

Сон и нейрофизиологические корреляты активации сознания при пробуждении

© Е.А. ЧЕРЕМУШКИН, Н.Е. ПЕТРЕНКО, В.Б. ДОРОХОВ

ФГБУН «Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии» РАН, Москва, Россия

Резюме

В статье рассматриваются современные представления о нейрофизиологических механизмах пробуждения от сна и результаты собственных электроэнцефалографических (ЭЭГ) исследований пространственно-временной динамики активности коры больших полушарий с использованием разработанной нами экспериментальной модели исследования сознания в парадигме сон—бодрствование. Эта модель основана на непрерывном выполнении монотонного психомоторного теста, выполняемого лежа с закрытыми глазами, она позволяет в течение 1-часового эксперимента наблюдать несколько кратковременных эпизодов сна с последующим спонтанным пробуждением и восстановлением выполнения психомоторного теста. Необходимым условием восстановления деятельности при спонтанном пробуждении является возникновение альфа-ритма ЭЭГ, параметры которого определяют эффективность восстановления психомоторного теста и соответственно достижения определенного уровня сознания, и поэтому это может рассматриваться как нейрофизиологический коррелят его активации при пробуждении. Рассматриваемая экспериментальная модель исследования сознания может быть полезна для анализа нейрофизиологических механизмов его активации у пациентов с хроническими нарушениями сознания и для поиска эффективных методов реабилитации таких больных.

Ключевые слова: спонтанное пробуждение, непрерывно-дискретный психомоторный тест, нейрональные корреляты активации сознания, ЭЭГ, альфа-ритм.

Информация об авторах:

Черемушкин Е.А. — <https://orcid.org/0000-0001-6902-8077>

Петренко Н.Е. — <https://orcid.org/0000-0003-3639-8957>

Дорохов В.Б. — <https://orcid.org/0000-0003-3533-9496>

Автор, ответственный за переписку: Черемушкин Евгений Алексеевич — e-mail: khton@mail.ru

Как цитировать:

Черемушкин Е.А., Петренко Н.Е., Дорохов В.Б. Сон и нейрофизиологические корреляты активации сознания при пробуждении. *Журнал неврологии и психиатрии им. С.С. Корсакова*. 2021;121(4 вып. 2):14–18. <https://doi.org/10.17116/jnevro202112104214>

Sleep and neurophysiological correlates of consciousness activation upon awakening

© Е.А. CHEREMUSHKIN, N.E. PETRENKO, V.B. DOROKHOV

Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Moscow, Russia

Abstract

The authors discuss modern ideas about the neurophysiological mechanisms of awakening from sleep and the results of own EEG studies of the spatio-temporal dynamics of the activity of the cerebral hemispheres using the own experimental model for studying consciousness in the sleep-wake paradigm. This model is based on continuous execution of a monotonous psychomotor test performed lying down with eyes closed and allows observing several short-term sleep episodes during a 1-hour experiment, followed by spontaneous awakening and restoration of the psychomotor test. A necessary condition for the restoration of activity during spontaneous awakening is the emergence of the EEG alpha rhythm, the parameters of which determine the effectiveness of the restoration of the psychomotor test and, accordingly, the achievement of a certain level of consciousness, and therefore can be considered as a neurophysiological correlate of consciousness activation upon awakening. The considered experimental model of consciousness can be useful for analyzing the neurophysiological mechanisms of consciousness activation in patients with chronic impairments of consciousness and for searching for effective methods for the rehabilitation of such patients.

Keywords: spontaneous awakening, continuous-discrete psychomotor test, neuronal correlates of consciousness, EEG, alpha rhythm.

Information about the authors:

Cheremoushkin E.A. — <https://orcid.org/0000-0001-6902-8077>

Petrenko N.E. — <https://orcid.org/0000-0003-3639-8957>

Dorokhov V.B. — <https://orcid.org/0000-0003-3533-9496>

Corresponding author: Cheremoushkin E.A. — e-mail: khton@mail.ru

To cite this article:

Cheremushkin EA, Petrenko NE, Dorokhov VB. Sleep and neurophysiological correlates of consciousness activation upon awakening. *S.S. Korsakov Journal of Neurology and Psychiatry = Zhurnal nevrologii i psikiatrii imeni S.S. Korsakova*. 2021;121(4 vyp 2):14–18. (In Russ.). <https://doi.org/10.17116/jnevro202112104214>

Изучение сознания является важнейшей и наиболее сложной проблемой современной науки, которая находится на стыке ряда дисциплин, таких как медицина, нейробиология, психология и др. В недавних отечественных работах был составлен перечень терминов для описания хронических нарушений сознания (ХНС) и определены соответствующие им диагностические критерии [1, 2]. Тем самым были заложены фундаментальные основы для медико-биологических исследований сознания, систематизации методов диагностики его нарушений и поисков эффективных методов его восстановления.

