

**ОЦЕНКА РЕАКТИВНОСТИ И ЛОКАЛИЗАЦИИ
ЧАСТОТНЫХ КОМПОНЕНТОВ АЛЬФА-РИТМА ЭЭГ
ПРИ ВЫПОЛНЕНИИ И НАБЛЮДЕНИИ ДВИЖЕНИЙ**

© 2019 г. М. А. Начарова¹, С. А. Махин¹, В. Б. Павленко¹, *

¹Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского, Симферополь, Россия

*E-mail: vpav55@gmail.com

Поступила в редакцию 12.08.2018 г.

После доработки 18.12.2018 г.

Принята к публикации 20.12.2018 г.

У 67 взрослых испытуемых в индивидуально определенных диапазонах изучали реактивность амплитуд нижнего (альфа1-) и верхнего (альфа2-) частотных компонентов альфа-активности ЭЭГ при выполнении круговых движений компьютерной мышью и наблюдении за таковыми другого человека. Показана топографическая специфичность альфа2-ритма и большая, по сравнению с низкочастотным компонентом, реактивность амплитуды альфа2-ритма при выполнении движений. Источники ритмов локализовали методом электромагнитной томографии мозга низкого разрешения (sLORETA). Как при совершении движений, так и при наблюдении за их выполнением выявлена сходная активация ряда структур, предположительно относящихся к т.н. “зеркальной” системе мозга (предклинье, поясная извилина для альфа1-ритма; нижняя теменная доля, надкраевая и угловая извилины, верхняя и средняя височные извилины, инсулярная кора для альфа2-ритма). При этом обнаружено значимо большее число активированных вокселей в отдельных структурах правого полушария по сравнению с левым. В случае осуществления самостоятельных движений данный феномен можно объяснить повышенными требованиями к зрительно-моторной координации испытуемых (удержания курсора компьютерной мыши в рамках заданной области экрана). При наблюдении чужих движений дополнительная активация правого полушария может быть обусловлена социальным контекстом выполняемой задачи, предполагающей атрибуцию наблюдаемых действий другому человеку. Полученные данные можно расценивать как дополнительное свидетельство в пользу гипотезы о функциональном значении “зеркальной” системы мозга и ее вовлеченности в процессы восприятия движений “другого”. Результаты работы также свидетельствуют о возможности использования стандартной компьютерной мыши в качестве объекта инструментального движения при исследованиях нейрофизиологических механизмов двигательной активности и наблюдения за ней.

Ключевые слова: выполнение движений, наблюдение за движениями, альфа-ритм, мю-ритм, электромагнитная томография мозга низкого разрешения (sLORETA)

DOI: 10.1134/S0869813919030051

В настоящее время наблюдается интерес к изучению паттернов реактивности ЭЭГ человека в процессе наблюдения и выполнения различного рода действий. Традиционно считается, что следствием активации моторных и сенсомоторных областей коры является падение амплитуды регистрируемой над ними ЭЭГ в частотном диапазоне альфа-ритма. Такого рода ритмическая активность получила

название центрального альфа-ритма, сенсомоторного, или мю-ритма. Падение мощности сенсомоторного ритма наблюдается не только в ходе выполнения действий, но и при их представлении, наблюдении за движением “биологического” объекта, аудиальном восприятии движения [1].

Схожесть паттернов реактивности амплитуды мю-ритма ЭЭГ при наблюдении действий, совершаемых другими, с паттернами реактивности амплитуды указанного ритма при совершении собственных действий может являться следствием спонтанной подстройки функционального состояния под действия другого человека. Данный феномен получил название сенсомоторного резонанса, следствием которого является возможность автоматического распознавания целей, лежащих в основе поведения конспецификов [2]. Нейронным субстратом, обеспечивающим возникновение сенсомоторного резонанса, предположительно, является т.н. зеркальная система мозга. Участки коры, предположительно обладающие “зеркальными” свойствами (вентральная премоторная область, нижняя лобная извилина, нижняя теменная долька, верхняя височная борозда), имеют обширные связи с моторными областями, а их активация может также отражаться в депрессии сенсомоторного ритма ЭЭГ [3]. Рассмотрение депрессии амплитуды мю-ритма в качестве маркера активации зеркальной системы мозга подтверждено, в частности, данными исследований с использованием функциональной магнитно-резонансной томографии [4].

Тем не менее, остаются дискуссионными вопросы, касающиеся пространственного распределения и функционального значения мю-ритма. Как правило, в качестве мю-ритма рассматривают чувствительную к совершению собственных движений ритмическую альфа-активность именно в центральных отведениях ЭЭГ, однако в некоторых работах авторы рассматривают как мю-ритм и альфа-активность верхнелобных и теменных регионов, имеющую сходный характер реактивности [5, 6]. Поиск источников генерации мю-ритма подтверждает их локализацию как в областях первичной моторной и соматосенсорной коры, так и в верхних теменных участках неокортекса [7].

Существует точка зрения [8], что при анализе связанной с реализацией моторных функций альфа-активности следует рассматривать по меньшей мере два частотных диапазона: верхний (8–10 Гц) и нижний (10–12 Гц). Оба могут рассматриваться как подтипы мю-ритма, так как амплитуды (мощности) ритмов в данных частотных диапазонах падают непосредственно до и во время выполнения движения. Амплитуда низкочастотного компонента мю-ритма депрессируется в более широкой корковой проекции и такая реакция неспецифична относительно типа движения. Высокочастотный компонент более локализован и чувствителен к особенностям движения, например, в зависимости от того, выполняется ли движение с помощью руки или ноги. Показано, что без подобного разделения на частотные диапазоны связанная с движением десинхронизация сенсомоторного альфа-ритма (8–13 Гц) относительно диффузна и не демонстрирует соматотопическую специфичность [9]. Однако границы сенсомоторного ритма в данных исследованиях не определялись индивидуально для каждого испытуемого, а они, как показано [10], значительно различаются у разных испытуемых.

Помимо этого, затруднения возникают при решении вопроса о выделении эффектов супрессии амплитуды собственно сенсомоторного ритма на фоне данного показателя альфа-подобной активности, имеющей другие источники генерации и особенности реактивности, особенно в задачах, подразумевающих когнитивные нагрузки и колебания внимания. Так как записанная с поверхности скальпа ЭЭГ представляет собой суммарную электрическую активность, имеющую разные источники генерации, эффекты депрессии амплитуды ЭЭГ в центральных отведениях, рассматриваемые как подавление мю-ритма, могут также регистрироваться след-

стве относительно выраженного падения мощности теменно-затылочного альфа-ритма, чувствительного к колебаниям в уровне концентрации внимания при выполнении экспериментальных задач [11].

Ранее нами проанализированы изменения амплитуды сенсомоторного ритма взрослых испытуемых в задачах, включающих выполнение самостоятельных движений с помощью компьютерной мыши и наблюдение аналогичных движений, выполняемых другим человеком [12]. Однако индивидуальные границы данного ритма не определялись, не изучалась динамика амплитуд различных частотных поддиапазонов указанного ритма, которые, как отмечает ряд авторов, имеют важные функциональные особенности [8, 10, 13]. Нужно отметить, что в нашем предыдущем исследовании, а также, насколько нам известно, в исследованиях других авторов, локализация источников генерации альфа1- и альфа2-ритмов ЭЭГ и изменения их плотности в указанных ситуациях не определялись.

