

УДК 612.821+612.83+616.74

## НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯТЫ РЕАЛЬНОЙ И ВООБРАЖАЕМОЙ ЛОКОМОЦИИ

© 2019 г. Ю. К. Столбков<sup>1</sup>, Т. Р. Мошонкина<sup>1</sup>, И. В. Орлов<sup>1</sup>, Е. С. Томиловская<sup>2</sup>, И. Б. Козловская<sup>2</sup>, Ю. П. Герасименко<sup>1</sup>, \*

<sup>1</sup>ФГБУН Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup>ФГБУН ГНЦ РФ – Институт медико-биологических проблем РАН, Москва, Россия

\*E-mail: gerasimenko@infran.ru

Поступила в редакцию 19.08.2018 г.

После доработки 09.09.2018 г.

Принята к публикации 01.10.2018 г.

Принято считать, что реальные и мысленно выполняемые (воображаемые) движения функционально эквивалентны. На этой гипотезе базируется использование воображаемых движений для выяснения нейрофизиологии реальных движений человека, а также в целях реабилитации и оптимизации реальных двигательных функций. Большой объем данных свидетельствует в пользу этой гипотезы, когда речь идет о движениях верхних конечностей. Что касается движений нижних конечностей – объем таких данных весьма незначителен. Цель данного обзора – обобщение опубликованных данных, свидетельствующих об аналогии механизмов и общности церебральных структур, обеспечивающих формирование воображаемой и реальной локомоции.

*Ключевые слова:* воображаемая локомоция, моторные образы, головной мозг, ментальная тренировка, локомоция, ходьба.

DOI: 10.1134/S0131164619010156

Человек может выполнять движения не только физически, но и мысленно. Причем показано, что мысленно выполняемые (т.е. воображаемые) движения могут способствовать реабилитации и оптимизации реальных движений [1–5]. Воображаемое движение [1, 6], мысленное представление движения или мысленный образ движения [7], ментальная имитация движения [8], ментальный моторный образ [9], моторный образ [4, 5] – это разные названия одного и того же феномена – мысленного выполнения движения, выполнения, которое не сопровождается реальной двигательной активностью. Согласно гипотезе *M. Jeannerod* [6] о ментальной имитации действия, воображаемое движение – это ментальное состояние, которое по своему контенту (совокупности операций, необходимых для его реализации) и структуре (набору отделов мозга, участвующих в его формировании) аналогично реально выполняемому движению; это то же движение, но оно не выполняется физически. Именно поэтому воображаемые движения используют для выяснения содержания и структуры церебральных процессов, предшествующих физическому исполнению движения. В настоящее время эта гипотеза является теоретической основой использования воображаемых движений для оптимизации и реабилитации двигательных

функций человека [1–5, 7, 10]. Большой объем данных свидетельствует в ее пользу, если речь идет о движениях верхних конечностей (главным образом, о движениях пальцев рук и кисти). Что касается локомоции – объем таких данных весьма незначителен. Подавляющее большинство работ, касающихся воображаемых движений, это работы, не связанные с локомоцией. Об этом, например, говорят следующие цифры: согласно базе данных *PubMed*, до апреля 2018 г. опубликовано 2123 работы, затрагивающих проблему воображаемых движений, и лишь 126 из них касаются воображаемой локомоции. Причем лишь в одной активности всех областей головного мозга при реальной и воображаемой локомоции сравнивались у одних и тех же людей. В то же время выяснение механизмов церебрального контроля локомоции и задача ее реабилитации при нарушениях этой функции весьма актуальны. Действительно, ходьба человека имеет особую значимость в клинической неврологии, так как многие неврологические заболевания и состояния (например, болезнь Паркинсона, инсульты, травмы спинного мозга, церебральный паралич), характеризуются ее нарушениями [11–13]. Более того, снижение качества ходьбы характерно для пожилых людей [2, 14]. Почти две трети людей старше 70 лет страдают

от ее расстройств [12]. Поэтому изучение реабилитационного потенциала воображаемой ходьбы может помочь понять, как поддерживать нормальную локомоцию и предотвращать ее нарушения при старении [2]. Резкий дисбаланс между опубликованными данными о воображаемых движениях верхних конечностей и воображаемой ходьбы, а также насущная потребность в реабилитации/улучшении локомоторных функций, были побудительными причинами написания данного обзора. Цель обзора — анализ и обобщение данных, свидетельствующих о сходстве механизмов и общности церебральных структур, обеспечивающих формирование и реализацию воображаемой и реальной локомоции.

Три группы экспериментальных исследований, подкрепляя друг друга, свидетельствуют в пользу гипотезы о том, что реальная и воображаемая локомоция используют для своей реализации, до некоторой степени, один и тот же морфо-нейрофизиологический субстрат. Речь идет о данных, полученных с помощью ментальной хронометрии, о вегетативных ответах при воображаемой локомоции и о результатах оценок церебральной активности.

## РЕЗУЛЬТАТЫ МЕНТАЛЬНОЙ ХРОНОМЕТРИИ

*J. Decety et al.* [15] сравнивали длительности реальной и воображаемой ходьбы молодых здоровых людей, которые шли с закрытыми глазами к ранее виденным мишеням, удаленным от них на разные расстояния. Авторы обнаружили, что для каждой из дистанций длительности реальной и воображаемой локомоции были примерно одинаковыми, а ее увеличение сопровождалось увеличением длительностей как реальной, так и воображаемой ходьбы. Аналогичные результаты были получены и другими [16–22] авторами. Согласно [22–24] также примерно одинаковыми были длительности физического и мысленного выполнения более сложной двигательной задачи: испытуемый, сидящий на стуле, вставал с него, шел на расстояние 3 м, возвращался к стулу и садился на него. Кроме того, когда люди шли или воображали себя идущими по дорожкам разной ширины [16], вверх или вниз по наклонной плоскости, отклоненной на 15 град от горизонтали [19], с разной скоростью [19], по ровной или неровной горизонтальной поверхности [22, 25], молча или перечисляя буквы алфавита [18], времени как физической, так и воображаемой ходьбы увеличивались при усложнении задачи. Эти данные свидетельствуют о том, что локомоторная активность, как физическая, так и воображаемая, подчиняется общим закономерностям.

В работе [26] здоровые добровольцы, пациенты с односторонней ампутацией нижних конеч-

ностей, а также пациенты с односторонней иммобилизацией части ноги выполняли серию из 5 движений ногой в положении сидя: перенос конечности вперед (на доску, лежащую перед стулом) и возвращение ее в исходное положение. Ампутанты выполняли эти движения с протезом, прикрепленным к культе. Оценивали время выполнения серий движений интактной и неинтактной ногой. В обеих группах пациентов длительность реального и воображаемого выполнения серии движений неинтактной ногой была больше, чем интактной. Однако, как и у здоровых добровольцев, для каждой ноги длительности реального и мысленного выполнения серии были примерно одинаковыми.

