Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт физиологии им. И.П. Павлова Российской академии наук

На правах рукописи

Решетникова Варвара Викторовна

ИССЛЕДОВАНИЕ МЕХАНИЗМОВ ОРГАНИЗАЦИИ ВООБРАЖЕНИЯ ДВИЖЕНИЙ КОНЕЧНОСТЕЙ ПРИ УПРАВЛЕНИИ СИСТЕМАМИ ’’ИНТЕРФЕЙС МОЗГ-КОМПЬЮТЕР’’

1.5.5 – Физиология человека и животных

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук

Боброва Елена Вадимовна

Санкт-Петербург

2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ…….……..... 4
ВВЕДЕНИЕ……..……. 5
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ…….……..... 19
1.1. Активность мозга при реальных и воображаемых движениях……..... 19
1.2. Воображение движений и ИМК, основанные на сенсомоторном ритме..... 23
1.3. Воображение движений и десинхронизация ритмов мозга в альфа, бета-1 и бета-2 диапазонах…….…….....26
1.4. Сравнение активности мозга при воображении движений верхних и нижних конечностей…….…….....28
1.5. Влияние воображения движений на спинальные механизмы регуляции..... 30
1.6. Роль обратных связей в модуляции функционирования системы воображения движений……..…...…... 32
1.6.1. Обратные связи, обеспечиваемые виртуальной реальностью……..…33
1.6.2. Обратные связи, обеспечиваемые ортезами……...…...34
1.6.3. Обратные связи, обеспечиваемые функциональной электростимуляцией……...…..…... 35
1.6.4. Обратные связи, обеспечиваемые электрической стимуляцией спинного мозга……... 38
1.6.5. Обратные связи, обеспечиваемые кортико-спинальным интерфейсом..... 40
1.7. Обучение воображению движений……... 41
1.8. Активность мышц при воображении движений……..... 42
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ……..... 44
2.1. Исследование механизмов воображения движений стоп при модификация афферентных входов путем добавления к работе нейроинтерфейса чрескожной стимуляции спинного мозга (ЧЭССМ) и механотерапии……..... 46
2.2. Сравнение особенностей воображения движений верхних и нижних конечностей……..….. 51

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ……..…..…... 53
3.1. Исследование механизмов воображения движений стоп при модификация афферентных входов путем добавления к работе нейроинтерфейса чрескожной стимуляции спинного мозга (ЧЭССМ) и механотерапии…….…...53
3.1.1. Точность классификации сигналов мозга при воображении движений……...…..53
3.1.2. Анализ десинхронизации ритмов при воображении движений…….....56
3.1.3. Особенности ЭМГ-активности мышц……57
3.1.3.1. Передняя берцовая мышца……..…….63
3.1.3.2. Икроножная мышца……..…… 70
3.2. Сравнение особенностей воображения движений верхних и нижних конечностей…… 77
3.2.1. Точность классификации при воображении движений кистей, стоп и локомоции……...78
3.2.2. Анализ десинхронизации ритмов мозга при воображении движений кистей, стоп и локомоции…… 83
3.2.2.1. Дисперсионный анализ……83
3.2.2.2. Анализ средней по всем дням десинхронизации ритмов……. 85
3.2.2.3. Анализ десинхронизации ритмов отдельно для каждого дня эксперимента…….. 90
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ……... 102
ВЫВОДЫ……....114
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ……. 116

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ИМК – интерфейс «мозг-компьютер»

ТК – точность классификации

ППШ – правое полушарие головного мозга

ЛПШ – левое полушарие головного мозга

ЧЭССМ – чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга

ФЭС – функциональная электростимуляция

фМРТ – функциональная магнитно-резонансная томография

БИКС – спектроскопия в ближней инфракрасной области

ПЭТ – позитронно-эмиссионная томография

СМР – сенсомоторный ритм

КСИ – кортико-спинальный интерфейс

ЛР – левая рука

ПР – правая рука

ПС – правая стопа

ЛС – левая стопа

ПБМ – передняя берцовая мышца

ИМ – икроножная мышца

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования

Воображение движений – это мысленное выполнение движений без реального их осуществления. При этом активируются зоны мозга, сходные с таковыми при реальных движениях. Поэтому воображение движений широко используется, в частности для ментальной тренировки двигательных функций: в профессиональном спорте, музыке и нейрореабилитации людей с парезом конечностей разной степени выраженности. Способность нервной системы воображать движения пока мало изучена, поэтому необходимы фундаментальные нейрофизиологические исследования, которые позволят глубже понять механизмы организации движений и нейропластичности. При воображении движений может быть использована обратная связь, обеспечиваемая нейроинтерфейсом (интерфейс мозг-компьютер, ИМК), который передает результаты анализа активности мозга непосредственно на внешнее устройство. Благодаря этому возможно не только управление вспомогательными устройствами (ортезы, экзоскелеты), но и восстановление двигательных функций за счет активации нейропластических механизмов. Важным малоизученным фундаментальным вопросом в исследовании центральных механизмов формирования воображения движений является вопрос о спинально-кортикальных взаимодействиях: каково влияние афферентных входов, которые могут быть модулированы стимуляционными и/или механотерапевтическими воздействиями. Также мало освещенным в литературе остается вопрос о том, как различается активность мозга при воображении разных движений верхних и нижних конечностей, как она меняется при обучении воображению движений. Ответам на эти вопросы посвящена данная работа.

Цель и задачи исследования

Цель исследования – исследовать особенности формирования воображения движений верхних и нижних конечностей, их зависимости от варьирования афферентных воздействий, от обучения и межполушарной асимметрии.

Для достижения этой цели были поставлены следующие *задачи*:

1. Изучить особенности регуляции кинестетического воображения движений при стимуляционных воздействиях на уровне спинного мозга и при пассивном перемещении нижних конечностей путем анализа кортикальной и мышечной активности.
2. Проанализировать и сопоставить активность мозга при воображении движений верхних и нижних конечностей, актуальных для нейрореабилитации пациентов с нарушениями движений: раскрытия правой и левой кисти, тыльного сгибания правой и левой стопы и локомоции, начинающейся с правой и левой ноги, исследовать изменение активности мозга при обучении воображению этих движений;
3. Выявить зависимость кортикальной и мышечной активности при воображении движений от факторов, связанных с межполушарной асимметрией.

Научная новизна работы

1. Впервые изучены влияния афферентных воздействий на активность головного мозга и мышц при воображении движений в условиях использования системы, включающей нейроинтерфейс, основанный на кинестетическом воображении движений нижних конечностей, дополненный чрескожной электрической стимуляцией спинного мозга (ЧЭССМ) и механотерапией.
2. Впервые описаны различия активности головного мозга при воображении движений верхних и нижних конечностей, в том числе при обучении воображению этих движений.
3. Получены новые данные о межполушарной асимметрии при воображении движений, проявляющейся в различиях мышечной активности и активности мозга при воображении движений правых и левых конечностей.

Положения, выносимые на защиту

1. При кинестетическом воображении тыльного сгибания стопы в условиях управления нейроинтерфейсом афферентный восходящий поток, возникающий вследствие ЧЭССМ и механотерапии, влияет на кортикальную и мышечную активность. Увеличивается точность классификации сигналов мозга, характеризующая отличие активности мозга при воображении движений от таковой в покое. Возникают изменения активности мышц, обеспечивающих реальное осуществление воображаемого движения, но не приводящие к реальному движению (сублиминальная активность мышц), а также изменения активности их антагонистов.
2. Отличия в активности мозга при воображении движений по сравнению с состоянием покоя, оцененные по величине точности классификации при работе с нейроинтерфейсом, выше при воображении движений кистей, чем стоп и локомоции. Активность мозга различна в зависимости от воображения движений правой или левой конечности, а также от длительности обучения.
3. На процессы воображения движений при управлении ИМК влияют следующие факторы: тип воображаемого движения, длительность обучения, активация афферентных входов и межполушарная асимметрия.

Теоретическая и практическая значимость

Значимость исследования определяется современным состоянием проблемы изучения механизмов воображения движений. Впервые изучены эффекты стимуляции спинного мозга и механотерапии при управлении нейроинтерфейсом, основанном на кинестетическом воображении движений, не только на спинальные механизмы регуляции двигательной функции и активности мышц, но и на кортикальный уровень управления движений, что позволяет исследовать механизмы периферической обратной связи (обратный контур) при

организации воображаемых движений. С точки зрения фундаментальной науки, выяснение механизмов обратных связей при воображении движений на разных уровнях регуляции (спинальном и кортикальном) является чрезвычайно важной задачей.

Полученные данные можно использовать для разработки индивидуального подхода к нейрореабилитации, которая базируется на применении нейроинтерфейса, основанного на воображении движений. Разработка и апробирование системы, состоящей из нейроинтерфейса, ЧЭССМ и механотерапии на здоровых испытуемых является первым шагом в доклинических исследованиях и создания доказательной базы эффективности данного комплекса.

Личный вклад автора

Материалы, вошедшие в данную работу, обсуждались и публиковались автором совместно с научным руководителем. Автор внес значительный вклад в разработку концепции научного исследования, в получение и анализ результатов. Экспериментальные данные при работе с испытуемыми получены автором лично.

Финансовая поддержка работы

Часть работы была профинансирована грантом РФФИ для аспирантов №20-315-90035 «Влияние личностных характеристик на успешность воображения движений» (рук. Е.В. Боброва) и грантом РНФ №22-25-00624 «Исследование кортикально-спинальных механизмов регуляции реальных и воображаемых движений с учетом личностных характеристик индивидуумов» (рук. Е.В. Боброва).

Апробация работы

Основные положения и результаты диссертации были представлены на 20 всероссийских конференциях с международным участием (Четвертая научно-практическая конференция с международным участием «Клиническая нейрофизиология и нейрореабилитация-2016», Санкт-Петербург, 2016 г.;

Тринадцатый международный междисциплинарный конгресс «Нейронаука для медицины и психологии» и школа «Новые разработки в психологических, физиологических и медицинских нейроисследованиях», Судак, 2017 г.; XXIII Юбилейный съезд Физиологического общества им. И. П. Павлова на базе Воронежского государственного медицинского университета им. Н. Н. Бурденко, Москва, 2017 г.; Конференция «Реабилитация на основе нейротехнологий» на базе Российского национального исследовательского медицинского университета имени Н.И. Пирогова, Москва, 2018 г.; Четырнадцатый международный междисциплинарный конгресс «Нейронаука для медицины и психологии» и школа «Новые разработки в психологических, физиологических и медицинских нейроисследованиях», Судак, 2018 г.; Конференция с элементами научной школы, посвященная памяти Е.Е. Никольского, по физиологии мышц и мышечной деятельности «Новые подходы к изучению классических проблем» на базе ГНЦ РФ - ИМБП РАН, Москва, 2019 г.; Пятнадцатый международный междисциплинарный конгресс «Нейронаука для медицины и психологии», Судак, 2019 г.; Всероссийская конференция с международным участием «Интегративная физиология», Санкт-Петербург, 2019 г.; II Всероссийская конференция «Реабилитация на основе нейротехнологий», Москва, 2019 г.; III Российский Конгресс "Физическая и реабилитационная медицина", Москва, 2019 г.; VIII Российская конференция с международным участием по управлению движением, Петрозаводск, 2020 г.; Шестнадцатый международный междисциплинарный конгресс «Нейронаука для медицины и психологии», Судак, 2020 г.; Всероссийская конференция с международным участием «Интегративная физиология», Санкт-Петербург, 2020 г.; Семнадцатый международный междисциплинарный конгресс «Нейронаука для медицины и психологии», Судак, 2021 г.; X Всероссийская с международным участием школа-конференция по физиологии мышц и мышечной деятельности, Москва, 2021 г.; Всероссийская конференция с международным участием «Интегративная физиология», Санкт-Петербург, 2021 г.; XXVIII Всероссийская конференция молодых учёных с международным участием «Актуальные проблемы биомедицины–2022», Санкт-

Петербург, 2022 г.; IX Российская конференция с международным участием по управлению движением, посвященная 95-летию со дня рождения И.Б. Козловской, Казань, 2022 г.; Восемнадцатый международный междисциплинарный конгресс «Нейронаука для медицины и психологии», Судак, 2022 г.; Всероссийская конференция с международным участием «Интегративная физиология», Санкт-Петербург, 2022 г.; XXIX Всероссийская конференция молодых учёных с международным участием «Актуальные проблемы биомедицины–2023», Санкт-Петербург, 2023 г.; XXVI Международная медико-биологическая конференция молодых исследователей «Фундаментальная наука и клиническая медицина. Человек и его здоровье», Санкт-Петербург, 2023 г.) и в 2 международных конференциях (Международная конференция «Video and Audio Signal Processing in the Context of Neurotechnologies», Санкт-Петербург, 2017 г.; Brain and Mind Symposium, Хельсинки, 2020 г.).

Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из Введения, четырех глав (Обзор литературы, Материалы и методы, Результаты, Обсуждение), Выводов и Списка литературы. Работа изложена на 147 страницах печатного текста, содержит 12 таблиц и иллюстрирована 34 рисунками. В списке литературы приведено 268 источников.

Публикации по теме диссертации

Основное содержание диссертации отражено в 40 публикациях, из них 8 научные статьи в рецензируемых журналах, в том числе зарубежных, и 32 – тезисы.

Статьи:

1. Боброва Е.В., Фролов А.А., Решетникова В.В. Методы и подходы для оптимизации управления системой “интерфейс мозг-компьютер” здоровыми пользователями и пациентами с нарушениями движений. Ж ВНД. 2017. 67 (4): 377–393.

