

Jurij Dolenšek¹

Razumevanje elektroencefalografije s pomočjo prostorskega kota

Solid Angle Approach to Understanding Electroencephalography

IZVLEČEK

KLJUČNE BESEDE: EEG, elektroencefalografija, možganski valovi, mehanizem nastanka, prostorski kot

Razlaganje elektroencefalografskega zapisa je pogosto omejeno na to, da elektroda nad izvorom aktivnosti v možganih zazna največji potencial, bolj oddaljene elektrode pa manjši potencial. Takšna interpretacija je lahko napačna. Sodobni pristopi pojasnjujejo genezo elektroencefalografskega signala z dipolnimi generatorji, vendar lahko ta signal na lasišču zelo dobro razumemo s pomočjo koncepta prostorskega kota. Pristop je zelo intuitiven, saj je velikost potenciala sorazmerna prostorskemu kotu, pod katerim »vidimo« aktivirano površino možganske skorje iz točke merjenja na lasišču. Uporabljeni pristop dobro razloži razlike v elektroencefalografskem signalu v primeru aktivacij sulkusov in girusov možganske skorje, uporabimo pa ga lahko tako za monopolarne kot tudi bipolarne odvode v različnih montažah elektrod.

ABSTRACT

KEY WORDS: EEG, electroencephalography, brain waves, mechanism of formation, solid angle

The interpretation of the electroencephalographic signal is often limited to the assumption that the electrode placed directly above the source of the signal detects the largest potential, whereas more distant electrodes detect smaller potentials. However, in certain cases such interpretation can be misleading. The modern approach to interpreting the electroencephalographic signal makes use of dipole generators, whereas this signal recorded on the scalp can be understood much better with the help of the solid angle concept. The concept is very intuitive as the potential is proportional to the solid angle under which one 'views' the activated cortical surface from a certain point on the scalp. The solid angle concept is useful to explain the differences in the EEG signal when cerebral sulci or gyri are activated and can be applied to the monopolar as well as bipolar EEG records.

¹ Asist. dr. Jurij Dolenšek, univ. dipl. biol., Inštitut za fiziologijo, Medicinska fakulteta, Univerza v Mariboru, Taborska ulica 8, 2000 Maribor; jurij.dolensek@uni-mb.si

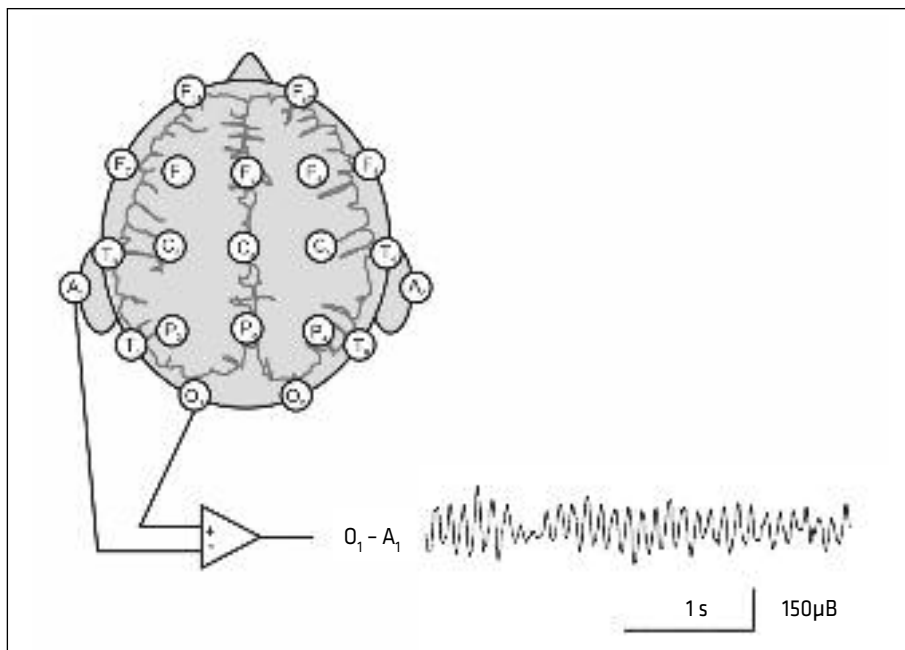
UVOD

Pri elektroencefalografu (EEG) gre za zapis aktivnosti možganov, pri katerem je sam postopek odvajanja signala EEG neinvaziven, saj signal EEG izmerimo z elektrodami na lasišču (slika 1). Običajno na EEG skušamo določiti specifične vzorce valovanja (možganske valove, ostre valove, trne, sklope trn-val) in določiti lokacijo predvsem epileptogenih generatorjev v možganih (1–3).

Zaradi na prvi pogled precej zapletenega fizikalnega in elektrofiziološkega ozadja je razumevanje zapisa EEG pogosto omejeno na to, da elektroda nad izvorom aktivnosti v možganih zazna največji potencial, bolj oddaljene elektrode pa manjšega. V splošnem sicer velja, da potencial upada z oddaljenostjo od generatorja, vendar to ne pomeni, da je potencial večji zmeraj, kadar je merilna elektroda bližje generatorju. Takšna interpretacija EEG je lahko napačna (2–5).

Razlog se skriva v tem, da generatorji signala EEG niso točke, v katerih bi se naboj akumuliral, temveč gre za razmaknjene naboje na uvihanih in izvihanih površinah.

Za razumevanje elektrogeze EEG je treba razumeti, kako nastaja električno polje na lasišču kot posledica aktivnosti nevronov v možganih pod lasiščem. Literatura pogosto premalo pojasni lastnosti polja na lasišču ali pa razlago začini s fizikalnimi izpeljavami, ki presegajo običajno znanje srednješolske fizike (6–8). Statični model razlage, ki temelji na električnih poljih in na katerem temelji pristop s prostorskim kotom, in dinamični model razlage na drugi strani, ki uporabi ponore in izvore električnega polja in na katerem temeljijo dipolni generatorji, enakovredno razložita nastanka in oblike električnega polja na zapisu EKG in EEG (9). Slednji kvečjemu doda za študente po naših izkušnjah prezahtevno stopnjo kompleksnosti.



Slika 1. Merjenje EEG. Standardna postavitev elektrod 10–20 na lasišču, ki omogoča med seboj primerljive posnetke EEG. Na spodnji strani slike je prikazan odvod med eno izmed merilnih elektrod in referenčno elektrodo na ušesni mečici.

Sodobni raziskovalni pristopi razumevanja geneze signala EEG običajno vključujejo dipolne generatorje s svojimi tokovnimi izvori in ponori. Lokacija izvorov in ponorov ter prevajanje tokov določata razporeditev potencialov na površini skalpa (5, 10, 11). Vendar imajo te determinante svoje analogije v statičnem modelu v obliki smeri širjenja depolarizacije oziroma v lokaciji meje med depolariziranim in nedepolariziranim delom membrane. Depolarizirana membrana je namreč ponor toka pozitivnih ionov z vidika zunajceličnega prostora, mirujoči del celice pa izvor pozitivnega toka (saj v notranjosti celice pozitivni ioni tečejo od depolariziranega dela proti mirujočemu delu).