Целью настоящей работы явился анализ изменений амплитуд низко- и высоко-частотных компонентов альфа-ритма ЭЭГ при выполнении и наблюдении движений, локализации источников генерации данных ритмов, а также оценка вовлеченности в процессы наблюдения областей мозга, гипотетически относящихся к системе “зеркальных” нейронов. Для достижения указанной цели были поставлены следующие задачи:

1. Определить степень падения амплитуд альфа1- и альфа2-ритмов в индивидуально определенных частотных диапазонах относительно “фоновой” записи при выполнении движений компьютерной мышью и при наблюдении за выполнением движений в течение относительно продолжительного времени (30 с).

2. При помощи метода электромагнитной томографии мозга низкого разрешения (sLORETA) определить локализацию источников генерации альфа1- и альфа2-ритмов ЭЭГ и изменения их плотности в указанных ситуациях.

Проведение данного исследования позволит впервые проанализировать изменения мощности верхнего и нижнего частотных поддиапазонов индивидуально выделенного для каждого испытуемого альфа-ритма и осуществить поиск источников их генерации с помощью метода sLORETA. В качестве объекта инструментального движения будет использована стандартная компьютерная мышь, ставшая для многих людей одним из повседневных инструментов деловой или игровой активности. Таким образом, будет апробирована экспериментальная модель, удобная для дальнейших исследований реактивности ЭЭГ при выполнении движений и наблюдениями за ними, т.е. в условиях, активирующих гипотетическую зеркальную систему мозга.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В исследовании приняли участие 73 здоровых взрослых испытуемых в возрасте от 18 до 35 лет (44 женщины), все правши. ЭЭГ регистрировалась при помощи 24-канального энцефалографа “Нейрон-Спектр-3” (фирма “Нейрософт”, Иваново) в диапазоне частот от 1 до 30 Гц. ЭЭГ-потенциалы отводились при помощи чашечковых хлор-серебряных электродов монополярно от фронтальных ($Fp1$, $Fp2$, $F3$, $F4$, F_z , $F7$, $F8$), центральных ($C3$, $C4$, C_z), височных ($T3$, $T4$, $T5$, $T6$), теменных ($P3$, $P4$, P_z), затылочных ($O1$, $O2$) локусов в соответствии с международной системой 10–20. В качестве референтного электрода служили объединенные датчики, закрепленные на мочках ушей. Частота оцифровки ЭЭГ-сигналов составляла 1000 Гц.

В ходе эксперимента испытуемый и экспериментатор находились за расположенными рядом столами, экспериментатор справа. На каждом столе был размещен монитор и компьютерная мышь. На мониторе перед испытуемым с помощью веб-камеры демонстрировалось цветное видеоизображение участка поверхности стола экспериментатора с расположенной на нем мышью. Запись ЭЭГ производи-

лась в состоянии относительного покоя при зрительной фиксации статичного видеоизображении компьютерной мыши на столе экспериментатора (“фон”), а затем последовательно в следующих экспериментальных ситуациях:

1. Выполнение самостоятельных круговых движений мышью по часовой стрелке с произвольной скоростью (“движение”), при этом необходимо было удерживать позицию курсора мыши в рамках заданной области монитора размером 25×25 см. Во время совершения движений испытуемый видел управляемый им курсор на фоне неподвижного видеоизображения компьютерной мыши и стола экспериментатора.

2. Наблюдение за выполнением экспериментатором круговых движений правой рукой с помощью компьютерной мыши с переменной скоростью (“наблюдение”). Испытуемый видел видеоизображение движения руки экспериментатора с компьютерной мышью и слышал характерные для этого действия звуки.

Выбор данной последовательности экспериментальных ситуаций обусловлен тем, что система “зеркальных” нейронов после самостоятельного совершения движений испытуемым и актуализации соответствующих моторных репрезентаций предположительно будет сильнее активироваться при наблюдении за действиями других. Продолжительность фоновой и каждой последующей записи составляла 30 с. Перед экспериментальной ситуацией “Наблюдение” испытуемым давалась инструкция подсчитать количество движений против часовой стрелки. При этом для единообразия ситуаций “Движение” и “Наблюдение”, движения экспериментатор выполнял только по часовой стрелке. По нашему мнению, это гарантировало поддержание устойчивого внимания не только при выполнении действия, но и при наблюдении за его выполнением.

Участки записей ЭЭГ с амплитудой более 250 мкВ, а также отрезки, содержащие большое количество артефактов, исключались из обработки. Безартефактные отрезки ЭЭГ разбивали на эпохи по 5.12 с. Фрагменты ЭЭГ подвергались быстрому преобразованию Фурье с перекрытием 50% и использованием фильтра Баттерворта (порядок 4) с полосой пропускания 2–25 Гц. Применялось сглаживание окном Блэкмена.

Проводился анализ реактивности амплитуд ритмов в альфа1-, альфа2-частотных диапазонах ЭЭГ, которые рассчитывались индивидуально для каждого испытуемого. Для этого по стандартной методике (сравнение графиков спектров ЭЭГ при открытых и закрытых глазах [14]) определялась индивидуальная частота максимального пика альфа-ритма в каждом из отведений ЭЭГ. Индивидуальная ширина диапазона альфа-активности определялась как ширина частотного диапазона, в котором происходит снижение спектральной мощности ЭЭГ при открывании глаз более чем на 20% и которая включает все частотные полосы, справа и слева от частоты максимального пика альфа-активности [10, 15]. Ширина индивидуального альфа1-частотного диапазона определялась как разница между частотой максимального пика и частотой левой границы альфа-ритма, а альфа2-диапазона – как разница между частотой правой границы и частотой максимального пика альфа-ритма.

Из анализа были исключены испытуемые, у которых нельзя было определить индивидуальную частоту максимального пика альфа-ритма, и соответственно индивидуальные диапазоны альфа1- и альфа2-ритмов. В итоговой выборке насчитывалось 67 испытуемых (43 женщины). Для оценки статистической значимости изменений в амплитуде ритмов в основных экспериментальных ситуациях относительно “фона” использовался дисперсионный анализ для повторных измерений (repeated measures ANOVA), который проводился отдельно для альфа1- и альфа2-частотных диапазонов. В качестве внутрисубъектных факторов были выбраны две переменные. Одна из них – “Локус”: 19 отведений ЭЭГ. Вторая – “Ситуация”: “Движение” и “Фон” – при анализе эффектов, вызванных выполнением самостоятельных движений; “Наблюдение” и “Фон” – при анализе эффектов наблюдения

движений другого человека. Для расчета статистической значимости эффектов супрессии амплитуд альфа1- и альфа2-ритма в привязке отдельно к каждому из двенадцати отведений использовался метод априорных контрастов (оценка F-распределения). При этом проводилась коррекция на множественные измерения с помощью поправки Бонферрони на количество локусов ЭЭГ (19). Также при помощи дисперсионного анализа была проведена оценка различий в супрессии амплитуд альфа1- и альфа2-ритмов в симметричных отведениях левого и правого полушарий при выполнении и наблюдении движений по сравнению с фоновыми значениями. В качестве группирующих были выбраны факторы “Полушарие”, “Локус” и их взаимодействие. При этом вносилась поправка Бонферрони для уровня значимости с учетом девяти пар сравниваемых показателей.