Bobrova E.V., Frolov A.A., Reshetnikova V.V. Methods and Approaches to Optimizing Control Using a Brain–Computer Interface System by Healthy Subjects and Patients with Motor Disorders. Neurosci Behav Physi. 2018. 48: 1041–1052.

2. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Волкова К.В., Фролов А.А. Влияние эмоциональной устойчивости на успешность обучения управлению системой “интерфейс мозг-компьютер”. Ж ВНД. 2017. 67 (4): 485–492.

   Bobrova E.V., Reshetnikova V.V., Volkova K.V., Frolov A.A. Effects of Emotional Stability on Success in Learning to Control a Brain–Computer Interface. Neurosci Behav Physi. 2018. 48: 1114–1119.

3. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Фролов А.А., Герасименко Ю.П. Воображение движений нижних конечностей для управления системами «интерфейс мозг-компьютер». Ж ВНД. 2019. 69(5): 529–540.

   Bobrova E.V., Reshetnikova V.V., Frolov A.A., Gerasimenko Y.P. Use of Imaginary Lower Limb Movements to Control Brain–Computer Interface Systems. Neurosci Behav Physi. 2020. 50: 585–592.

4. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Вершинина Е.А., Гришин А.А., Фролов А.А., Герасименко Ю.П. Межполушарная асимметрия и личностные характеристики пользователя мозг-компьютерного интерфейса при воображении движений рук. ДАН. 2020. 495(6): 558–561.

   Bobrova E.V., Reshetnikova V.V., Vershinina E.A., Grishina A.A., Frolov A.A., Gerasimenko Yu.P. Interhemispheric Asymmetry and Personality Traits of Brain–Computer Interface Users in Hand Movement Imagination. Doklady Biological Sciences. 2020. 495: 265–267.

5. Гришин А.А., Боброва Е.В., Решетникова В.В., Герасименко Ю.П. Система детектирования фаз шагательного цикла и стимуляции спинного мозга как инструмент управления локомоцией человека. Медтехника. 2020. 5(323): 10–13.

   Grishin A.A., Bobrova E.V., Reshetnikova V.V., Moshonkina T.R., Gerasimenko Yu.P. A System for Detecting Stepping Cycle Phases and Spinal Cord Stimulation

as a Tool for Controlling Human Locomotion. Biomedical Engineering. 2021. 54(5): 312–316.

6. Bobrova E.V., Reshetnikova V.V., Vershinina E.A., Grishin A.A., Bobrov P.D., Frolov A.A., Gerasimenko Y.P. Success of Hand Movement Imagination Depends on Personality Traits, Brain Asymmetry, and Degree of Handedness. Brain Sciences. 2021. 11: 853.
7. Решетникова В.В., Боброва Е.В., Вершинина Е.А., Гришин А.А., Фролов А.А., Герасименко Ю.П. Зависимость успешности воображения движений правой и левой руки от личностных характеристик пользователей. Ж ВНД. 2021. 71(6): 830–839.

   Reshetnikova V.V., Bobrova E.V., Vershinina E.A., Grishin A.A., Frolov A.A., Gerasimenko Yu.P. Relationship between Success in Motor Imagery of the Right and Left Hands and Users' Personality Traits. Neuroscience and Behavioral Physiology. 2022. 52(6): 910–916.
8. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Вершинина Е.А., Гришин А.А., Исаев М.Р., Бобров П.Д., Герасименко Ю.П. Оценка эффективности управления мозг-компьютерным интерфейсом при обучении воображению движений верхних и нижних конечностей. Ж ВНД. 2022. 73(1): 52–61. 10.31857/S0044467723010069

Тезисы:

1. Боброва Е.В., Богачева И.Н., Оганесян В.В., Решетникова В.В., Фролов А.А. Обучение управлению системой «интерфейс мозг-компьютер» пользователями с различным уровнем невротизма. Материалы тринадцатого международного междисциплинарного конгресса «Нейронаука для медицины и психологии» и в школе «Новые разработки в психологических, физиологических и медицинских нейроисследованиях». 30 мая - 10 июня 2017 г. С. 99-100.
2. Reshetnikova V.V., Bobrova E.V., Volkova K.V., Frolov A.A. Role of phsycho-emotional status in control of brain-computer interface. IEEE 2017. SPCN 2017.

Международная конференция «Обработка сигналов изображения и звука в контексте нейротехнологий». 26 - 30 июня 2017 г., Санкт-Петербург. С. 26-27.

3. Боброва Е.В., Богачева И.Н., Волкова К.В., Гришин А.А., Решетникова В.В., Фролов А.А. Тренинг для обучения управлением системой «интерфейс мозг-компьютер» улучшает воображение движений левой, но не правой руки. Материалы XXIII Юбилейного съезда Физиологического общества им. И. П. Павлова на базе Воронежского государственного медицинского университета им. Н. Н. Бурденко. 18 – 22 сентября 2017 г. С. 1052-1056.
4. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Оганесян В.В., Фролов А.А., Герасименко Ю.П. Механизмы формирования воображаемых движений. Материалы четырнадцатого международного междисциплинарного конгресса «Нейронаука для медицины и психологии» и в школе «Новые разработки в психологических, физиологических и медицинских нейроисследованиях». 30 мая - 10 июня 2018 г. С. 108.
5. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Фролов А.А., Герасименко Ю.П. Успешность воображения движений правой, но не левой руки при управлении мозг-компьютерным интерфейсом зависит от уровня нейротизма. Конференция с элементами научной школы, посвященная памяти Е.Е. Никольского, по физиологии мышц и мышечной деятельности «Новые подходы к изучению классических проблем» на базе ГНЦ РФ - ИМБП РАН. 18-20 марта 2019 г. С. 43.
6. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Вершинина Е.А., Гришин А.А., Фролов А.А., Герасименко Ю.П. Успешность воображения движений и психофизиологические характеристики индивидуума. Материалы 15-го международного междисциплинарного конгресса «Нейронаука для медицины и психологии». Судак, 30 мая — 10 июня 2019 г. С. 101-102.
7. Решетникова В.В., Боброва Е.В., Фролов А.А., Герасименко Ю.П. Влияние длительного психофизиологического тренинга на уровень концентрации внимания при управлении системой «интерфейс мозг-компьютер».

Материалы 15-го международного междисциплинарного конгресса «Нейронаука для медицины и психологии». Судак, 30 мая -10 июня 2019 г. С. 350–351.

8. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Вершинина Е.А., Гришин А.А., Фролов А.А., Герасименко Ю.П. Интерфейс мозг-компьютер, воображение движений правой и левой руки, межполушарная асимметрия и личностные характеристики пользователя. Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Интегративная физиология». СПб, 24–26 сентября 2019 г. С. 40–41.
9. Решетникова В.В., Боброва Е.В., Вершинина Е.А., Гришин А.А., Фролов А.А., Герасименко Ю.П. Связь успешности воображения движений правой и левой руки, тревожности и концентрации внимания при обучении работе с интерфейсом «мозг–компьютер». Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Интегративная физиология». СПб, 24–26 сентября 2019 г. С. 210–211.
10. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Бобров П.Д., Фролов А.А., Керечанин Я.А., Гришин А.А., Герасименко Ю.П. Мозг-компьютерные интерфейсы, основанные на воображении движений нижних конечностей. VIII Российская конференция с международным участием по управлению движением. Петрозаводск, 20-22 апреля 2020 г. С. 22-23.
11. Решетникова В.В., Боброва Е.В., Вершинина Е.А., Гришин А.А., Фролов А.А. Зависимость точности классификации сигналов мозга при управлении ИМК и личностных характеристик пользователей от их готовности к выполнению сложных длительных заданий. VIII Российская конференция с международным участием по управлению движением. Петрозаводск, 20-22 апреля 2020 г. С. 22-23.
12. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Бобров П.Д., Фролов А.А., Керечанин Я.А., Гришин А.А., Герасименко Ю.П. Возможности использования в реабилитации мозг-компьютерных интерфейсов, основанных на воображении движений нижних конечностей. Материалы 16-го

международного междисциплинарного конгресса «Нейронаука для медицины и психологии». Судак, 6-16 октября 2020 г. С. 103.

13. Решетникова В.В., Боброва Е.В., Керечанин Я.В., Фролов А.А., Герасименко Ю.П., Гришин А.А. Сопоставление успешности воображения движений верхних и нижних конечностей. Всероссийская конференция с международным участием «Интегративная физиология». СПб, 9–11 декабря 2020 г. С. 165-166.
14. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Вершинина Е.А., Гришин А.А., Фролов А.А., Герасименко Ю.П. Зависимость успешности воображения движений рук при управлении мозг-компьютерным интерфейсом от скрытого левшества. Всероссийская конференция с международным участием «Интегративная физиология». СПб, 9–11 декабря 2020 г. С. 148.
15. Решетникова В.В., Боброва Е.В., Вершинина Е.А., Гришин А.А., Герасименко Ю.П. Влияние личностных характеристик и степени рукости на успешность воображения движений верхних конечностей. Материалы 17-го международного междисциплинарного конгресса «Нейронаука для медицины и психологии». Судак, 30 мая — 10 июня 2021 г. С. 317.
16. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Вершинина Е.А., Исаев М.А., Керечанин Я.А., Гришин А.А., Бобров П.Д., Герасименко Ю.П. Точность классификации сигналов мозга при тренировке воображения движений кистей, стоп и локомоции, и ее связи с личностными характеристиками. Материалы X Всероссийской с международным участием школы-конференции по физиологии мышц и мышечной деятельности. Москва, 28 июня – 01 июля 2021 г. С. 34.
17. Решетникова В.В., Боброва Е.В., Вершинина Е.А., Бобров П.Д., Исаев М.Р., Гришин А.А., Герасименко Ю.П. Индивидуальные портреты пользователей при обучении управлению мозг-компьютерным интерфейсом, основанным на воображении движений кистей, стоп и локомоции. Всероссийская конференция с международным участием «Интегративная физиология». СПб, 8–10 декабря 2021 г. С. 74–75.

18. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Гришин А.А., Бобров П.Д., Исаев М.Р., Герасименко Ю.П. Неинвазивный кортико-спинальный нейроинтерфейс. Всероссийская конференция с международным участием «Интегративная физиология». СПб, 8–10 декабря 2021 г. С. 53–54.
19. Решетникова В.В., Гришин А.А., Бобров П.Д., Исаев М.Р. Анализ мышечной и мозговой активности при использовании нейроинтерфейса, сопряженного с механотерапией и неинвазивной электрической стимуляцией спинного мозга. XXVIII Всероссийская конференция молодых учёных с международным участием «Актуальные проблемы биомедицины–2022». СПб, 24–26 марта 2022 г. С. 216–217.
20. Решетникова В.В., Боброва Е.В., Керечанин Я.В., Вершинина Е.А., Бобров П.Д., Герасименко Ю.П. Когнитивный стиль как предиктор успешности воображения движений при управлении интерфейсом «мозг-компьютер». IX Российская конференция с международным участием по управлению движением, посвященная 95-летию со дня рождения И.Б. Козловской. Казань, 2–4 июня 2022 г. С. 114.
21. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Керечанин Я.В., Вершинина Е.А., Бобров П.Д., Герасименко Ю.П. Изменения активности мозга при воображении движений в ходе обучения управления интерфейсом «мозг-компьютер». IX Российская конференция с международным участием по управлению движением, посвященная 95-летию со дня рождения И.Б. Козловской. Казань, 2–4 июня 2022 г. С. 22.
22. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Вершинина Е.А., Гришин А.А., Исаев М.Р., Бобров П.Д., Гаврилина А.А., Герасименко Ю.П. Особенности личностных характеристик, оптимальных для воображения движений кистей, стоп и локомоции. XVIII международный междисциплинарный конгресс «Нейронаука для медицины и психологии». Судак, 30 мая – 10 июня 2022 г. С. 79-80.
23. Решетникова В.В., Боброва Е.В., Вершинина Е.А., Гришин А.А., Исаев М.Р., Бобров П.Д., Гаврилина А.А., Герасименко Ю.П. Динамика изменения

предикторов успешности воображения движений в ходе обучения управлению интерфейсом «мозг-компьютер». XVIII международный междисциплинарный конгресс «Нейронаука для медицины и психологии». Судак, 30 мая – 10 июня 2022 г. С. 284-285.

24. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Гришин А.А., Исаев М.Р., Бобров П.Д., Герасименко Ю.П. Анализ активности мышц при управлении интерфейсом «мозг-компьютер» с использованием робототехнического устройства перемещения конечностей и электрической стимуляции спинного мозга. Всероссийская конференция с международным участием «Интегративная физиология». СПб, 7-9 декабря 2022 г. С. 51.
25. Пляченко Д.Р., Решетникова В.В., Боброва Е.В., Гришин А.А., Керечанин Я.В., Исаев М.Р., Бобров П.Д., Герасименко Ю.П. Асимметрия депрессии ритмов ЭЭГ при обучении управлении интерфейсом «мозг-компьютер», основанном на воображении движений кистей. Всероссийская конференция с международным участием «Интегративная физиология». СПб, 7-9 декабря 2022 г. С. 53.
26. Решетникова В.В., Боброва Е.В., Гришин А.А., Керечанин Я.В., Исаев М.Р., Бобров П.Д., Герасименко Ю.П. Динамика изменения активности мозга при обучении управлению интерфейсом «мозг-компьютер», основанном на воображении движений кистей, стоп и локомоции. Всероссийская конференция с международным участием «Интегративная физиология». СПб, 7-9 декабря 2022 г. С. 60.
27. Решетникова В.В., Пляченко Д.Р., Керечанин Я.В., Боброва Е.В. Анализ депрессии ритмов ЭЭГ при обучении воображению движений кистей, стоп и локомоции. XXIX Всероссийская конференция молодых учёных с международным участием «Актуальные проблемы биомедицины–2023». СПб, 30-31 марта 2023 г. С. 203–205.
28. Пляченко Д.Р., Решетникова В.В, Керечанин Я.В., Исаев М.Р. Оценка индивидуальной динамики обучения управлению интерфейсом «мозг-компьютер», основанном на воображении движений кистей, стоп и

локомоции. XXIX Всероссийская конференция молодых учёных с международным участием «Актуальные проблемы биомедицины–2023». СПб, 30-31 марта 2023 г. С. 199–200.