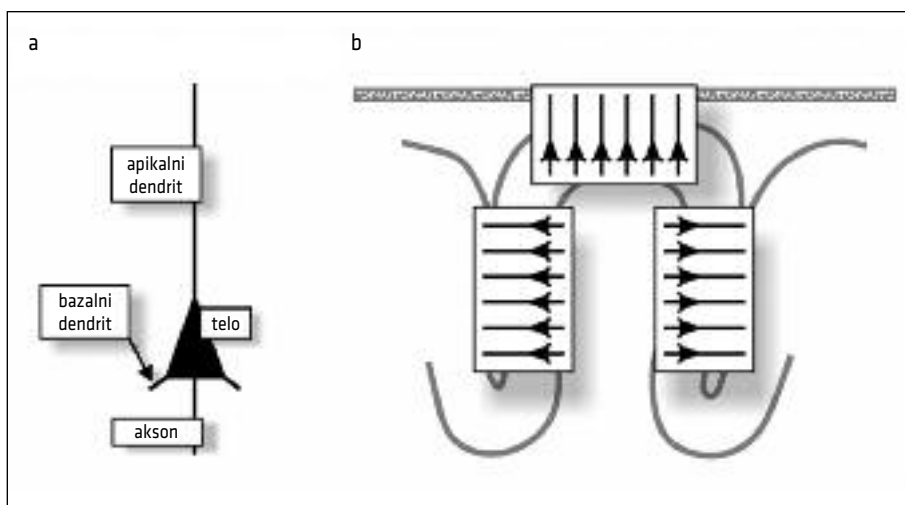
V pričujočem članku bo predstavljen pristop, za katerega avtor meni, da lahko pomaga poiskati srednjo pot med preslabo razlago v obliki na empiriji temelječega podajanja vzorcev (ki se jih je treba naučiti na pamet) in preveč kompleksno razlago dinamičnega modela. S takšnim pristopom lahko ocenimo potencial na površini lasiš-

ča glede na izvor signala: velikost potenciala je sorazmerna prostorskemu kotu, pod katerim 'vidimo' aktivirano površino možganske skorje. Odličen pregled pristopa s prostorskim kotom je predstavljen v Gloor (1985)¹ (3).

Najprej si bomo ogledali anatomsko fiziološko ozadje, ki je podlaga za nastanek električnih polj na površini lasišča, in določili, kako lahko ocenimo potencial v volumnskem prevodniku. Nato bomo določali potencial v prostoru okoli posameznih piramidnih celic, v prostoru okoli skupine aktiviranih piramidnih celic in nazadnje na površini lasišča, to je v točno določenih točkah v okolici skupine piramidnih celic.

ANATOMSKO FIZIOLOŠKE OSNOVE

EEG-signal generirajo nevroni v možganih, in sicer piramidne celice v možganski skorji s svojo značilno organizacijo. Ta je nujen pogoj, da se prispevki aktivnosti posameznih celic seštejejo do velikosti, ki jo lahko zaznamo z elektrodo na lasišču. Vhod



Slika 2. Kortikalne piramidne celice. **a** Kortikalno piramidno celico sestavljajo apikalni in bazalni dendriti ter eferentni akson. **b** Shema organizacije piramidnih celic v možganski skorji. Apikalni dendriti so medsebojno vzporedni in orientirani pravokotno na površino možganske skorje, kar pomeni, da so glede na lasišče orientirani pravokotno na vrhu girusa in vzporedno v steni sulka.

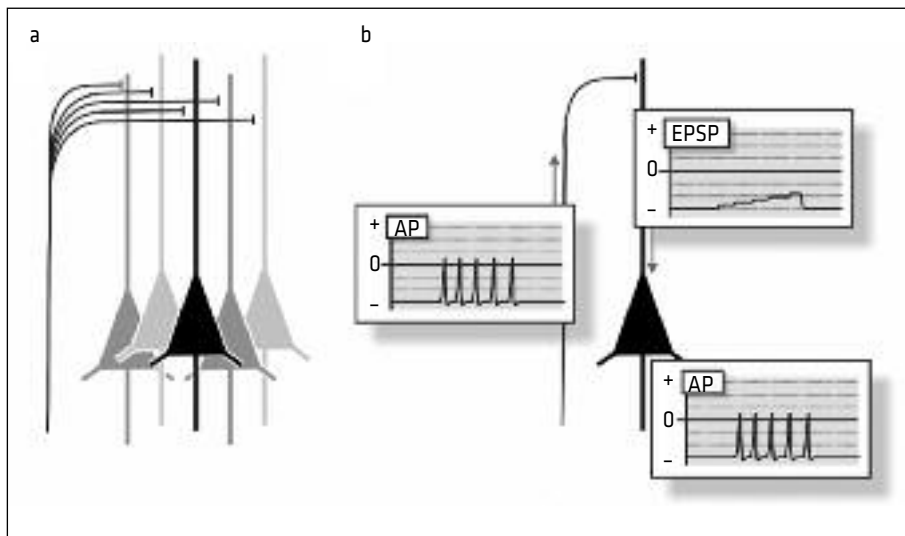
¹ Avtor priporoča omenjeni članek kot odličen zgled dobro strukturiranega prispevka.

v možgansko skorjo so aferentna vlakna talamokortikalne proge (12). Posamezno vlakno se ob vstopu v možgansko skorjo razveji v živčne končiče in preko njih tvori sinapse z dendriti več tisoč kortikalnih nevronov (13, 14). Glavni izhod iz korteksa predstavljajo velike piramidne celice v peti plasti možganske skorje, ki jo sestavljajo apikalni in bazalni dendriti ter eferentni aksoni (slika 2). Apikalni dendriti so organizirani med seboj vzporedno in orientirani pod pravim kotom glede na površino možganov (15). Ker možganska skorja tvori giruse in sulkuse, to pomeni, da so apikalni dendriti piramidnih celic sicer vedno pravokotni na površino možganske skorje, ne pa tudi na površino lasišča. Na robu girusov so apikalni dendriti vzporedni s površino lasišča, na vrhu girusov in dnu sulkusov pa pravokotni na površino lasišča (slika 2). Aktivacija posameznega talamokortikalnega vlakna zaradi svojih razvejitev aktivira več piramidnih celic, kar je odločilnega

pomena za zagotovitev sinhronizacije njihove aktivnosti.

Kako je informacija elektrofiziološko kodirana v možganski skorji (slika 3)? Informacija na talamokortikalnih vlaknih se prenaša v obliki hitrih sprememb membranskega potenciala, to je z akcijskimi potenciali (AP). Na akso-dendritski sinapsi niz AP sproži trajajočo depolarizacijo postsinaptične membrane dendrita, ki jo imenujemo ekscitatorni postsinaptični potencial (EPSP). Ta je po svoji naravi stopenjski in se elektrotonično prenaša vzdolž apikalnega dendrita v smeri some. Na začetku aksona se informacija prenese v istoznačni niz AP, ki se prenaša naprej vzdolž aksona.

Z elektrodo na lasišču aktivnosti posamezne celice v možganih ne moremo zaznati, saj je velikost zunajceličnega odvoda posamezne celice na lasišču premajhna zaradi upornosti tkiv med elektrodo in celico. Šibak signal na lasišču se zakrije v šumu, ki ga posname ojačevalec. Z večanjem šte-



Slika 3. Elektrofiziološke lastnosti kortikalnih piramidnih celic. **a** Piramidne celice so v možganski skorji organizirane tako, da telesa ležijo v eni ravnini, njihovi apikalni dendriti so pravokotni na površino možganske skorje. Posamezno talamokortikalno aferentno vlakno sinapsira z več kortikalnimi piramidnimi celicami. **b** Informacija je zakodirana v frekvenci akcijskih potencialov (AP) na aferentnih vlaknih in aksonih piramidnih celic, medtem ko je na področju dendritskega drevesa piramidnih celic zakodirana v velikosti ekscitatornega postsinaptičnega potenciala (EPSP).

vila merilnih elektrod na lasišču ne pridobivamo informacij v enaki meri. Razlog se skriva v tem, da je signal na lasišču večji od šuma le v primeru, če je simultano aktivnih nekaj tisoč celic. Ocenili so, da se mora aktivirati vsaj 6 cm^2 možganske skorje, da je signal dovolj velik, da presega šum na merilni elektrodi in ga lahko zaznamo (16).