*C. Papaxanthis et al.* [27] у космонавтов до и после шестимесячного космического полета сравнивали длительности реального и мысленного выполнения следующей двигательной задачи: подъем по двум ступенькам на горизонтальную платформу, прыжок с нее, ходьба с нормальной скоростью на расстояние 4 м. Оказалось, что как до, так и после полета, длительности реального и мысленного выполнения этой задачи были близки друг другу. Более того, они сходным образом изменялись в процессе адаптации к земным условиям. Эти данные свидетельствуют о том, что процесс формирования локомоторных образов корректно отражает механические и нейронные модификации, которые происходили в период адаптации моторной системы к земным условиям. Поэтому *C. Papaxanthis et al.* [27] считают, что воображаемые движения действительно могут считаться эквивалентами физического движения.

О сходстве изменений временных параметров реальных и воображаемых движений нижних конечностей в связи с реорганизацией церебральной активности говорят и данные *C. Sauvage et al.* [28]. Эти авторы сравнивали длительности физического и мысленного выполнения последовательности из четырех движений стопы — одного из элементов локомоторных движений — у 35 здоровых добровольцев до и после ментальной тренировки. Тренировка (5 раз за нед.; всего 500 мысленных повторений) привела к статистически значимому снижению длительностей как реального, так и воображаемого выполнения этой серии, а также к изменениям паттернов церебральной активности. Однако и до, и после тренировки длительности физического и мысленного выполнения были примерно одинаковыми.

Сходные модификации реальных и воображаемых движений нижних конечностей в результате усложнения локомоторной задачи, ампутации и иммобилизации нижней конечности, длительного воздействия невесомости, а также в результате ментальной тренировки, свидетельствуют в пользу представлений о том, что при формировании ре-

альной и воображаемой локомоции используются сходные механизмы и церебральные структуры.

### ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОТВЕТЫ ПРИ ВООБРАЖАЕМОЙ ЛОКОМОЦИИ

Об общности церебральных структур, ответственных за реальную и воображаемую локомоцию, свидетельствуют также результаты сравнения вегетативных ответов при реальной и воображаемой ходьбе. Исследования, оценивавшие изменения сердечного ритма и частоты дыхания при воображении ходьбы с разной скоростью, показали, что, как и в случае реальной локомоции, при увеличении скорости воображаемой ходьбы происходит увеличение частоты сердечных сокращений и дыхания [29–31]. В частности, в работе [29] во время эксперимента с реальной локомоцией на “бегущей дорожке” испытуемые шли в течение 3 мин со скоростью 5 км/ч, затем в течение 3 мин со скоростью 8 км/ч и, наконец, в течение 3 мин со скоростью 12 км/ч. Во время эксперимента с воображаемой локомоцией испытуемые стояли на неподвижной “бегущей дорожке” с непрозрачной повязкой на глазах. Через наушники воспроизводился шум от “бегущей дорожки” при различных скоростях ее движения. Испытуемые получали инструкцию: “представить себя идущего со скоростью, соответствующей слышимому шуму”. Основным результатом исследования состоял в том, что оба анализируемых показателя — частота сердечных сокращений и вентиляция легких — увеличивались во время воображаемой локомоции пропорционально воображаемой скорости ходьбы. Причем авторы показали, что вегетативная активация во время воображаемой локомоции была больше, чем требуется для удовлетворения метаболических потребностей на периферии из-за возможного непроизвольного сокращения мышц, и поэтому значительная часть этой активации должна иметь центральное происхождение. *J. Decety et al.* [29] рассматривали ее как вегетативный отклик на паттерн активации церебральных структур, аналогичный паттерну, возникающему во время программирования реального движения.

Об увеличении частоты сердечных сокращений, дыхания и снижении сопротивления кожи при реальном и воображаемом беге на 500 м по льду сообщали [32, 33]. Причем, у элитных конькобежцев изменения этих параметров были больше, чем у неэлитных. Авторы этих работ полагают, что вегетативные ответы у элитных конькобежцев были связаны с эффектами центрального моторного программирования, так как корреляций между вегетативными ответами при воображаемом беге и мысленном выполнении арифметических действий не наблюдалось. Другие авторы [34] у молодых здоровых добровольцев наблюдали

увеличение частоты сердечных сокращений и кровяного давления при реальных и воображаемых движениях туловища и ног из положения “лежа на спине”. Как полагают авторы, активация вегетативной нервной системы при воображении движения подготавливает организм к выполнению ожидаемых движений.

Рассмотренные данные свидетельствуют о том, что изменения активности вегетативной нервной системы в период воображения локомоции качественно аналогичны изменениям, наблюдаемым при реальной локомоции. Поэтому они, как и результаты ментальной хронометрии, свидетельствуют в пользу представлений об аналогии механизмов и церебральных структур, обеспечивающих реальную и воображаемую локомоцию.

Центральная нервная система подготавливает моторные команды, тогда как вегетативная — обеспечивает метаболические ресурсы, необходимые для их выполнения. Воображение движения вынуждает вегетативную нервную систему мобилизовать энергетические ресурсы как будто движение будет реально выполнено. Причиной активации вегетативной нервной системы при воображении движения могут быть как ожидание движения, так и операции центральной нервной системы (планирование/программирование), выполняемые до того как моторные команды будут отправлены на периферические эффекторы [35].

### РЕЗУЛЬТАТЫ ВИЗУАЛИЗАЦИИ ЦЕРЕБРАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ

Рассмотренные данные указывают на тесную взаимосвязь между временной организацией, а также — вегетативным обеспечением, реальной и воображаемой локомоции. Эту взаимосвязь можно объяснить, допустив, что при формировании реальных и воображаемых движений используются одни и те же моторные представительства головного мозга. На начальном этапе исследования воображаемых движений, выполненных с помощью ментальной хронометрии, такие аргументы казались довольно умозрительными [36]. Однако их вес увеличился после публикации работ, использовавших методы нейровизуализации церебральной активности.

Преимущество нейровизуализации мозговой активности во время движения в том, что активность напрямую сопоставляется с характеристиками реальной ходьбы. Однако только небольшое число известных методов нейровизуализации может быть использовано с этой целью, но и они, к сожалению, имеют ограничения.

На сегодняшний день неинвазивные методы нейровизуализации включают в себя радионуклидные томографические методы ядерной меди-

цины: однофотонную эмиссионную компьютерную томографию (ОЭКТ; в англоязычной литературе — *single-photon emission computed tomography*) и позитронно-эмиссионную томографию (ПЭТ, она же двухфотонная эмиссионная томография), ближнюю инфракрасную спектроскопию (БИС, она же спектроскопия в ближней инфракрасной области; в англоязычной литературе — *near infra-red spectroscopy*) [37], функциональную магнитно-резонансную томографию (фМРТ) [38] и электроэнцефалографию (ЭЭГ), в том числе — ЭЭГ высокой плотности [39, 40]. В основе методов ядерной медицины лежит возможность отслеживать распределение в организме биологически активных соединений, меченых радиоизотопами. Хотя эти методы неинвазивны, они связаны с применением ионизирующего излучения. Например, однократное использование фтордезоксиглюкозы, которая используется для ПЭТ-нейровизуализации, в среднем создает эффективную дозу облучения 14 мЗв. Для сравнения, дозировка излучения для рентгенограммы грудной клетки составляет примерно 0.02 мЗв, а при ее компьютерной томографии — 6.5–8 мЗв. Кроме того, процедура томографии происходит не во время локомоции, а спустя некоторое время после ее завершения. Чтобы получить данные о церебральной активности с помощью ОЭКТ, человеку во время реальной ходьбы вводят внутривенно радиоактивно меченое вещество и лишь впоследствии с помощью томографии определяют его распределение в головном мозге, сложившееся во время ходьбы. Когда радиоактивно меченое вещество вводится во время ходьбы, оно распределяется в мозге пропорционально региональному кровотоку и сохраняется там длительное время, определяемое временем полураспада радиоактивного изотопа.

