

ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

В ДВУХ ТОМАХ

Т о м 1

Физиология сенсорных систем

**Под редакцией проф. Я. А. Альтмана
и проф. Г. А. Куликова**

Допущено

*Советом по психологии учебно-методического объединения
по классическому университетскому образованию в качестве
учебника для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлению и специальностям психологии*



Москва
Издательский центр «Академия»
2009

УДК 612.821.8(075.8)

ББК 28.67я73

Ф504

Авторы:

Я. А. Альтман, И. А. Вартанян, И. А. Горлинский, Е. В. Бигдай,
В. О. Самойлов, А. Д. Ноздрачев, Н. П. Алексеев

Рецензенты:

проф. *Ю. Е. Шелепин* (зав. лабораторией физиологии зрения
Института физиологии им. И. П. Павлова РАН);
проф. *Ч. А. Измайлов* (Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова)

Физиология сенсорных систем и высшей нервной дея-
Ф504 тельности : в 2 т. Т. 1. Физиология сенсорных систем : учеб-
ник для студ. высш. учеб. заведений / [Я. А. Альтман, И. А. Вар-
танян, И. А. Горлинский и др.] ; под ред. Я. А. Альтмана,
Г. А. Куликова. — М. : Издательский центр «Академия», 2009. —
288 с.

ISBN 978-5-7695-3100-2

В двух томах учебника изложены основы сложных форм деятельности мозга, направленных на восприятие и обработку информации о внешней среде, на формирование поведения животных и человека, адекватного изменениям среды. В первом томе приведены основные сведения по физиологии сенсорных систем. Рассмотрены главные принципы электрофизиологического анализа деятельности сенсорных систем, нейрофизиологические закономерности формирования этой деятельности. Представлены данные по психофизике, структуре и нейрофизиологическим механизмам деятельности зрительной, слуховой, вестибулярной, соматосенсорной, обонятельной и вкусовой систем, а также по общей хеморецепции и интероцепции.

Для студентов высших учебных заведений.

УДК 612.821.8(075.8)

ББК 28.67я73

*Оригинал-макет данного издания является собственностью
Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом
без согласия правообладателя запрещается*

© Коллектив авторов, 2009

© Образовательно-издательский центр «Академия»,
2009

© Оформление. Издательский центр «Академия»,
2009

ISBN 978-5-7695-3099-9

ISBN 978-5-7695-3100-2 (т. 1)

ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящее время организация высшего образования по ряду специальностей предусматривает разделение обучения по программам «магистр» и «бакалавр» (так называемая Болонская система). В соответствии с этим изменяется и содержание учебной литературы. В полной мере это относится и к учебникам в области физиологии, в том числе к такому важному ее разделу, как физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем.

Предлагаемый вашему вниманию учебник включает оба раздела физиологии центральной нервной системы. Для удобства пользования книгой материал по этой кардинальной проблеме физиологии мозга разбит на два тома.

Первый том — физиология сенсорных систем — подробно описывает те «входные ворота», по которым необходимая организму человека и животных информация об окружающей среде обрабатывается мозгом для последующего использования при организации различных состояний и форм поведения.

Во втором томе изложены физиология высшей нервной деятельности и современные представления об интегративной деятельности мозга и о физиологии поведения животных и человека. Очевидно, что для организации поведения животных мозговые структуры базируются на данных, полученных от различных сенсорных систем.

Огромное значение сенсорных систем для нормальной и эффективной жизнедеятельности человека и животных настолько очевидно, что уже в философской (т.е. научной) литературе глубокой древности возникло понятие «органы чувств» и была дана их классификация. Так были выделены пять основных, «классических», органов чувств — зрение, слух, обоняние, вкус и осязание (Демокрит, V в. до н.э.).

Впоследствии круг органов чувств был расширен. В него включили такие виды чувствительности, как орган равновесия (вестибулярная система), температурная чувствительность, чувствительность мышц, сухожилий и суставов (современный термин — соматосенсорная чувствительность), специализированная чувствительность к электрическому и магнитным полям у некоторых видов водных животных.