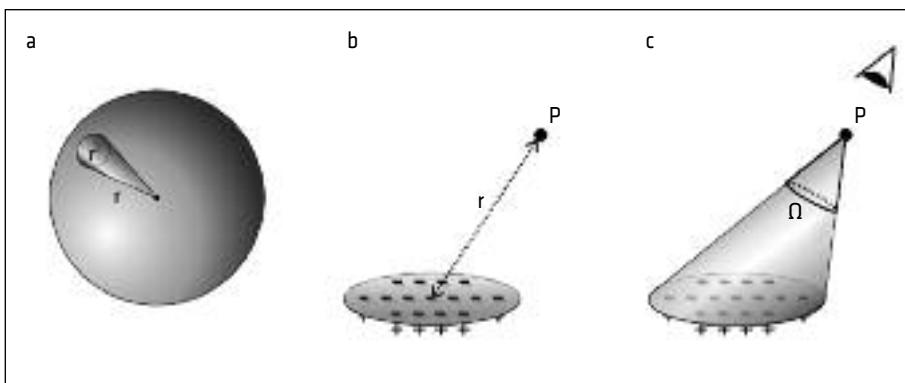
POTENCIAL V VOLUMSKEM PREVODNIKU

Da bi razumeli, kako lahko posnamemo električne potenciale na lasišču kot posledico aktivnosti piramidnih nevronov, uvedimo pojem prostorskega kota (slika 4). Kakšen je potencial v točki P, ki ga generira ploskev, na kateri so na eni strani negativni in na drugi strani pozitivni naboji? Ker par razmaknjenih nabojev tvori električni dipol, imenujmo to površino dipolna ploskev. Potential v točki P, ki ga generira dipolna ploskev v volumskem prevodniku, je proporcionalen prostorskemu kotu, ki se razteza nad dipolno ploskvijo v točki P. Povezavo lahko zapišemo v formuli:

$$P = \frac{\Omega}{4\pi} \cdot V \quad (1)$$

pri čemer je P potencial v točki P kjerkoli v prostoru, Ω prostorski kot, ki se razteza nad ploskvijo v točki P, in V potencial preko dipolne ploskve. Enačba (1) nam pove, da je v točki P potencial enak deležu celotnega potenciala na dipolni ploskvi, ki je enak deležu, ki ga zajeti prostorski kot Ω predstavlja glede na polni prostorski kot (ta je enak 4π). Da enačba velja, potencial v točki P ne sme vplivati na referenčni potencial, kar v praksi pomeni, da je referenčna elektroda zadosti oddaljena.

Pristop s prostorskim kotom je zelo intuitiven, saj je prostorski kot tisti kot, pod katerim vidimo neko ploskev v prostoru.² Navidezna velikost ploskve je odvisna od kota, pod katerim jo vidimo (slika 5). Tako ploskev vidimo največjo, ko je točka gledišča pravokotno na ploskev. Vsak odklon od te točke navidezno velikost ploskve zmanjša, v sami ravnini ploskve pa le-te celo ne vidimo več, saj jo gledamo 's strani'. Prostorski kot se dobro obnese tudi pri upoštevanju



Slika 4. Potential v merilni točki (točka P), ki ga ustvari električno polje polarizirane membrane, si lahko predstavljamo s pomočjo prostorskega kota. **a** Prostorski kot podamo v enotah steradian. 1 steradian je prostorski kot, pod katerim iz središča krogle s polmerom r vidimo okroglo ploskev ploščine r^2 , ki se nahaja na površini krogle. Celotno površino krogle vidimo pod prostorskim kotom 4π steradianov. **b** Izmeriti želimo potencial v točki P v volumskem prevodniku nad delom membrane, ki je negativno nabita, na strani, ki gleda proti P in je oddaljena od točke P za razdaljo r . **c** Potential v točki P je proporcionalen prostorskemu kotu, pod katerim v točki P vidimo površino membrane.

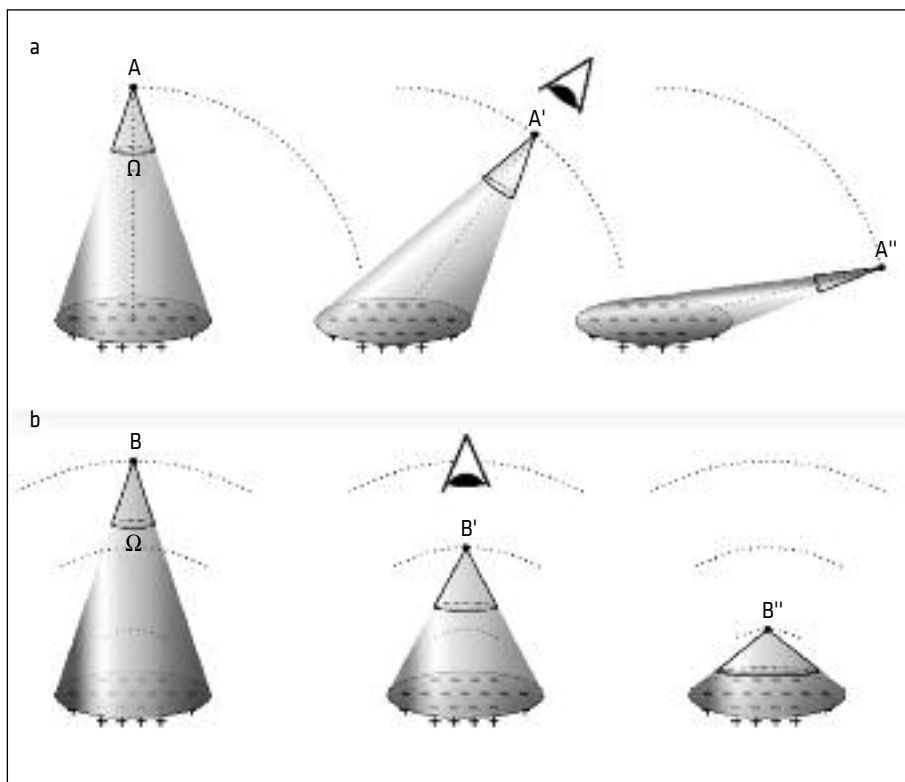
² Predpostavimo, da je debelina ploskve neskončno tanka in v nadaljevanju besedila to upoštevajmo.

razdalje od ploskve: približevanje ploskvi navidezno poveča njeno velikost. Seveda je pomembna tudi velikost ploskve – na isti razdalji bo večja ploskev dala večji prostorski kot. Potencial v točki P volumnskega prevodnika deluje na enak način: prostorski kot (in s tem potencial) je največji, ko je merilna točka pravokotna na dipolno ploskev in se manjša z odklikom od pravokotnice ali z oddaljevanjem od površine. Potencial v točkah, ki ležijo v isti ravnini kot dipolna ploskev, je enak nič. Predznak potenciala v točki P je odvisen od električnega naboja na dipolni ploskvi, ki gleda proti točki P. Tako je potencial v točki P na sliki 5 negativen, saj iz točke P 'vidimo' negativne naboje na

dipolni ploskvi. Potencial bi bil pozitiven v vseh točkah v prostoru pod ravnino dipolne ploskve, saj bi 'videli' pozitivne naboje.