*H. Fukuyama et al.* [41] использовали ОЭКТ для картирования церебральной активности во время ходьбы у 14 здоровых людей и показали, что во время ходьбы эта активность возрастала в дополнительной моторной области, в медиальной части первичной сенсорно-моторной коры, стриатуме, черве мозжечка и затылочной коре. Авторы заключили, что не только первичная сенсорно-моторная кора, дополнительная моторная область и базальные ганглии участвуют в локомоции, подобно их участию в других моторных задачах, но и зрительная кора, а также червь мозжечка играют важную роль при ходьбе [41]. Это было первое исследование, в котором у людей оценивались изменения активности всех областей головного мозга при ходьбе.

О церебральной активности во время реальной ходьбы позволяет судить и БИС. Этот метод оценивает передачу и поглощение света ближнего инфракрасного диапазона тканями человека. Датчики этой системы закрепляют на поверхности голо-

вы и поэтому во время регистрации допустимы движения головы. К сожалению, из-за ограниченного проникновения инфракрасного света (несколько сантиметров от поверхности головы), этот метод позволяет оценивать только активность в наиболее поверхностных участках коры головного мозга. Согласно [42], с помощью БИС, в лучшем случае, можно оценить активность лишь половины коры головного мозга; медиальная, островная и даже кора в глубоких бороздах, все подкорковые части мозга, а также мозжечок и мозговой ствол, не доступны для обследования этим методом. Однако у БИС есть преимущества по сравнению с ОЭКТ: она не использует радиоактивные изотопы, имеет лучшее временное разрешение и позволяет проводить в одном опыте несколько различных тестов [17].

Первой работой, в которой церебральную активность во время реальной и воображаемой ходьбы сравнивали у одних и тех же испытуемых, была работа *I. Miyai et al.* [43]. Авторы оценивали активность головного мозга у 8 здоровых добровольцев с помощью БИС в следующих экспериментальных ситуациях: 1) ходьба по “бегущей дорожке”; 2) попеременные движения рук (как при ходьбе) в положении стоя; 3) сгибание и разгибание в голеностопном суставе с частотой 1 Гц в положении сидя; 4) воображаемая ходьба в положении стоя. Кроме того, паттерны активаций мозга во время движения стоп, а также во время воображаемой ходьбы, у двух человек были оценены с помощью фМРТ в положении лежа на спине. Показано, что в обоих полушариях головного мозга медиальные части первичных сенсорно-моторных областей, а также дополнительной моторной области, активировались при реальной ходьбе, воображаемой ходьбе и движениях стоп, но не при движениях рук в отсутствие реальной локомоции. Ходьба увеличивала церебральную активность в большей степени, чем чередующиеся движения стоп. Передние отделы медиальных сенсорно-моторных областей были особенно сильно активированы во время ходьбы, но не при движениях рук или стоп. Как полагают авторы, эти области мозга могут быть связаны с формированием походки, поскольку они также активировались при воображаемой ходьбе. В этом исследовании БИС и фМРТ показали сходные результаты при выполнении одинаковых локомоторных задач.

Более детальное сравнение церебральной активности при реальной и воображаемой ходьбе выполнили *C. la Fougere et al.* [44]. Сходства и различия паттернов этой активности они обобщили в табл. 1.

Эти авторы у 16 здоровых испытуемых оценивали активность *всего* головного мозга во время воображаемой локомоции с помощью фМРТ, а во время реальной локомоции тех же людей — с

**Таблица 1.** Паттерны активации и деактивации различных областей головного мозга при реальной и воображаемой ходьбе

Области головного мозга	Реальная локомоция	Воображаемая локомоция
Дополнительные моторные области ( <i>superior et medial frontal cortex, dorsolateral prefrontal cortex</i> )	±	++
Первичные сенсорно-моторные области ( <i>precentral et postcentral gyri</i> )	++	±
Базальные ганглии ( <i>caudate nucleus, putamen</i> )	0	++
Зрительные кортикальные области ( <i>precuneus, cuneus, middle occipital gyri</i> )	++	++
Вестибулярные кортикальные области ( <i>inferior parietal lobule, superior temporal gyri</i> )	--	--
Парагиппокампальные области ( <i>parahippocampal gyri, fusiform, lingual gyri</i> )	++	++
Мозжечкок ( <i>vermis, paravermis</i> )	++	++
Субталамические ядра	0	++
Мезенцефалический тегментум ( <i>pedunculopontine nuclei, cuneiform nuclei</i> )	0	+
Понтомезенцефалический тегментум/верхняя ножка мозжечка	+	+
Покрышка моста ( <i>pontine reticular formation</i> )	0	++

*Примечание:* “+” – активация, “++” – сильная активация, “-” – деактивация, “--” – сильная деактивация, “0” – отсутствие изменений. Подчеркнуты значки, которые отражают лишь тренды изменений активностей, хотя сами по себе изменения не были статистически значимыми. (По [44], с изменениями).

помощью ПЭТ. При реальной локомоции испытуемые 10 мин шли с постоянной скоростью. Затем им внутривенно вводили фтордезоксиглюкозу, а ходьба продолжалась еще 10 мин. Сканирование в томографе (в положении лежа) начинали через 30 мин после введения меченого соединения. Оценку активности мозга в состоянии покоя (в положении лежа после введения фтордезоксиглюкозы) проводили через 7–14 дней после опытов с реальной локомоцией. Перед проведением обследования с помощью фМРТ, испытуемые выполняли реальные двигательные задачи: лежать (состояние покоя), стоять, ходить, бегать в 20-секундных последовательностях в течение 20 мин. Затем им предлагалось мысленно выполнить эти же задачи лежа на спине. Сразу после этого началось томографическое обследование. Испытуемые должны были вообразить, что они начинают ходьбу и идут из положения стоя.

Как следует из табл. 1, несмотря на очевидное сходство паттернов церебральной активности во время реальной и воображаемой локомоции, существуют и различия между ними. Отличия состояли в том, что первичные сенсорно-моторные области были особенно сильно активированными во время реальной локомоции, тогда как дополнительные моторные области и базальные ганглии – во время воображаемой. Активации локомоторных центров ствола мозга были более за-

метны при воображаемой локомоции. Но эти различия могут быть обусловлены и различиями в программах локомоции: в отличие от постоянной скорости реальной локомоции, воображаемая локомоция включала в себя инициацию движения и изменения скорости ходьбы [44]. Авторы полагают, что реальная локомоция с постоянной скоростью, возможно, использует прямой путь через первичную двигательную кору, тогда как воображаемая, изменяющаяся по скорости – не прямой путь через дополнительную моторную область и базальные ганглии. Сходство паттернов церебральной активности во время реальной и воображаемой ходьбы, показанное в данной работе, свидетельствует о том, что воображаемая локомоция способна дать информацию о супраспинальной локомоторной сети человека [44]. К сожалению, на сегодня это единственная работа, в которой церебральная активность всего мозга при реальной и воображаемой локомоции оценивалась у одних и тех же испытуемых.

