как результат влияния на восприятие сигнала альфа-ритма ЭЭГ, связанного по фазе с КЦ [10]. Этот феномен не привлек впоследствии внимания большинства исследователей, традиционно искавших в различных КЦ-эффектах лишь возможное отражение "барорецепторного торможения" и потому ограничивались изучением различий между усредненными значениями этих показателей, регистрируемых в нескольких участках КЦ.

Однако когда измерения показателей осуществлялись через короткие интервалы времени по отношению к КЦ, а задача не включала моторный компонент (не требовалась немедленная двигательная реакция на стимул), предсказываемых гипотезой Лейси различий для ранней и поздней фаз КЦ найти не удавалось. Вместо этого регистрировались более быстрые колебания способности к восприятию сигналов из внешней среды по отношению ко времени внутри КЦ: при шаге тестирования, равном 100 мс, получили 2 максимума и 2 минимума восприятия зрительной информации [33], а при шаге 33 мс - КЦ-фазозависимые ритмические колебания индекса выделения звуковых сигналов из шума с частотой около 8 Гц [43]. Сравнительно недавно Уолк и Велден [50], используя еще более короткий шаг тестирования КЦ - 25 мс, подтвердили данные, полученные ранее [43]. На этот раз были найдены колебания с частотой около 12 Гц, также входящей в диапазон альфа-ритма (исследовались первые 500 мс после R-зубца ЭКГ). Этот эффект был высокодостоверным ( $p < 0.0001$ ). Авторы пришли к заключению, что другие типы зависимости сенсорного восприятия от фазы КЦ являются артефактами, которые своим происхождению обязаны выбору неадекватно большого шага тестирования. По их мнению, в подобных условиях моменты времени по отношению к КЦ, в которые подавались стимулы, могли случайно приходиться на разные фазы быстрых колебаний функции восприятия так, что регистрировался достоверный эффект, соответствовавший теоретическим представлениям. Таким образом, стало возможным свести все обнаруженные формы зависимости сенсорного восприятия от КЦ к проявлениям его модуляции кардиозависимой ритмической мозговой активностью, имеющей частоту альфа-диапазона [50]. Правомерность такой экстраполяции, впрочем, еще требует экспериментального обоснования, так как существование КЦ-зависимых колебаний с частотой альфа-ритма Уолк и Велден показали лишь в рамках одной методики оценки восприятия.

Для объяснения механизма обнаруженного ими явления авторы привлекли известную концепцию Андерсена и Андерссона [5]. Согласно этой концепции, альфа-активность отражает состояние кортико-таламического резонанса, возбуждаемого афферентной активностью, которое способно подавлять проведение сенсорной информации к коре. Иногда это состояние проявляется в ЭЭГ в форме альфа-ритма. Уолк и Велден [50, 51, 53] считают, что ритмическая активность сердечно-сосудистых афферентов способствует возникновению резонансных колебаний, в т.ч. проявляющихся в виде КЦ-фазозависимого альфа-ритма. Сходный феномен ранее был найден в опытах на анестезированных кошках [29]: при стимуляции сердечно-сосудистых афферентов в районе ядра одиночного пучка в коре больших полушарий появлялась электрическая активность, практически неотличимая от спонтанной альфа-подобной активности (при этом, однако, не изучалась связь между фазой вызванных колебаний и стимулами). Вместе с тем, пос-

кольку предполагается, что модулирование поступления сенсорной информации в кору процессами, запускаемыми сердечной афферентацией, происходит на уровне таламуса, больше результатов может дать изучение этих явлений с помощью поведенческих показателей, отражающих эффективность сенсорных функций, а не исследование на уровне ЭЭГ [52].

Уолк и Велден [50, 51, 53] предложили пересмотреть гипотезу Лейси, сохранив, однако, постулат об "инструментальной" роли сердца по отношению к мозгу. С их точки зрения, определяющим фактором является не суммарная мощность залпов барорецепторов, а частота этих залпов и ее стабильность. Замедление сердечного ритма, сопровождающее, в частности, ожидание релевантного сигнала в задачах с предупредительным сигналом, создает условия для лучшего восприятия информации из внешней среды не путем уменьшения суммарной афферентации от сердечно-сосудистой системы, а посредством сбоя синхронизации мозговой ритмики. В подтверждение своих теоретических представлений авторам удалось, в частности, продемонстрировать, что замедление ЧСС в таких задачах сопровождается параллельным уменьшением мощности альфа-ритма в ЭЭГ [51].