Сравнение степени подавления амплитуд ритмов в ситуациях “Движение” и “Наблюдение” проводилось при помощи дисперсионного анализа для повторных измерений, в качестве группирующих факторов были выбраны переменные “Ситуация” (“Движение” и “Наблюдение”) и “Локус” (19 отведений ЭЭГ). Степень подавления альфа-ритма (K) высчитывалась по формуле: $K = (A_{\text{фон}} - A) / A_{\text{фон}} \times 100\%$, где $A_{\text{фон}}$ – амплитуда альфа-ритма в ситуации зрительной фиксации на статическом изображении (“Фон”), A – амплитуда ритма в ситуациях наблюдения или выполнения действий.

Определение локализации источников генерации ритмов ЭЭГ осуществлялось при помощи метода электромагнитной томографии мозга низкого разрешения (sLORETA), который характеризуется минимальной погрешностью в определении их расположения [16]. В результате обработки ЭЭГ строилась 3D карта мозга, состоящая из 2394 вокселей, имеющая пространственное разрешение 7 мм. Зоны интереса и соответствующие поля Бродмана описывались в системе трехмерных $[x, y, z]$ координат Монреальского неврологического института с поправкой системы Талайраха [17]. Для оценки плотности распределения источников генерации альфа-ритмов в экспериментальных ситуациях (относительно “фоновой” записи) анализировалось логарифмированное соотношение средних значений амплитуд связанных выборок, рассчитанное в статистическом пакете программы sLORETA. Для оценки различий в изменении плотности распределения источников генерации альфа-ритма в ситуациях “Движение” и “Наблюдение” относительно “фоновой” записи использовался t -критерий Стьюдента для связанных выборок, реализованный в статистическом пакете программы sLORETA. Так как мощность альфа-ритма отрицательно коррелирует с уровнем оксигенизации крови соответствующих участков коры [18, 19], уменьшение плотности источников генерации указанного ритма в определенном корковом регионе рассматривалось как его активация. Статистическая достоверность результатов оценивалась с использованием теста рандомизации программы sLORETA, который включает в себя поправку на множественные измерения. В качестве достоверных рассматривались эффекты на уровне статистической значимости $p < 0.05$ [20].

От всех испытуемых было получено информированное согласие на участие в исследованиях. Настоящее исследование соответствовало этическим принципам Хельсинкской декларации [21] и было одобрено этическим комитетом Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Дисперсионный анализ показал (табл. 1), что значимое влияние на различия амплитуд альфа1- и альфа2-ритмов, определенных в их индивидуальных для каждого испытуемого диапазонах, в процессе выполнения движений и при зрительной фиксации на статичном изображении оказывают факторы “Ситуация”, “Локус”, а

Таблица 1. Результаты дисперсионного анализа различий амплитуд альфа1- и альфа2-ритмов в зависимости от экспериментальной ситуации и локуса ЭЭГ

| Сравниваемые ситуации | Альфа1-ритм | | | Альфа2-ритм | | |
|-------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|
| | “Ситуация” | “Локус” | “Ситуация”× × “Локус” | “Ситуация” | “Локус” | “Ситуация”× × “Локус” |
| “Движение” и “Фон” | F(1, 66) p; η^2 | F(18, 1188) p; η^2 | F(18, 1188) p; η^2 | F(1, 66) p; η^2 | F(18, 1188) p; η^2 | F(18, 1188) p; η^2 |
| | 35.204 <0.001; 0.348 | 37.726 <0.001; 0.364 | 10.403 <0.001; 0.136 | 33.103 <0.001; 0.334 | 34.584 <0.001; 0.344 | 11.499 <0.001; 0.148 |
| “Наблюдение” и “Фон” | F(1, 66) p; η^2 | F(18, 1188) p; η^2 | F(18, 1188) p; η^2 | F(1, 66) p; η^2 | F(18, 1188) p; η^2 | F(18, 1188) p; η^2 |
| | 34.197 <0.001; 0.341 | 35.554 <0.001; 0.350 | 7.697 <0.001; 0.104 | 25.675 <0.001; 0.280 | 28.209 <0.001; 0.299 | 12.622 <0.001; 0.161 |

Примечание. “Локус”: 19 отведений ЭЭГ. “Ситуация”: “Фон” – фиксация взгляда на статичном изображении, “Движение” – самостоятельные движения, “Наблюдение” – наблюдение за движением.

также их взаимодействие. Аналогичные результаты обнаружены при сравнении амплитуд ритмов во время наблюдения за выполнением движений и зрительной фиксации. Уменьшение амплитуды альфа1- и альфа2-ритмов в ситуациях “Движение” и “Наблюдение” по сравнению с “фоновой” записью наблюдалось во всех отведениях ЭЭГ. Степень падения амплитуд ритмов в каждом из локусов ЭЭГ в экспериментальных ситуациях (“Движение” и “Наблюдение”) относительно амплитуд при зрительной фиксации (“Фон”), а также значимость выявленных различий, рассчитанная при помощи методов априорных контрастов (F-статистика), представлены на рис. 1.

Значимое падение амплитуды исследуемых ритмов во всех отведениях при совершении движений может свидетельствовать о вовлеченности множества корковых областей в процессы реализации собственных движений и их зрительного контроля. Стоит отметить, что при выполнении движений величины супрессии амплитуды низкочастотного диапазона альфа-ритма значимо не различались в симметричных отведениях левого и правого полушарий ($F(7,462) = 1.57$; $p = 0.14$). Амплитуда высокочастотного диапазона альфа-ритма значимо больше супрессировалась в лобных ($F(1,66) = 6.75$; $p < 0.01$), центральных ($F(1,66) = 6.05$; $p < 0.05$) и теменных ($F(1,66) = 9.15$; $p < 0.01$) отведениях левого полушария (F3, C3, P3) по сравнению с соответствующими локусами правого полушария (F4, C4, P4).

При наблюдении за совершением движений было выявлено значимое падение амплитуд альфа1- и альфа2-ритмов во всех отведениях ЭЭГ; величины супрессии не различались в симметричных отведениях левого и правого полушария как в случае альфа1-ритма ($F(7,462) = 0.87$; $p = 0.53$), так и в случае альфа2-ритма ($F(7,462) = 0.88$; $p = 0.53$).