Нетрудно заметить, что паттерны церебральной активности при реальной ходьбе в работе [44] отличались от таковых в уже упомянутых работах [41, 43]. В частности, согласно [44], статистически значимая активация первичной сенсорно-моторной коры характерна только для реальной локомоции, тогда как значимая активация дополнительных моторных областей – для воображае-

**Таблица 2.** Церебральные активации при реальной и воображаемой локомоции по данным разных авторов

Области головного мозга	Реальная локомоция	Воображаемая локомоция
Премоторная кора	[45–49]	[20, 24, 58–60]
Дополнительная моторная область	[41, 43, 45–47]	[20–22, 24, 43, 44, 58, 60–65]
Префронтальная кора	[46, 50–53]	[20, 22, 24, 44, 58, 61–63]
Первичная моторная кора	[44, 45, 47, 48, 53]	[22, 24, 43, 60, 61, 63]
Первичная сенсорномоторная зона	[40, 41, 43–46, 48, 54, 55]	[24, 43, 44, 62, 63]
Затылочная кора	[44, 55]	[44, 58, 59, 62]
Инсула	[44]	[22, 58, 62, 66]
Теменная кора	[45, 47, 49, 56]	[20, 22, 24, 58, 59, 62]
Поясная кора	[45, 56]	[20, 22, 60, 63, 66]
Базальные ганглии	[41, 45, 57]	[20–22, 24, 44, 60, 63, 65]
Височная кора	[41, 44, 53]	[24, 58, 64, 66]
Парагиппокампаальные области	[44]	[20, 44, 60]
Локомоторная область среднего мозга	[44, 45, 53]	[21, 24, 44, 60]
Мозжечок	[41, 44, 45, 53, 55]	[20–22, 24, 44, 59–62, 64–66]
Таламус	[53]	[24, 60, 62, 65, 66]
Субталамические ядра	[53]	

*Примечание:* цифры в таблице соответствуют номерам работ в списке литературы. Совокупность областей с одним и тем же номером публикации – паттерн церебральной активности, который наблюдали авторы данной работы. В работах [40, 50–52, 54] и [57] авторы оценивали активность лишь в одной области головного мозга.

мой. Однако в работах [41, 43] имела место значимая активация дополнительных моторных областей при реальной локомоции, а в работе [43] – первичных сенсорно-моторных областей при воображаемой. Различия паттернов церебральной активности как при реальной, так и при воображаемой ходьбе, видны и при сравнении результатов работ других авторов. О них, в частности, свидетельствуют данные, представленные в табл. 2.

В таблице указаны различные зоны головного мозга, в которых у здоровых людей при реальной и воображаемой ходьбе по горизонтальной ровной поверхности повышалась активность нейронов (по сравнению с активностью в состоянии покоя), и публикации, сообщившие о таких активациях. Данные об активности при реальной локомоции взяты из работ, опубликованных за период 1997–2018 гг. (17 публикаций), а об активности при воображаемой – за период 2010–2018 гг. (15 публикаций). Информацию о церебральной активности во время воображаемой локомоции, содержащуюся в работах, опубликованных до 2010 г., можно найти в обзоре [67].

Паттерны церебральной активности как при реальной, так и при воображаемой ходьбе, могут различаться по различным причинам. Согласно [6], нейронная сеть двигательной системы активируется при воображении движений. Эта активация затрагивает не только премоторные и моторные области, такие как премоторная кора, дополнительная моторная кора и первичная моторная кора, но и подкорковые структуры: мозжечок и базальные ганглии. Однако, хотя воображаемые движения и базируются на нейронных процессах реального движения, эти процессы, в случае мысленного выполнения движения, должны быть заблокированы на определенном этапе [6]. Поэтому паттерны церебральной активности при реальных и воображаемых движениях не могут быть идентичными: физическое исполнение подразумевает реализацию дополнительных процессов, которые отсутствуют при воображении движения, а воображаемое движение подразумевает существование активности, связанной с ингибированием моторных команд. Есть и другие причины различий паттернов церебральной активности при реальных и воображаемых движениях. Согласно [68], вовлеченность структур мозга, активируемых во время воображения движения, зависит от ряда факторов: часть тела (верхние или нижние конечности), участвующая в движениях, модальность моторных образов (визуальный или кинестетический), характер используемых задач (простые или сложные) и инструкции, дан-

вируется при воображении движений. Эта активация затрагивает не только премоторные и моторные области, такие как премоторная кора, дополнительная моторная кора и первичная моторная кора, но и подкорковые структуры: мозжечок и базальные ганглии. Однако, хотя воображаемые движения и базируются на нейронных процессах реального движения, эти процессы, в случае мысленного выполнения движения, должны быть заблокированы на определенном этапе [6]. Поэтому паттерны церебральной активности при реальных и воображаемых движениях не могут быть идентичными: физическое исполнение подразумевает реализацию дополнительных процессов, которые отсутствуют при воображении движения, а воображаемое движение подразумевает существование активности, связанной с ингибированием моторных команд. Есть и другие причины различий паттернов церебральной активности при реальных и воображаемых движениях. Согласно [68], вовлеченность структур мозга, активируемых во время воображения движения, зависит от ряда факторов: часть тела (верхние или нижние конечности), участвующая в движениях, модальность моторных образов (визуальный или кинестетический), характер используемых задач (простые или сложные) и инструкции, дан-

ные участникам, влияют на паттерн церебральной активности. Хотя карта церебральной сети, активируемой при воображении движения, остается относительно постоянной, значимость ее компонентов варьирует в зависимости от этих факторов [68]. О поливариантности паттернов церебральной активности при реальной и воображаемой локомоции говорят также данные о различиях в кортикальной активности у молодых и старых людей, физически тренированных и нетренированных, здоровых людей и пациентов с неврологическими заболеваниями, а также при выполнении простых и сложных локомоторных задач [67]. Некоторые из этих факторов, несомненно, повлияли и на результаты работ, представленных в табл. 2. Об этом, в частности, свидетельствует табл. 3, в которой дана краткая характеристика испытуемых и экспериментальных условий в работах, результаты которых представлены в табл. 2.