Предложенная Уолком и Велденом замена представления о торможении коры афферентацией от барорецепторов на гипотезу о синхронизирующем воздействии этой афферентации на мозговую ритмику, не снимая определенный механицизм, присущий идее об "инструментальной" роли сердца, дает возможность по-новому взглянуть на взаимоотношения сердечно-сосудистой системы и ЦНС. Однако присутствием феномена синхронизации удастся удовлетворительно объяснить лишь результаты экспериментов по зависимости от фазы КЦ сенсорного восприятия. Для объяснения результатов экспериментов по времени реакции, на наш взгляд, положения барорецепторной гипотезы в том ее варианте, который предложили Лейси, еще могут быть полезными. Об этом пойдет речь в следующей главе.

Существует ли барорецепторное торможение,  
не связанное с кардиоваскулярной регуляцией?

Вряд ли можно считать случайным соответствие предсказаниям барорецепторной гипотезы результатов КЦ-экспериментов с тестированием времени реакции, в которых была найдена зависимость показателя от фазы КЦ, а также экспериментов по изучению ВП на внешние стимулы, синхронные с систолой и диастолой. Следует иметь в виду, что в различных экспериментах время предъявления и "систолических", и "диастолических" стимулов по отношению к КЦ не совпадало. При существовании лишь быстрых КЦ-фазозависимых колебаний амплитуды ВП и скорости реакции стимулы в разных экспериментах случайно попадали бы на разные фазы этих колебаний и в систоло-диастолических различиях в целом отсутствовали бы какие-либо закономерности (см., например, [6, 12, 39]).

В настоящее время трудно конструктивно обсуждать факты несоответствия концепции Уолка и Велдена результатам опытов по регистрации ВП на кардиосинхронные стимулы, поскольку, как уже отмечалось, нельзя исключить, что влияние фазы КЦ на амплитуду ВП не отражает изменений эффективности обработки информации в разные фазы КЦ.

В отношении же КЦ-эффекта для времени реакции уместно вспомнить, что Каллавей [10, 12] еще более четверти века назад предложил отдельно рассматривать эффекты альфа-ритма ЭЭГ, в т.ч. кардиозависимого, и собственно "автономный кардиоваскулярный цикл", отражающий торможение центральных процессов разрядами сердечно-сосудистых афферентов. Первый влияет на раннюю фазу сенсорной реакции, связанную с восприятием стимула [10, 15], а второй, как показал Каллавей [10] - на позднюю фазу, т.е. на моторный ответ. В экспериментах по времени реакции эти эффекты суммируются, однако при тестировании КЦ с большим шагом выявляется только эффект, связанный с моторным ответом.

Возможно, барорецепторное торможение моторных функций частично или полностью осуществляется на уровне спинного мозга. Торможение активности симпатических эфферентов в ритме сердца, связанное с активностью барорецепторов, уже давно известно [2], и можно предположить, что тот же самый или аналогичный механизм реализует и торможение моторных эфферентов. В пользу этой точки зрения говорят данные, недавно полученные Элбертом и др. [16]: обнаружено торможение моносинаптического спинального рефлекса (Т=рефлекса) у человека при кратковременном активирующем воздействии на барорецепторы каротидного синуса в период систолы. Таким образом, хотя Джон и Беатриса Лейси и их последователи постулировали существование барорецепторного торможения коркового уровня, может оказаться, что первоначальный вариант барорецепторной гипотезы больше применим к спинальному уровню. Более того, не исключено, что функциональное значение этого феномена не выходит за рамки обеспечения оптимальных условий работы сердечно-сосудистой системы.