29. Решетникова В.В., Гришин А.А., Исаев М.Р., Пляченко Д.Р., Бобров П.Д., Герасименко Ю.П., Боброва Е.В. Влияние обратных связей при воображении движений стопы на активность передней большеберцовой мышцы и на активность мозга. XXVI Международная медико-биологическая конференция молодых исследователей «Фундаментальная наука и клиническая медицина. Человек и его здоровье». СПб, 22 апреля 2023 г. С. 704–705.
30. Пляченко Д.Р., Решетникова В.В., Керечанин Я.В., Исаев М.Р., Боброва Е.В. Межполушарная асимметрия депрессии ритмов ЭЭГ во время воображения движений правых и левых конечностей при управлении интерфейсом «мозг-компьютер». XXVI Международная медико-биологическая конференция молодых исследователей «Фундаментальная наука и клиническая медицина. Человек и его здоровье». СПб, 22 апреля 2023г. С. 595–596.
31. Решетникова В.В., Боброва Е.В., Гришин А.А., Пляченко Д.Р., Исаев М.Р., Бобров П.Д., Герасименко Ю.П. Кортико-спинальный нейроинтерфейс: активность передней большеберцовой мышцы при воображении движения стоп. XIX Международный Междисциплинарный Конгресс «Нейронаука для медицины и психологии». Судак, 4-10 июня 2023 г. С. 243–244.
32. Боброва Е.В., Решетникова В.В., Гришин А.А., Керечанин Я.В., Исаев М.Р., Пляченко Д.Р., Бобров П.Д., Герасименко Ю.П. Кортико-спинальный нейроинтерфейс: активность мозга в зависимости подключения механотерапии и/или стимуляции спинного мозга к работе нейроинтерфейса. XIX Международный Междисциплинарный Конгресс «Нейронаука для медицины и психологии». Судак, 4-10 июня 2023 г. С. 62–63.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Активность мозга при реальных и воображаемых движениях

Воображение движений уже давно (с 1960-х годов началось их активное научное исследование) использовалось для тренировок спортсменов – так называемые идеомоторные тренировки. Однако всплеск интереса к воображению движений появился, когда стало известно, что активность мозга при реальных и воображаемых движениях практически совпадает. При воображении движений активируются следующие структуры мозга, принимающие участие в планировании и контроле выполнения реальных движений: первичная моторная кора, премоторная и дополнительная моторная кора, области теменной коры, поясная извилина, базальные ганглии и мозжечок (Mizuguchi, 2015; Guillot et al., 2014; Dickstein & Deutsch, 2007; Mulder, 2007; Sharma, Pomeroy & Baron, 2006). Вместе с тем, в некоторых исследованиях не наблюдалась активация первичной моторной коры во время воображения движений (De Lange, Hagoort & Toni, 2005; Hanakawa et al., 2003; Parsons et al., 1995). В связи с этим многие авторы считают, что активация данной зоны необязательна для воображения движений и вовлечена непосредственно в совершение движений.

Кроме того, в ряде исследований показано, что при воображении движений активируются сеть пассивного режима работы мозга (СПРРМ) и система зеркальных нейронов. СПРРМ – нейронная сеть, которая активна во время бездействия человека, когда он погружен в себя (Olivetti Belardinelli et al., 2004; Desalaar et al., 2010; Zvyagintsev et al., 2013). СПРРМ включает в себя кору задней части поясной извилины, медиальную часть предклинья, а также дорсомедиальную и вентромедиальную префронтальную кору, которые связаны с формированием моторных реакций. Показано, что СПРРМ задействуется при ментальном воображении (Olivetti Belardinelli et al., 2004; Desalaar et al., 2010; Zvyagintsev et al., 2013) и изменяется как при обучении реальным движениям (Ma et al., 2011), так и их воображению (Ge et al., 2014).

Кроме того, существует еще одна система, играющая немаловажную роль в организации воображения движений – система зеркальных нейронов. Зеркальные нейроны – это нейроны, которые активируются при наблюдении за действиями другого животного (Rizzolatti et al., 2001). У людей зеркальные нейроны были найдены в премоторной коре, дополнительной моторной области, нижней теменной коре и первичной соматосенсорной коре (Molenberghs et al., 2009) – все эти области, даже последняя (Jafari et al., 2020), также активны при воображении движений. Также известно, что при активации зеркальных нейронов происходит десинхронизация мю-ритма (Hobson and Bishop, 2017) – то есть то же самое, что и при реальных и воображаемых движениях. Данный эффект широко используется для обучения двигательным навыкам (Andrieux, Proteau, 2013) и в нейрореабилитации (Столбков, Герасименко 2021).

Активация схожих областей мозга при воображении движений и при реальных движениях дает основу для нейрореабилитации пациентов с парезами разной степени тяжести и параличами за счет адаптивных модификаций мозга. Однако сведений о механизмах организации воображения движений в современной научной литературе недостаточно.

Наибольшее количество исследований посвящено изучению механизмов воображения движений рук. При этом происходит преимущественно контралатеральная активация первичной моторной и премоторной коры, также активируются дополнительная моторной область (ДМО), теменные области и передняя поясная кора (Foltys et al., 2000; Kilintary et al., 2016; Binkofski et al., 2000, Hamada et al., 2018; Kanoh et al., 2011).

Данных нейровизуализации при воображении движений нижних конечностей значительно меньше. Известно, что при этом активируется ДМО, прецентральная извилина, нижняя лобная извилина, нижняя теменная доля и островковая доля (Mizuguchi et al., 2014; Stippich et al., 2002; Villiger et al., 2013).

Существуют спорные данные об активации зон мозга при воображении локомоции (Miyai et al., 2001; Malouin et al., 2003; Jahn et al., 2004, 2008, 2009;

Wang et al., 2008a, 2008b; Sacco et al., 2006; Bakker et al., 2008; la Fougere et al., 2010; Ionta et al., 2010; van der Meulen et al., 2014) (табл. 1). Наиболее часто встречаемые в работах зоны активации – это мозжечок, скорлупа и хвостатое ядро, область гиппокампа, теменные области, а также моторные области (прецентральная извилина, первичная сенсомоторная кора, премоторная кора, ДМО и пре-ДМО). Вероятно, различия в данных об активации областей мозга при воображении локомоции могут быть связаны с небольшим количеством выборки испытуемых (по 6 – 26 в каждом из исследований).

Таким образом, по-видимому, система, обеспечивающая организацию воображаемых движений, не тождественна системе организации реальных движений. Между ними существуют ключевые различия:

1. Во время кинестетического воображения движений активируются области мозга, неактивные во время осуществления реального движения. Основное отличие – задействование во время воображения движений СПРРМ и системы зеркальных нейронов. СПРРМ не активна во время осуществления реальных действий, она задействована в состоянии условного бездействия: СПРРМ просматривает текущие нужды организма, в частности этим занимается островок, который собирает информацию о внутреннем состоянии системы и о внешних воздействиях на нее; когда человек длительное время концентрируется на ментальной задаче (воображать движение), то в сознание могут внедряться отвлекающие мысли, не соответствующие данной задаче. Когда человек воображает движение, у него включается внутренний наблюдатель, который отслеживает кинестетические ощущения – поэтому, как можно предполагать, активируется система зеркальных нейронов мозга.

	Miyai e.a., 2001	Malouin e.a., 2003	Jahn e.a., 2004	Sacco e.a., 2006	Bakker e.a., 2008	Jahn e.a., 2008	Wang e.a., 2008a	Wang e.a., 2008b	Jahn e.a., 2009	la Fougère e.a., 2010	Ionta e.a., 2010	van der Meulen e.a., 2014
Число испытуемых	8	6	13	12	16	26	12	14	26	16	12	12
Метод нейровизуализации	БИКС	ПЭТ	фМРТ	фМРТ	фМРТ	фМРТ	фМРТ	фМРТ	фМРТ	фМРТ	фМРТ	фМРТ
Префронтальная кора		Л		+		+	+	+				
Нижняя лобная извилина			+	Л								
Прецентральная извилина		+			+						+	
Первичная сенсомоторная кора	+			+		+	+	П			+	+
Премоторная кора		+		+			Л	П				
ДМО	+		П	+						+		+
Пре-ДМО		+		+								
Верхние теменные доли				Л	+							
Нижняя теменная долька		Л		+								
Предклинье		+		П		+	+	+		+		
Клин						+		+		+		
Затылочная область			П		П	П						
Височная извилина			Л				+					
Поясная извилина		П		+		Л	+					
Островковая кора				+								+
Лингвальная извилина				П								
Фузиформная извилина			+					+				
Ангулярная извилина			П			П						
Парагиппокампальная извилина			+			+		+	+	+		
Гиппокамп				Л								
Путамен			+		+		П			+		
Хвостатое ядро										+		П
Мозжечок (червь)			+							+		
Мозжечок (полушария)			+			+						

Таблица 1.1. Активность областей мозга во время кинестетического воображения локомоции по данным разных авторов. + – активация в обоих полушариях, П – в правом, Л – в левом.

2. Реальное движение не реализуется – полноценного сокращения мышц не происходит. Соответственно не поступают афферентные сигналы, которые поступают в случае выполнении реального движения.

1.2. Воображение движений и ИМК, основанные на сенсомоторном ритме

Большое количество исследований воображаемых движений связано с использованием ИМК, которые находят применение в том числе в клинике. Для клинических целей наиболее часто используется кинестетическое воображение движений. При кинестетическом воображении человек пытается воспроизвести кинестетическое ощущение движения, то есть ощущение напряжения мышц и движений суставов. Другим способом воображения движений является визуальное воображение – человек представляет зрительный образ собственного движения, наблюдая его как бы от третьего лица. Исследования показали, что кинестетическое воображение движений дает возможность более оптимального различения сигналов мозга при воображении разных движений (например, движений правой и левой руки), чем визуальное (Neuper et al., 2005). Именно кинестетическое воображение движений дает возможность активировать утраченные в результате нарушения работы мозга (инсульта, травмы) двигательные функции. Оно может быть использовано при нейрореабилитации пациентов с выраженным парезом после инсульта, так как существующие методы двигательных тренировок, основанные на активном использовании парализованной конечности, не подходят для этой категории пациентов. Также такой тип реабилитации может подойти для пациентов с легкими двигательными нарушениями для обучения лучшему планированию движений и большей точности их выполнения (Steenbergen et al., 2009). Все эти аспекты обуславливают активное использование кинестетического воображения движений в клинике.

Одними из первых показали эффективность использования кинестетического воображения движений для восстановления функции нижних

конечностей Дунский с соавторами (Dunsky et al., 2007): они доказали пользу домашних тренировок по кинестетическому воображению ходьбы без ИМК. В эксперименте участвовало 17 пациентов с гемипарезом, вызванным односторонним инсультом. Участники проходили 15-минутные тренинги по представлению ходьбы под контролем супервизора у себя дома 3 раза в неделю в течение 6 недель. Результаты исследования показали, что скорость ходьбы увеличилась на 40% после тренировки и оставалась постоянной после третьей недели тренировок. Наблюдалось значительное увеличение длины шага, ритма ходьбы и длительности одноопорного периода пораженной нижней конечности, тогда как время двойной опоры уменьшалось. Улучшения также отмечались по шкале Тинетти.

В последние годы все шире используется кинестетическое воображение движений с обратной связью, которая обеспечивается использованием ИМК. ИМК – это система, которая позволяет передавать информацию из центральной нервной системы напрямую на внешнее устройство, минуя нервно-мышечные пути. Основной метод, используемый для регистрации активности мозга при управлении ИМК – это электроэнцефалография (ЭЭГ), которая относительно дешева и обладает удовлетворительным соотношением временного и пространственного разрешения (Hwang et al., 2013). Однако в ИМК используются и другие методы регистрации активности мозга, например: фМРТ (Posse et al., 2003; Yoo et al., 2004; Lee et al., 2009; Sitaram et al., 2011, 2012); функциональная ближняя инфракрасная спектроскопия (фБИКС) (Coyle et al., 2004; Naito et al., 2007; Sitaram et al., 2007); микроэлектроды (Hochberg et al., 2006, 2012); электрокортикография (Leuthardt et al., 2004; Wilson et al., 2006; Schalk et al., 2008); и магнитокортикография (МЭГ) (Mellinger et al., 2007; Buch et al., 2008; Broetz et al., 2010).