Как следует из табл. 3, данные о церебральной активности, на которые мы опираемся при сравнении реальной и воображаемой ходьбы по ровной горизонтальной поверхности, получены в неодинаковых экспериментальных условиях (люди разных возрастов, различные методы нейровизуализации, различные скорости и длительности ходьбы и т.д.). Причина их использования в следующих особенностях опубликованных данных о церебральной активности при реальной и воображаемой локомоции здоровых людей. Во-первых, их объем весьма незначителен. Согласно [68], до сентября 2011 года активность мозга у таких людей при воображаемой локомоции была оценена с помощью фМРТ и ПЭТ всего в 11 работах (база данных *PubMed*). А согласно [67], на май 2014 года в 6 базах (*Pubmed*, *Web of Science*, *Cochrane Library*, *Medline*, *PsycInfo*, *Scopus*) им удалось найти лишь 24 работы, в которых активность мозга во время воображаемой локомоции оценивалась у здоровых субъектов (из них только в 17 активность в период воображаемой локомоции можно было сравнить с активностью в состоянии покоя). Причем, увеличение числа работ, по сравнению с данными [68], связано не столько с публикацией новых исследований, сколько с включением в общее число публикаций исследований, в которых использовалось большее число методов нейровизуализации. Во-вторых, подавляющее большинство работ оценивавших активность мозга во время воображаемой локомоции выполнено с помощью фМРТ, которая не позволяет оценивать эту активность во время реальной ходьбы. Поэтому активность, выявленную с фМРТ, можно сравнить лишь с данными о церебральной активности во время реальной локомоции, полученными с помощью иного метода нейровизуализации. В-третьих, лишь в 2 работах данные о церебральной

активности при реальной и воображаемой локомоции получены на одних и тех же людях.

Резюмируя выше изложенные данные, можно сказать, что особенность данных о церебральной активности во время реальной и воображаемой локомоции состоит в том, что они получены на разных людях и в неодинаковых экспериментальных условиях. Поэтому об общности структур, обеспечивающих реальную и воображаемую локомоцию, на сегодняшний день можно говорить лишь потому, что активность церебральных структур при воображаемой локомоции, которую наблюдали одни исследователи, совпадает с активностью тех же структур во время реальной локомоции, которую наблюдали другие исследователи на других испытуемых. Тем не менее, эти данные все же не противоречат представлениям о сходстве структур, участвующих в реализации реальной и воображаемой ходьбы.

Еще одна особенность данных, представленных в табл. 2, состоит в том, что они взяты из работ, в которых их сравнивали с данными о паттернах церебральной активности при различных видах патологии, при усложнении локомоторных задач, при одновременном выполнении различных когнитивных задач и т.д. Эти паттерны служили лишь “фоном” для решения этих задач. Другими словами, в опубликованных работах, предметом исследований были не паттерны церебральной активности здоровых людей при ходьбе по ровной горизонтальной поверхности, а другие специфические вопросы. Так как условия получения этого “фона” были весьма разнообразными (табл. 3), при рассмотрении результатов этих работ возникает закономерный вопрос: не зависят ли полученные результаты от скорости и длительности реальной/воображаемой ходьбы, от характера окружающей среды (неподвижная/подвижная), от характера поверхности, по которой выполнялась ходьба, от положения испытуемого в состоянии “покоя,” от сходства или различий паттернов при воображаемом “стоянии” и “лежании” и т.д. К сожалению, в настоящее время ответить на эти вопросы с полной уверенностью невозможно, ввиду отсутствия или противоречивости результатов соответствующих экспериментальных исследований. Например, согласно [56], в диапазоне скоростей 0.8–1.9 м/с паттерны церебральной активности не отличаются друг от друга статистически, а по данным [45] — отличаются.

Рассмотренные данные свидетельствуют о том, что при воображаемой локомоции активируются те же структуры двигательной системы, что и при реальной локомоции. Методологические различия в работах, в которых они были получены, вряд ли могут служить аргументом против этого вывода. В то же время поливариантность церебральных паттернов у здоровых людей при

Таблица 3. Краткая характеристика испытуемых и условий экспериментов

Источник	Реальная ходьба				Воображаемая ходьба				Глаза; визуальный стимул*
	Возраст; поверхность для ходьбы	Дистанция; скорость; длительность одной пробы	Метод регистрации	Источник	Возраст	Дистанция; скорость; длительность одной пробы			
[40]	25.6 ± 3.5; БД	6 мин; 0.5–0.6 м/с	ЭЭГ 120 каналов	[20]	63.8 ± 8.1	25 м; с обычной**	Закрыты		
[41]	42–63; пол	4 мин; с обычной	ОЭКТ	[21]	66.6 ± 7.6	4 и 8 м; с обычной	Закрыты		
[43]	35 ± 8.0; БД	30 с; 0.28 м/с	БИС	[22]	27.2 ± 3.3	10 м; с обычной	Открыты, фото		
[44]	51–73; пол	10 мин; 0.22 м/с	ПЭТ	[24]	66; 79 ± 6.97	15 с; ~ 0.31 м/с	Открыты, клип		
[45]	67 ± 4.0; БД	5 мин; 0.22 м/с	ОЭКТ	[43]	35 ± 8	30 с; 0.28 м/с	Закрыты		
[46]	63 ± 4.0; БД	60 с; 0.86–1.9 м/с	БИС	[44]	51–73	20 с; 0.31 м/с	Закрыты		
[47]	26 ± 3; дорожки кампуса	200 м; с обычной	ЭЭГ 64 канала	(58)	27 ± 4.7	19 с; 2 шага/с	Открыты, фото		
[48]	22–28; БД	6 мин; 0.5–0.6 м/с	ЭЭГ 120 каналов	[59]	69.7 ± 1.3	45 с; с обычной	Открыты, фото		
[49]	26 ± 2.0; БД	4 мин; 0.5–0.6 м/с	ЭЭГ 61 канал	[60]	20–40	16 с; 1.3 м/с	Закрыты		
[50]	70.4 ± 0.9; КД	30 с; с обычной	БИС	[61]	27.0 ± 3.6; 66.0 ± 3.5	10 м; с обычной	Открыты, фото		
[51]	30.9 ± 3.7 69.7 ± 5.8; КД	30 с; с обычной	БИС	[62]	>65	16 с; с обычной	Закрыты		
[52]	средн. 75 лет; КД	4.2 м; с обычной	БИС	[63]	63–79	20 с; 0.69–0.97 м/с	Закрыты		
[53]	67.8 ± 7.8; пол	10 мин; 1; 2 ± 0.3 м/с	ПЭТ	[64]	64–79	20 с; 0.69–0.97 м/с	Закрыты		
[54]	25.6 ± 3.5; БД	6 мин; 0.5–0.6 м/с	ЭЭГ 120 каналов	[65]	24.5 ± 1.9	30 с; 0.75 м/с	Закрыты		
[55]	75–82; БД	25 мин; 0.56 м/с	ПЭТ	[66]	24–78	30 с; 1 м/с	Закрыты		
[56]	21–31; БД	10 мин; 0.8–1.9 м/с	ЭЭГ 248 каналов						
[57]	65.3 ± 5.9; пол	50 мин; ~1 шаг/с	ПЭТ						

Примечание: БД – бегущая дорожка, КД – коврик с датчиками давления. \* – состояние глаз во время регистрации и зрительный стимул, способствовавший формированию образа локомоции. \*\* – скорость, комфортная для испытуемого. Для воображаемой локомоции: все работы, кроме [43], выполнены с помощью ФМРТ; номера публикаций обычным шрифтом – работы, в которых церебральная активность при воображаемой ходьбе сравнивалась с активностью при воображаемом лежании, а курсивом – при воображаемом стоянии; в работах, номера которых взяты в скобки, активность при воображаемой ходьбе сравнивалась с активностью при рассматривании какой-либо нейтральной картинки.