Таким образом, можно заключить, что билатеральное падение амплитуды альфа1-ритма во время совершения движений отражает неспецифическую, вероятно, связанную с вниманием, активацию неокортекса и говорит в пользу гипотезы о существовании распределенной нейронной сети, которая активируется при подготовке и выполнении различных видов движений [8, 22]. Анализ реактивности амплитуды низкочастотного диапазона альфа-ритма при совершении движений и наблюдении за их выполнением не выявил значимых различий, что может свидетельствовать о

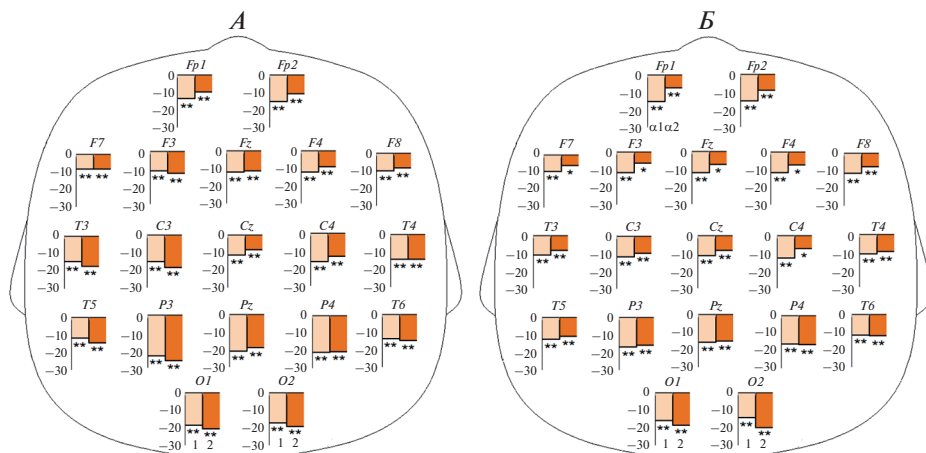


Рис. 1. Степень падения амплитуды альфа1- (1) и альфа2-ритмов (2) относительно “фоновой” записи при выполнении движений (А) и при наблюдении за выполнениями движений (Б), выраженная в процентах. Звездочками обозначена значимость выявленных различий: ** – $p < 0.01$; * – $p < 0.05$.

сходной вовлеченности нейронных сетей, обеспечивающих процессы внимания и моторного контроля в этих экспериментальных условиях.

Амплитуда высокочастотного диапазона альфа-ритма оказалась в большей степени связана с моторным компонентом движений; ее супрессия максимальна в левом полушарии, контралатеральном выполняющей движение правой руке. По мнению ряда исследователей [23, 24], мю-ритм ЭЭГ в центральных отведениях вносит основной вклад именно в верхний частотный диапазон спектра мощности альфа-ритма. Также ранее было обнаружено [25], что амплитуда этого частотного диапазона демонстрирует большую супрессию при движениях в центральных отведениях по сравнению с затылочными.

Из рис. 1 видно, что в ряде отведений левого полушария супрессия амплитуды альфа2-ритма в ситуации движения выражена больше, чем при наблюдении. Анализ различий продемонстрировал значимость различий для отведений С3 ($F(1,66) = 13.94$; $p < 0.01$), Р3 ($F(1,66) = 19.87$; $p < 0.01$) и Т3 ($F(1,66) = 13.47$; $p < 0.01$), что является дополнительным подтверждением того, что реактивность амплитуды высокочастотного компонента альфа-ритма отражает корковые процессы, связанные с реализацией движений.

Применение метода sLORETA показало, что как при совершении движений, так и при наблюдении за их выполнением (в сравнении с “фоновой” записью) наблюдались изменения плотности и локализации источников генерации ритмов, достигающие уровня значимости в альфа1- и альфа2-частотных диапазонах. При совершении испытуемыми циклических движений в первую очередь наблюдалась активация теменных и центральных областей.

Уменьшение плотности источников генерации альфа1-ритма, свидетельствующее об активации соответствующих регионов, происходило преимущественно в правом полушарии и достигало максимальных значений в предклинье и задней части поясной извилины (рис. 2А; табл. 2). Интерес представляет значимая активация верхней лобной извилины левого полушария, которая, как считают [26], принимает участие в сенсомоторной координации движений и их произвольном контроле.

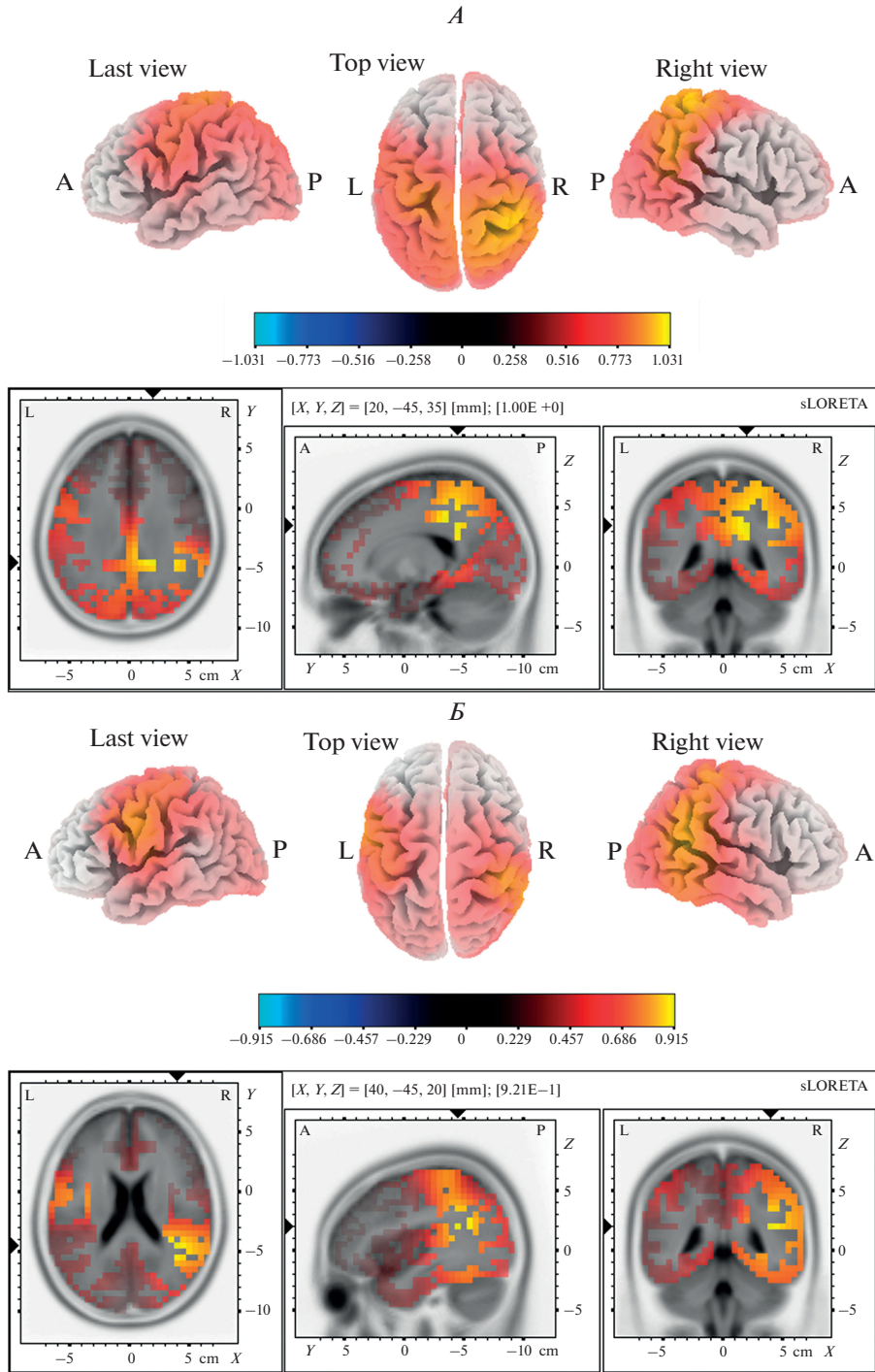


Рис. 2. Локализация областей с уменьшенной по сравнению с “фоновой” записью плотностью источников генерации альфа1- (А) и альфа2- (Б) ритмов при совершении движений.