Работа ИМК, анализирующих ЭЭГ-сигналы, может быть основана на сенсомоторных ритмах (СМР), а также на стационарных зрительных вызванных потенциалах (SSVEP) (Müller-Putz, Pfurtscheller, 2008) и вызванных потенциалах

P300 (Sellers et al., 2012; Syrov et al., 2022). В настоящее время преимущественно используются ИМК, основанные на СМР (Hwang et al., 2013), и такие системы известны как СМР-ИМК (Pfurtscheller, McFarland 2012). СМР — это ритмы, регистрируемые электродами над областями сенсомоторной коры головного мозга (Pfurtscheller, Lopes da Silva, 1999). Они регистрируются в альфа- (8–12 Гц), бета- (около 20 Гц) и гамма- (около 40 Гц) диапазонах (Chang et al., 2011), хотя конкретные границы частотных диапазонов, как правило, определяются индивидуально (Pineda, 2005). СМР в альфа-диапазоне - это мю-ритм, в отличие от альфа-ритма колебания его имеют аркообразную форму. В настоящей работе исследовали изменение ритмов мозга в частотных диапазонах альфа (8-13 Гц), бета-1 (13-21 Гц) и бета-2 (21-35 Гц).

Феномен колебаний СМР принимает две формы: уменьшение спектральной мощности СМР во время движения, т. е. так называемая событийная десинхронизация (ERD) (Pfurtscheller, Aranibar, 1979), и увеличение мощности после завершения движения, т. е. событийная синхронизация (ERS) (Pfurtscheller, 1992). Феномен ERD/ERS возникает во время фактического движения одного пальца, всей руки, стопы и языка, а также при наблюдении или воображении такого движения (Pineda, 2005; Pfurtscheller et al., 2006).

СМР-ИМК используются для управления такими устройствами, как инвалидные коляски (Huang et al., 2012), протезы рук (Pfurtscheller et al., 2000) и руки-роботы (Ang et al., 2010), а также позволяет писать сообщения (Müller, Blankertz, 2006), управлять курсором на экране компьютера (Wolpaw et al., 1991) или экзоскелетом (Frolov et al., 2013; Черникова и др., 2013; Столбков и др., 2018). Это помогает улучшить качество воображения движений и позволяет использовать данный метод для нейрореабилитации пациентов с нарушениями движений конечностей (Каплан, 2016). Благодаря таким системам пациенты могут не только управлять вспомогательными устройствами (ортезы, экзоскелеты), но и восстанавливать двигательные функции за счет активации пластических

механизмов, направленных на изменение топологии нейронных сетей мозга (Pichiorri et al., 2011).

1.3. Воображение движений и десинхронизация ритмов мозга в альфа, бета-1 и бета-2 диапазонах

Согласно имеющимся в литературе данным (Pfurtscheller, Lopes da Silva, 1999; Pfurtscheller et al., 2006; Yuan et al., 2010), *при воображении движений правой и левой руки* происходит десинхронизация ритмов мозга в альфа- и бета-диапазонах на отведениях в области представительства руки в полушарии, контралатеральном воображаемой конечности, менее выраженная в ипсилатеральном полушарии. В более поздних работах анализировали различия между ритмами мозга в альфа и бета-диапазонах, и не выявили значимых различий при воображении движений как правой, так и левой руки (схватывание и поднимание (Yu et al., 2022) и при последовательных движениях пальцев (Van der Lubbe et al., 2021)). Кроме того, есть сведения об одновременной десинхронизации колебаний в альфа- и бета (15-25 Гц)- диапазонах в сенсомоторной коре контралатерального полушария при воображении движений руки (и правой, и левой) и увеличении мощности в альфа-диапазоне в сенсомоторной коре, ипсилатеральной по отношению к руке, которая воображается (Brinkman et al., 2014; Stolk et al., 2019).

Однако есть и сведения о том, что при воображении движений (вращений) как правой, так и левой руки значимая десинхронизация в альфа- и бета-диапазоне имеет место в моторной коре левого полушария, однако десинхронизация более выражена в моторной коре правого полушария при воображении движений левой руки (de Lange et al., 2008). Аналогичные данные без оценки значимости получены (Yi et al., 2013); кроме того этими авторами при воображении движений как правой, так и левой руки наблюдалась значимая десинхронизация альфа-ритма затылочной области (Po7, Po5, Po3, Po4, Po6, Po8, O1, Oz, O2).

Итак, в ряде работ при воображении правой и левой рук выявлена десинхронизация альфа- и бета- ритмов в сенсомоторной коре контралатерального полушария (Pfurtscheller, Lopes da Silva, 1999; Pfurtscheller et al., 2006; Yuan et al., 2010; Yu et al., 2022; Van der Lubbe et al., 2021), в более поздних (в основном) работах (Nam et al., 2011; Yi et al., 2013; Li et al., 2015; Batula et al., 2017) - что контралатеральная десинхронизация более выражена при воображении движений правой руки, чем левой. Наконец, есть сведения (de Lange et al., 2008; Yi et al., 2013) о том, что воображение вращений правой руки приводит к десинхронизации в альфа- и бета-диапазоне в моторной коре левого полушария, а левой руки – обоих полушарий.

Сведений о различии десинхронизации ритмов в альфа- и бета-диапазонах при воображении движений кисти в литературе крайне мало. В исследовании (McFarland et al., 2000) показано, что при воображении движений рук (и правой, и левой) в отведениях Cp3 и Cp4 (менее, чем в C3) наблюдалась десинхронизация в альфа и бета-диапазонах, наиболее выраженная контралатерально, а в отведении Cz наблюдалась в большей степени десинхронизация бета-ритма как при воображении движений правой руки, так и левой. Из рисунков, представленных в работе (Yi et al., 2013), видно, что десинхронизация в альфа-диапазоне менее выражена, чем в бета, но оценок значимости авторы не проводили. Кроме того, анализ ЭЭГ при воображении движений удара по мячу ногой выявил значимую десинхронизацию только в альфа-диапазоне (не бета-), причем в контралатеральном полушарии больше, чем в ипсилатеральном (Li et al., 2015).

Работ, посвященных исследованиям воображения движений стоп, существенно меньше. Наиболее ранний анализ (Pfurtscheller et al., 2006) десинхронизации в отведениях C3, Cz, C4 показал, что при воображении движений как правой, так и левой руки, наблюдалась десинхронизация в альфа-диапазоне у всех испытуемых на всех трех отведениях, а при воображении движений обеих стоп одновременно у большинства испытуемых наблюдалась десинхронизация в отведении Cz. Позже (Yuan et al., 2010) при воображении

движений правой стопы (левую не воображали) наблюдали значимую десинхронизацию бета-ритма в медиальной части первичной сенсомоторной коры, в частности над электродом Cz, значимых изменений в альфа-диапазоне не выявлено. Hashimoto, Ushiba (2013) выявили десинхронизацию альфа- и бета-ритмов над линией C1-Cz-C2 при воображении движений как правой, так и левой стопы.

Отличия при воображении движений правой и левой стопы были показаны (Tariq, Trivailo, Simic, 2020): при воображении движений правой стопы очаги десинхронизации в альфа-диапазоне более контралатеральны, чем при воображении левой стопы (активность в отведении Cz не регистрировали).

Методом функциональной ближней инфракрасной спектроскопии (фБИКС, Batula et al., 2017), показано, что по сравнению с воображением движений кистей, при воображении движений стоп активность мозга гораздо менее выражена. Данные фМРТ выявили активацию более теменных областей коры при воображении движений нижних конечностей, чем верхних (Hétu et al., 2013; Orr et al., 2008).

Согласно современному обзору (Khajuria et al., 2022), активность мозга при воображении локомоции исследована мало: десинхронизация альфа- и бета-ритмов была выявлена в двух исследованиях (Severens et al., 2015, Kaneko et al., 2021), непосредственно данному вопросу не посвященных.

1.4. Сравнение активности мозга при воображении движений верхних и нижних конечностей

Зоны представительства правой и левой рук в моторной коре находятся латеральнее и более удаленно друг от друга, чем зоны представительства правой и левой ног, которые располагаются прямо в срединной борозде. Такой метод, как ЭЭГ, наиболее часто используемый в системах ИМК, обеспечивает регистрацию

электрической активности мозга с поверхности головы и не позволяет разделить сигнал от структур, расположенных в складках мозга. Таким образом, можно предположить, что точность распознавания сигналов мозга при управлении ИМК, основанном на воображении движений верхних конечностей, будет выше, чем при управлении ИМК, основанном на воображении движений нижних конечностей. В литературе имеется довольно мало работ на данную тему.

В исследовании Müller-Putz с соавт. (2013) показано, что при реальных пассивных движениях стоп точность классификации составляет 81±14% (μ±σ), кисти - 76±13%. При кинестетическом воображении аналогичных движений точность классификации для стоп составляла 69±13%, для кисти - 60±8%. В этом исследовании точность распознавания движений кисти была не выше, чем стоп.

Однако в исследовании Batula et al. (2017) было показано, что различимость активации областей мозга больше выражена для верхних конечностей, чем для нижних (при воображении постукивания пальцами правой или левой руки, или носками правой или левой стопы).

Yi и соавт. (2013) сравнивали активность мозга при воображении простых движений (правая рука, левая руки, ступни) и сложных координированных движений (обе руки, правая рука и левая нога, левая рука и правая нога). Результаты работы показывают, что одновременное воображение верхней конечности и контралатеральной нижней конечности способствует активации большего количества областей коры головного мозга. При воображении каждой кисти по отдельности активируются соответствующие контралатеральные области коры, а при одновременном воображении обеих рук эти области активируются одновременно. При этом в левой области заметна более сильная активация, что, вероятно, объясняется праворукостью. При воображении стоп происходит активация среднецентральной области сенсомоторной коры, а при одновременном воображении верхней конечности и контралатеральной нижней конечности кроме среднецентральной области активируются и обе области представительства рук. Это связано с феноменом ‘‘focal ERD/surround ERS’’, при

котором десинхронизация мю-ритма происходит не изолированно в определенной области, а может сопровождаться увеличением сихронизации в соседних областях той же или другой модальности (Pfurtscheller, Lopes da Silva, 1999; Suffczynski et al., 2001). Это же явление было продемонстрировано Pfurtscheller с соавт. (2006): при воображении движений языка или стоп усиливался мю-ритм в области проекции кисти у большинства испытуемых.

1.5. Влияние воображения движений на спинальные механизмы регуляции

В данном обзоре большее внимание уделено нижним конечностям, так как роль верхних конечностей лучше изучена. Кроме того, исследование роли модификаций афферентных входов в системе, обеспечивающей воображение движений, исследовано в данной диссертации с помощью нейроинтерфейса, основанного на воображении нижних конечностей. Ниже приведены имеющиеся в литературе сведения относительно взаимодействия центральных и спинальных уровней функционирования системы воображения движений.

Исследования последних лет показывают, что тренировка модуляции СМР с помощью воображения движений может влиять на спинальные механизмы регуляции движений, что отражается, в частности, в изменении активности такого спинномозгового рефлекса, как Н-рефлекс (Thompson et al., 2018). Данные результаты объясняются тем, что процесс воображения движений приводит к увеличению кортикоспинальной возбудимости (Kasai et al., 1997; Rossini et al., 1999; Stinear, Byblow, 2004; Stinear et al., 2006a, b; Bakker et al., 2008; Kang et al., 2011; Gündüz, Kiziltan, 2015; Kato et al., 2015; Im et al., 2016; Tatemoto et al., 2017) и повышению возбудимости мотонейронов в состоянии покоя (Gündüz, Kiziltan, 2015). Когда амплитуда СМР уменьшается, сигнал от коры к мотонейронам спинного мозга усиливается (Rossini et al., 1991; Rau et al., 2003; Zarkowski et al., 2006; Sauseng et al., 2009; Takemi et al., 2013). Когда нисходящие воздействия от коры к мотонейронам увеличиваются из-за выполнения или воображения

движения, Н-рефлекс ослабевает. Считается, что такое подавление Н-рефлекса опосредуется кортикоспинальным возбуждением тормозных афферентных волокон Ia (Iles, Pisini, 1992; Nielsen et al., 1993) и / или интернейронов, влияющих на пресинаптическое ингибирование афферентов Ia (Iles, 1996; Meunier, Pierrot-Deseilligny, 1998; Chen, Wolpaw, 2002; Chen et al., 2002). Поскольку способность к модуляции СМР позволяет влиять на выраженность Н-рефлекса, которая отражает пластичность структур спинного мозга, это может помочь улучшить локомоцию у людей с повреждением спинного мозга и при других нарушениях движений (Manella et al., 2013; Thompson et al., 2013).

Главное различие между реальными и воображаемыми движениями состоит в том, что при мысленной имитации движения реальное движение должно быть каким-то образом блокировано. Однако неизвестно на каком уровне и как происходит блокирование. Гийо и соавт. в своем обзоре приводят аргументы в пользу того, что во время мысленного выполнения движений моторные команды формируются, а затем частично или полностью блокируются на разных уровнях ЦНС (как на церебральном, так и на спинальном) посредством активации ингибиторных механизмов (Guillot et al., 2012). По мнению ряда авторов, мысленное выполнение движения сопровождается генерацией слабых выходных моторных сигналов, активирующих спинальные структуры, но без активации альфа-мотонейронов. Они считают, что торможение, вызываемое активацией пресинаптических интернейронов устраняется потоком нисходящих сигналов, генерируемым во время мысленного выполнения движения (Grosprêtre et al., 2016).

Данные транскраниальной магнитной стимуляции показывают, что идеомоторные тренировки усиливают кортикоспинальную возбудимость (Liang et al., 2007; Mizuguchi et al., 2013; Stinear, Byblow, 2003). Также ее может потенциировать наблюдение за соответствующим движением за счет работы систем зеркальных нейронов (Vogt et al., 2013). Кроме того, в работе Сырова и соавторов (2019) было показано, что работа испытуемого в контуре ИМК-Р300 с

управлением приводами пальцев искусственной кисти руки приводит к повышению кортикоспинальной возбудимости, тестируемой методом транскраниальной магнитной стимуляции.