В учебнике описаны также чувствительные системы внутренних органов, обычно не рассматриваемые в рамках учебников по физиологии сенсорных систем. Эти системы воспринимают меха-

нические и химические раздражения (интероцептивные системы). Расширение перечня рассматриваемых сенсорных систем обусловлено определенным происхождением стимулов, их активирующих, и результатами такой активации. Например, активация упомянутых выше пяти «классических» органов чувств непреложно вызывается стимулами внешней среды, а воздействие этих стимулов преобразуется у человека в акт сознания.

Относительно органа равновесия (вестибулярной системы) помимо воздействия стимулов внешней среды (например, ускорения, передаваемого животному организму в целом) значительное влияние на формирование адекватного положения тела оказывают сигналы, идущие от ряда внутренних органов (мышц, суставов, сухожилий). Вместе с тем данные о равновесии организмов становятся у человека также актом сознания. Интероцептивные системы активируются механическими и химическими стимулами не внешней, а внутренней средой организма, и, что весьма существенно, результаты активации интероцептивных систем у человека в норме не становятся актами сознания.

В настоящее время высшая нервная деятельность все в большей степени становится физиологией адаптивного поведения. Это соответствует представлениям И. П. Павлова, классическая книга которого многократно была издана под названием «Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных».

Многочисленные исследования с использованием самых разных методов существенно расширили и углубили наши представления об организации различных форм адаптивного поведения. Уже давно стала очевидной невозможность сведения всех форм поведения к безусловно-рефлекторным и условно-рефлекторным реакциям.

Сегодня нельзя сводить формирование новых поведенческих актов лишь к тем или иным формам условно-рефлекторной деятельности. Доказаны такие специфические формы обучения, отличающиеся от условно-рефлекторных, как импринтинг (запечатление), имитация, латентное обучение.

Многие классические представления существеннейшим образом трансформировались в результате естественного хода познания.

Радикально изменилось понимание физиологических основ обучения, сна, речевой деятельности человека. Поэтому рассмотрение тех проблем, которые традиционно излагаются в учебниках по физиологии высшей нервной деятельности, требует не декларативного изложения классических представлений с добавлением современных сведений, а эволюционного подхода к их анализу.

Физиология сенсорных систем и поведения быстро развивается, поэтому при отборе материала учебника авторы опирались пре-

имущественно на испытанные экспериментальной практикой данные, полученные представителями самых разных областей знания.

В какой мере авторскому коллективу удалось справиться с поставленной задачей — судить читателям.

Главы 1, 3, 4 и 5 написаны Я. А. Альтманом, глава 2 — И. А. Горлинским, главы 3 и 6 — И. А. Вартамян, глава 7 — В. О. Самойловым и Е. В. Бигдай, подраздел 7.4 — В. О. Самойловым, глава 8 — А. Д. Ноздрачевым и Н. П. Алексеевым.

РАЗДЕЛ 1. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Каждая сенсорная система отвечает лишь на определенные физические характеристики внешнего стимула (например, обонятельная система реагирует на запахи и не реагирует на звуковые стимулы и т. д.). Такая специфичность в деятельности органов чувств привела к одному из основных понятий сенсорной физиологии — к понятию *модальности*. Стимулом данной модальности, адекватным для конкретной сенсорной системы, принято считать стимул, вызывающий реакцию при минимальной физической интенсивности (т. е. силе) стимула.

Кроме термина «органы чувств» в отечественной литературе иногда как синоним используется термин «анализаторы» (введен И. П. Павловым). Однако в настоящее время для обозначения органов чувств и в отечественной, и в англоязычной литературе наиболее распространен термин «сенсорные системы» (англ. — *sensory systems*).