Заметим, что участие афферентации от барорецепторов в событиях, проявляющихся в различных формах КЦ=эффекта, подразумевается в большинстве работ, посвященных этому эффекту (см., например, [39, 53]). Такая роль барорецепторов была обоснована Лейси на основании нейрофизиологических данных, полученных, как отмечалось выше, в опытах по искусственной стимуляции каротидного синуса. Однако, поскольку такие опыты требовали значительных хирургических и других нефизиологических воздействий, позднее высказывались обоснованные сомнения в применимости этих данных к обычным физиологическим условиям [13]. Нам удалось обнаружить лишь три работы, в которых роль барорецепторов в КЦ=эффекте косвенно обосновывалась психофизиологическими данными. Кардиосинхронные осцилляции показателя восприятия с частотой альфа=ритма были значительно более четко выражены, когда когерентное накопление его значений проводилось синхронно моменту появления ПВ в сонной артерии, а не синхронно R=зубцу ЭКГ [43]. К сожалению, статистический материал, полученный в эксперименте с участием четырех испытуемых, не давал возможности прийти к сколь-нибудь определенному выводу. В другой работе была найдена зависимость времени появления кардиосинхронной активности в ЭЭГ по отношению к R=зубцу ЭКГ от времени проведения ПВ до мочки уха [21]. Из этого наблюдения можно сделать вывод об участии ПВ в передаче импульса от сердца к высшим отделам мозга, но оно не прибавляет уверенности в предполагаемой роли барорецепторов, поскольку тот же результат мог получиться и в случае, если бы изменения в ЭЭГ были результатом непосредственного действия пульсовых толчков на мозговую ткань. Кроме того, выше уже упоминался факт появления ЭЭГ=волны в раннюю фазу КЦ - в период, когда передача кардиогенных воздействий не могла опосредоваться пульсовой волной: в этом случае барорецепторы вообще не могли играть никакой роли. Наконец, как уже отмечалось, косвенным аргументом в пользу участия барорецепторов в кардиосинхронной модуляции сенсомоторных функций является фазовый характер влияния дыхания на КЦ=эффект при регистрации времени реакции [4]. Однако в данном случае КЦ=эффект мог быть не связан с корковым уровнем.

Таким образом, постулированное Лейси "барорецепторное торможение" коры до сих пор остается под вопросом. Для точного определения путей проведения к головному мозгу кардиогенных воздействий потребуются специальные исследования.

\* \* \* \* \*

Проблема висцеральной модуляции психических процессов получила значительную экспериментальную разработку в связи с введением в практику психофизиологических исследований так называемых кардиоциклических экспериментов. Критический анализ совокупности имеющихся в настоящее время результатов кардиоциклических и подобных им экспериментов не дает надежных оснований к однозначной интерпретации кардиосинхронных феноменов работы мозга и их нейрофизиоло-

гических механизмов. Однако полученные данные убедительно свидетельствуют о самом существовании зависимой от деятельности сердечно-сосудистой системы модуляции как биоэлектрической активности коры больших полушарий мозга, так и некоторых психических и сенсомоторных процессов. В связи с этим представляется целесообразным дальнейшее развитие исследований по проблеме психоvegetативного сопряжения, включая использование синхронной регистрации психофизиологических и различных вегетативных феноменов в одном эксперименте, а также применение нейрофармакологического анализа.

#### Литература

1. Блок В. Уровни бодрствования и внимания. - В кн.: Экспериментальная психология. Вып.3. М.: Прогресс, 1970, с. 97-146.
2. Лебедев В.П. Бульбо=спинальный уровень нервной регуляции сосудов. - В кн.: Физиология кровообращения. Л.: Наука, 1986, с. 230-271.
3. Мусящикова С.С., Черниговский В.Н. Кортикальное и субкортикальное представительство висцеральных систем. Л., 1973. 286 с.
4. Шмидт А., Рот Н., Херр М. Влияние сопряженных сердечно-сосудистых и дыхательных афферентных сигналов на центральные процессы переработки информации у человека. - Журнал высш.нерв.деят=сти, 1990, т.40, с. 850-855.
5. Andersen P., Andersson S.A. Physiological Basis of the Alpha Rhythm. - N.Y.: Appleton=Century=Crofts, 1968.
6. Birren J.E., Cardon P.V., Phillips S.L. Reaction time as a function of the cardiac cycle in young adults. - Science, 1963, v. 140, p. 195-196.
7. Bonvallet M., Allen M.B. Prolonged spontaneous and evoked reticular activation following discrete bulbar lesions. - Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol., 1963, v. 15, p.969-988.
8. Bonvallet M., Dell P., Hiebel G. Tonus sympathique et activite electrique corticale.- Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol., 1954, v. 6, p. 119-144.
9. Brener J., Kluitse C. Heartbeat detection: judgments of the simultaneity of external stimuli and heartbeats. - Psychophysiol., 1988, v. 25, p. 554-561.
10. Callaway E. Response speed, the EEG alpha cycle, and the autonomic cardiovascular cycle. - In: Behaviour, Aging, and the Nervous System. Springfield, Ill.: Thomas, 1965, p. 217-234.
11. Callaway E., Buchsbaum M. Effects of cardiac and respiratory cycles on averaged visual evoked responses. - Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol., 1965, v. 19, p. 476-480.
12. Callaway E., Layne R. Interaction between the visual evoked response and two spontaneous biological rhythms: the EEG alpha cycle and the cardiac arousal cycle. - Ann. N.Y. Acad.Sci., 1964, v. 112, p. 421-431.
13. Carroll D., Anastasiades P. The behavioral significance of heart rate: the Lacey's hypothesis. - Biol.Psychol., 1978, v. 7, p. 249-275.
14. Coles M.G.H., Strayer D.L. The psychophysiology of the cardiac cycle time effect. - In: Psychophysiology of Cardiovascular Control. N.Y., L.: Plenum Press, 1985, p.517-534.
15. Dustman R.E., Beck E.C. Phase of alpha brain waves, reaction time, and visually evoked potentials. - Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol., 1965, v. 18, p. 433-440.
16. Elbert T., Brunia K. et al. Activation of carotid baroreceptors inhibits spinal reflexes (Abstract). - Psychophysiol., 1991, v. 28, p. S20.
17. Jones G.E., Leonberger T.F. et al. Preliminary data exploring the presence of an evoked potential associated with cardiac visceral activity (Abstract). - Psychophysiol., 1986, v.23, p.445.