POTENCIAL PIRAMIDNE CELICE V VOLUMSKEM PREVODNIKU

Povečajmo del apikalnega dendrita piramidne celice in uporabimo elektrofiziološke značilnosti prenosa informacije na piramidalni celici (slika 3). V mirovanju je membrana polarizirana, na zunajcelični strani membrane je presežek pozitivnega in na znotrajcelični strani membrane presežek negativnega naboja (mirovni membranski potencial, MMP). Med vzdraženjem (ekscitatorni post-



Slika 5. Prostorski kot, ki obsega ploskev, se spreminja glede na lokacijo v prostoru. **a** Pri enaki razdalji je prostorski kot največji v točki A, ki leži pravokotno na ploskev. Prostorski kot se zmanjšuje, ko se merilna točka približuje ravnini ploskve (točki A' in A''). **b** Pri nespremenjenem kotu glede na pravokotnico na ploskev je prostorski kot najmanjši v točki, ki je od ploskve najbolj oddaljena (točka B), in se povečuje, ko se približujemo ploskvi (točki B' in B'').

sinaptični potencial, EPSP) depolarizacija povzroči manjši presežek pozitivnega naboja (ali celo presežek negativnega naboja) na zunajcelični strani membrane.

Uporabimo zgoraj omenjeni princip prostorskega kota za električna polja, ki jih generira apikalni dendrit posamezne piramidne celice (kasneje bomo princip razširili na skupino sočasno aktivnih piramidnih celic). V prvem koraku si predstavimo, kakšen je potencial v volumnem prevodniku okoli nevzdražene celice, ki ima membranski potencial enak povsod po membrani. Ta potencial je enak nič, kljub temu da je transmembranski potencial okoli -90 mV. Kako lahko to razumemo? Predstavljajmo si membrano celice kot dipolno ploskev. Ker ima nevzdražena celica enak potencial po vsej membrani, iz točke P pod istim prostorskim kotom 'vidimo' dve zrcalni dipolni ploskvi: na proksimalni strani dendrita, ki gleda proti točki P, 'vidimo' dipolno ploskev s pozitivnim nabojem, na distalni strani dendrita pa zrcalno usmerjeno dipolno ploskev z negativnim nabojem. Obe ploskvi se raztezata pod istim prostorskim kotom in upoštevajmo, da je transmembranski potencial enak na obeh straneh dendrita (in enak MMP). Tako sta prispevka obeh strani dendrita k potencialu v točki P volumnskega prevodnika enake velikosti, razlikujeta se le v predznaku. Vpliv obeh strani dendrita se medsebojno algebraično odšteje.³

V naslednjem koraku si skušajmo postaviti električno polje v okolici ravnokar vzdražene celice, pri kateri je del membrane že depolariziran (EPSP), medtem ko je del membrane še nevzdražen (MMP) (slika 6). Predpostavimo, da je prehod med vzdraženim in nevzdraženim delom membrane takojšen. Iz točke P v volumnskem prevodniku 'vidimo' vzdraženo celico pod

prostorskim kotom, ki ga lahko razdelimo v tri dele: Ω_1 , Ω_2 in Ω_3 . Ω_1 in Ω_3 se raztezata zgolj nad v celoti vzdraženim in v celoti nevzdraženim delom membrane. Analogno zgornjemu razmisleku lahko pokažemo, da se tako v primeru Ω_1 kot v primeru Ω_3 prispevka proksimalne in distalne strani dendrita medsebojno izničita. Tako v celoti nevzdraženi del membrane kot tudi v celoti vzdraženim del membrane ne prispevata k potencialu, izmerjenem v točki P. Po drugi strani pa se Ω_2 razteza nad delom dendrita, ki v smeri točke P kaže negativno stran tako na proksimalni kot na distalni strani. Tako je potencial v točki P negativen po svojem predznaku in proporcionalen prostorskemu kotu Ω_2 . Na sliki lahko opazimo, da se enak prostorski kot Ω_2 razteza tudi nad presekom dendrita na meji med vzdraženim in nevzdraženim delom. Tako lahko poenostavimo: potencial v točki P je proporcionalen prostorskemu kotu, ki se razteza nad presekom dendrita na meji med vzdraženim in nevzdraženim delom. Zapomnimo si zadnji stavek.

EPSP je po svoji naravi stopenjski potencial, ki se vzdolž apikalnega dendrita širi elektrotonično. Takšno širjenje EPSP si lahko predstavljamo, kot da bi 's pogledom sledili' premikanju navidezne ploskve, ki jo opiše presek dendrita na meji med aktivnim in neaktivnim delom dendrita (slika 7).

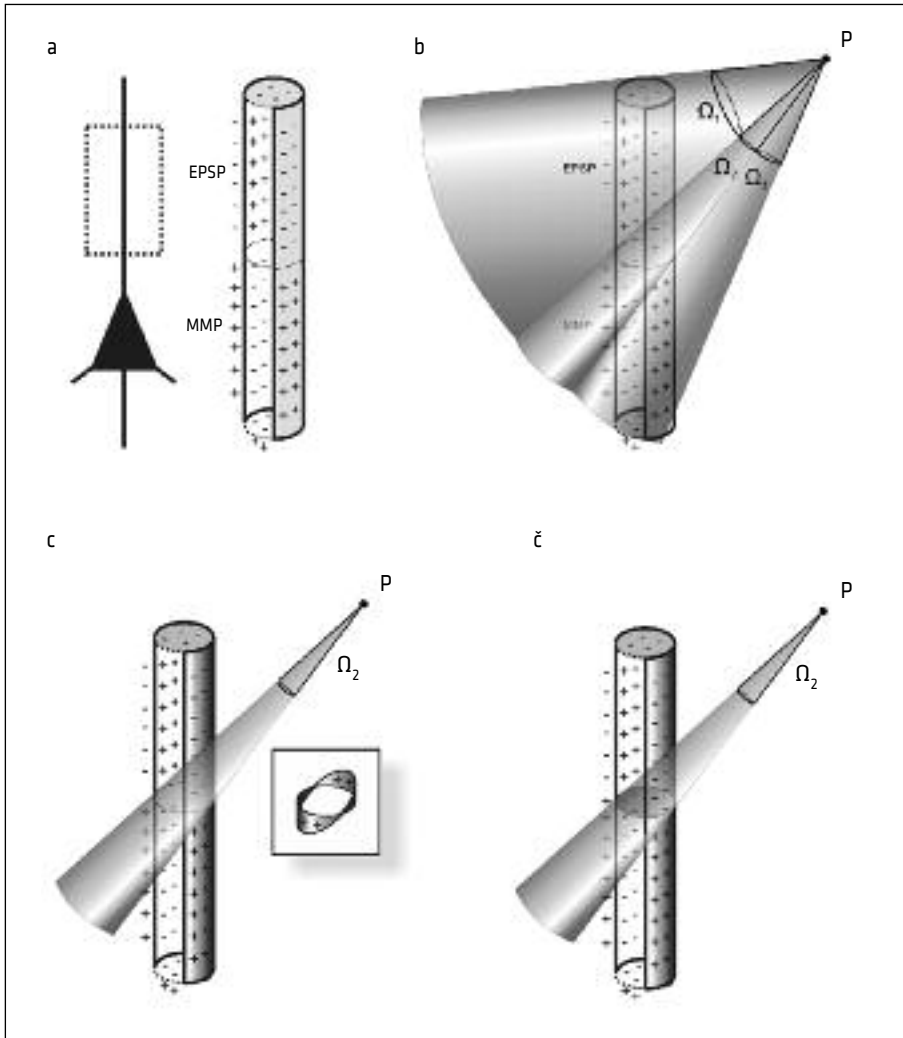
SEŠTEVANJE PRISPEVKOV VZPOREDNIH IN SOČASNO AKTIVNIH DENDRITOV

Spomnimo se na dve pomembni lastnosti organizacije kortikalnih piramidnih celic. Prvič, apikalni dendriti piramidnih celic so med seboj vzporedni in orientirani pravokotno na površino možganov (spomnimo se, da zaradi nagubane površine možganov