выполнении ими простейшей локомоторной задачи (табл. 2) — ходьбы с постоянной скоростью по ровной горизонтальной поверхности — заставляет обратить больше внимания на эти методологические различия и, соответственно, на переменные, которые могли бы быть причиной разнообразия паттернов. Некоторые переменные, отмеченные [68, 67], по-видимому, составляют лишь часть совокупности факторов, которые могут повлиять на церебральный паттерн при реальной/воображаемой локомоции. Выяснение влияний этих факторов необходимо не только для исследований церебрального контроля локомоции, так как в таких исследованиях обсуждаемые паттерны служат базой сравнения, но и, возможно, сможет помочь в оптимизации применения воображаемой локомоции при реабилитации ходьбы. Недостатки существующих методов нейровизуализации заставили многих исследователей использовать ментальные образы ходьбы вместо фактической локомоции. Теоретической основой для такой замены служат представления о функциональной эквивалентности реальных и воображаемых движений [69, 70]. Однако, к сожалению, лишь единичные исследования тестировали эту гипотезу в отношении локомоции на одних и тех же людях, в одних и тех же экспериментальных условиях.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ходьба — естественная локомоторная активность человека [47]. Это сложная сенсорно-моторная задача, требующая динамического взаимодействия между спинальными генераторами центральных локомоторных паттернов и иерархически организованными супраспинальными локомоторными центрами в стволе мозга, мозжечке и переднем мозге [71]. Нарушения ходьбы обычны при неврологических заболеваниях [13]. Миллионы людей страдают от дефектов ходьбы, вызванных церебральной травмой [72]. Восстановление функции ходьбы является важнейшей целью реабилитации для лиц с повреждением спинного мозга [73]. Очевидно, что для эффективной реабилитации локомоторных функций требуется понимание механизмов функционирования супраспинальных локомоторных центров человека. Однако в настоящее время довольно мало известно о нейронных коррелятах ходьбы [13]. Эти корреляты не достаточно хорошо изучены, поскольку большинство современных методов нейровизуализации не могут оценивать церебральную активность во время реальной локомоции [18, 58]. Воображаемая локомоция позволяет преодолеть это ограничение [18]. Воображаемые движения все чаще используются в нейрореабилитации [5]. Результаты применения ментальных тренировок на базе воображаемых движений

обнадеживают [3, 70, 74, 75], однако клиническую эффективность этого метода все еще следует интерпретировать с осторожностью [1, 7, 10, 76]. Делать общие выводы о его эффективности мешает факт неоднородности групп пациентов, методик реабилитационных программ и методов оценки восстановления двигательной функции [1, 10, 77]. Существует и другая, на наш взгляд, не менее важная причина неоднозначности результатов применения этого метода. Согласно [4], она, по-видимому, связана с тем, что лишь с 2000 года наблюдается увеличение доли фундаментальных исследований, направленных на выяснение процессов, обеспечивающих эффективность ментальных тренировок. Поэтому, “воображаемые движения представляют собой важную, но теоретически не достаточно развитую область исследований” [78]. Как следует из данного обзора, этот вывод в полной мере относится к воображаемой локомоции.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (гранты №№ 16-29-08277, 16-29-08173); при финансовой поддержке Программы фундаментальных научных исследований государственных академий на 2013–2020 гг. (ГП-14, раздел 63) и программы фундаментальных исследований президиума РАН по теме 1.43 “Фундаментальные основы технологии физиологических адаптаций”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мокиенко О.А., Черникова Л.А., Фролов А.А., Бобров П.Д. Воображение движения и его практическое применение // Журн. ВНД. 2013. Т. 63. № 2. С. 195.
2. Blumen H.M., Verghese J. Motor imagery of walking and walking while talking: a pilot randomized-controlled trial protocol for older adults // *Neurodegener. Dis. Manag.* 2017. V. 7. № 6. P. 353.
3. Caligiore D., Mustile M., Spalletta G., Baldassarre G. Action observation and motor imagery for rehabilitation in Parkinson's disease: A systematic review and an integrative hypothesis // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2017. V. 72. P. 210.
4. Di Rienzo F., Debarnot U., Daligault S. et al. Online and Offline Performance Gains Following Motor Imagery Practice: A Comprehensive Review of Behavioral and Neuroimaging Studies // *Front. Hum. Neurosci.* 2016. V. 10. Article 315.
5. Seebacher B., Kuisma R., Glynn A., Berger T. Exploring cued and non-cued motor imagery interventions in people with multiple sclerosis: a randomised feasibility trial and reliability study // *Arch. Physiother.* 2018. V. 8. № 6. P. 1.
6. Jeannerod M. Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition // *Neuroimage.* 2001. V. 14. № 1. P. S103.
7. Капан А.Я. Нейрофизиологические основания и практические реализации технологии мозг-машинных