18. Jones G.E., Rouse C.H., Jones K.R. The presence of visceral evoked potentials elicited by cutaneous palpitation of heartbeats in high and low awareness subjects (Abstract). - *Psychophysiol.*, 1988, v. 25, p. 459.
19. Katkin E.S. Blood, sweat and tears: individual differences in autonomic self-perception. - *Psychophysiol.*, 1985, v. 22, p.125-137.
20. Katkin E.S., Reed S.D. Cardiovascular asymmetries and cardiac perception. - *Intern. Journ. Neurosci.*, 1988, v. 39, p. 45-52.
21. Koriath J.J., Lindholm E. Cardiac-related cortical inhibition during a fixed foreperiod reaction time task. - *Intern. Journ. Psychophysiol.*, 1986, v. 4, p. 183-195.
22. Koriath J.J., Lindholm E., Landers D.M. Cardiac-related cortical activity during variations in mean heart rate. - *Intern. Journ. Psychophysiol.*, 1987, v. 5, p. 289-299.
23. Lacey B.C., Lacey J.I. Studies of heart rate and other bodily processes in sensorimotor behavior. - In: *Cardiovascular Psychophysiology*. Chicago: Aldine, 1974, p.538-564.
24. Lacey J.I. Somatic response patterning and stress: some revisions of activation theory. - In: *Psychological Stress: Issues in Research*. N.Y.: Appleton-Century-Crofts, 1967, p.14-44.
25. Lacey J.I., Kagan J. et al. The visceral level: situational determinants and behavioral correlates of autonomic response patterns. - In: *Expression of the Emotions in Man*. N.Y.: Intern. Univers. Press, 1963, p.161-196.
26. Lacey J.I., Lacey B.C. Some autonomic-central nervous system interrelationships. - In: *Physiological Correlates of Emotion*. N.Y.: Acad. Press, 1970, p.205-228.
27. Lacey J.I., Lacey B.C. On heart rate responses and behavior: a reply to Elliot. - *Journ. Personality Soc. Psychol.*, 1974, v. 30, p. 1-18.
28. Lansing R.W. Relation of brain and tremor rhythms to visual reaction time. - *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, 1957, v.9, p. 497-504.
29. Magnes J., Moruzzi G., Pompeiano O. Electroencephalogram synchronizing structures in the lower brain stem. - In: *The Nature of Sleep*. London: Churchill, 1961, p.57-78.
30. Montgomery W.A., Jones G.E. Laterality, emotionality, and heartbeat perception. - *Psychophysiol.*, 1984, v. 21, p.459-465.
31. Montoya P., Schandry R., Muller A. The influence of cardiac awareness and focus of attention on the heartbeat evoked potential (Abstract). - *Psychophysiol.*, 1991, v. 28, p. S40.
32. Nunn C.M.H., Osselton J.W. The influence of the EEG alpha rhythm on the perception of visual stimuli. - *Psychophysiol.*, 1974, v. 11, p. 294-303.
33. Requin J., Brouchon M. Mise en evidence chez l'Homme d'une fluctuation des seuils perceptifs visuels dans la periode cardiaque. - *Compt. Rend. Seanc. Soc. Biol.*, 1964, v. 158, p. 1891-1894.
34. Saari M., Pappas B. Cardiac cycle phase and movement and reaction times.- *Percept.Motor Skills*, 1976, v. 42, p.767-770.
35. Sandman C.A. Augmentation of the auditory event related potentials of the brain during diastole. - *Internat. Journ. Psychophysiol.*, 1984, v. 2, p. 111-119.
36. Sandman C.A., O'Halloran J.P., Isenhardt R. Is there an evoked vascular response? - *Science*, 1984, v. 224, p. 1355-1357.
37. Sandman C.A., Swanson J.M. Cardiovascular influence in the auditory AEP (Abstract). - *Psychophysiol.*, 1982, v. 19, p.345.
38. Sandman C.A., Swanson J.M. et al. Phase-locked relationships between cardiovascular events and the brain (Abstract). - *Psychophysiol.*, 1981, v. 18, p. 174.
39. Sandman C.A., Walker B.B., Berka C. Influence of afferent cardiovascular feedback on behavior and the cortical evoked