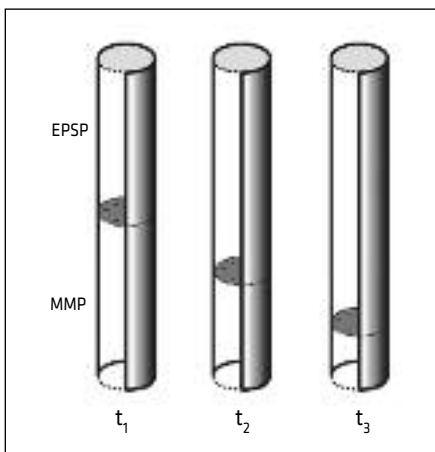
³ Meritev je drugačna, če z elektrodo predremo v celico. Takrat iz merilne točke plazmalemno vidimo na vse strani, torej je prostorski kot Ω enak 4π steradianov. Enačba (1) nam pove, da je v tem primeru potencial v merilni točki kar enak transmembranskemu potencialu. Pristop s prostorskim kotom na razloži dejstvo, da zunajcelični odvod nevzdražene celice da potencial nič, znotrajcelični odvod pa transmembranski potencial.

niso vedno pod enakim kotom tudi glede na površino lasišča). In drugič, razmeroma velike skupine piramidnih celic se aktivirajo sočasno.

Uporabimo model, po katerem je potencial na lasišču proporcionalen prostorskemu kotu, ki se razteza nad dipolno ploskvijo. Potential v točki P na lasišču, ki ga generira

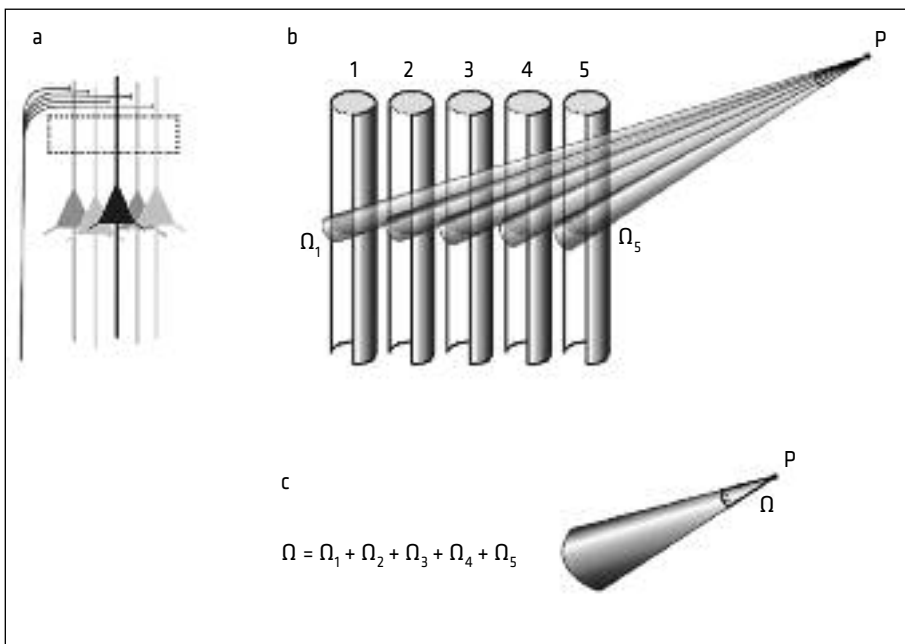


Slika 6. Potential v točki P določa meja med aktivnim in neaktivnim delom dendrita. **a** Dendrit poenostavimo z zaprto cevjo in ga razdelimo na dva dela: del, ki je v mirovnem potencialu (neaktiven, MMP) in depolarizirani del (aktiven, EPSP). **b–c** Prostorski kot Ω , pod katerim iz točke P 'vidimo' cel dendrit, lahko razdelimo v prispevke treh kotov Ω_1 , Ω_2 in Ω_3 . Tako v primeru Ω_1 kot v primeru Ω_3 se prispevka proksimalnega in distalnega dela dendrita medsebojno izničita, saj sta po velikosti enaka, a nasprotnega predznaka. Ω_2 se razteza nad delom dendrita, ki v smeri točke P kaže negativno stran tako v proksimalnem kot distalnem delu. Tako je potencial v točki P, kot posledica aktivacije apikalnega dendrita, negativen po svojem predznaku in proporcionalen prostorskemu kotu Ω_2 . Enak prostorski kot Ω_2 se razteza tudi nad presekom dendrita na meji med vzdraženim in nevzdraženim delom. Tako lahko poenostavimo: potencial v točki P je proporcionalen prostorskemu kotu, ki se razteza nad presekom dendrita na meji med vzdraženim in nevzdraženim delom.



Slika 7. EPSP se širi vzdolž dendrita elektronično. K zunajceličnemu odvodu prispeva potencial, ki je sorazmeren prostorskemu kotu, ki ga obsega presek dendrita na meji med EPSP in MMP. Z elektroničnim širjenjem EPSP vzdolž dendrita se premika tudi navidezna ploskev, ki jo opiše presek dendrita na meji med EPSP in MMP.

skupina sočasno aktivnih apikalnih dendritov piramidnih celic v volumnem prevodniku, je enaka seštevku prispevkov posameznih majhnih prostorskih kotov $\Omega_1 + \Omega_2 + \Omega_3 + \dots + \Omega_n$ (slika 8). Slednji predstavljajo kote, ki se raztezajo nad posameznimi preseki na meji med aktivnimi in neaktivnimi deli sočasno vzdraženih piramidnih celic, ki so med seboj vzporedne. V primeru na sliki 8 je ta prispevek enak prispevku petih dendritov. Seštevek posameznih prostorskih kotov $\Omega_1, \Omega_2, \Omega_3, \dots, \Omega_n$ je velik prostorski kot Ω , ki se razteza nad znatnim delom površine možganov in je makroskopske narave. Tudi predznak potenciala v točki P je vedno negativen, saj 'vidimo' negativne naboje dipolnih ploskev posameznih apikalnih dendritov.



Slika 8. Prispevki vzporednih in sočasno aktivnih dendritov se v volumnem prevodniku seštevajo. a) Apikalni dendriti kortikalnih piramidnih celic ležijo medsebojno vzporedno. b) Poglejmo podrobneje apikalne dendrite, kot je označeno v a s črtkanim pravokotnikom. V točki P prispevke posameznih dendritov opisujejo prostorski koti od Ω_1 do Ω_5 . c) Prostorske kote od Ω_1 do Ω_5 , ki jih prispevajo posamezni dendriti, seštevamo v enoten prostorski kot Ω . Več kot je sočasno aktiviranih dendritov, večji je neto prostorski kot in s tem potencial v točki P.