Спино-кортикальная возбудимость может изменяться при функциональной электростимуляции (ФЭС) мышц, воображение движений которых осуществляет человек, за счет запуска обратной афферентации от мышечных веретен и кожных рецепторов (Kaneko et al., 2014; Reynolds et al., 2015; Яковлев и др., 2019; Морозова и др., 2019). Механотерапия, обеспечивающая пассивное движения конечности, которое, в частности, может запускаться ИМК, основанным на воображении движений, также направлена на модуляцию спинально-кортикальной активности.

Изменение кортикоспинальной и спинально-кортикальной возбудимости влияет на процессы нейропластичности, необходимые для восстановления двигательных функций после инсультов и иных повреждениях ЦНС, приводящих к нарушению двигательной функции, что имеет прямой практический потенциал.

1.6. Роль обратных связей в модуляции функционирования системы воображения движений

В качестве обратных связей, улучшающих успешность воображения движений, используются зрительная обратная связь (Zapała et al., 2018), роботизированные устройства (Do et al., 2013; Xu et al., 2014; García-Cossio et al., 2015; Donati et al., 2016; Pino et al., 2022; Cui et al., 2022; Gao et al., 2022), ФЭС (Do et al., 2011, 2012; Takahashi et al., 2012; King et al., 2014, 2015; McCrimmon et al., 2014, 2015; Mrachacz-Kersting et al., 2016; Carrere et al., 2020; Bouton, 2020; Ren et al., 2020), виртуальная реальность (Donati et al., 2016; Wang et al., 2010; King et al., 2013; Luu et al. 2016; Ren et al., 2020), тактильная стимуляция опорной поверхности (Cheron et al., 2012).

1.6.1. Обратные связи, обеспечиваемые виртуальной реальностью

В последнее время большое внимание уделяется использованию виртуальной реальности в реабилитации (Cervera et al., 2018; Maier et al., 2019). Использование виртуальной реальности как инструмента длительной и натуралистической демонстрации сцен взаимодействия с объектами реального мира может влиять на межкортикальные взаимодействия в виде их активации или торможения как в моторной, так и в премоторной областях (Léonard, Tremblay, 2006; Laver et al., 2017). Между затылочными, лобными и теменными долями существуют достаточно мощные корково-корковые связи, которые совместно активируются при обработке зрительной, моторной и проприоцептивной информации (Dum, 2005; Borra, Luppino, 2017). Имеются данные о том, что значительное количество нейронов в моторной, премоторной и теменной областях модулируется визуальной информацией (Caldara et al., 2004; Ertelt et al., 2007), а движения виртуального аватара активируют общие для всех людей теменно-лобные связи (Adamovich et al., 2009; Mellet et al., 2009).

Исследование возможности использования ИМК для контроля локомоции в пространстве виртуальной реальности (ИМК-ВР) было проведено на трех здоровых волонтерах (Wang et al., 2010). Они должны были управлять перемещениями аватара в пространстве виртуальной реальности, осуществляя кинестетическое представление ходьбы и покоя. Задача состояла в том, чтобы сделать 10 остановок в указанных точках виртуального пространства. Длительность пробы составляла 10 мин, всего было проведено 150 проб. Точность классификации между состоянием покоя и представлением ходьбы составила 80%, точность остановок аватара в указанных точках была достоверно выше, чем у аватара, который останавливался в случайных местах того же виртуального пространства.

Эта методика была протестирована на пяти пациентах с пара- или тетраплегией в результате повреждения спинного мозга (King et al., 2013). Тренинги проводили раз в сутки на протяжении 5 дней. Точность классификации

между состоянием покоя и представлением ходьбы составила 61–92%. Точность остановок аватара в требуемых точках была достоверно выше, чем при случайных остановках, также, как и у здоровых в вышеописанном исследовании (Wang et al., 2010). Все пациенты, кроме одного, в первый же день достигли таких результатов, и у всех пациентов от сессии к сессии наблюдалось улучшение точности остановок аватара в требуемых точках.

Как ранее (Ferreira dos Santos et al., 2016), так и за последние годы (Wen et al., 2021), работ в области ИМК-ВР, основанных на воображении движений нижних конечностей, очень мало – большая часть исследований посвящена верхним конечностям.

1.6.2. Обратные связи, обеспечиваемые ортезами

Для восстановления движений стопы после инсульта был разработан голеностопный ортез, управляемый ИМК (Xu et al., 2014). Эта система детектирует потенциалы коры, связанные с движением, при воображении сгибания стопы с точностью 73 ± 10.3% и с коротким латентным периодом. Каждая такая детекция вызывала запуск ортеза, обеспечивающего пассивное сгибание стопы, расположенной на педали. Показана эффективность этой системы в индуцировании корковой нейропластичности у здоровых испытуемых после короткого тренинга (15 мин). Сразу и через 30 мин после прекращения 15-минутного движения ортеза под управлением ИМК моторные потенциалы, вызванные транскраниальной магнитной стимуляцией, достоверно увеличивались у 9 из 10 здоровых испытуемых. В контрольном эксперименте, где ортез запускался случайно, увеличения моторных потенциалов, вызванных транскраниальной магнитной стимуляцией, не было. Авторы заключают, что предлагаемая система обеспечивает быстрый и эффективный подход для индуцирования корковой пластичности с помощью ИМК и является потенциальным средством терапии для восстановления моторной функции в реабилитации после инсульта.

Возможность использования ИМК, основанного на воображении локомоторных движений для управления движениями ортеза (Do et al., 2013), тестировали на двух испытуемых: один физически здоровый, а второй – с параплегий в результате повреждения спинного мозга. Записи ЭЭГ в покое и во время воображения кинестетических ощущений при ходьбе формировали предсказательную модель, которая затем использовалась для управления ИМК. Роботизированная система ортезов для ходьбы (RoGO) управлялась испытуемыми в подвешенном состоянии над беговой дорожкой с помощью ИМК. Волонтеры выполняли пять пятиминутных онлайн-сессий, во время которых они должны были перемещаться, используя систему ИМК-RoGO. В результате было получено, что у обоих волонтеров показатель предсказательной модели составлял в среднем 86%. Кросс-корреляция между подачей инструкций к ходьбе и ходьбой с помощью ИМК-RoGO составила 0.812 ± 0.048 ($p < 0.001$).

В 2015 г. голландскими исследователями (García-Cossio et al., 2015) проведен анализ спектральной активности ЭЭГ при роботизированной ходьбе (с помощью Локомата) у десяти здоровых волонтеров и у трех пациентов с острым инсультом. Средняя точность классификации при сравнении записей при ходьбе и в состоянии покоя составила 94.5% у здоровых испытуемых и 89.9% у больных. Кроме того, была выявлена модуляция гамма-активности в области центральной борозды вблизи средней линии (отведение Cz), связанная с фазами цикла походки у здоровых добровольцев, но не у пациентов с инсультом. Эти результаты, с точки зрения авторов, демонстрируют целесообразность применения роботизированных тренажеров на базе ИМК для реабилитации ходьбы.

1.6.3. Обратные связи, обеспечиваемые функциональной электростимуляцией

Функциональная электростимуляция (ФЭС) — это искусственная стимуляция сокращения определенных групп мышц импульсным электрическим током для восстановления их активности. Этот подход используется

преимущественно для реабилитации подвижности стопы при синдроме ее слабости. Нарушение ходьбы из-за слабости стопы – обычное последствие инсульта (“висячая стопа”), которое далеко не всегда может быть преодолено физиотерапевтическими методами, ортезы громоздки и их эффект зачастую непродолжителен. В связи с этим рассматривается возможность использования ИМК в сочетании с ФЭС, когда представление движения стопы приводит к включению электрической стимуляции мышц, поднимающих стопу, т.е. обеспечивающих тыльное сгибание (дорсифлексию). Интеграция ИМК и ФЭС систем может обеспечить устойчивое долговременное улучшение моторной функции. Предполагается, что ИМК-ФЭС система работает по принципу обучающего механизма Хебба: одновременное возбуждение моторных зон коры при представлении движения (ИМК) и структур спинного мозга, вызванное ФЭС (возбуждение альфа-мотонейронов спинного мозга и возбуждение интернейронов, вызванное афферентным потоком от сокращающейся в результате ФЭС мышцы), приводит к восстановлению возможности регуляции движения паретичной конечности моторными зонами коры. Группа исследователей из Университета Калифорнии опубликовали ряд исследований по этому вопросу (Do et al., 2011, 2012; McCrimmon et al., 2014, 2015), которые будут описаны ниже.

Развитие методики ИМК-ФЭС было начато в 2011 г. (Do et al., 2011). Пять здоровых испытуемых осуществляли тыльное сгибание стопы, чередующееся с периодами покоя. Сигналы ЭЭГ-активности мозга классифицировали off-line и строили предсказательную модель. Далее в on-line эксперименте испытуемые сгибали одну стопу, и система ИМК-ФЭС по распознаваемой ЭЭГ-активности при сгибании этой стопы обеспечивала электрическую стимуляцию передней большеберцовой мышцы контралатеральной стопы. Таким образом, сгибание одной стопы приводило к сгибанию другой стопы в результате ФЭС. Кросс-корреляция между сгибанием первой стопы и ответом ИМК-ФЭС системы – 0.59–0.77, латентный период между этими событиями был в диапазоне 1.4–3.1 с (Do et al., 2011).

Затем эти исследователи использовали разработанную методику на 60-летнем пациенте со слабостью стопы (он мог сгибать ее только на 5°) после инсульта во внутренней капсуле мозга (Do et al., 2012). В ходе эксперимента пациент в течение 10 мин, пока записывалась ЭЭГ, сидел перед экраном монитора, на котором показывали текстовые команды: находиться в состоянии покоя или стараться поднять стопу. Далее классификатор разделял состояние покоя и попытки поднятия стопы (98.8% точности). Затем в режиме on-line испытуемый должен был делать то же самое по команде каждые 10 с (всего 10 раз). В моменты, когда классификатор распознавал намерение пациента совершить движение, подавалась команда на неинвазивный электростимулятор и осуществлялась стимуляция малоберцового нерва, что приводило к поднятию стопы до 15°. Всего было 3 on-line-сессии, во время которых кросс-корреляция между текстовыми командами и ответом ИМК-ФЭС системы составила 0.60 (Do et al., 2012).

Сходное, но более длительное исследование, было проведено в 2014 г. на трех пациентах, страдающих хроническим инсультом (McCrimmon et al., 2014). Каждый из них в течение недели проходил три одночасовые сессии, сходные с вышеописанными. Улучшение в сгибании стопы составило 3–8°, точность классификатора – 91–98%, кросс-корреляция – 0.44–0.66.

В следующем исследовании этих же авторов (McCrimmon et al., 2015) девять пациентов управляли основанной на ЭЭГ ИМК-ФЭС системой для сгибания стопы в 12 одночасовых сессиях в течение четырех недель. Система, используя сигналы ЭЭГ, отмечала, когда испытуемый пытался согнуть паретичную стопу, и осуществлялась стимуляция малоберцового нерва. В результате у пяти пациентов значительно улучшились скорость ходьбы и дистанция, которую они проходили за 6 мин, у троих – диапазон движений стопы, и у троих – показатели по тесту Фугл-Мейер. Ни у одного испытуемого не было ухудшения результатов по измеряемым параметрам.

Японские исследователи в 2012 г. сопоставляли два способа реабилитации движений стопы: ФЭС передней большеберцовой мышцы и та же ФЭС, но

сопровождаемая намерением пациента согнуть стопу (намерение оценивали по изменениям бета-ритма, связанным с событием, электроды FCz и CPz) (Takahashi et al., 2012). Пациенту давалась инструкция сгибать стопу паретичной ноги в удобном ему темпе. При достижении порогового значения бета-ритма вызывалась электрическая стимуляция. После 20 мин тренировки оценивали амплитуду движения голеностопного сустава и ЭМГ большеберцовой мышцы, они достоверно были больше при использовании ФЭС, сопровождаемой намерением пациента.

Группой исследователей из Европы (Дания, Германия, Сербия и Италия) в двойном слепом эксперименте с плацебо контролем оценивали влияние трех тренировочных сессий ИМК и электрической стимуляции малоберцового нерва на двигательную активность 22 пациентов с последствиями инсульта (Mrachacz-Kersting et al., 2016). Во время повторяющихся сгибаний стопы регистрировали потенциалы коры, связанные с движением. Неинвазивная стимуляция малоберцового нерва осуществлялась либо во время пика отрицательной фазы потенциалов, связанных с движением (первая группа), или случайно (вторая группа). Только в первой (но не во второй) группе значительно улучшились вызванный моторный потенциал мышцы, показатели шкалы Фугл-Мейер, частота сгибаний ноги и скорость ходьбы на дистанции 10 м. По мнению авторов, ни один из существующих ИМК не показывал такую степень функциональных улучшений за столь короткое время.

1.6.4. Обратные связи, обеспечиваемые электрической стимуляцией спинного мозга

Электрическая спинальная нейромодуляция была разработана и использовалась для лечения хронической боли (Melzack, Wall 1965; Shealy, Mortimer, Reswick 1967). Предполагается, что электрическая стимуляция спинного мозга вовлекает в активность дорсальные корешки, нейроны заднего рога и дорсальных столбов (Barolat et al., 1993). Dimitrijevic, Gerasimenko, Pinter

(1998) впервые представили прямые доказательства существования генераторов шагательных движений у человека. Было показано, что эпидуральная стимуляция поясничного отдела спинного мозга вызывает шагоподобные движения у парализованных спинальных пациентов. Достижением последних лет является демонстрация восстановления самостоятельных произвольных шагательных движений у пациентов с полным моторным поражением спинного мозга с использованием технологии эпидуральной стимуляции (Angeli et al., 2018; Gill et al., 2018). Однако несмотря на эти достижения, следует заметить, что эпидуральная стимуляция спинного мозга является инвазивной технологией, требует хирургической имплантации стимулирующих электродов на заднюю поверхность спинного мозга и сопряжена с определенным риском и возможными осложнениями. Поэтому эпидуральная стимуляция используется, главным образом, в исследовательских программах и не получила широкого распространения в нейрореабилитации.