- potential. - In: Perspectives in Cardiovascular Psychophysiology. N.Y.: Guildford, 1982, p. 189-222.
40. Shandry R., Sparrer B., Weitkunat R. From the heart to the brain: A study of heartbeat contingent scalp potentials. - Intern. Journ. Neurosci., 1986, v. 30, p.261-275.
  41. Schandry R., Sparrer B., Weitkunat R. Brain=electrical correlates of the heart=beat signal (Abstract). - Psychophysiol., 1986, v. 23, p. 459.
  42. Schandry R., Weitkunat R. Enhancement of heartbeat=related brain potentials through cardiac awareness training. - Intern. Journ. Neurosci., 1990, v. 53, p. 243-253.
  43. Velden M., Juris M. Perceptual performance as a function of intra=cycle cardiac activity. - Psychophysiol., 1975, v. 12, p. 685-692.
  44. Walker B.B. Cognitive factors modify the phase relation between carotid pressure and electrocortical activity (Abstract). - Psychophysiol., 1989, v. 26, p. S5.
  45. Walker B.B., Walker J.M. Phase relations between carotid pressure and ongoing electrocortical activity. - Intern. Journ. Psychophysiol., 1983, v. 1, p. 65-73.
  46. Walker B.B., Sandman C.A. Visual evoked potentials change as heart rate and carotid pressure change.- Psychophysiol., 1982, v. 19, p. 520-527.
  47. Weisz J., Balazs L. et al. The effect of lateral visual fixation and the direction of eye movements on heartbeat discrimination. - Psychophysiol., 1990, v. 27, p. 523-527.
  48. Weitkunat R., Cestaro V., Katkin E.S. Evidence for a lateralized heartbeat evoked potential. - Psychophysiol., 1989, v. 26, p. S65.
  49. Weitkunat R., Schandry R. Motivation and heartbeat evoked potentials. - Journ. Psychophysiol., 1990, v. 4, p. 33-40.
  50. Wolk C., Velden M. Detection variability within the cardiac cycle: Toward a revision of the "baroreceptor hypothesis". - Journ. Psychophysiol., 1987, v. 1, p. 61-65.
  51. Wolk C., Velden M. Revision of the baroreceptor hypothesis on the basis of a new cardiac cycle effect.- In: Psychobiology: Issues and Applications. North=Holland: Elsevier, 1989, p. 371-379.
  52. Wolk C., Velden M. Further insight into heart=brain interaction: Elaboration of the baroreceptor hypothesis (Abstract). - Psychophysiol., 1989, v. 26, p. S4.
  53. Wolk C., Velden M. et al. The interrelation between phasic blood pressure and heart rate changes in the context of the 'baroreceptor hypothesis'. - Journ. Psychophysiol., 1989, v.3, p. 397-402.

Московский государственный университет  
им. М.В.Ломоносова, кафедра физиологии  
человека и животных  
??

Статья представлена  
академиком РАН  
И.П.Ашмариным

??

??

??