Сенсорная система — это совокупность вспомогательных образований, рецепторов, нервных путей и центров, раздражение которых у человека приводит к появлению специфического чувства, характерного для данной сенсорной модальности. Основные функции сенсорной системы дают возможность человеку и животным обнаруживать, различать и опознавать сигналы внешней и внутренней среды или, другими словами, возможность формировать сенсорные образы. В свою очередь, реализация этих функций приводит к определенному состоянию и (или) двигательному поведению живого организма. При этом оценка своего состояния и поведения в сопоставлении с состоянием и поведением внешних объектов составляет основу мышления. (Последние вопросы рассматриваются во втором томе учебника.)

Данные о деятельности сенсорных систем были получены двумя группами методов — *субъективными* и *объективными*. Совокупность этих методов с разных сторон характеризует физиологические процессы, развивающиеся в сенсорных системах. Для реализации этих методов в исследованиях по физиологии сенсорных систем к настоящему времени использованы два основных подхода: психофизический (субъективный) и электрофизиологический (объективный). Подробно характеристика этих мето-

дов будет представлена в последующем изложении. Здесь вкратце укажем, что первый из них дает представление о работе сенсорной системы в целом, основываясь на оценке ощущений наблюдателя, второй, являясь аналитическим методом, характеризует участие в сенсорном процессе больших совокупностей или единичных элементов, составляющих сенсорные системы. Кроме электрофизиологического используются и другие объективные аналитические методы: биохимические (например, медиаторная организация синаптической передачи в сенсорных нейронах), фармакологические (например, вещества, влияющие на синаптическую передачу сенсорных нейронов) и морфологические (например, установление системы связей между сенсорными центрами). В последнее время стали использоваться такие сложные аппаратные методы, как позитронно-эмиссионная томография (ПЭТ), функциональная магнитно-ядерная томография (fMRI) и др. Широко распространено использование различных маркеров, позволяющих с помощью иммунных реакций выявить структурную организацию путей и центров сенсорных систем при действии стимулов.

Следует подчеркнуть, что перечисленные выше методы — и субъективные, и объективные — в сенсорной физиологии направлены на решение двух основных вопросов: 1) каковы возможности сенсорной системы при формировании сенсорных образов и их опознании; 2) как обрабатывается информация о сигнале в сенсорной системе для этого опознания.

Вместе с тем использование первого (субъективного) метода исследования для оценки сенсорной деятельности ставит важный для сенсорной физиологии теоретический вопрос. Речь идет о *психофизическом параллелизме*, т.е. о том, в какой мере воспринимаемые внешние объективные физические явления соответствуют их субъективной оценке вследствие физиологических мозговых процессов. В результате многовековых дискуссий в литературе сложились две теоретические концепции. Согласно одной из них, *монистической точке зрения (монизм)*, сложные физиологические процессы, идущие в мозгу в ответ на сенсорный стимул, идентичны субъективному восприятию этого стимула в сознании. Согласно второй, *дуалистической точке зрения (дуализм)*, сознание не зависит от процессов, происходящих в мозгу при действии сенсорных стимулов, при этом мозговые процессы могут влиять на сознание, но и сознание влияет на мозговые процессы. Другими словами, обе эти точки зрения принципиально различно рассматривают взаимоотношения «тела» (структур мозга) и «души» (сознания). Взаимодействие психического (сознание) и физического (тело) вне естественно-научного исследования и понимания (психофизический параллелизм) — предмет рассмотрения философских наук.

Глава 1

МЕХАНИЗМЫ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Психофизические исследования позволяют получить данные о закономерностях обнаружения, различения и опознания сенсорных стимулов по работе сенсорной системы в целом. Между тем исключительно важен вопрос о механизмах, обеспечивающих реализацию этих функций сенсорных систем. Из методов исследования этих механизмов наиболее распространены электрофизиологические методы. Поскольку деятельность структурных элементов сенсорных систем сопровождается электрическими явлениями, электрофизиологические методы позволяют регистрировать электрическую активность рецепторов, нервных клеток и путей, соединяющих нервные центры сенсорных систем при воздействии на эти системы сенсорных стимулов. При этом электрофизиологический метод позволяет изучать как результаты деятельности больших совокупностей рецепторных и нервных элементов, так и активность одиночных рецепторов и одиночных нервных клеток. Кроме того, при исследовании больших совокупностей нервных элементов методы анализа могут быть инвазивными (с проникновением отводящего электрода в рецепторное поле или нервную структуру) и неинвазивными (без такого проникновения).