ЧЭССМ лишена этих недостатков, является неинвазивной и способна также как и эпидуральная стимуляция активировать структуры спинного мозга (Minassian et al., 2012). Герасименко с соавторами впервые показали, что неинвазивная электрическая стимуляция спинного мозга может активировать нейронные локомоторные сети и инициировать непроизвольные шагательные движения у здорового человека (Городничев и др., 2012). Огромным преимуществом неинвазивной чрескожной стимуляции, по сравнению с эпидуральной стимуляцией, является возможность независимой стимуляции разных отделов спинного мозга. Показано, что мультисегментарная стимуляция шейного, нижнегрудного и поясничного отделов оказывает синергический эффект и инициирует локомоторную активность значительно эффективнее, чем стимуляция одного уровня (Gerasimenko et al., 2015). В настоящее время технология неинвазивной стимуляции используется в регуляции кардиоваскулярной функции (Phillips et al., 2018), функции тазовых органов (Gad et al., 2016, 2020) и респираторной системы (Gad et al., 2020).

ЧЭССМ может не только посылать эфферентную информацию на нижние этажи управления движением, следствием чего является увеличение мышечной активности (см. обзор Megía García et al., 2020), но и воздействовать на верхние этажи (нейронную активность головного мозга). Так, сочетание воображения движения с периферической стимуляцией повышает возбудимость кортикоспинального тракта у людей (Kaneko et al., 2014; Takahashi et al., 2019; Yasui et al., 2019). Также ЧЭССМ вызывает изменения электрической (Telkes et al., 2020; De Ridder et al., 2013; Bentley et al., 2016; McGeady et al., 2021; Steele et al., 2022) и метаболической (Moens et al., 2012; Manson et al., 2022) активности головного мозга, при этом электрическая стимуляция мышц не вызывает подобного эффекта (Steele et al., 2022).

1.6.5. Обратные связи, обеспечиваемые кортико-спинальным интерфейсом

Одной из недавно появившихся перспективных систем для нейрореабилитации нижних конечностей является кортико-спинальный интерфейс (КСИ). КСИ подразумевает под собой использование активности головного мозга для управления стимуляцией спинного мозга с целью искусственного соединения нейронных сетей головного и спинного мозга для восстановления двигательной функции (Nishimura et al., 2013; Zimmermann, Jackson, 2014). КСИ регистрирует нейронную активность мозга, отражающую двигательные намерения, и преобразуют эту активность в команды для стимуляции спинного мозга (Alam et al., 2016; Capogrosso et al., 2016; Yadav et al., 2020). Было показано, что контролируемая мозгом стимуляция позвоночника более эффективна, чем стимуляция без обратной связи, для облегчения нарушений ходьбы и ускорения восстановления двигательной функции (McPherson et al., 2015; Capogrosso et al., 2016; Bonizzato et al., 2018). Первая работа, посвященная неинвазивному КСИ (без вживления электродов в спинной мозг), появилась в 2022 году (Insausti-Delgado et al., 2022). В ней описывается

тестирование КСИ, основанного на запуске магнитной стимуляции спинного мозга от ЭЭГ-сигналов, на 10 здоровых испытуемых.

1.7. Обучение воображению движений

Для оптимизации управления ИМК, основанного на воображении движений, можно использовать длительное обучение. Мало изученным является вопрос о динамике обучения управлению ИМК, основанным на воображении движений как верхних, так и нижних конечностей. Большая часть всех исследований, в которых можно найти информацию о ходе обучения управлению ИМК, посвящены проверке гипотез о влиянии тренинга (Stieger et al., 2021) или дополнительной обратной связи – при успешном воображении движений запускается либо функциональная электростимуляция (ФЭС) (Irimia et al., 2018; Qiu et al., 2018), либо движение ортезов (Buch et al., 2008). В подавляющем большинстве работ принимали участие постинсультные пациенты с различными нарушениями движений (Irimia et al., 2018; Prasad et al., 2010; Buch et al., 2008; Perdikis et al., 2018; Qiu et al., 2018) и лишь в нескольких – здоровые испытуемые (Stieger et al., 2021; Corsi et al., 2019).

В большинстве исследований наблюдали значимые улучшения точности классификации у части пациентов:

- у 3 из 12 (Qiu et al., 2018) и у 3 из 5 (Irimia et al., 2018) постинсультных пациентов, которые управляли ИМК, основанном на воображении движений рук, со зрительной и сенсомоторной (ФЭС) обратной связью 3 раза в неделю в течение месяца (Qiu et al., 2018) и от 10 до 24 дней подряд, по одному часу в день (Irimia et al., 2018);
- У 6 из 8 постинсультных пациентов, которые управляли ИМК, основанном на воображении движений рук, со зрительной и сенсомоторной (движения ортеза кисти) обратной связью от 13 до 22 раз в течение 3–8 недель (Buch et al., 2008);

- У 2 из 2 постинсультных пациентов, которые управляли ИМК со зрительной обратной связью 8 или 19 раз (Perdikis et al., 2018);
- У 5 из 20 здоровых испытуемых, которые управляли ИМК, основанном на воображении движений рук, со зрительной обратной связью, 4 раза в течение 2 недель (Corsi et al., 2019);
- В двух группах здоровых испытуемых (с тренингом и без тренинга), которые управляли ИМК, основанном на воображении движении кистей, со зрительной обратной связью, от 6 до 10 раз в течение 8 недель (Strieger et al., 2020). В группе с тренингом (курс снижения стресса на основе осознанности (MBSR), 33 человека), динамика обучения была выше, чем в группе без тренинга (29 человек).

Только в одном исследовании не наблюдалось значимого изменения точности классификации в ходе обучения управлению ИМК ни у одного участника эксперимента (Prasad et al., 2010): 5 постинсультных пациентов с гемиплегией управляли ИМК, основанном на воображении движений рук, со зрительной обратной связью в виде компьютерной игры, 12 раз по 30 минут (2 дня в неделю на протяжении 6 недель), в течение всего эксперимента наблюдались колебания точности классификации от сессии к сессии, однако значимого ее увеличения или уменьшения не наблюдалось ни у одного пациента.

1.8. Активность мышц при воображении движений

Электромиографические (ЭМГ) исследования мышечной активности во время воображения движений показали разные результаты. В некоторых исследованиях сообщается о сублиминальной (т.е. не вызывающей сокращение мышцы) ЭМГ-мышечной активности во время воображения движений (Hashimoto, Rothwell, 1999; Gandevia et al., 1997; Dickstein et al., 2005; Guillot et al., 2007; Ranganathan et al., 2004; Personnier et al., 2008). В некоторых исследованиях не выявлена активация мышц во время выполнения задач, связанных с

воображением движений, например, приседания на корточках (Mulder et al., 2005) или поднятия по лестнице (Geiger et al., 2019).

В исследовании (Grospretre et al., 2016) показано, что при воображении движения лучевого сгибателя запястья в условиях его пассивного растяжения уменьшается амплитуда Н-рефлекса, что свидетельствует об изменении возбудимости спинальных мотонейронов. В отсутствии пассивного растяжения, просто при воображении движения, изменений не было. В работах же (Takemi et al., 2015; Bunno et al., 2015) было показано, что воображение движений влияет на возбудимость спинальных мотонейронов даже в отсутствии пассивного растяжения мышц.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Данная работа состоит из двух тесно взаимосвязанных частей, дополняющих друг в друга. Первая часть посвящена исследованию модификации афферентных входов на систему, обеспечивающую воображение движений, при управлении ИМК с добавлением ЧЭССМ и пассивного перемещения стопы в случае успешного воображения движения. Во второй части сравнивается успешность воображения движений верхних и нижних конечностей, исследуется динамика обучению воображению движений и связи успешности воображения движений с личностными характеристиками пользователей ИМК.

В исследовании использовались следующие методики:

1) Сеанс работы с ИМК, основанном на кинестетическом воображении движений верхних или нижних конечностей, включающий регистрацию и анализ ЭЭГ с определением точности классификации состояний мозга при воображении того или иного типа движений;

2) Психофизиологическое тестирование, включающее в себя пул тестов и опросников, определяющих особенности функциональной асимметрии испытуемого;

3) Механотерапия – принудительное перемещение конечностей, активируемое в зависимости от сигнала об успешном воображении движения, формируемого на основании анализа точности классификации сигналов мозга при воображении движений;

4) ЧЭССМ – неинвазивная чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга, адресуемая к моторным пулам.

Эти методики отличались в разных типах экспериментов, что подробнее будет описано ниже.

2.1. Исследование механизмов воображения движений стоп при модификация афферентных входов путем добавления к работе нейроинтерфейса чрескожной стимуляции спинного мозга (ЧЭССМ) и механотерапии

Испытуемые. В исследовании приняли участие 11 здоровых испытуемых (7 женщин и 4 мужчин) с ведущей правой ногой в возрасте от 18 до 45 лет, которые впервые управляли ИМК.

Психофизиологическое тестирование. Функциональная асимметрия оценивалась тестами Олдфилда (определение рукости – «handedness») и Брагиной-Доброхотовой (определение моторной и сенсорной асимметрии).

ИМК, дополненный ЧЭССМ и робототехническим устройством перемещения конечностей. Для проведения экспериментов использовался специально разработанный комплекс на базе нейроинтерфейса со зрительной обратной связью, дополненный механотренажером «Биокин» и электростимулятором «БиоСтим-5», который обеспечивал ЧЭССМ (рис.2.1).

Регистрация ЭЭГ. ЭЭГ регистрировалась с помощью беспроводного электроэнцефалографа SmartBCI (производства компании “Мицар”, Санкт-Петербург), обеспечивающего возможность записи ЭЭГ с 32 электродов. Электроэнцефалограф (вес 50 г) закрепляется в непосредственной близости от места контакта электродов с поверхностью головы, отсутствие длинного шлейфа позволяет минимизировать мощность сетевых помех в регистрируемой ЭЭГ и артефакты движений.

Применение ЧЭССМ. Электроды для ЧЭССМ (стимулятор Неостим-5, ООО «Косима») располагались накожно на расстоянии 1.5 см справа и слева от срединной линии позвоночника между позвонков L1 и L2 – для стимуляции экстензорных моторных пулов. Проводилась ритмическая стимуляция бифазными импульсами с несущей частотой 5 кГц, длительностью 1 мс, с

частотой следования импульсов 15 Гц. Величина интенсивности стимуляции определялась индивидуально и составляла около 10–30 мА.

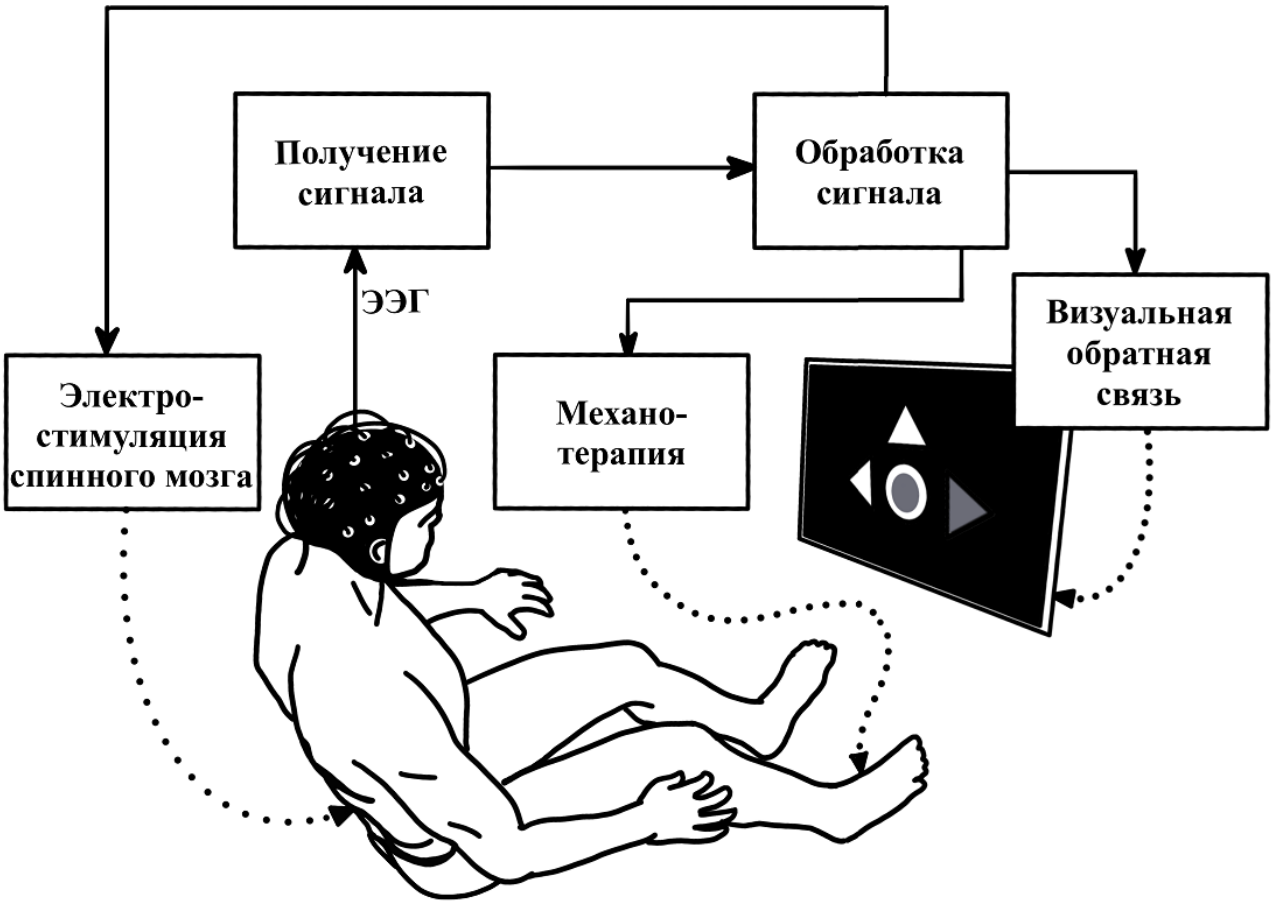

Рисунок 2.1. Блок-схема ИМК, основанного на кинестетическом воображении тыльного сгибания стопы и дополненного робототехническим устройством перемещения конечностей «Биокин» и чрескожной электростимуляцией спинного мозга. Пояснения в тексте.