Nekaj lastnosti, ki jih lahko razložimo z uporabo zgornjih modelov

Akcijski potencial (AP), ki je največji potencial, ki ga generirajo nevroni, k signalu EEG ne prispeva nič, medtem ko se po velikosti desetkrat manjši EPSP-ji seštevajo v zapis EEG. Kako si lahko pojasnimo ta očiten paradoks? Z uporabo prostorskega kota je razlaga zelo preprosta: da se lahko potenciali seštevajo v velik prostorski kot (oz. v velik integralni električni dipol), morajo biti električni dipoli na posameznih dendritih sočasni. To postavi precej stroge zahteve po sinhronizaciji aktivnosti potencialov, ki po svoji naravi trajajo kratek čas: krajše kot je trajanje, bolj natančna mora biti sinhronizacija, da potencial sploh zaznamo na lasišču. Diagnostični epileptogeni potenciali so kratkotrajni, zato morajo biti zelo natančno sinhronizirani na razmeroma veliki površini korteksa; v nasprotnem primeru jih bomo na zapisu EEG zgrešili. Za počasnejše valove je zahteva po sinhronizaciji manj stroga. Poglejmo primer možganskega vala delta, katerega trajanje je 400 ms. Če je največji zamik med začetki sprememb v potencialih med nevroni, ki generirajo tak val, enak 50 ms, je skupen aktivni čas vsaj 300 ms. Torej lahko takšna hipotetična skupina nevronov producira možganske valove delta v trajanju 300 ms. Če pa potencial traja 50 ms (ali celo manj, kot je v primeru AP), potem enaka stopnja sinhronizacije povzroči, da potenciala sploh ne zaznamo. Razlog je v tem, da v tem primeru potenciali niso sočasni in se zato ne morejo seštevati. Pomembno se je zavedati, da pri teh zahtevah po sinhronizaciji aktivnosti dejanska velikost spremembe potenciala na zapis EEG v praksi ne vpliva. Enak razmislek tudi pojasni, zakaj je v zapisu EEG obratna odvisnost med frekvenco in amplitudo valovanj. Naj-

večji potencial imajo valovi delta, medtem ko imajo najmanjši potencial visokofrekvenčna valovanja beta.

POTENCIALI NA LASIŠČU – HORIZONTALNI IN VERTIKALNI DIPOL

Povzemimo zgoraj omenjene principe: sočasna aktivnost skupine piramidnih celic povzroči, da se na delu površine korteksa pojavi dipolna ploskev z negativnim nabojem, obrnjenim proti lasišču, in pozitivnim nabojem na strani, ki gleda proti beli možganovini. Monopolarni odvod v točki P v volumskem prevodniku je proporcionalen potencialu preko ploskve in prostorskega kotu, ki obsega dipolno ploskev.

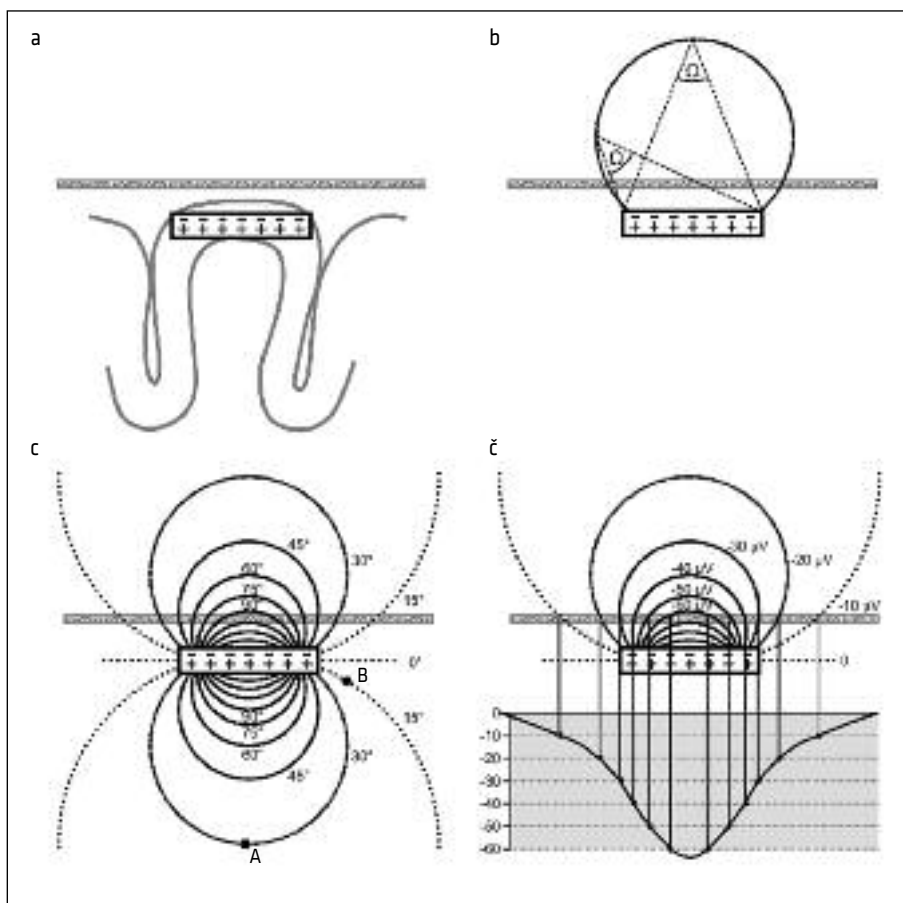
Upoštevajmo, da je površina možganske skorje nagubana in zatorej mestoma vzporedna in mestoma pravokotna na površino lasišča. Najprej pogledjmo primer, ko je dipolna ploskev vzporedna s površino lasišča, kot se zgodi v primeru, da je aktiviran vrh girusa ali dno sulkusa (slika 9). Zdaj v prostoru okoli površine poiščimo vse točke, iz katerih 'vidimo' to površino pod izbranim kotom (zaradi didaktičnih razlogov je na dvodimenzionalnem prikazu slike 9 izbrani kot v stopinjah namesto steradianih). Vse točke na tej krivulji imajo enak potencial, saj 'vidijo' površino pod istim prostorskim kotom (na sliki je izbrano, da 15° predstavlja $10 \mu\text{V}$), pravimo, da ležijo na izopotencialni krivulji.⁴ Izrišimo zdaj izopotencialne ploskve za različne kote (na sliki se velikost kota spreminja za 15°). Opazimo lahko, da je velikost potenciala bolj odvisna od relativne pozicije merilne točke kot od oddaljenosti. Tako je potencial v točki A večji kot v točki B, čeprav ima točka A manjšo evklidsko razdaljo do ploskve kot točka B. Potenciale, ki jih izmerimo z elektrodami na lasišču, lahko preprosto odčitamo tako,

⁴ V resnici električno polje tvori izopotencialne ploskve, ki pa jih iz didaktičnih razlogov na sliki 9 in 10 prikazujemo dvodimenzionalno.

da poiščemo presečišča izopotencialnih ploskev s površino lasišča in odčitamo vrednosti potenciala na izbrani izopotencialni krivulji. Krivulja odvisnosti potenciala na površini lasišča od lokacije na lasišču ima zvonasto obliko: največji potencial odvaja monopolarni odvod iz elektrode, ki leži nad središčem dipolne ploskve, če je ta vzporedna s površino lasišča. Manjši signal EEG

zaznajo elektrode, ki so oddaljene od središča dipolne ploskve. Takšno postavitve dipolne ploskve v prostoru imenujemo vertikalni dipol.