Таблица 2. Области снижения плотности источников генерации альфа1-ритма при совершении движений ($p < 0.05$)

| Структура | Поле Бродмана | Число вокселей | | Воксель с максимальным r -значением | | | |
|---------------------------|----------------------------------|----------------|-----|---------------------------------------|-----|-----|----|
| | | полушарие | | r -значение | X | Y | Z |
| | | Л | П | | | | |
| Предклинье | 7, 31 | 64 | 88 | 1.03 | 20 | -42 | 34 |
| Поясная извилина | 23, 24, 31 | 28 | 67 | 1.03 | 20 | -32 | 38 |
| Постцентральная извилина | 1, 2, 3, 4, 5, 7, 23, 30, 31, 40 | 22 | 111 | 1.00 | 25 | -32 | 48 |
| Парацентральная долька | 3, 4, 5, 6, 31 | 44 | 33 | 0.97 | 20 | -41 | 48 |
| Надкраевая извилина | 40 | | 26 | 0.97 | 40 | -42 | 34 |
| Нижняя теменная долька | 40, 39 | | 110 | 0.97 | 40 | -42 | 39 |
| Верхняя теменная долька | 7, 5 | 1 | 56 | 0.96 | 20 | -41 | 57 |
| Прецентральная извилина | 4, 6 | 27 | 33 | 0.96 | 25 | -27 | 47 |
| Островковая доля | 13 | | 8 | 0.94 | 35 | -38 | 20 |
| Средняя лобная извилина | 6 | 20 | 17 | 0.90 | 10 | -27 | 52 |
| Средняя височная извилина | 39, 22, 13 | | 21 | 0.90 | 40 | -57 | 21 |
| Угловая извилина | 39 | | 2 | 0.81 | 40 | -61 | 35 |
| Верхняя лобная извилина | 6 | 1 | | 0.81 | -20 | -11 | 65 |

Примечание. Здесь и далее Л – левое полушарие; П – правое полушарие; X, Y, Z – координаты вокселя в системе Талайраха.

Уменьшение плотности источников генерации альфа2-ритма при выполнении движений происходило преимущественно в теменных областях правого полушария и центральных областях левого полушария (рис. 2Б; табл. 3).

При наблюдении за совершением движений происходило двустороннее уменьшение плотности источников генерации альфа1-ритма в затылочных областях (рис. 3А; табл. 4). При этом максимальная активация наблюдалась в задней части поясной коры. Уменьшение плотности источников генерации высокочастотного альфа-ритма происходило, в первую очередь, в теменных структурах правого и затылочных областях обоих полушарий (рис. 3Б, табл. 5).

Полученные данные подтверждают целесообразность рассмотрения супрессии амплитуды низкочастотного альфа-ритма в качестве маркера неспецифической активации сенсомоторного неокортекса [8]. Об этом свидетельствует двусторонняя активация структур, связанных с подготовкой, выполнением и сенсомоторной координацией циклических движений правой руки (прецентральная извилина, верхняя и средняя лобные извилины, постцентральная извилина, предклинье, околоцентральная долька) [27]. Высокочастотный диапазон альфа-ритма в свою очередь продемонстрировал большую топографическую специфичность и чувствительность к “моторному” компоненту движений. Уменьшение плотности источников генерации альфа2-ритма наблюдалось в левом полушарии (контралатеральном правой руке) в прецентральной извилине, нижней лобной извилине. Выраженная активация париетальных, височных областей (в большей степени правого полушария) при совершении и зрительном восприятии циклических движений может быть связана со спецификой экспериментальных задач, требующих зрительно-моторной координации и восприятия действий, выполняемых другими людьми [4, 13].

Таблица 3. Области снижения плотности источников генерации альфа2-ритма при совершении движений ($p < 0.05$)

| Структура | Поле Бродмана | Число вокселей | | Воксель с максимальным r -значением | | | |
|------------------------------|----------------|----------------|----|---------------------------------------|-----|-----|----|
| | | полушарие | | r -значение | X | Y | Z |
| | | Л | П | | | | |
| Островковая доля | 13 | | 8 | 0.92 | 40 | -43 | 21 |
| Верхняя височная извилина | 13, 22, 39, 41 | | 26 | 0.89 | 40 | -52 | 26 |
| Надкраевая извилина | 40 | | 26 | 0.88 | 40 | -42 | 34 |
| Нижняя теменная доля | 40 | | 11 | 0.85 | 54 | -42 | 25 |
| Средняя височная извилина | 21, 22, 39 | | 4 | 0.84 | 40 | -57 | 21 |
| Прецентральная извилина | 6, 4 | 40 | | 0.82 | -45 | -4 | 23 |
| Нижняя лобная извилина | 9 | 1 | | 0.81 | -45 | 1 | 23 |
| Парагиппокампальная извилина | 19 | | 3 | 0.81 | 30 | -49 | -2 |
| Поперечная височная извилина | 41 | | 1 | 0.80 | 40 | -33 | 15 |
| Угловая извилина | 39 | | 1 | 0.76 | 50 | -62 | 31 |

Таблица 4. Области снижения плотности источников генерации альфа1-ритма при наблюдении за совершением движений ($p < 0.05$)

| Структура | Поле Бродмана | Число вокселей | | Воксель с максимальным r -значением | | | |
|------------------------------|-----------------------|----------------|-----|---------------------------------------|-----|-----|-----|
| | | полушарие | | r -значение | X | Y | Z |
| | | Л | П | | | | |
| Поясная извилина | 23, 29, 30, 31 | 52 | 54 | 0.69 | 0 | -48 | 16 |
| Предклинье | 7, 23, 31 | 29 | 28 | 0.67 | 0 | -57 | 21 |
| Клинообразная извилина | 7, 17, 18, 19, 23, 30 | 68 | 174 | 0.63 | 0 | -72 | 17 |
| Язычная извилина | 18, 19 | 18 | 80 | 0.59 | 10 | -63 | 8 |
| Парагиппокампальная извилина | 30 | 4 | 2 | 0.58 | -10 | -48 | 2 |
| Веретенообразная извилина | 19 | | 18 | 0.56 | 25 | -78 | -13 |
| Нижняя затылочная извилина | 18 | | 11 | 0.56 | 25 | -88 | -12 |
| Средняя затылочная извилина | 18 | 1 | 27 | 0.56 | 25 | -83 | -8 |

В табл. 6 приведены структуры, активирующиеся как при “Движении”, так и при “Наблюдении”, а также сравнение степени их активации при помощи t -критерия Стьюдента для связанных выборок, реализованного в статистическом пакете программы sLORETA.