Одним из направлений в современной медицине является разработка методик, необходимых для обнаружения признаков осознанной деятельности пациентов и оценки сохранности когнитивных функций при ХНС разной степени тяжести и генеза [3–7]. Ряд авторов соотносят нарушения, диагностируемые при ХНС, со сходными изменениями мозговой активности, которые наблюдаются во время сна у здоровых обследуемых [8–10]. Сохранность цикла сон—бодрствование зависит от тяжести ХНС [11–13], что позволяет использовать его как естественную модель для медико-клинических исследований сознания [14].

В основе современного подхода к анализу сознания лежит представление о том, что для каждого эпизода сознания есть соответствующее событие в головном мозге, его нейрональный коррелят [15, 16]. В рамках этой концепции ставится задача: выяснить, какие нейрофизиологические показатели коррелируют с теми или иными состояниями мозга и содержанием сознания. Понятие «нейрональные корреляты» определяется F. Stick и C. Koch [15] как «минимальный набор нейрональных событий, который порождает определенный аспект сознательного восприятия». Следует отметить, что этот «минимальный набор» не включает в себя все условия, необходимые для бодрствования или сознательного опыта человека.

Большинство исследователей придерживаются точки зрения, что сознание не представляет собой единое целое, и рассматривают несколько его аспектов. Как правило, разделяют уровень и содержание сознания [17]. При этом уровень сознания иногда используется как синоним степени бодрствования или возбуждения, а содержание отождествляется с осознанием или субъективным опытом [17]. Существует несколько направлений при изучении уровней сознания: при обследовании пациентов с ХНС [18–20], во время наркоза разной глубины [21, 22] и в цикле сон—бодрствование [23–26].

В их основе лежит представление о континууме уровней сознания, на одном из полюсов которого оно, по-видимому, отсутствует (кома, глубокий наркоз, III стадия сна), а на другом — наблюдается у здорового субъекта в состоянии активного бодрствования. Равным образом мы в своей исследовательской стратегии рассматриваем весь цикл сон—бодрствование с точки зрения непрерывного изменения уровня сознания. В современных работах обсуждается наличие его признаков как на стадии REM-сна [27, 28], так и на второй стадии медленного сна [24, 29–30]. Поставлен

вопрос о создании теории, в которой разнообразие сознательного опыта распространялось бы на возможно большее количество состояний мозга при засыпании, пробуждении и собственно во сне [31].

Предметом наших исследований является процесс пробуждения и связанная с ним активация сознания [32]. Нейрофизиологические исследования пробуждений начались в 70-х годах XX века, когда были описаны в качестве кратковременных явлений, нарушающих непрерывность сна [33, 34]. Согласно критериям Американской ассоциации по нарушениям сна (ASDA), они определяются как резкие сдвиги частоты электроэнцефалограммы (ЭЭГ), обычно в сторону увеличения, которые возникают после сна длительностью не менее 10 с и продолжаются 3–15 с [35]. Существует мнение, что этот феномен не представляет собой паталогический процесс, а является нормальной составной частью самой структуры сна [36, 37].

Изучение ЭЭГ при двух типах пробуждения, самопроизвольном и вызванном внешней стимуляцией, показало, что ее мощностные характеристики отличаются от состояния как бодрствования, так и сна [38]. Независимо от типа биоэлектрическая активность таламуса носит одинаковый характер, а ее спектральный состав соответствует промежуточному состоянию между бодрствованием и сном. При этом изменения на ЭЭГ зависят от стадии сна, области отведения и типа пробуждения [38]. В работе J. Schwabedal и соавт. [39] показано, что у здоровых участников исследования эти кратковременные эпизоды активации, прерывающие ночной сон, так называемые wake after sleep onset periods (WASOs), сопровождаются снижением частотных характеристик альфа-ритма и зависят от длительности пробуждений. У больных с инсомнией подобного изменения его частоты не наблюдается.