- интерфейсов в неврологической реабилитации // Физиология человека. 2016. Т. 42. № 1. С. 18.
8. Grezes J., Decety J. Functional anatomy of execution, mental simulation, observation, and verb generation of actions: a meta-analysis // Hum. Brain Mapp. 2001. V. 12. № 1. P. 1.
  9. Jeannerod M., Decety J. Mental motor imagery: a window into the representational stages of action // Curr. Opin. Neurobiol. 1995. V. 5. № 6. P. 727.
  10. García Carrasco D., Aboitiz Cantalapiedra J. Effectiveness of motor imagery or mental practice in functional recovery after stroke: a systematic review // Neurologia. 2016. V. 31. № 1. P. 43.
  11. Bamdad M., Zarshenas H., Auais M.A. Application of BCI systems in neurorehabilitation: a scoping review // Disabil. Rehabil. Assist. Technol. 2015. V. 10. № 5. P. 355.
  12. Gramigna V., Pellegrino G., Cerasa A. et al. Near-Infrared Spectroscopy in Gait Disorders: Is It Time to Begin? // Neurorehabil. Neural. Repair. 2017. V. 31. № 5. P. 402.
  13. Pizzamiglio S., Abdalla H., Naeem U., Turner D.L. Neural predictors of gait stability when walking freely in the real-world // J. Neuroeng. Rehabil. 2018. V. 15. № 1. P. 1.
  14. Gillain S., Petermans J. Contribution of new techniques to study the gait in old populations // Ann. Phys. Rehabil. Med. 2013. V. 56. № 5. P. 384.
  15. Decety J., Jeannerod M., Prablanc C. The timing of mentally represented actions // Behav. Brain Res. 1989. V. 34. P. 35.
  16. Bakker M., de Lange F.P., Stevens J.A. Motor imagery of gait: a quantitative approach // Exp. Brain Res. 2007. V. 179. № 3. P. 497.
  17. Bakker M., Verstappen C.C.P., Bloem B.R., Toni I. Recent advances in functional neuroimaging of gait // J. Neural. Transm. 2007. V. 114. № 10. P. 1323.
  18. Blumen H.M., Holtzer R., Brown L.L. et al. Behavioral and neural correlates of imagined walking and walking-while-talking in the elderly // Hum. Brain Mapp. 2014. V. 35. № 8. P. 4090.
  19. Courtine G., Papaxanthis C., Gentili R., Pozzo T. Gait-dependent motor memory facilitation in covert movement execution // Cog. Brain Res. 2004. V. 22. № 1. P. 67.
  20. Crémers J., D'Ostilio K., Stamatakis J. et al. Brain activation pattern related to gait disturbances in Parkinson's disease // Mov. Disord. 2012. V. 27. № 12. P. 1498.
  21. Peterson D.S., Pickett K.A., Duncan R.P. et al. Brain activity during complex imagined gait tasks in Parkinson disease // Clin. Neurophysiol. 2014. V. 125. № 5. P. 995.
  22. van der Meulen M., Allali G., Rieger S.W. et al. The influence of individual motor imagery ability on cerebral recruitment during gait imagery // Hum. Brain Mapp. 2014. V. 35. № 2. P. 455.
  23. Beauchet O., Launay C.P., Sekhon H. et al. Body position and motor imagery strategy effects on imagining gait in healthy adults: Results from a cross-sectional study // PLoS One. 2018. V. 13. № 3:e0191513.
  24. Sacheli L.M., Zapparoli L., De Santis C. et al. Mental steps: Differential activation of internal pacemakers in motor imagery and in mental imitation of gait // Hum. Brain Mapp. 2017. V. 38. № 10. P. 5195.
  25. Allet L., Armand S., de Bie R.A. et al. Gait alterations of diabetic patients while walking on different surfaces // Gait Posture. 2009. V. 29. № 3. P. 488.
  26. Malouin F., Richards C.L., Durand A. et al. Effects of practice, visual loss, limb amputation, and disuse on motor imagery vividness // Neurorehabil. Neural. Repair. 2009. V. 23. № 5. P. 449.
  27. Papaxanthis C., Pozzo T., Kasprinski R., Berthoz A. Comparison of actual and imagined execution of whole-body movements after a long exposure to microgravity // Neurosci. Lett. 2003. V. 339. № 1. P. 41.
  28. Sauvage C., De Greef N., Manto M. et al. Reorganization of large-scale cognitive networks during automation of imagination of a complex sequential movement // J. Neuroradiol. 2015. V. 42. № 2. P. 115.
  29. Decety J., Jeannerod M., Germain M., Pastene J. Vegetative responses during imagined movement is proportional to mental effort // Behav. Brain Res. 1991. V. 42. № 1. P. 1.
  30. Fusi S., Cutuli D., Valente M.R. et al. Cardioventilatory responses during real or imagined walking at low speed // Arch. Ital. Biol. 2005. V. 143. № 3/4. P. 223.
  31. Wuyam B., Moosavi S.H., Decety J. et al. Imagination of dynamic exercise produced ventilatory responses which were more apparent in competitive sportsmen // J. Physiol. 1995. V. 482. Pt. 3. P. 713.
  32. Oishi K., Kasai T., Maeshima T. Autonomic response specificity during motor imagery // J. Physiol. Anthropol. Appl. Human Sci. 2000. V. 19. № 6. P. 255.
  33. Oishi K., Maeshima T. Autonomic nervous system activities during motor imagery in elite athletes // J. Clin. Neurophysiol. 2004. V. 21. № 3. P. 170.
  34. Demougeot L., Normand H., Denise P., Papaxanthis C. Discrete and effortful imagined movements do not specifically activate the autonomic nervous system // PLoS One. 2009. V. 4. № 8:e6769.
  35. Collet C., Di Rienzo F., El Hoyek N., Guillot A. Autonomic nervous system correlates in movement observation and motor imagery // Front. Hum. Neurosci. 2013. V. 7. Article 415.
  36. Munzert J., Lorey B., Zentgraf K. Cognitive motor processes: the role of motor imagery in the study of motor representations // Brain Res. Rev. 2009. V. 60. № 2. P. 306.
  37. Maidan I., Shustak S., Sharon T. et al. Prefrontal cortex activation during obstacle negotiation: What's the effect size and timing? // Brain Cogn. 2018. V. 122. P. 45.
  38. Кремнева Е.И., Коновалов Р.Н., Кротенкова М.В. Функциональная магнитно-резонансная томография // Анн. клин. и эксп. неврологии. 2011. Т. 5. № 1. С. 30.
  39. Holmes M.D. Dense array EEG: methodology and new hypothesis on epilepsy syndromes // Epilepsia. 2008. V. 49. Suppl 3. P. 3.
  40. Seeber M., Scherer R., Wagner J. et al. EEG beta suppression and low gamma modulation are different elements of human upright walking // Front. Hum. Neurosci. 2014. V. 8. Article 485.
  41. Fukuyama H., Ouchi Y., Matsuzaki S. et al. Brain functional activity during gait in normal subjects: a SPECT study // Neurosci. Lett. 1997. V. 228. P. 183.