1.1. Суммарные электрические реакции

1.1.1. Электроэнцефалограмма

Исторически наиболее ранним методом электрофизиологического исследования в сенсорной физиологии явилось изучение электроэнцефалограммы (ЭЭГ)¹, отводимой от поверхности черепа животных или человека. ЭЭГ представляет собой суммарные электрические колебания, генерируемые мозгом. Как известно, среди ритмических колебаний в ЭЭГ в спокойном бодрствующем состоянии мозга наиболее выражен и распространен α -ритм (10—12 колебаний в секунду). При обнаружении сенсорного стимула мозгом наблюдается десинхронизация этого α -ритма и появление в ЭЭГ более частых колебаний (20—30 колебаний в секунду). Обычно никаких других параметров сенсорного стимула в ЭЭГ не отра-

¹ Данные по электроэнцефалографии подробно изложены в курсах нейрофизиологии.

жается, поэтому принято считать, что в ЭЭГ регистрируется только сам факт воспринятого мозгом сенсорного стимула. Тем не менее на начальных этапах изучения электрических проявлений деятельности сенсорных систем этот метод широко использовался. В настоящее время благодаря возможности отведения ЭЭГ от множества точек поверхности черепа (несколько десятков отведений) достаточно распространена компьютерная обработка результатов отдельных отведений для выявления корреляционных связей между различными областями поверхности черепа. Но, как правило, эти процедуры используются не для анализа собственно механизмов деятельности сенсорных систем. Такие исследования обычно проводят для оценки участия различных отделов мозга (областей отведения) в когнитивной (познавательной) деятельности мозга в целом.

1.1.2. Вызванные потенциалы

Наиболее информативными электрографическими показателями деятельности сенсорных систем (по сравнению с ЭЭГ) являются вызванные потенциалы.

Вызванные потенциалы животных, как правило, регистрируются с помощью инвазивного метода, т. е. при помещении электрода отводящего реакцию непосредственно в (или на) мозговую структуру после хирургической операции. В литературе они получили ряд обозначений, употребляющихся (не вполне строго) как синонимы: «*суммарные реакции*» или «*суммарные ответы*», «*вызванные потенциалы*», «*первичные ответы*». Эти обозначения характеризуют различные свойства этого класса биоэлектрических явлений: участие суммы нервных элементов в их генерации, их «вызов», т. е. обусловленность их появления воздействием стимула, более раннее («первичное») время их появления по сравнению с более поздними (по скрытому периоду) «вторичными» реакциями. Отметим, что термин «первичные реакции» использовался при описании ответов проекционных областей коры больших полушарий головного мозга, где регистрируются и «вторичные» реакции. Обычно суммарные реакции представляют собой несколько позитивно-негативных колебаний потенциала, возникающих после определенного скрытого периода, характерного для данного отдела конкретной сенсорной системы.

Вызванные потенциалы позволили получить обширный и важный материал о функциональной организации сенсорных систем. Прежде всего установлены те области мозга, в которых могут быть зарегистрированы электрические реакции при действии стимулов различной модальности. Другими словами, было проведено электрографическое картирование сенсорных систем. Определены также