При анализе функциональных связей нейронных сетей было обнаружено, что при пробуждении сети с режимом по умолчанию (the default-mode network) и сети гиппокампа (the hippocampal network) сохраняли одинаковый уровень связности и спектральную мощность по сравнению с бодрствованием перед сном. В сенсомоторной сети наблюдалось снижение связности, в то же время связь таламуса с неокортексом улучшилась, при этом в обоих случаях выявлено уменьшение спектральной мощности. Чем глубже был сон, тем больше эти изменения проявлялись при просыпании [40].

Пробуждение не является однородным процессом. По мнению U. Voss [41], существуют две стадии пробуждения: когнитивное и поведенческое. Сначала у человека появляется возможность реагирования на внешние раздражители, но без возможности сознательного поведенческого ответа, который появляется позже [41]. С другой точки зрения утверждается, что просыпание ведет к быстрому восстановлению сознания (consciousness) с последующим относительно медленным восстановлением бдительности (alertness) [42]. Возникновение сознания при пробуждении связывают с процессами гиперполяризации—деполяризации мембраны нейронов. Предпо-

лагается, что определенный уровень деполяризации нейронов коры является необходимой предпосылкой функционирования сознания при бодрствовании. При этом наблюдаемое на медленноволновой стадии сна чередование гиперполяризации и деполяризации (так называемое бистабильное состояние нейронов) может являться признаком его отсутствия [23, 25, 26]. Считается, что эта бистабильность нарушает синхронное взаимодействие корковых областей мозга, необходимое для функционирования сознания.

На основании качественного анализа ЭЭГ в исследованиях самопроизвольного пробуждения после дневного сна с последующим возобновлением выполнения непрерывно-дискретного психомоторного теста В.Б. Дорохов [43] выделил два типа физических активационных ЭЭГ-паттернов, предшествующих пробуждению: альфа-веретена, сопровождаемые высокочастотными составляющими ЭЭГ, и К-комплексы. Тип паттерна зависел от стадии сна, из которой происходило пробуждение [43]. Последующие исследования на этой модели с использованием функциональной МРТ головного мозга показали, что в момент пробуждения происходит активация различных областей мозга: правого таламуса, левого клина, мозжечковых зон и стволовых структур мозга [32].

Исследование спектральных характеристик ЭЭГ перед пробуждением, которое определялось по восстановлению выполнения психомоторного теста после короткого эпизода сна («микросна»), показало рост мощностных спектральных характеристик в дельта- и альфа-диапазонах [44]. Этот результат мы связываем с предшествованием пробуждению К-комплексов разной степени выраженности, на которые накладываются низкочастотные альфа-колебания [44]. Этот ЭЭГ-паттерн (К-комплекс с последующей альфа активностью), может быть связан с действием универсального таламокортикального активирующего механизма, который можно считать нейрональным коррелятом активации последовательных уровней сознания, необходимых для выполнения психомоторного теста.

Упомянутый непрерывно-дискретный психомоторный тест [32, 43] мы рассматриваем как эффективную экспериментальную модель для исследований активации сознания при пробуждении. Процедура выполнения теста была следующей. В течение 1 ч испытуемые, лежа в кровати с закрытыми глазами, выполняли два последовательно чередующихся задания: первое задание — счет «про себя» от 1 до 10, сопровождаемый синхронными нажатиями правой рукой на кнопку («считай и нажимай»), и второе задание — только счет «про себя», без нажатий. Монотонный характер теста способствовал быстрому снижению уровня бодрствования с последующим чередованием эпизодов «микросна» и спонтанных пробуждений. Испытуемому давалась инструкция: при пробуждении возобновить выполнение теста, начиная с первого задания — нажатия на кнопку.

Можно предположить, что спонтанное восстановление нажатий на кнопку запускается мозговыми процессами, связанными с извлечением из памяти гипотетической инструкции «считай и нажимай на кнопку», что требует активации сознания для ее выполнения. Наличие во время одного эксперимента нескольких эпизодов «микросна» и пробуждения позволяет избежать влияния на получаемые результаты различий в мощности разных ритмов, а также исследовать эпизоды пробуждения с разной степенью восстановления психомоторной деятельности.