Механотренажер БиоКин. Конструкция механотренажера БиоКин (ООО «Косима») включает два блока для осуществления перемещения нижних конечностей: один обеспечивает сгибание в голеностопном суставе (актуально для реабилитации нарушений движений дистальных отделов конечностей, «висячая стопа»), другой - в коленном и тазобедренном суставах. Совместное использование этих двух блоков обеспечивает осуществление движений, имитирующих шагание. В данной экспериментальной парадигме БиоКин

обеспечивает пассивное тыльное сгибание стопы в случае успешного воображения движения, оцененного по точности классификации сигналов мозга благодаря работе ИМК. Чем выше точность классификации состояний мозга, вычисляемая классификатором и отражающая повторяемость паттернов активности мозга при воображении движений и эффективность воображения движений, тем больше угол сгибания в голеностопном суставе.

Регистрация ЭМГ. ЭМГ регистрировалась при помощи беспроводного электромиографа DELSYS Trigno. Электроды располагались накожно над областями следующих мышц левой и правой ног: rectus femoris, biceps femoris, tibialis anterior и gastrocnemius.

Получение контрольных записей. Перед сеансом работы с ИМК проводилась регистрация ЭЭГ и ЭМГ при открытых глазах в течение 1 минуты при выполнении каждого следующего задания:

1) Нахождение в расслабленном состоянии с открытыми глазами без выполнения каких-либо действий (контроль);
2) Пассивное тыльное сгибание правой и левой стопы поочередно при помощи механотренажера БиоКин;
3) Реальное тыльное сгибание стоп в том же ритме с концентрацией внимания на кинестетических ощущениях;
4) Кинестетическое воображение данного движения.

Сеанс работы с ИМК. Каждый испытуемый принял участие в 1 сессии, включающей в себя 4 сеанса управления нейроинтерфейсом, основанным на воображении тыльного сгибания правой или левой стопы, с разными условиями: (1) управление нейроинтерфейсом без дополнительных воздействий, (2) управление нейроинтерфейсом с добавлением механотерапии, т.е. с пассивным приведением в движение стоп с помощью робототехнического устройства перемещения конечностей (механотренажера «БиоКин») в случае высокого значения точности классификации, (3) управление нейроинтерфейсом с

включением ЧЭССМ при инструкции испытуемому воображать движение, (4) управление нейроинтерфейсом с обоими видами дополнительных воздействий.

Анализ ЭЭГ. Анализ ЭЭГ-сигналов обеспечивал классификацию трех состояний мозга: при воображении движений левой конечности (или локомоции, начинающейся с левой ноги) (1), при воображении движений правой конечности (или локомоции, начинающейся с правой ноги) (2), покой (3). Для обучения классификатора использовались первые 3 блока, последующие блоки использовались для тестирования классификатора и дообучения. Для выделения из сигнала значимых для классификации признаков применялся метод common spatial pattern. Полученные признаки использовались для обучения и тестирования с помощью квадратичного дискриминантного анализа. Для оценки качества классификации строилась матрица качества $Q = (q_{ij})$, элементами которой являлись оценки вероятностей того, что при инструкции испытуемому выполнять задачу j классификатор распознавал выполнение задачи i. В ходе эксперимента после обучения классификатора в случае успешного распознавания именно того состояния, которое задавалось инструкцией, участник эксперимента получал обратную связь в виде растущего в центре экрана зеленого кружка. Ещё одним численным показателем качества классификации P было среднее от диагональных элементов матрицы Q. $P = 1$ при идеальной классификации и $P = 1/K$ при случайной классификации и числе классов K (уровень случайного гадания, chance-level, 0.33 в нашем эксперименте). Величина P - вероятность распознавания именно того ментального состояния, которое задавалось инструкцией, использовалась в этом исследовании для оценки точности классификации.

Статистический анализ данных. Была проведена экспертная и статистическая оценка данных. Анализировали интегральные характеристики ЭМГ-активности мышц нижних конечностей при реальных и воображаемых движениях стоп при разных условиях проведения эксперимента. Рассчитывалось среднее значение модуля сигнала ЭМГ в интервалы времени при инструкции

участнику эксперимента воображать движения правой стопы (ПС), левой стопы (ЛС) и в покое.

Для оценки влияния на ЭМГ-активность мышц и точность классификации условий эксперимента и инструкций испытуемому использовали дисперсионный анализ. Перед проведением дисперсионного анализа проводили разведывательный анализ Explore, который позволяет выявить выбросы и визуализировать распределения. Оценку отклонений распределения от нормального проводили с использованием критерия Колмогорова – Смирнова. В случае отклонения от нормальности, которое было выявлено для ЭМГ-активности, но не для точности классификации, логарифмировали данные с целью симметризации распределения и приближения его к нормальному.

Затем при анализе ЭМГ-активности проводили двухфакторный дисперсионный анализ ANOVA RM (Analysis of Variance, Repeated Measures) для зависимых переменных – факторы Условие (1/2/3/4) & Инструкция (ПС/ЛС/покой). Затем, с целью уточнения результатов для выявления влияния условия (т.е. значимости стимуляционных воздействий) проводили однофакторный дисперсионный анализ ANOVA RM – фактор Условие (1/2/3/4) – по отдельности для правой и левой ПБМ для каждой из инструкций.

Различия в зависимости от экспериментальных условий точности сигналов мозга при воображении движений ПС по сравнению с состоянием покоя и ЛС по сравнению с состоянием покоя оценивали методом двухфакторного дисперсионного анализа ANOVA RM – факторы Условие (1/2/3/4) и Стопа (ПС/ЛС).

В случае выявления значимых эффектов анализировали множественные сравнения. Статистические решения принимались на 5%-м уровне. Расчеты проводились с использованием программного комплекса SPSS Inc.

Был проведен параметрический групповой анализ повторных измерений десинхронизации ритмов по сравнению с состоянием покоя. Апостериорный

анализ попарных сравнений проводился с помощью критерия Стьюдента при учете поправки Тьюки–Крамера на множественную проверку гипотез.

2.2. Сравнение особенностей воображения движений верхних и нижних конечностей

Испытуемые. Количество испытуемых, принявших участие в эксперименте, – 20 правшей в возрасте 21–35 лет с ведущей правой ногой. Каждый испытуемый принял участие в 10 сессиях (1 сессия в день в течение 10 дней подряд) воображения движений с обратной связью в виде ИМК в трёх конфигурациях: при воображении движений кистей, стоп и локомоции.

Психофизиологическое тестирование. Комплекс тестов аналогичен эксперименту части 1.

Сеанс работы с ИМК. Каждая из 10 сессий состояла из 3 сеансов управления ИМК: при воображении движений кистей, стоп и локомоции, которые чередовались в псевдослучайном порядке. Испытуемые получали инструкцию в соответствии с символами, возникающими на экране монитора в случайном порядке, воображать движения кинестетически (не зрительно). Воображение движений включало в себя воображение движений кистей (сжатие и разжатие пальцев), стоп (сгибание и разгибание в голеностопном суставе) и ног (локомоция). Перед началом каждой сессии испытуемым было сказано осуществлять вышеуказанные движения и обращать при этом внимание на кинестетические ощущения.

Регистрация ЭЭГ. Метод регистрации аналогичен эксперименту части 1.

Анализ ЭЭГ. Метод классификация сигналов мозга идентичен методу из части 1.

Статистический анализ данных. Проверку влияния типа воображаемого движения (кисти, стопы и локомоция) на точность классификации проводили с

использованием однофакторного дисперсионного анализа для зависимых переменных по всем сессиям после предварительной проверки гипотезы об отклонении от нормальности с использованием критерия Колмогорова-Смирнова. Гипотезу о наличии линейного тренда оценок точности классификации в зависимости от дня обучения проверяли при помощи линейного регрессионного анализа.

Десинхронизация ритма рассчитывалась по формуле:

$$ERD = \frac{R-S}{R+S},$$

где R – спектральная мощность ритма в состоянии покоя, а S – спектральная мощность ритма при воображении движений.

Для каждого из частотных диапазонов (альфа, бета-1 и бета-2), каждого типа эксперимента (кисти, стопы, локомоция) и стороны представляемой конечности (левая или правая, либо локомоция с левой или правой ноги) значения десинхронизации усреднялись по всем дням для каждого из 20 человек. Для полученных 20 чисел делался t-test для каждого из каналов. Использовались поправки на множественные сравнения Бонферрони ($p_{\text{corrected}}$ = 0.000099) и Бенджамини-Хохберга ($p_{\text{corrected}}$ = 0.0278). На основании полученных данных строились топоплоты – графические изображения, отражающие десинхронизацию ритмов при воображении движений на каждом канале (рис. 2.2), а также показывающие значимость отличия десинхронизации ритмов от нуля на каждом канале. Для топоплотов, построенных для каждого дня по-отдельности, использовались поправки на множественные сравнения Бонферрони ($p_{\text{corrected}}$ = 0.0000099) и Бенджамини-Хохберга ($p_{\text{corrected}}$ = 0.0192).

Для сравнения величин десинхронизации ЭЭГ при воображении движений правой и при воображении левой конечности (или локомоции, начинающейся с правой и левой ноги) для каждого типа задач и частотного диапазона проводился пермутационный тест. Для этого величины десинхронизации, полученные для каждого человека, усреднялись. Средние значения десинхронизации для левой и

правой конечности на всех электродах сравнивались при помощи функции ft_timelockstatistics пакета FieldTrip (число отсчетов по времени равнялось 1, число каналов — числу использованных отведений). В качестве статистики для поиска кластеров при перестановках использовалась функция ft_depsamplesT, поскольку сравнивались пары величин, полученных для одних и тех же испытуемых. Уровень значимости для выделения кластеров был равен 0.05. Число перестановок было равно 10000. Уровень значимости для определения неслучайных кластеров был взят равным 0.05 / 9 = 0.0056 с учетом числа сравнений.

По результатам анализа строились топоплоты, демонстрирующие среднюю разницу между десинхронизацией ритмов для правой и левой руки, стопы и локомоции с правой и левой ноги.

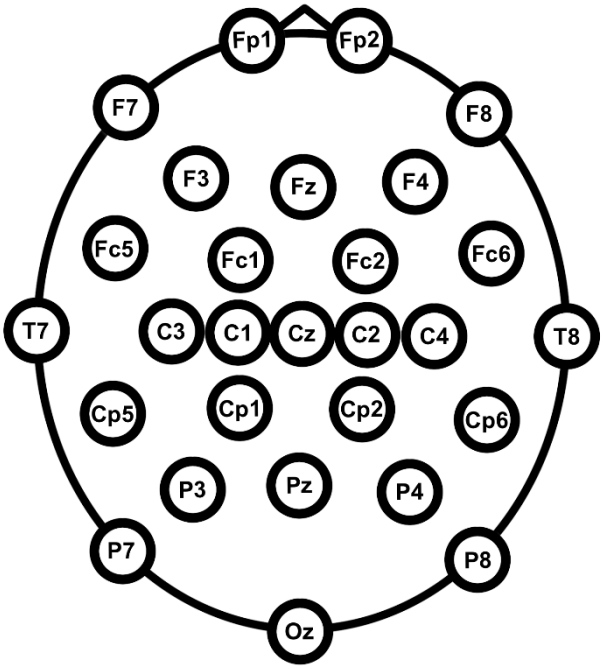

Рисунок 2.2. Схема расположения анализируемых каналов при построении топоплотов.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1. Исследование механизмов воображения движений стоп при модификация афферентных входов путем добавления к работе нейроинтерфейса чрескожной стимуляции спинного мозга (ЧЭССМ) и механотерапии

Исследование механизмов воображения движений стоп при модификации афферентных входов проводили, регистрируя ЭЭГ-активность мозга и ЭМГ-активность мышц при кинестетическом воображении движений тыльного сгибания правой и левой стопы. Сравнивали кортикальную и мышечную активность при работе с нейроинтерфейсом в четырех условиях – только при зрительной обратной связи, обеспечиваемой нейроинтерфейсом, при добавлении механотерапии и/или ЧЭССМ. Результаты анализа точности классификации сигналов мозга, десинхронизации ритмов в альфа, бета-1 и бета-2 диапазонах, а также миографической активности мышц представлены ниже.