В ходе сравнения было найдено сходное изменение плотности распределения источников генерации альфа1-ритма в предклинье и поясной извилине правого и левого полушарий. Эти структуры активировались как при движении, так и при наблюдении, что свидетельствует об их вовлеченности в данные процессы. Обнаруженное участие поясной извилины в процессе выполнения движений и при наблюдении за их выполнением может объясняться ее прочными связями с префронтальными, дополнительной моторной и теменными областями, играющими роль в

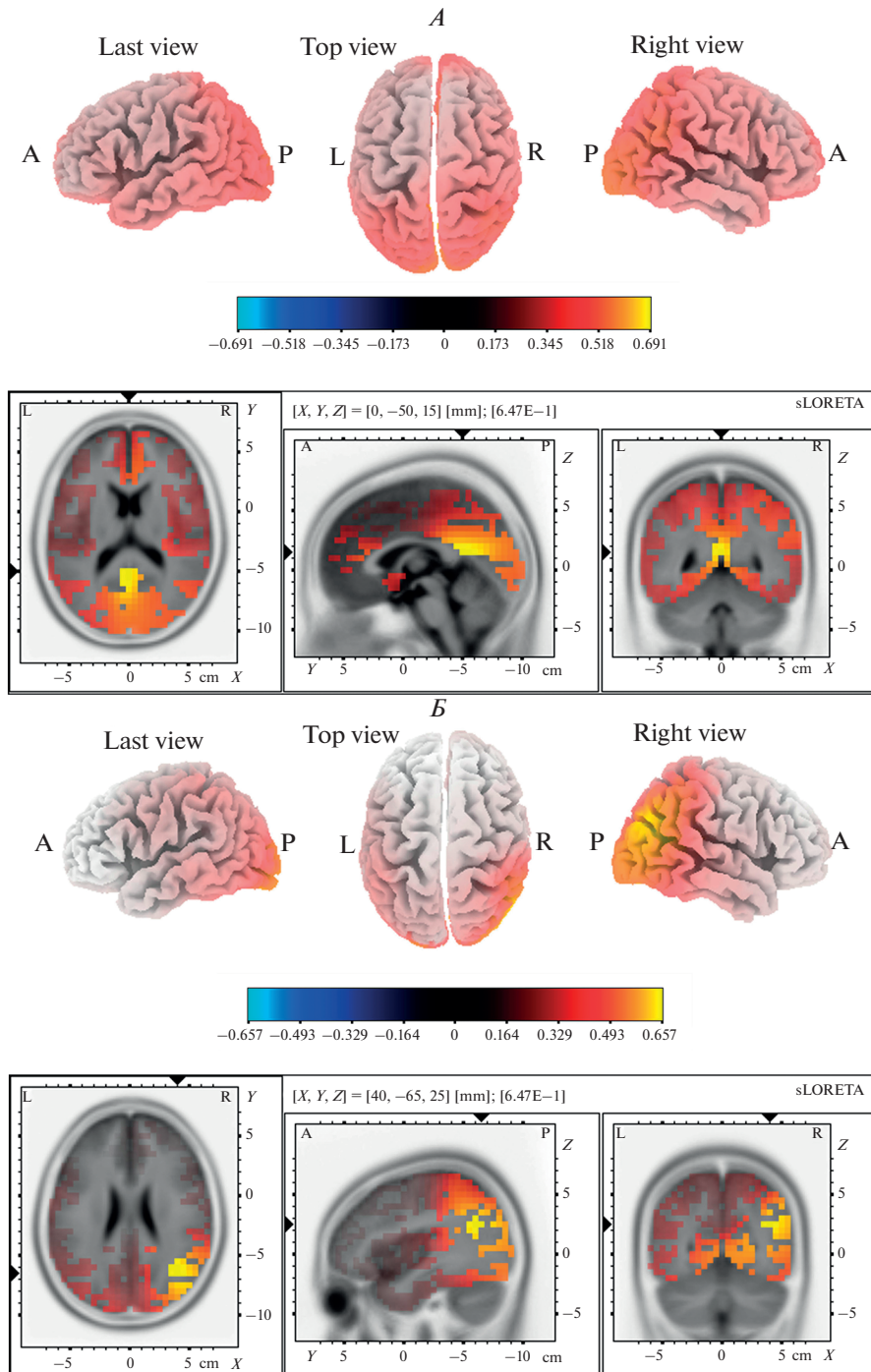


Рис. 3. Локализация областей с уменьшенной по сравнению с “фоновой” записью плотностью источников генерации альфа1- (*A*) и альфа2- (*B*) ритмов при наблюдении за совершением движений.

Таблица 5. Области снижения плотности источников генерации альфа2-ритма при наблюдении за совершением движений ($p < 0.05$)

| Структура | Поле Бродмана | Число вокселей | | Воксель с максимальным r -значением | | | |
|-----------------------------|----------------|----------------|----|---------------------------------------|-----|-----|-----|
| | | полушарие | | r -значение | X | Y | Z |
| | | Л | П | | | | |
| Язычная извилина | 18, 19 | 49 | 67 | 0.60 | -5 | -78 | 4 |
| Нижняя теменная долька | 40, 39 | | 25 | 0.60 | 50 | -56 | 40 |
| Поясная извилина | 30, 31, 18 | | 11 | 0.60 | 25 | -67 | 17 |
| Средняя затылочная извилина | 18, 19, 31 | 9 | 43 | 0.59 | 40 | -68 | 8 |
| Клинообразная извилина | 17, 18, 30 | 29 | 21 | 0.58 | -10 | -82 | 9 |
| Веретенообразная извилина | 18, 19 | 8 | 10 | 0.58 | -20 | -93 | -12 |
| Островковая доля | 13 | | 2 | 0.57 | 40 | -43 | 21 |
| Нижняя затылочная извилина | 17, 18 | 4 | 12 | 0.57 | -20 | -93 | -8 |
| Средняя височная извилина | 19, 22, 37, 39 | | 41 | 0.66 | 40 | -62 | 26 |
| Верхняя височная извилина | 39, 22 | | 26 | 0.66 | 40 | -57 | 26 |
| Надкраевая извилина | 40, 39 | | 16 | 0.61 | 54 | -62 | 31 |
| Угловая извилина | 39 | | 11 | 0.64 | 50 | -66 | 31 |
| Предклинье | 19, 31, 39 | | 5 | 0.60 | 40 | -66 | 36 |
| Верхняя затылочная извилина | 19 | | 5 | 0.60 | 40 | -76 | 27 |

Таблица 6. Структуры, активизирующиеся при выполнении и наблюдении движений

| Структура | “Движение” | | “Наблюдение” | | “Движение” > “Наблюдение” | |
|---------------------------|------------|----|--------------|----|---------------------------|---|
| | полушарие | | полушарие | | полушарие | |
| | Л | П | Л | П | Л | П |
| Альфа1-ритм | | | | | | |
| Поясная извилина | 28 | 67 | 52 | 54 | — | — |
| Предклинье | 64 | 88 | 29 | 28 | — | — |
| Альфа2-ритм | | | | | | |
| Нижняя теменная долька | | 11 | | 25 | | — |
| Верхняя височная извилина | | 26 | | 26 | | — |
| Средняя височная извилина | | 4 | | 41 | | — |
| Надкраевая извилина | | 26 | | 16 | | — |
| Угловая извилина | | 1 | | 11 | | — |
| Островковая кора | | 10 | | 2 | | — |

непрерывном контроле движений [28]. Также в поясной извилине при микроэлектродном исследовании мозга человека были обнаружены нейроны, обладающие зеркальными свойствами [29]. Предклинье, благодаря развитым связям с другими корковыми регионами, участвует в процессах переключения внимания, сенсомоторной интеграции, планирования действий. Кроме этого, дополнительная активация предклинья наблюдается в случаях атрибуции наблюдаемых действий другому человеку [30].