V naslednjem koraku pogledjmo primer, ko je aktivna le stena sulkusa (slika 10). Tudi sedaj je dipolna površina sicer vzporedna s površino možganske skorje, a v tem primeru pravokotna na površino lasišča. Uporabimo



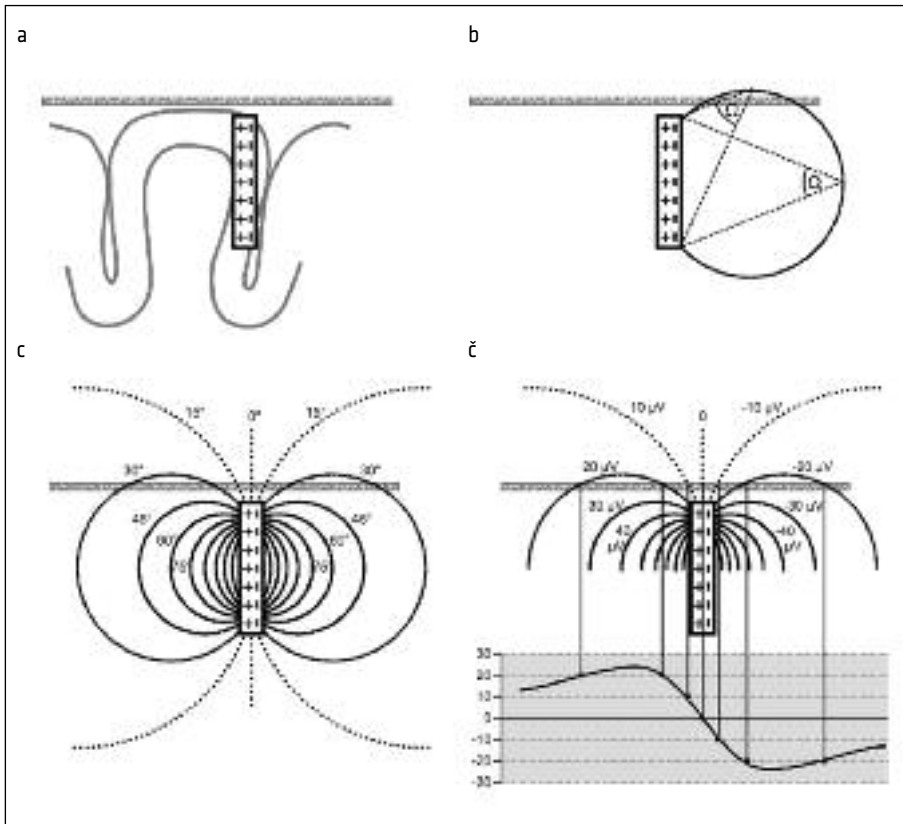
Slika 9. V primeru vertikalnega dipola je vrednost odvoda iz površine lasišča največja nad izvorom potenciala. **a** V primeru, da je aktiven le vrh možganskega girusa, je dipolna ploskev omejena le na vrh možganskega girusa. **b** Za vsak kot Ω lahko narišemo skupino točk, iz katerih 'vidimo' dipolno ploskev pod izbranim kotom. Ker je potencial v teh točkah enak, te točke tvorijo izopotencialno krivuljo. **c** Z izbiranjem kotov dobimo skupine krivulj, ki predstavljajo izopotencialne krivulje v volumskem prevodniku. Velikost potenciala je bolj odvisna od relativne pozicije merilne točke kot od oddaljenosti. Tako je potencial v točki A večji kot v točki B, čeprav ima točka A manjšo evklidsko razdaljo do ploskve kot točka B. **č** Potenciale, ki jih izmerimo z elektrodami na lasišču, lahko preprosto odčitamo tako, da poiščemo presečišča izopotencialnih krivulj s površino lasišča in odčitamo vrednosti potenciala na izbrani izopotencialni krivulji.

enak pristop kot zgoraj in poiščimo vse izopotencialne točke v prostoru. Opazimo lahko, da je orientacija izopotencialnih ploskev drugačna kot v primeru vertikalnega dipola. Poiščimo sedaj presečišča izopotencialnih ploskev s površino lasišča in odčitajmo vrednosti potenciala. Krivulja ima zelo drugačno obliko od krivulje zgoraj: potencial v točki na lasišču, ki leži nad generatorjem, je enak nič, saj 'gledamo' dipolno ploskev s strani. Potential nato narašča v eno in upada v drugo stran. Pri bolj oddaljenih elektrodah absolutna vrednost potenciala ponovno upade. Takšno postavitev

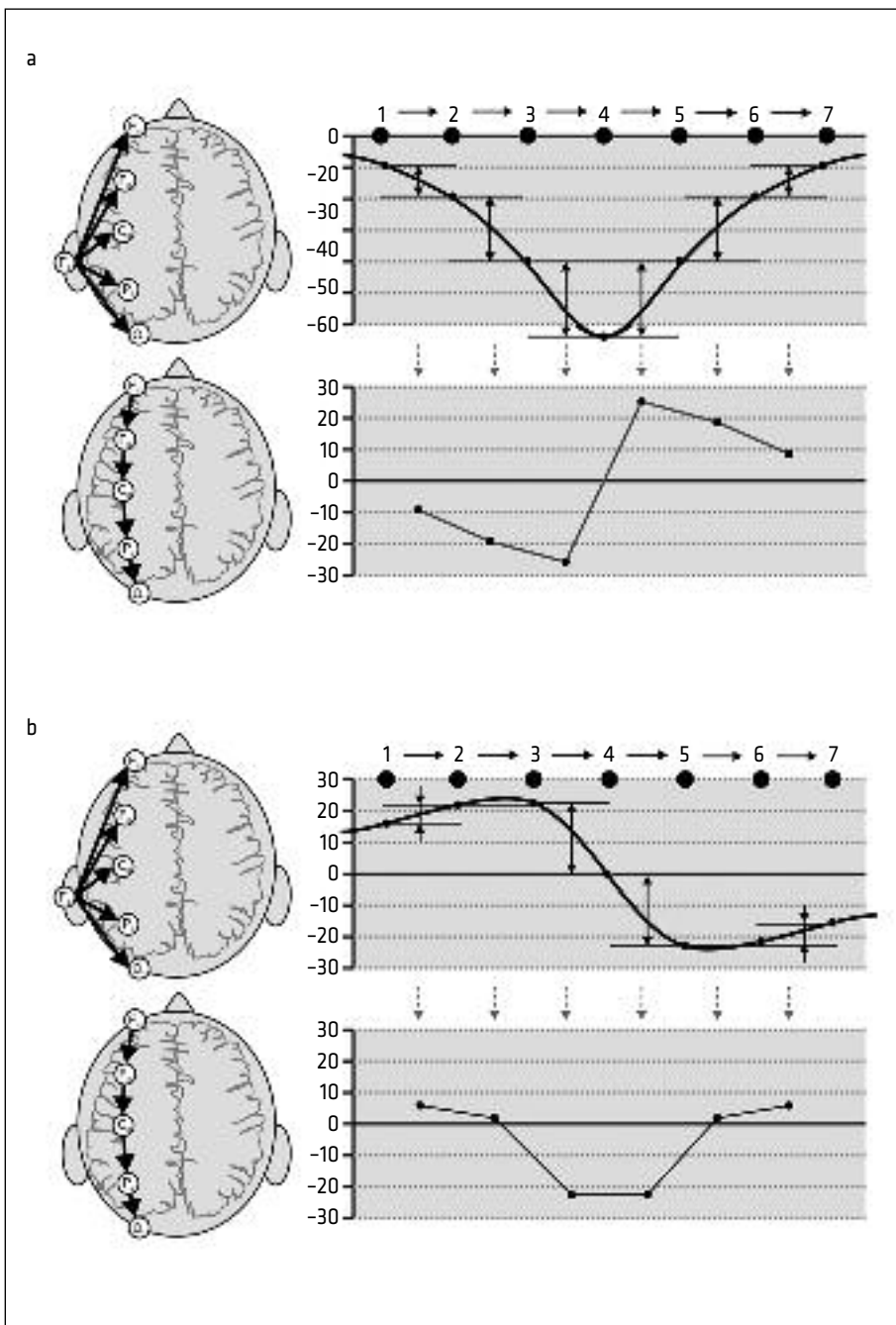
dipolne ploskve v prostoru imenujemo horizontalni dipol. Če nismo pazljivi, lahko takšno razporeditev potenciala na lasišču napačno interpretiramo kot posledico dveh ločenih generatorjev.