фокусы максимальной активности, т.е. анатомические области в рамках того или иного мозгового сенсорного центра, где регистрируются вызванные потенциалы максимальной амплитуды, что позволило электрофизиологически определить области максимальной афферентации этих центров. Определено время распространения афферентной импульсации по ходу сенсорной системы на основе измерения скрытых периодов вызванных потенциалов. Установлена зависимость амплитуды ответов от интенсивности сенсорного стимула (силовые отношения). Изучен также ряд существенных временных характеристик различных центральных отделов сенсорных систем. Так, по длительности суммарных реакций можно судить о степени синхронизированности афферентного потока импульсации по ходу сенсорного пути. При увеличении длительности сенсорного сигнала (в пределах) была изучена временная суммация в различных отделах сенсорных систем. При использовании ритмически следующих сенсорных стимулов установлена пропускная способность различных центральных отделов сенсорных систем. Следует также указать, что вызванные потенциалы животных по своим амплитудно-временным параметрам варьируют от предъявления к предъявлению одного и того же стимула. Поэтому измерения повторяют многократно (количество измерений зависит от вариабельности этих параметров). В последнее время для анализа вызванных потенциалов пользуются методом когерентного накопления, изложенным ниже.

Возможность неинвазивной регистрации и изучения деятельности сенсорных систем с помощью *вызванных потенциалов человека* стало доступным в течение последних четырех десятилетий. Появление компьютерных систем позволило выделить малый по амплитуде электрический сигнал на фоне значительно превосходящих по амплитуде электрических помех. Действительно, некоторые классы вызванных потенциалов человека при регистрации их от поверхности черепа обладают амплитудой в диапазоне от долей до 1 мкВ, в то время как амплитуда α -ритма в ЭЭГ, на фоне которой регистрируются эти вызванные потенциалы человека, на один-два порядка превышает эту величину ($\sim 10 - 20$ мкВ).

Для выявления таких небольших электрических колебаний используется *когерентный метод накопления*. Стимул подается ритмически через одинаковые промежутки времени. Фазы, а следовательно, и полярность колебаний α -ритма в ЭЭГ относительно момента предъявления сенсорного стимула случайны. Это приводит к тому, что позитивные и негативные колебания в ЭЭГ (при их достаточном многократном предъявлении) погасят друг друга за счет алгебраической суммы. Что же касается вызванного потенциала, имеющего при каждом предъявлении стимула близкую по времени появления последовательность позитивных и негативных колебаний и сходный скрытый период, то он сохраня-

ется в регистрируемом участке электрограммы. В результате вызванный потенциал малой амплитуды выделяется на фоне помех большой амплитуды.

Исследование вызванных потенциалов сенсорных систем человека позволило разделить их на 3 класса: *коротколатентные*, *среднелатентные* и *длиннолатентные*. Принято считать, что коротколатентные вызванные потенциалы отражают деятельность периферических и стволовых структур сенсорной системы. Достоверно установлено, что длиннолатентные потенциалы генерируются в корковых структурах мозга, причем не только в корковых отделах сенсорных систем, но и в так называемых «ассоциативных» отделах больших полушарий головного мозга человека. Последовательность этих трех классов потенциалов на примере слуховых вызванных потенциалов человека схематически изображена на рис. 1.1. Отметим, что в разных сенсорных системах временные параметры трех классов потенциалов могут несколько отличаться по абсолютным значениям временных параметров и количеству отдельных компонентов. Вместе с тем их сходство достаточно велико.

Таким образом, основные свойства вызванных потенциалов человека позволяют отнести их к определенным структурам мозга человека, а их амплитудно-временные зависимости от параметров стимула сходны с тем, что было изложено при рассмотрении вызванных потенциалов животных.

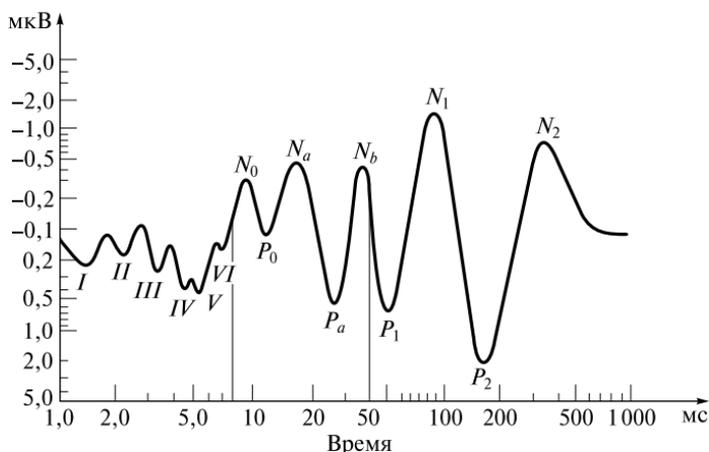


Рис. 1.1. Слуховые вызванные потенциалы человека:

I—VI — компоненты коротколатентного слухового потенциала; *N₀—N_b* — компоненты среднелатентного слухового потенциала; *P₁—N₂* — компоненты длиннолатентного слухового потенциала. Три класса потенциалов отделены на графике вертикальными прямыми

Укажем еще на ряд методов, используемых при анализе деятельности мозговых отделов сенсорных систем в самое последнее время.

Один из них направлен на регистрацию вызванных магнитных явлений (*магнитные вызванные потенциалы*) в мозговых структурах при действии сенсорных стимулов. При этом регистрируются колебания, по форме близкие к уже описанным вызванным потенциалам. Для реализации метода требуются дорогостоящие камеры, в которые помещают объект исследования для того, чтобы изолировать магнитное поле мозговых структур от магнитных полей окружающей среды, в том числе от магнитного поля Земли. Преимущество метода определяется возможностью достаточно точной локализации источника генерации тех или иных компонентов ответной реакции.

Второй метод основан на возможности с помощью чувствительных термодатчиков и компьютерных способов усреднения изменений температуры мозговой ткани выявить максимальное повышение температуры участков центральных отделов сенсорных систем, которые реагируют на сенсорное раздражение (*термоэнцефалоскопия*).

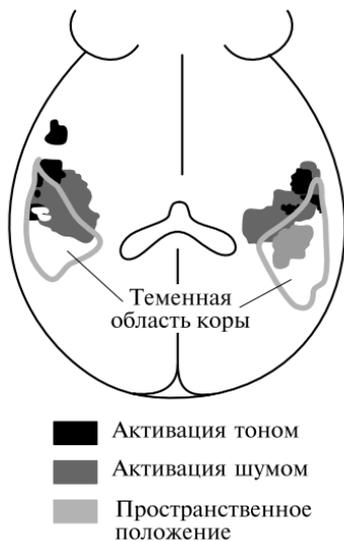
Следующие два метода исследования деятельности сенсорных систем базируются на использовании радиоактивных веществ.

Один из этих методов основан на увеличении потребления глюкозы активно работающей мозговой тканью. Для определения участков, максимально активируемых сенсорным стимулом, в организм вводят дезоксиглюкозу (*ДГ-метод*), имеющую радиоактивную метку. Этот препарат глюкозы потребляется работающими структурами мозга, однако не может быть включен в углеводный обмен, т. е. не разрушается. Таким образом, в активированной нервной структуре накапливается дезоксиглюкоза, а радиоактивная метка на этом препарате позволяет выявить на рентгенограмме участки максимального потребления препарата, т. е. участки максимальной активации сенсорной структуры.

Второй метод, получивший название *позитронно-эмиссионной томографии* (ПЭТ), также основан на введении в кровь растворов быстро разрушающихся радиоактивных веществ. Эти вещества являются радиоизотопами таких биологически важных атомов, как азот, углерод, кислород и фтор, и излучают позитроны (отсюда название метода). При активации структур мозга в них усиливается микроциркуляция крови и, следовательно, увеличивается концентрация радиоактивного вещества. По этим участкам мозга, выявляющимся специальными аппаратными и компьютерными методами, достаточно точно судят о локализации очага возбуждения в центральных мозговых структурах. Пространственное разрешение при этом методе составляет 4—8 мм, а временное — 1 с.