На основе анализа плотности распределения источников генерации альфа2-ритма при сравнении ситуаций осуществления и наблюдения движений была выявлена значимая и близкая по выраженности активация верхней и средней теменной извилин, надкраевой и угловой извилин, а также инсулярной коры правого полушария.

Надкраевая извилина правого полушария участвует в восприятии пространственного расположения собственного тела, в интерпретации позы, жестов и эмоциональных компонентов поведения других людей [31]. Угловая извилина участвует в процессах зрительного внимания, перцептивного научения и сопоставления собственных намерений с их последующей реализацией [32]. Верхняя и средняя височная извилины участвуют в обработке аудиального и зрительного компонентов движения [33]. Показано, что расположенная между верхней и средней височными извилинами верхняя височная борозда правого полушария в большей степени активизируется при наблюдении за движениями других людей и играет ключевую роль в распознавании намерений, лежащих в основе действий [34]. Также в височных областях были найдены клетки, обладающие “зеркальными” свойствами [29]. Все перечисленные структуры (угловая и надкраевая извилины, верхняя и средняя височные извилины, предклинье, поясная извилины) вовлечены в построение “модели психического” (theory of mind) [35] и являются частью “зеркальной” системы мозга [36].

Группой исследователей показано, что активация островковой коры правого полушария, в комплексе с активацией премоторной коры (предклинье, нижняя и средняя лобные извилины), может отвечать за контроль ошибок при выполнении движений [37]. Предположительно, эти регионы активизируются в процессе сопоставления наблюдаемых и выполняемых движений, а также в случаях получения неожиданной обратной связи. Показано также, что островковая кора играет важную роль в контроле активации “зеркальной” системы мозга [38].

Отмечалась сходная по выраженности активация нижней теменной долики при наблюдении и совершении движений. Активация этой структуры в ситуации “Движение” может быть связана с вниманием к выполнению действий [39]. Известно также, что правая нижняя теменная доля тесно связана с восприятием собственного тела, а ее поражение приводит к нарушению “схемы тела” и трудностям осознания как собственных ощущений, так и эмоций и намерений других людей [40].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Депрессия амплитуды низкочастотного альфа-ритма при совершении движений в большей степени отражает генерализованную активацию сенсомоторного кортекса, а также корковых структур, связанных с процессами внимания и зрительного контроля движений. Высокочастотный диапазон альфа-ритма продемонстрировал большую топографическую специфичность и чувствительность к непосредственно “моторному” компоненту выполняемого действия.

2. Как при совершении движений, так и при их зрительном восприятии наблюдалась сходная по выраженности активация структур, предположительно связанных с “зеркальной” системой мозга (предклинье, поясная извилина для альфа1-ритма; нижняя теменная доля, надкраевая и угловая извилины, верхняя и средняя височные извилины, инсулярная кора для альфа2-ритма).

3. Полученные данные можно расценивать как дополнительное свидетельство в пользу гипотезы о функциональном значении “зеркальной” системы мозга и ее вовлеченности в процессы восприятия движений “другого”. Представляет особый интерес обнаруженная нами значимо большая вовлеченность отдельных структур правого полушария в процессы циклического выполнения самостоятельных движений и их наблюдения при выполнении другим человеком. В случае осуществления

самостоятельных движений данный феномен можно объяснить их цикличностью и повышенными требованиями к зрительно-моторной координации испытуемых (удержания курсора компьютерной мыши в рамках заданной области экрана). При наблюдении чужих движений дополнительная активация правого полушария может быть обусловлена социальным контекстом выполняемой задачи, предполагающей атрибуцию наблюдаемых действий другому человеку.

4. Результаты работы свидетельствуют о возможности использования стандартной компьютерной мыши, ставшей для многих людей одним из повседневных инструментов деловой или игровой активности, в качестве удобного объекта инструментального движения при исследованиях нейрофизиологических механизмов двигательной активности и наблюдения за ней.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-015-00074).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Pineda J.A.* The functional significance of mu rhythms: Translating “seeing” and “hearing” into “doing”. *Brain Res. Rev.* 50(1): 57–68. 2005.
2. *Heyes C.* Where do mirror neurons come from? *Neurosci. Biobehav. Rev.* 34(4): 575–583. 2010.
3. *Pineda J.A.* Sensorimotor cortex as a critical component of an ‘extended’ mirror neuron system: does it solve the development correspondence and control problems in mirroring? *Behav. Brain. Funct.* 4(1): 47–63. 2008.
4. *Jacoboni M., Woods R.P., Brass M., Bekkering H., Mazziotta J.C., Rizzolatti G.* Cortical mechanisms of human imitation. *Science.* 286(5449): 2526–2528. 1999.
5. *Cochin S., Barthelemy C., Roux S., Martineau J.* Observation and execution of movement: Similarities demonstrated by quantified electroencephalography. *Eur. J. Neurosci.* 11(5): 1839–1842. 1999.
6. *Frenkel-Toledo S., Bentin S., Perry A., Liebermann D.G., Soroker N.* Dynamics of the EEG power in the frequency and spatial domains during observation and execution of manual movements. *Brain. Res.* 1509: 43–57. 2013.
7. *Hari R., Salmelin R.* Human cortical oscillations: a neuromagnetic view through the skull. *Trends Neurosci.* 20(1): 44–49. 1997.
8. *Pfurtscheller G., Neuper C., Krausz G.* Functional dissociation of lower and upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement. *Clin. Neurophysiol.* 111(10): 1873–1879. 2000.
9. *Crone N.E., Miglioretti D.L., Gordon B., Sieracki J.M., Wilson M.T., Uematsu S., Lesser R.P.* Functional mapping of human sensorimotor cortex with electrocorticographic spectral analysis. I. Alpha and beta event-related desynchronization. *Brain.* 121(Pt 12): 2271–2299. 1998.
10. *Bazanava O.M., Vernon D.* Interpreting EEG alpha activity. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 44: 94–110. 2014.
11. *Covello A., de Barros-Ferreira M., Lairy G.C.* A telemetric study of central rhythms in children. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 38(3): 307–319. 1975.
12. *Makhin S.A., Makaricheva A.A., Lutsuk N.V., Pavlenko V.B.* Study of the reactivity of the μ rhythm during observation, auditory perception, and movement imitation: Correlation with empathic ability. *Human Physiol.* 41(6): 593–598. 2015.
13. *Tognoli E., Kelso J.A.* The coordination dynamics of social neuromarkers. *Front. Hum. Neurosci.* 20(9): 563–578. 2015.
14. *Posthuma D., Neale M.C., Boomsma D.I., de Geus E.J.* Are smarter brains running faster? Heritability of alpha peak frequency, IQ, and their interrelation. *Behav. Genetics.* 31: 567–579. 2001.
15. *Doppelmayr M., Klimesch W., Pachinger T., Ripper B.* Individual differences in brain dynamics: Important implications for the calculation of event-related band power. *Biol. Cybern.* 79(1): 49–57. 1998.
16. *Pascual-Marqui R.* Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): Technical details. *Methods Find. Exp. Clin. Pharmacol.* 24(Suppl D): 5–12. 2002.
17. *Brett M., Johnsrude I.S., Owen A.M.* The problem of functional localization in the human brain. *Nat. Rev. Neurosci.* 3(3): 243–249. 2002.