42. *Obrig H.* NIRS in clinical neurology – a “promising” tool? // *Neuroimage*. 2014. V. 85. Pt. 1. P. 535.
43. *Miyai I., Tanabe H.C., Sase I. et al.* Cortical mapping of gait in humans: a near-infrared spectroscopic topography study // *Neuroimage*. 2001. V. 14. № 5. P. 1186.
44. *la Fougere C., Zwergal A., Rominger A. et al.* Real versus imagined locomotion: a [<sup>18</sup>F]-FDG-PET -fMRI comparison // *Neuroimage*. 2010. V. 50. № 4. P. 1589.
45. *Hanakawa T., Katsumi Y., Fukuyama H. et al.* Mechanisms underlying gait disturbance in Parkinson’s disease: a single photon emission computed tomography study // *Brain*. 1999. V. 122. Pt. 7. P. 1271.
46. *Harada T., Miyai I., Suzuki M., Kubota K.* Gait capacity affects cortical activation patterns related to speed control in the elderly // *Exp. Brain Res.* 2009. V. 193. P. 445.
47. *Pizzamiglio S., Naeem U., Abdalla H., Turner D.L.* Neural Correlates of Single- and Dual-Task Walking in the Real World // *Front. Hum. Neurosci.* 2017. V. 11. Article 460.
48. *Wagner J., Solis-Escalante T., Grieshofer P. et al.* Level of participation in robotic-assisted treadmill walking modulates midline sensorimotor EEG rhythms in able-bodied subjects // *Neuroimage*. 2012. V. 63. № 3. P. 1203.
49. *Wagner J., Solis-Escalante T., Scherer R. et al.* It’s how you get there: walking down a virtual alley activates premotor and parietal areas // *Front. Hum. Neurosci.* 2014. V. 8. Article 93.
50. *Maidan I., Nieuwhof F., Bernad-Elazari H. et al.* The Role of the Frontal Lobe in Complex Walking Among Patients With Parkinson’s Disease and Healthy Older Adults: An fNIRS Study // *Neurorehabil. Neural. Repair*. 2016. V. 30. № 10. P. 963.
51. *Mirelman A., Maidan I., Bernad-Elazari H. et al.* Effects of aging on prefrontal brain activation during challenging walking conditions // *Brain Cogn.* 2017. V. 115. P. 41.
52. *Vergheze J., Wang C., Ayers E. et al.* Brain activation in high-functioning older adults and falls: Prospective cohort study // *Neurology*. 2017. V. 88. № 2. P. 191.
53. *Zwergal A., la Fougère C., Lorenzl S. et al.* Functional disturbance of the locomotor network in progressive supranuclear palsy // *Neurology*. 2013. V. 80. № 7. P. 634.
54. *Seeber M., Scherer R., Wagner J. et al.* High and low gamma EEG oscillations in central sensorimotor areas are conversely modulated during the human gait cycle // *Neuroimage*. 2015. V. 112. P. 318.
55. *Shimada H., Ishii K., Ishiwata K. et al.* Gait adaptability and brain activity during unaccustomed treadmill walking in healthy elderly females // *Gait Posture*. 2013. V. 38. № 2. P. 203.
56. *Gwin J.T., Gramann K., Makeig S., Ferris D.P.* Electro-cortical activity is coupled to gait cycle phase during treadmill walking // *Neuroimage*. 2011. V. 54. № 2. P. 1289.
57. *Ouchi Y., Kanno T., Okada H. et al.* Changes in dopamine availability in the nigrostriatal and mesocortical dopaminergic systems by gait in Parkinson’s disease // *Brain*. 2001. V. 124. P. 784.
58. *Labriffe M., Annweiler C., Amirova L.E. et al.* Brain Activity during Mental Imagery of Gait Versus Gait-Like Plantar Stimulation: A Novel Combined Functional MRI Paradigm to Better Understand Cerebral Gait Control // *Front. Hum. Neurosci.* 2017. V. 11. Article 106.
59. *Maidan I., Rosenberg-Katz K., Jacob Y. et al.* Altered brain activation in complex walking conditions in patients with Parkinson’s disease // *Parkinsonism Relat. Disord.* 2016. V. 25. P. 91.
60. *Wutte M.G., Glasauer S., Jahn K., Flanagin V.L.* Moving and being moved: Differences in cerebral activation during recollection of whole-body motion // *Behav. Brain Res.* 2012. V. 227. № 1. P. 21.
61. *Allali G., van der Meulen M., Beauchet O. et al.* The neural basis of age-related changes in motor imagery of gait: an fMRI study // *J. Gerontol. A Biol. Sci. Med. Sci.* 2014. V. 69. № 11. P. 1389.
62. *Blumen H.M., Holtzer R., Brown L.L. et al.* Behavioral and neural correlates of imagined walking and walking-while-talking in the elderly // *Hum. Brain Mapp.* 2014. V. 35. № 8. P. 4090.
63. *Godde B., Voelcker-Rehage C.* Cognitive Resources Necessary for Motor Control in Older Adults Are Reduced by Walking and Coordination Training // *Front. Hum. Neurosci.* 2017. V. 11. Article 156.
64. *Godde B., Voelcker-Rehage C.* More automation and less cognitive control of imagined walking movements in high- versus low-fit older adults // *Front. Aging. Neurosci.* 2010. V. 2. Article 139.
65. *Ionta S., Ferretti A., Merla A. et al.* Step-by-step: the effects of physical practice on the neural correlates of locomotion imagery revealed by fMRI // *Hum. Brain Map.* 2010. V. 31. P. 694.
66. *Zwergal A., Linn J., Xiong G. et al.* Aging of human supraspinal locomotor and postural control in fMRI // *Neurobiol. Aging*. 2012. V. 33. № 6. P. 1073.
67. *Hamacher D., Herold F., Wiegel P. et al.* Brain activity during walking: a systematic review // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2015. V. 57. P. 310.
68. *Héту S., Grégoire M., Saimpont A. et al.* The neural network of motor imagery: an ALE meta-analysis // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2013. V. 7. № 5. P. 930.
69. *Di Rienzo F., Collet C., Hoyek N., Guillot A.* Impact of neurologic deficits on motor imagery: a systematic review of clinical evaluations // *Neuropsychol. Rev.* 2014. V. 24. №2. P. 116.
70. *Malouin F., Jackson P.L., Richards C.L.* Towards the integration of mental practice in rehabilitation programs. A critical review // *Front. Hum. Neurosci.* 2013. V. 7. Article 576.
71. *Nogueira L.A., Santos L.T., Sabino P.G. et al.* Walking execution is not affected by divided attention in patients with multiple sclerosis with no disability, but there is a motor planning impairment // *Arq. Neuropsiquiatr.* 2013. V. 71. № 8. P. 521.
72. *Liu D., Chen W., Lee K. et al.* Brain-actuated gait trainer with visual and proprioceptive feedback // *J. Neural. Eng.* 2017. V. 14. № 5:056017.
73. *Fox E.J., Tester N.J., Butera K.A. et al.* Retraining walking adaptability following incomplete spinal cord injury // *Spinal Cord Ser. Cases*. 2017. V. 3:17091.

74. Бирюкова Е.В., Павлова О.Г., Курганская М.Е. и др. Восстановление двигательной функции руки с помощью экзоскелета кисти, управляемого интерфейсом мозг–компьютер. Случай пациента с обширным поражением мозговых структур // Физиология человека. 2016. Т. 42. № 1. С. 19.
75. Мокиенко О.А., Люкманов Р.Х., Черникова Л.А. и др. Интерфейс мозг–компьютер: первый опыт клинического применения в России // Физиология человека. 2016. Т. 42. № 1. С. 31.
76. Beyaert C., Vasa R., Frykberg G.E. Gait post-stroke: Pathophysiology and rehabilitation strategies // Neurophysiol. Clin. 2015. V. 45. № 4/5. P. 335.
77. Harris J.E., Hebert A. Utilization of motor imagery in upper limb rehabilitation: a systematic scoping review // Clin. Rehabil. 2015. V. 29. № 11. P. 1092.
78. Glover S., Baran M. The Motor-Cognitive Model of Motor Imagery: Evidence From Timing Errors in Simulated Reaching and Grasping // J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform. 2017. V. 43. № 7. P. 1359.

## Neurophysiologic Correlates of Keal and Imagining Iocomotion

Y. K. Stolbkov<sup>a</sup>, T. R. Moshonkina<sup>a</sup>, I. V. Orlov<sup>a</sup>, E. S. Tomilovskaya<sup>b</sup>, I. B. Kozlovskaya<sup>b</sup>, and Yu. P. Gerasimenko<sup>a, \*</sup>

<sup>a</sup>*Pavlov Institute of Physiology of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

<sup>b</sup>*Institute of Biomedical Problems of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

\*E-mail: gerasimenko@infran.ru

There are consensus that real executed and imagining movements are functionally similar. This hypothesis underlies of using imagining movements approach for investigation of the neurophysiological mechanisms of movements regulation as well as for rehabilitation of motor functions. In favor of this hypothesis evidences a large number of studies performed on upper limbs. The studies for lower limb movements is not so much. The aim of our review is the analysis of the published results that demonstrate similarity of the processes and the brain structures involved in the organization of imagining movements and real locomotion.

*Keywords:* imagining locomotion, motor image, brain, mental training, locomotion, walking.