При анализе данных мы рассматривали полное и частичное восстановление выполнения психомоторного теста при самопроизвольном пробуждении из II стадии сна [45]. Полным считали такое восстановление, при котором испытуемый правильно выполнял первое задание, т.е. нажимал 10 раз на кнопку и после интервала времени, измеримого с длительностью второго задания (10 с счета без нажатий), нажимал на кнопку не менее 1 раза (повторение первого задания). Случаями частичного восстановления инструкции «считай и нажимай» (осуществленной не полностью или полностью) считали эпизоды, при которых ждать следующего нажатия приходилось >1 мин.

Ранее на основе визуальных наблюдений была показана необходимость возникновения альфа-ритма для возобновления деятельности при пробуждении [43]. Количественный анализ ЭЭГ-данных в последующих исследованиях подтвердил эти результаты [44—46]. Было показано наличие связи характеристик альфа-колебаний с эффективностью выполнения психомоторного теста во время спонтанных пробуждений. При его частичном восстановлении в ситуациях с малым (2—5) и относительно большим (6—10) количеством нажатий на кнопку спектральная мощность альфа-ритма была больше в ситуации с более длительными периодами наблюдаемой поведенческой активности. Окончание нажатий возвращало значения показателей альфа-активности к тем, которые наблюдались до пробуждения [46]. При полном восстановлении выполнения теста эта характеристика ЭЭГ была существенно больше, чем в случаях частичного восстановления [45].

Следует отметить, что на временном отрезке, предшествующем моменту восстановления психомоторной деятельности, спектральная мощность альфа-ритма была выше при большом количестве нажатий на кнопку. Это явление наблюдалось в передних областях мозга за 5—6 с до начала нажатий в низкочастотном альфа-диапазоне (8—10,5 Гц) и за 3—4 с — в высокочастотном (11—13,5 Гц). Активация альфа-ритма в передневисочной и вентролатеральной префронтальной коре при пробуждении, опережающая начало деятельности, может отражать процессы, связанные с извлечением инструкции из рабочей памяти, на основании которой планируются дальнейшие действия [44, 46].

Мы полагаем, что эффективность восстановления психомоторного теста после пробуждения определяется уровнем активации сознания, контролирующего функционирование когнитивных процессов, обеспечивающих устный счет и синхронную эффекторную деятельность нажатия на кнопку. Если исходить из этого представления, то рассмотренные выше ситуации с неполным и полным количеством нажатий связаны с разным уровнем активации сознания при переходе от сна к бодрствованию.

Таким образом, разные пространственно-временные, амплитудные и частотные характеристики альфа-ритма могут считаться нейрональными коррелятами активации последовательных уровней сознания при пробуждении от сна.

Интересно отметить, что бессознательное состояние с экспериментальной точки зрения часто определяется как потеря способности реагировать на внешние раздражители [47]. Авторы отмечают, что сознательный опыт до и после бессознательного состояния может быть радикально другим. Хотя человек может быть в состоянии нажать кнопку или сжать руку в ответ на команду как до, так и после периода общей анестезии, уровень и содержание сознания сра-

зу после выхода из анестезии, вероятно, обеднены по сравнению с базовым предсознательным состоянием. В наших исследованиях с использованием психомоторного теста ряд испытуемых при самоотчете об эксперименте упоминали о пробуждениях, при которых они не могли нажать на кнопку (неопубликованные данные).

Использование в медико-биологической практике переходных состояний цикла сон—бодрствование углубляет наши представления об изменениях функциональной активности коры больших полушарий и через исследования нейрофизиологических событий, которые коррелируют

с возникновением и исчезновением сознания, приближают к пониманию его естественнонаучных основ, тем самым расширяя круг поисков эффективных методов реабилитации пациентов с хроническими нарушениями сознания.

Исследование выполнено из средств государственного бюджета и частично при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект №20-013-00683а).

**Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
The authors declare no conflicts of interest.**

ЛИТЕРАТУРА/REFERENCES

1. Пирадов М.А., Супонева Н.А., Вознюк И.А., и др. Хронические нарушения сознания: терминология и диагностические критерии. Результаты первого заседания Российской рабочей группы по проблемам хронических нарушений сознания. *Анналы клинической и экспериментальной неврологии*. 2020;14(1):5-16. Piradov MA, Suponeva NA, Voznyuk IA, et al. Chronic impairment of consciousness: terminology and diagnostic criteria. Results of the first meeting of the Russian Working Group on Chronic Consciousness Disorders. *Annaly Klinicheskoy i Jeksperimental'noj Nevrologii*. 2020;14(1):5-16. (In Russ.). <https://doi.org/10.25692/ACEN.2020.1.1>
2. Пирадов М.А., ред. *Хронические нарушения сознания*. 2-е изд., перераб. и доп. М. 2020. Piradov MA, red. *Khronicheskie narusheniya soznaniya*. 2-e izd., pererab. i dop. М. 2020. (In Russ.).
3. Пирадов М.А., Супонева Н.А., Сергеев Д.В., и др. Структурно-функциональные основы хронических нарушений сознания. *Анналы клинической и экспериментальной неврологии*. 2018;12(5):6-15. Piradov MA, Suponeva NA, Sergeev DV, et al. Structural and functional bases of chronic disorders of consciousness. *Annaly Klinicheskoy i Jeksperimental'noj Nevrologii*. 2018;12(5):6-15. (In Russ.). <https://doi.org/10.25692/ACEN.2018.5.1>
4. Bruno MA, Vanhau denhuysse A, Thibaut A, et al. From unresponsive wakefulness to minimally conscious PLUS and functional locked-in syndromes: recent advances in our understanding of disorders of consciousness. *J Neurol*. 2011;258(7):1373-1384. <https://doi.org/10.1007/s00415-011-6114-x>
5. Vanhau denhuysse A, Demertzi A, Schabus M, et al. Two Distinct Neuronal Networks Mediate the Awareness of Environment and of Self. *J Cogn Neurosci*. 2011;23(3):570-578. <https://doi.org/10.1162/jocn.2010.21488>
6. Schorr B, Schlee W, Arndt M, Bender A. Coherence in resting-state EEG as a predictor for the recovery from unresponsive wakefulness syndrome. *J Neurol*. 2016;263:937-953. <https://doi.org/10.1007/s00415-016-8084-5>
7. Peran P, Malagurski B, Nemmi F, et al. Functional and Structural Integrity of Frontoparietal Connectivity in Traumatic and Anoxic Coma. *Crit Care Med*. 2020;48(8):639-647. <https://doi.org/10.1097/CCM.0000000000004406>
8. Noirhomme Q, Laureys S, Boly M. Sleep vs Coma. *Front Neurosci*. 2009;3(3):406-407.
9. Di Perri C, Cavaliere C, Bodart O, et al. Sleep, coma, vegetative and minimally conscious states. In: Chokroverty S, eds. *Sleep Disorders Medicine*. New York: Springer; 2017. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-6578-6_43
10. Rosanova M, Fecchio M, Casarotto S, et al. Sleep-like cortical OFF-periods disrupt causality and complexity in the brain of unresponsive wakefulness syndrome patients. *Nat Commun*. 2018;9(1):4427. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06871-1>
11. Landsness E, Bruno MA, Noirhomme Q, et al. Electrophysiological correlates of behavioural changes in vigilance in vegetative state and minimally conscious state. *Brain*. 2011;134(Pt 8):2222-2232. <https://doi.org/10.1093/brain/awr152>
12. Kotchoubey B, Pavlov Y. Sleep patterns open the window into disorders of consciousness. *Clin Neurophysiol*. 2018;129(3):668-669. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2018.01.006>