Monopolarni in bipolarni odvodi potencialov na lasišču

V praksi se pogosto uporabljajo bipolarni odvodi, kjer potencial elektrode primerjamo s potencialom druge elektrode. Vrednosti mono- in bipolarnih odvodov se med seboj pomembno razlikujejo. Tudi monopolarni odvod je v svojem bistvu 'bipolarni',



Slika 10. V primeru horizontalnega dipola je vrednost potenciala najmanjša nad izvorom potenciala. **a** V primeru, da je aktiven le rob možganskega sulkusa, je dipolna ploskev omejena le na rob sulkusa. **b** Kot zgoraj za izbrani kot poiščimo izopotencialno krivuljo. **c** Z izbiranjem kotov poiščemo izopotencialne krivulje. **d** Potenciale, ki jih izmerimo z elektrodami na lasišču, odčitamo na presečiščih izopotencialnih ploskev s površino lasišča. Dobljena razporeditev potenciala po površini lasišča je zelo drugačna kot v primeru vertikalnega dipola na sliki 9.



Slika 11. Monopolarni in bipolarni odvodi pri postavitvah elektrod na lasišču, katerih zaporedje tvori črto. **a** V primeru vertikalnega dipola pri monopolarnih odvodih (slika zgoraj) ne opazimo obrata predznaka, saj so vsi potenciali negativni. Pri bipolarnih odvodih (slika spodaj) pa so odvodi na levi strani negativni, na desni pa pozitivni. **b** V primeru horizontalnega dipola se predznak potencialov spremeni že pri monopolarnih odvodih (slika zgoraj), pri bipolarnih odvodih (slika spodaj) pa opazimo celo dve spremembi predznaka potencialov na v črto razporejenih elektrodah.

saj od vrednosti potenciala na merilni elektrodi prav tako odštevamo, le da v tem primeru (nespremenljivi) referenčni potencial, pri pravem bipolarnem odvodu pa vrednost potenciala druge elektrode. Princip prostorskih kotov lahko uporabimo posredno tudi za bipolarne odvode, pri čemer vrednost bipolarnega odvoda izračunamo kot algebraično razliko med obema monopolar-nima odvodoma. V primeru vertikalnega dipola, če opazujemo neprekinjeno verigo zaporednih bipolarnih odvodov v neki razporeditvi elektrod po lasišču, opazimo obrat predznaka med odvodoma, ki imata skupno elektrodo, ki je najbližja vrhu zvonaste krivulje (slika 11). Ker je bipolarni odvod enak naklonu krivulje, je v levem delu krivulje naklon (bipolarni odvod) pozitiven, v desnem delu pa negativen. V primeru horizontalnega dipola pa bi pri bipolarnih odvodih opazili dva obrata predznaka: levi in desni del imata negativen naklon in takšen tudi predznak bipolarnega odvoda, medtem ko ima srednji del krivulje pozitiven naklon in takšen tudi predznak bipolarnega odvoda (slika 11). Povzemimo: če opazujemo v zaporedno črto razporejene elektrode in opazimo obrat predznaka v monopolar-nem odvodu in dva obrata predznaka v bipolarnih odvodih, gre za horizontalni dipol, ki je zelo verjetno lociran v eni izmed sten sulkusov možganskih vijug. Če pa

v prejšnjem primeru opazimo obrat predznaka le v bipolarnih odvodih, gre za vertikalni dipol, ki je zelo verjetno lociran na vrhu girusa, po celotnem girusu (v tem primeru se stranska prispevka izničujeta) ali na dnu sulkusa.

ZAKLJUČEK

Prostorski kot, kot alternativa sodobni razlagi signala EEG z dipolnimi generatorji, lahko pomaga bralcu, ki bi rad razumel razporeditev potenciala v volumnem prevodniku po aktivaciji piramidnih celic. Pristop ima svoje prednosti in slabosti. Največja prednost pristopa s prostorskim kotom je v tem, da je intuitiven, vendar deluje zgolj za monopolarne odvode. Bipolarne odvode moramo rekonstruirati z algebraičnim odštevanjem monopolar-nih odvodov. Zaradi izredne uporabnosti pri monopolar-nih odvodih je pristop s prostorskim kotom primer-no orodje pri razumevanju zapisa EEG. Pri klinično zelo pomembnem zapisu električne aktivnosti srca, ki iz historičnih razlogov temelji tudi na bipolarnih odvodih, pa je pristop s prostorskim kotom manj uporaben. Pri zapisu EKG je primernejši vektorski pristop, ki omogoča neposredno predstavo tudi bipolarnih odvodov. Vektorski pristop presega namen tega prispevka in bo obravnavan ločeno.

LITERATURA

1. Kolnik L, Neubauer D. Izbrana poglavja iz elektroencefalografije. Ljubljana: Univerza v Ljubljani, Medicinska fakulteta, Katedra za pediatrijo; 2006.
2. Gloor P. Contributions of electroencephalography and electrocorticography to the neurosurgical treatment of the epilepsies. *Adv Neurol.* 1975; 8: 59–105.
3. Gloor P. Neuronal generators and the problem of localization in electroencephalography: application of volume conductor theory to electroencephalography. *J Clin Neurophysiol.* 1975; 2: 327–54.
4. Abraham K, Marsan CA. Patterns of cortical discharges and their relation to routine scalp electroencephalography. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* 1958; 10: 447–61.
5. Michel CM, Murray MM, Lantz G, et al. EEG source imaging. *Clin Neurophysiol.* 2004; 115: 2195–222.
6. Silva FHL. The Generation of Electric and Magnetic Signals of the Brain by Local Networks. In: Greger R, Windhorst U, eds. *Comprehensive Human Physiology.* Berlin: Springer Berlin Heidelberg; 1996. p. 509–31.
7. Nunez PL, Srinivasan R. *Electric fields of the brain: the neurophysics of EEG.* Oxford; New York: Oxford University Press; 2006.
8. Niedermeyer E, Lopes da Silva FH. *Electroencephalography: basic principles, clinical applications, and related fields.* Baltimore: Williams & Wilkins; 1993.
9. Hobbie RK, Roth BJ. *Intermediate Physics for Medicine and Biology.* New York: Springer; 2007.
10. Tenke CE, Kayser J. Generator localization by current source density (CSD): Implications of volume conduction and field closure at intracranial and scalp resolutions. *Clin Neurophysiol.* 2012; 123: 2328–45.
11. Krings T, Chiappa KH, Neil Cuffin B, et al. Accuracy of EEG dipole source localization using implanted sources in the human brain. *Clin Neurophysiol.* 1999; 110: 106–14.
12. DeFelipe J, Farinas I. The pyramidal neuron of the cerebral cortex: morphological and chemical characteristics of the synaptic inputs. *Prog Neurobiol.* 1992; 39: 563–607.
13. Landry P, Deschenes M. Intracortical arborizations and receptive fields of identified ventrobasal thalamocortical afferents to the primary somatic sensory cortex in the cat. *J Comp Neurol.* 1981; 199: 345–71.
14. Landry P, Villemure J, Deschenes M. Geometry and orientation of thalamocortical arborizations in the cat somatosensory cortex as revealed by computer reconstruction. *Brain Res.* 1982; 237: 222–6.
15. Megias M, Emri Z, Freund TF, et al. Total number and distribution of inhibitory and excitatory synapses on hippocampal CA1 pyramidal cells. *Neuroscience.* 2001; 102: 527–40.
16. Cooper R, Winter AL, Crow HJ, et al. Comparison of subcortical, cortical and scalp activity using chronically indwelling electrodes in man. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* 1965; 18: 217–28.