Рис. 1.2. Определение областей активации коры полушарий головного мозга при действии разных звуковых сигналов (шум, тон, пространственное положение)

Еще один метод, широко распространяющийся в самое последнее время, получил название метода *ядерно-магнитного резонанса*, сокращенно **ЯМР** (на английском языке аббревиатура **MRI** — **Magnetic Resonance Investigation**). Метод основан на том, что при вращении атомы веществ обладают моментом вращения, или спином. При этом вращении за счет протонов атомов генерируется магнитное поле, полюса которого расположены на оси вращения. Обычно оси вращения распределены случайно, но под влиянием внешнего магнитного поля их направления меняются. В определенных условиях это приводит к резонансу атомных ядер и они испускают электромагнитное излучение. Такое излучение, ограниченное во времени, и является регистрируемым параметром при ЯМР. Изображение этого резонанса можно получить в разных плоскостях, и оно определяет активацию той или иной нервной структуры. Толщина анализируемого слоя при ЯМР порядка 5—10 мм, а пространственное разрешение порядка 1 мм. Временное разрешение метода не очень высокое — 10—20 с. На рис. 1.2 приводится пример ЯМР теменных областей коры при разных видах звукового раздражения.



В заключение подчеркнем, что методы ДГ, ПЭТ и ЯМР направлены на изучение топографической организации множества нервных элементов мозговых структур при определенной их деятельности, т. е. они используются при картировании мозга (см. раздел 1.4).

1.2. Активность одиночных нейронов

Помимо методов регистрации активности больших совокупностей нейронов, изложенных в предыдущем параграфе, при изучении деятельности сенсорных систем широкое распространение получила регистрация активности одиночных нейронов сенсорных центров. В связи с тем, что реакции одиночных нейронов сенсорных центров (особенно их высших отделов) достаточно вариаци-

бельны, при изучении этих реакций используются различные способы автоматической обработки данных.

Постстимульная гистограмма. Построение постстимульной гистограммы (*ПСТ-гистограмма*) также основано на принципе когерентного накопления, который рассматривался при изложении раздела о вызванных потенциалах человека. Необходимый участок электрограммы (его называют *временем анализа*) разбивается на равные временные участки (их называют *бинами* или *временными окнами*). При однократном предъявлении сенсорного стимула реакция нейрона после определенного скрытого периода характеризуется либо одиночным импульсом, либо их последовательностью. Появившиеся в реакции импульсы, в точном соответствии с временем их появления, записываются в память автоматического устройства и соответствуют определенному бину. По мере повторения одного и того же стимула в тех бинах, которые соответствуют максимальной вероятности появления одиночных импульсов, регистрируется их наибольшее количество. Таким образом, ПСТ-гистограмма характеризует и общий узор реакции сенсорного нейрона на использованный стимул (по-английски этот узор обычно обозначают словом *pattern*), и наибольшее проявление реакции в этом узоре (рис. 1.3, А). Если в анализ включаются участки электрограммы до момента предъявления стимула, так называемые участки фона (обычно это делается при спонтанной активности нейрона), то постстимульные гистограммы принято называть *перестимульными*.

Гистограммы межимпульсных интервалов и скрытых периодов. Первые характеризуют распределение значений *межимпульсных интервалов* в реакции. Время анализа электрограммы также разбивается на бины. Однако в этом случае каждый бин соответствует определенному значению межимпульсного интервала, последовательно увеличиваясь от малых значений интервалов к большим. Усредняя определенное время импульсной реакции, получают распределение межимпульсных интервалов в импульсной активности. Обычно этот вид гистограмм позволяет выявить разного вида периодичность в импульсной активности например, повторяющиеся пачки импульсов в реакции. В этом случае значения межимпульсных интервалов в пачках импульсов заведомо короче, чем интервалы между отдельными пачками. Поэтому в гистограмме межимпульсных интервалов будут два максимума: один — соответствующий преобладающему короткому интервалу между импульсами в пачке, второй — соответствующий интервалу между пачками (бимодальное распределение).

Таким же способом строится *гистограмма* распределения *скрытых периодов* реакции. Однако в этой гистограмме оценивается не значение интервала между импульсами, а значения скрытых периодов (см. рис. 1.3, Б).