13. Wielek T, Lechinger J, Wislowska M, et al. Sleep in patients with disorders of consciousness characterized by means of machine learning. *PLoS ONE*. 2018;13(1):e0190458. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190458>
14. Mertel I, Pavlov YG, Barner C, et al. Sleep in disorders of consciousness: behavioral and polysomnographic recording. *BMC Med*. 2020;18(1):350. <https://doi.org/10.1186/s12916-020-01812-6>
15. Crick F, Koch C. Towards a neurobiological theory of consciousness. *Seminars in the Neurosciences*. 1990;2:263-275.
16. Koch C, Massimini M, Boly M, Tononi G. Neural correlates of consciousness: progress and problems. *Nat Rev Neurosci*. 2016;17(5):307-321. <https://doi.org/10.1038/nrn.2016.22>
17. Mashour GA, Hudetz AG. Bottom-Up and Top-Down Mechanisms of General Anesthetics Modulate Different Dimensions of Consciousness. *Front Neural Circuits*. 2017;11(44):1-6. <https://doi.org/10.3389/fncir.2017.00044>
18. Fingelkurts AA, Bagnato S, Boccagni C, et al. EEG Oscillatory States as Neuro-phenomenology of Consciousness as revealed from patients in vegetative and minimally conscious states. *Conscious Cogn*. 2012;21:149-169. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2011.10.004>
19. Malinowska U, Chatelle C, Bruno MA, et al. Electroencephalographic profiles for differentiation of disorders of consciousness. *Biomed Eng Online*. 2013;12(109):1-9. <https://doi.org/10.1186/1475-925X-12-109>
20. Rizkallah J, Annen J, Modolo J, et al. Decreased integration of EEG source-space networks in disorders of consciousness. *Neuroimage Clin*. 2019;23:101841. <https://doi.org/10.1016/j.nicl.2019.101841>
21. Lee M, Baird B, Gosseries O, et al. Diversity of functional connectivity patterns is reduced in propofol-induced unconsciousness. *Hum Brain Mapp*. 2017;38(10):4980-4995. <https://doi.org/10.1002/hbm.23708>
22. Yeom SK, Won DO, Chi SI, et al. Spatio-temporal dynamics of multimodal EEG-fNIRS signals in the loss and recovery of consciousness under sedation using midazolam and propofol. *PLoS One*. 2017;12(11):e0187743. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187743>
23. Gemignani A, Menicucci D, Laurino M, et al. Linking Sleep Slow Oscillations with consciousness theories: new vistas on Slow Wave Sleep unconsciousness. *Arch Ital Biol*. 2015;153(2-3):135-143.
24. Lee M, Baird B, Gosseries O, et al. Connectivity differences between consciousness and unconsciousness in non-rapid eye movement sleep: a TMS-EEG study. *Sci Rep*. 2019;9(1):5175. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41274-2>
25. Tagliazucchi E, van Someren EJ. The large-scale functional connectivity correlates of consciousness and arousal during the healthy and pathological human sleep cycle. *Neuroimage*. 2017;15(160):55-72. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.06.026>
26. Windt JM, Nielsen T, Thompson E. Does Consciousness Disappear in Dreamless Sleep? *Trends Cogn Sci*. 2016;20(12):871-882. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2016.09.006>
27. Fazekas P, Nemeth G. Dream experiences and the neural correlates of perceptual consciousness and cognitive access. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2018;373(1755):20170356. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0356>