18. *de Munck J.C., Gonçalves S.I., Mammoliti R., Heethaar R.M., Lopes da Silva F.H.* Interactions between different EEG frequency bands and their effect on alpha-fMRI correlations. *NeuroImage*. 47(1): 69–76. 2009.
19. *Laufs H., Kleinschmidt A., Beyerle A., Eger E., Salek-Haddadi A., Preibisch C.* EEG-correlated fMRI of human alpha activity. *NeuroImage*. 19(4): 1463–1476. 2003
20. *Nichols T.E., Holmes A.P.* Nonparametric permutation tests for functional neuroimaging: a primer with examples. *Hum. Brain Mapp*. 15(1): 1–25. 2002.
21. World Medical Association Declaration of Helsinki: ethical principles for medical research involving human subjects. *JAMA*. 310(20): 2191–2194. 2013.
22. *Babiloni C., Carducci F., Cincotti F., Rossini P.M., Neuper C., Pfurtscheller G., Babiloni F.* Human movement-related potentials vs. desynchronization of EEG alpha rhythm: A high-resolution EEG study. *NeuroImage*. 10(6): 658–665. 1999.
23. *Pfurtscheller G., StancaAk Jr.A., Edlinger G.* On the existence of different types of central beta rhythms below 30 Hz. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol*. 102(4): 316–325. 1997.
24. *Storm van Leeuwen W., Wieneke G., Spoelstra P., Versteeg H.* Lack of bilateral coherence of mu rhythm. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol*. 44(2): 140–146. 1978.
25. *Perry A., Benitin S.* Does focusing on hand-grasping intentions modulate electroencephalogram mu and alpha suppressions? *NeuroReport*. 21: 1050–1054. 2010.
26. *Goldberg I., Harel M., Malach R.* When the brain loses its self: prefrontal inactivation during sensorimotor processing. *Neuron*. 50(2): 329–39. 2006.
27. *Wargulies D.S., Vincent J.L., Kelly C.* Precuneus shares intrinsic functional architecture in humans and monkeys. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 106(47): 20069–20074. 2009.
28. *Paus T.* Primate anterior cingulate cortex: Where motor control, drive and cognition interface. *Nat. Rev. Neurosci* 2(6): 417–424. 2001.
29. *Mukamel R., Ekstrom A.D., Kaplan J., Jacoboni M., Fried I.* Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions. *Curr. Biol*. 20(8): 750–756. 2010.
30. *Farrer C., Frith C.D.* Experiencing oneself vs another person as being the cause of an action: The neural correlates of the experience of agency. *Neuroimage*. 15(3): 596–603. 2002.
31. *Silani G., Lamm C., Ruff C.C., Singer T.* Right supramarginal gyrus is crucial to overcome emotional egocentricity bias in social judgments. *J. Neurosci*. 33(39): 15466–15476. 2013.
32. *Seghier M.L.* The angular gyrus: Multiple functions and multiple subdivisions. *Neuroscientist*. 19(1): 43–61. 2013.
33. *Warrier C., Wong P., Penhune V., Zatorre R., Parrish T., Abrams D., Kraus N.* Relating structure to function: Heschl's gyrus and acoustic processing. *J. Neurosci*. 29(1): 61–69. 2009.
34. *Herrington J.D., Nymber C., Schultz R.T.* Biological motion task performance predicts superior temporal sulcus activity. *Brain Cogn*. 77(3): 372–381. 2011.
35. *Mar R.A.* The neural bases of social cognition and story comprehension. *Annu. Rev. Psychol*. 62: 103–134. 2011.
36. *Molenberghs P., Cunnington R., Mattingley J.B.* Brain regions with mirror properties: A meta-analysis of 125 human fMRI studies. *Neurosci. Biobehav. Rev*. 36(1): 341–349. 2012.
37. *Nadig K.G., Jäncke L., Lühinger R., Lutz K.* Motor and non-motor error and the influence of error magnitude on brain activity. *Exp. Brain Res*. 202(1): 45–54. 2010.
38. *Campbell M.E.J., Mehrkanoon S., Cunnington R.* Intentionally not imitating: Insula cortex engaged for top-down control of action mirroring. *Neuropsychologia*. 111: 241–251. 2018.
39. *Caspers S., Eickhoff S.B., Geyer S., Scheperjans F., Mohlberg H., Zilles K., Amunts K.* The human inferior parietal lobule in stereotaxic space. *Brain Struct. Funct*. 212: 481–495. 2008.
40. *Uddin L. Q., Molnar-Szakaacs I., Zaidel E., Jacoboni M.* rTMS to the right inferior parietal lobule disrupts self-other discrimination, SCAN. 1(1): 65–71. 2006.

Estimation of the Reactivity and Localization of the EEG Alpha Rhythm Frequency Components when Performing and Observing Movements

M. A. Nacharova^a, S. A. Makhin^a, V. B. Pavlenko^{a, *}

^a*Vernadsky Crimean Federal University, Vernadsky av., Simferopol, Russia*

**e-mail: vpav55@gmail.com*

Abstract—The EEG amplitude reactivity of the individually defined upper and low alpha frequency ranges was measured in 67 adults when they performed circular hand movements with a computer mouse and observed similar movements produced by another person. The upper alpha rhythm was topographically more specific and had higher amplitude reactivity under condition of self-paced movements in comparison with the low

alpha rhythm. The sources for the alpha subranges were identified by means of the low-resolution brain electromagnetic tomography method (sLORETA). Comparable activation patterns for the brain structures associated with the so-called brain “mirror” system (precuneus, cingulate gyrus for the alpha1-rhythm; inferior parietal lobule, supramarginal and angular gyri, upper and middle temporal gyri, insular cortex for alpha2-rhythm) were found for the conditions of performance and observation of movements. During both conditions, there was found a significantly higher number of activated voxels in structures belonging to the right hemisphere relative to the left one. Under the condition of performing self-paced movements, this phenomenon can be the result of heightened demands to the process of visual-motor coordination (keeping the computer mouse cursor within a given screen area). Increased right hemisphere activation having a place when observing movements performed by another person can be interpreted as reflecting the social context of the task given the aspect of attributing observed movements to another person. Such results can be taken in favor of the hypothesis of the mirror neuron system and its involvement into the perception of actions performed by others. The obtained data also testify to the possibility of using a standard computer mouse as an object for instrumental movements when studying neurophysiological mechanisms underlying both movement performance and observation.

Keywords: execution of movement, movement observation, alpha-rhythm, mu-rhythm, sLORETA

ЦИТИРОВАТЬ:

Начарова М.А., Махин С.А., Павленко В.Б. Оценка реактивности и локализации частотных компонентов альфа-ритма ЭЭГ при выполнении и наблюдении движений. Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. 105(3): 311—326.

DOI: 10.1134/S0869813919030051

TO CITE THIS ARTICLE:

Nacharova M.A., Makhin S.A., Pavlenko V.B. Estimation of the Reactivity and Localization of the EEG Alpha Rhythm Frequency Components when Performing and Observing Movements. Russian Journal of Physiology. 105(3): 311—326.

DOI: 10.1134/S0869813919030051