28. Pantani M, Tagini A, Raffone A. Phenomenal consciousness, access consciousness and self across waking and dreaming: bridging phenomenology and neuroscience. *Phenom Cogn Sci*. 2018;17(4):175-197. <https://doi.org/10.1007/s11097-016-9491-x>
29. Perogamvros L, Baird B, Seibold M, et al. The phenomenal contents and neural correlates of spontaneous thoughts across wakefulness, NREM sleep and REM sleep. *J Cogn Neurosci*. 2017;29(10):1766-1777. https://doi.org/10.1162/jocn_a_01155
30. Olcese U, Bos JJ, Vinck M, Pennartz CM. Functional determinants of enhanced and depressed interareal information flow in nonrapid eye movement sleep between neuronal ensembles in rat cortex and hippocampus. *Sleep*. 2018;41(11):1-18. <https://doi.org/10.1093/sleep/zsy167>
31. Windt J. Consciousness in sleep: How findings from sleep and dream research challenge our understanding of sleep, waking, and consciousness. *Philosophy Compass*. 2020;15(4):e12661. <https://doi.org/10.1111/phc3.12661>
32. Dorokhov VB, Malakhov DG, Orlov VA, Ushakov VL. Experimental Model of Study of Consciousness at the Awakening: FMRI, EEG and Behavioral Methods. In: Samsonovich A, ed. *Biologically Inspired Cognitive Architectures 2018*. Springer; Cham; 2019. https://doi.org/10.1007/978-3-319-99316-4_11
33. Halasz P, Kundra O, Rajna P, et al. Micro-arousals during nocturnal sleep. *Acta Physiol Acad Sci Hung*. 1979;54(1):1-12.
34. Schieber JP, Muzet A, Ferriere PJ. Phases of spontaneous transitory activation during normal sleep in humans. *Arch Sci Physiol (Paris)*. 1971;25(4):443-465.
35. EEG arousals: scoring rules and examples: a preliminary report from the Sleep Disorders Atlas Task Force of the American Sleep Disorders Association. *Sleep*. 1992;15(2):173-184.
36. Boselli M, Parrino L, Smerieri A, Terzan MG. Effect of age on EEG arousals in normal sleep. *Sleep*. 1998;21(4):351-357.
37. Halász P, Terzano M, Parrino L, Bodizs R. The nature of arousal in sleep. *J Sleep Res*. 2004;13(1):1-23. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2004.00388.x>
38. Peter-Derex L, Magnin M, Bastuji H. Heterogeneity of arousals in human sleep: A stereo-electroencephalographic study. *Neuroimage*. 2015;123:229-244. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.07.057>
39. Schwabedal J, Riedel M, Penzel Th, Wessel N. Alpha-wave frequency characteristics in health and insomnia during sleep. *J Sleep Res*. 2016;25(3):278-286. <https://doi.org/10.1111/jsr.12372>
40. Tsai PJ, Chen SC, Hsu CY, et al. Local awakening: regional reorganizations of brain oscillations after sleep. *Neuroimage*. 2014;102(2):894-903. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.07.032>
41. Voss U. Changes in EEG pre and post awakening. *Int Rev Neurobiol*. 2010;93:23-56. [https://doi.org/10.1016/S0074-7742\(10\)93002-X](https://doi.org/10.1016/S0074-7742(10)93002-X)
42. Balkin TJ, Braun AR, Wesensten NJ, et al. The process of awakening: a PET study of regional brain activity patterns mediating the re-establishment of alertness and consciousness. *Brain*. 2002;125(10):2308-2319. <https://doi.org/10.1093/brain/awf228>
43. Дорохов В.Б. Альфа-веретена и К-комплекс — фазические активационные паттерны при спонтанном восстановлении нарушений психомоторной деятельности на разных стадиях дремоты. *Журнал высшей нервной деятельности*. 2003;53(4):502-511.
Dorokhov VB. Alpha-spindle and K-complex — phase activation patterns during spontaneous recovery of psychomotor activity disorders at different stages of nap. *Zhurnal Vysshei Nervnoi Deyatelnosti im. I.P. Pavlova*. 2003;53(4):502-511. (In Russ.).
44. Черемушкин Е.А., Петренко Н.Е., Генджалиева М.С., и др. ЭЭГ активность мозга, предшествующая спонтанному восстановлению психомоторной деятельности после эпизодов микросна. *Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова*. 2019;105(8):1002-1012.
Cheremushkin EA, Petrenko NE, Gendzhaliyeva MS, et al. EEG brain activity preceding the spontaneous recovery of psychomotor activity after episodes of microsleep. *Rossiiskii Fiziolicheskii Zhurnal im. I.M. Sechenova*. 2019;105(8):1002-1012. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S086981391908003X>
45. Черемушкин Е.А., Петренко Н.Е., Генджалиева М.С., Дорохов В.Б. Изменения низкочастотного альфа-ритма электроэнцефалограммы как показатель степени восстановления психомоторной деятельности при спонтанном пробуждении от дневного сна. *Эффективная фармакотерапия*. 2019;15(44):26-31.
Cheremushkin EA, Petrenko NE, Gendzhaliyeva MS, Dorokhov VB. Changes in the low-frequency alpha rhythm of the electroencephalogram as an indicator of the degree of recovery of psychomotor activity during spontaneous awakening from daytime sleep. *Effektivnaya Farmakoterapiya*. 2019;15(44):26-31. (In Russ.).
46. Черемушкин Е.А., Петренко Н.Е., Генджалиева М.С., и др. Характеристики ЭЭГ в процессе кратковременных самопроизвольных пробуждений разной длительности при изменениях в психомоторной деятельности, вызванных засыпанием. *Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова*. 2020;106(3):342-355.
Cheremushkin EA, Petrenko NE, Gendzhaliyeva MS, et al. EEG characteristics in the process of short-term spontaneous awakenings of various durations with changes in psychomotor activity caused by falling asleep. *Rossiiskii Fiziolicheskii Zhurnal im. I.M. Sechenova*. 2020;106(3):342-355. (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0869813920030036>
47. Mashour GA, Hudetz AG. Neural Correlates of Unconsciousness in Large-Scale Brain Networks. *Trends Neurosci*. 2018;41(3):150-160. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2018.01.003>

Поступила 15.02.2021

Received 15.02.2021

Принята к печати 18.02.2021

Accepted 18.02.2021