3.1.1. Точность классификации сигналов мозга при воображении движений

Показатели работы ИМК представлены в таблице 3.1. Приводятся средние числа точности классификации (доля правильных ответов), правильных положительных и отрицательных ответов, средние числа ложных положительных и отрицательных ответов, F-мера, точность, полнота, а также стандартные отклонения для этих величин. Средняя точность классификации (ТК) при работе с нейроинтерфейсом в условиях только зрительной обратной связи составила 68%, при добавлении механотерапии – 72%, ЧЭССМ – 74.5%, механотерапии и ЧЭССМ – 77%.

Анализ значимости различий ТК при разных условиях проведения экспериментов при воображении движений правой стопы (ПС) и левой стопы (ЛС) проводили методом двухфакторного дисперсионного анализа ANOVA RM, факторы Условие (1/2/3/4) и Стопа (ПС/ЛС). Этот анализ выявил главные эффекты, свидетельствующие о значимости главного эффекта только для фактора Условие, $F(3.27) = 12$, $p < 0.001$, $\eta^2 = 0.571$, но не для фактора Воображаемая стопа

и не для взаимодействия факторов. Следовательно, отличий в ТК при воображении движения ПС по сравнению с покоем и ЛС по сравнению с покоем не выявлено ни для одного из условий проведения эксперимента. Отличия же ТК в зависимости от условия проведения эксперимента на основании анализа множественных сравнений представлены на рис. 3.1 и таковы (описаны с учетом поправки Бонферрони, $p<0.0125$):

Таблица 3.1. Показатели работы ИМК. TP — число правильных положительных ответов (воображение движения), TN — число правильных отрицательных ответов (покой), FP и FN — число ложных положительных и отрицательных ответов.

Доп. условие	Конечность	Точность классификации (доля правильных ответов), %	TP	TN	FP	FN	F-мера	Точность	Полнота
нет	Левая	68 ± 6	289 ± 50	262 ± 41	144 ± 41	117 ± 50	0.69 ± 0.07	0.67 ± 0.06	0.71 ± 0.12
	Правая	68 ± 7	288 ± 52	261 ± 44	145 ± 44	118 ± 52	0.68 ± 0.07	0.67 ± 0.06	0.71 ± 0.13
механотерапия	Левая	72 ± 4	303 ± 36	282 ± 31	124 ± 31	103 ± 36	0.73 ± 0.05	0.71 ± 0.05	0.75 ± 0.09
	Правая	72 ± 4	306 ± 36	280 ± 41	126 ± 41	100 ± 36	0.73 ± 0.04	0.71 ± 0.06	0.75 ± 0.09
ЧЭССМ	Левая	75 ± 5	320 ± 36	287 ± 34	119 ± 34	86 ± 36	0.76 ± 0.05	0.73 ± 0.05	0.79 ± 0.09
	Правая	74 ± 7	320 ± 40	278 ± 47	128 ± 47	86 ± 40	0.75 ± 0.07	0.72 ± 0.08	0.79 ± 0.10
механотерапия + ЧЭССМ	Левая	78 ± 6	336 ± 30	300 ± 48	106 ± 48	70 ± 30	0.79 ± 0.05	0.77 ± 0.08	0.83 ± 0.07
	Правая	76 ± 6	330 ± 31	291 ± 48	115 ± 48	76 ± 31	0.78 ± 0.05	0.75 ± 0.08	0.81 ± 0.08

1. ТК при добавлении к работе с нейроинтерфейсом ЧЭССМ увеличивается (рис.3.1 А, Б), причем при воображении движений П только при совместных воздействиях ЧЭССМ и механотерапии (усл.4), а при воображении движений ЛС также и при добавлении только ЧЭССМ (усл.3) (для ПС - тенденция).

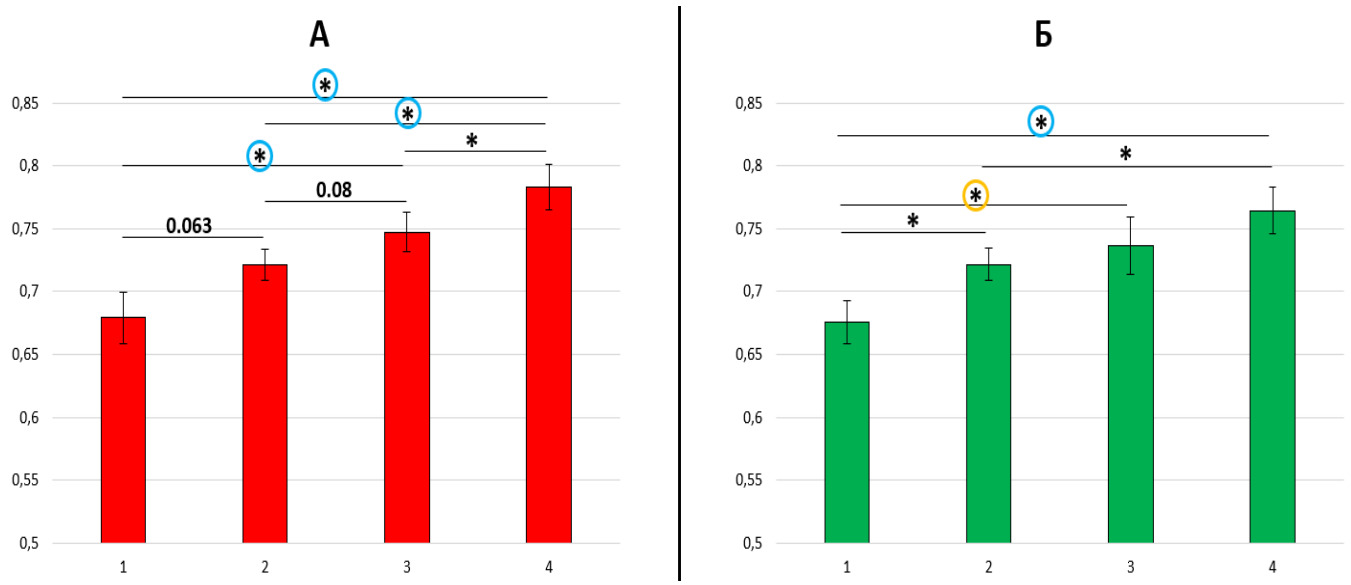

Рисунок 3.1. Точность классификации сигналов мозга при воображении движений левой (А) и правой (Б) стопы по сравнению с покоем. Звездочки (*) между столбцами – значимые отличия точности классификации сигналов мозга при разных условиях эксперимента: 1 – при работе с нейроинтерфейсом без дополнительных воздействий, 2 – при добавлении механотерапии, 3 – при добавлении ЧЭССМ, 4 – при добавлении обоих воздействий. * – $p < 0.05$, для тенденций значимости величины p в диапазоне $0.05 < p < 0.1$ представлены на графиках вместо *. Обведенные голубым кругом * – отличия между ЭМГ, оказывающиеся значимыми при введении поправки Бонферрони ($p < 0.0125$), желтым - тенденции значимости по Бонферрони ($0.0125<p < 0.025$).

2. При управлении нейроинтерфейсом ТК в условиях воображения движений ЛС выше при добавлении совместного воздействия механотерапии и ЧЭССМ (усл.4), чем при добавлении только механотерапии (усл.2), т.е. добавление ЧЭССМ к механотерапии значимо увеличивает ТК (рис.3.1 А). При вообажении движений ПС эффект однонаправлен, но не значим.
3. Статистически значимые изменения ТК при добавлении механотерапии не выявлены, хотя, как можно предполагать, увеличение выборки могло

бы к ним привести ($p=0,063$ при воображении ЛС, $p<0.05$ при воображении ПС).

Таким образом, при работе с нейроинтерфейсом добавление ЧЭССМ совместно с механотерапией увеличивает ТК, т.е. приводит к большему отличию активности нейронных сетей при воображении движений от таковой в покое. Этот же эффект статистически значим при добавлении только ЧЭССМ только при воображении движений ЛС. Кроме того, при воображении движений ЛС ТК значимо выше при добавлении ЧЭССМ совместно с механотерапией, чем при добавлении только механотерапии.

3.1.2. Анализ десинхронизации ритмов при воображении движений

Для анализа десинхронизации был проведен многофакторный дисперсионный анализ ANOVA RM, факторы Частотный диапазон (альфа/бета-1/бета-2), Условие (1/2/3/4), Правая/левая конечность и Электрод (Cp1/Cp2). Анализ десинхронизации ритмов при воображении движений показал статистически значимый эффект для факторов Частотный диапазон (альфа/бета-1/бета-2) и Условие (1/2/3/4). Для всех условий эксперимента, включающих механотерапию, десинхронизация ритмов в альфа, бета-1 и бета-2 диапазонах значимо отличается друг от друга. Десинхронизация ритмов отличается в альфа-диапазоне по сравнению с бета-1 и бета-2 диапазонами при работе с нейроинтерфейсом с добавлением ЧЭССМ, десинхронизация в бета-1 и бета-2 диапазонах значимо не отличается. В отсутствии дополнительных стимуляционных воздействий значимых различий между ритмами не выявлено. Кроме того, дисперсионный анализ показал наличие значимых отличий десинхронизации ритмов в зависимости о того, воображается движение ПС или ЛС, на отведении Cp2, но не на Cp1.

3.1.3. Особенности ЭМГ-активности мышц при воображении движений

В результате экспертной оценки ЭМГ были выявлены следующие ее особенности:

1. При воображении движений при отсутствии работы с нейроинтерфейсом, т.е. без зрительной обратной связи, а также без добавления механотерапии и/или ЧЭССМ, ЭМГ слабо выражена (рис. 3.2);

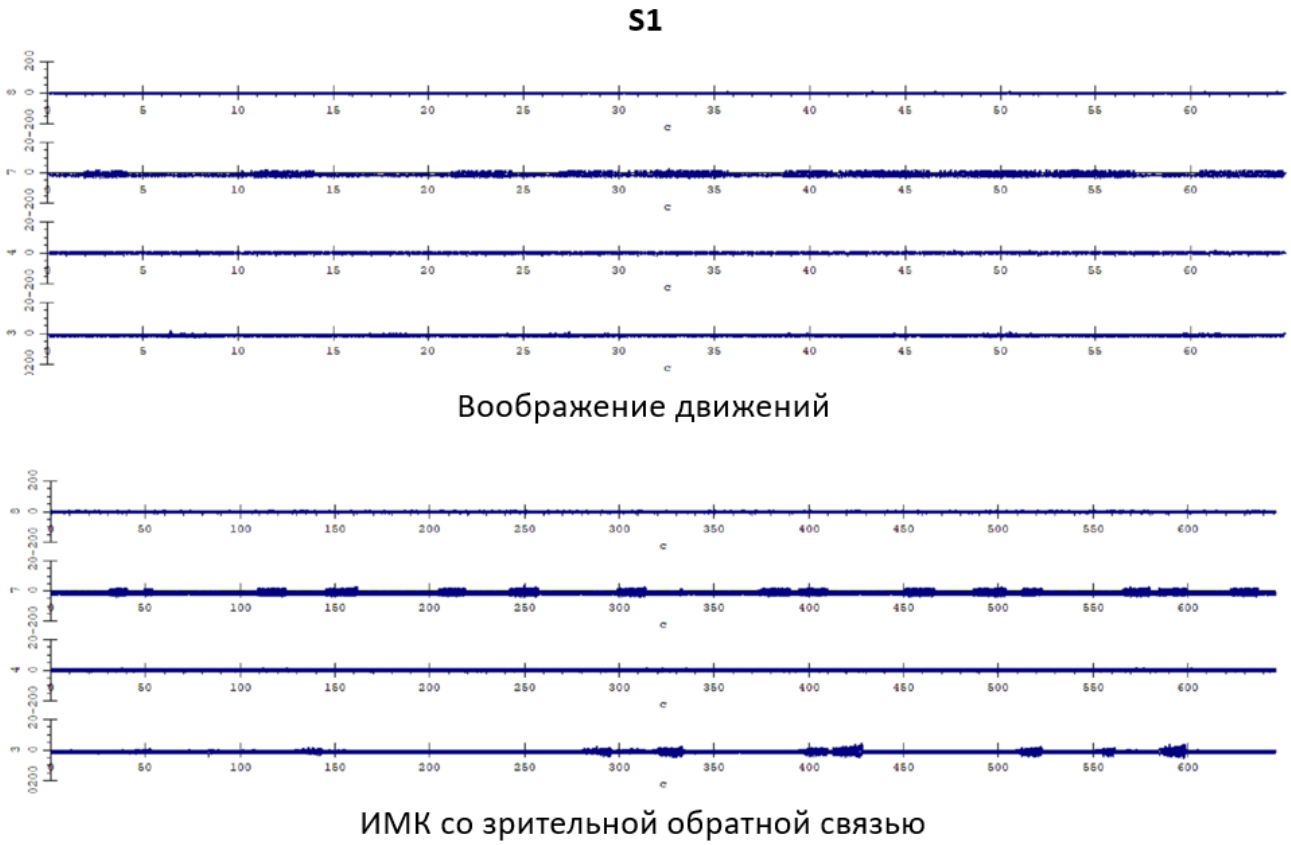

Рисунок 3.2. Электромиограмма испытуемого S1 при воображении движений (сверху) и при управлении ИМК, основанном на воображении движений, со зрительной обратной связью (снизу). По оси абсцисс – время в секундах (с), по оси ординат – электрический потенциал в микровольтах. Каналы снизу вверх: электромиограмма икроножной мышцы левой ноги, передней большеберцовой мышцы левой ноги, икроножной мышцы правой ноги, передней большеберцовой мышцы правой ноги.

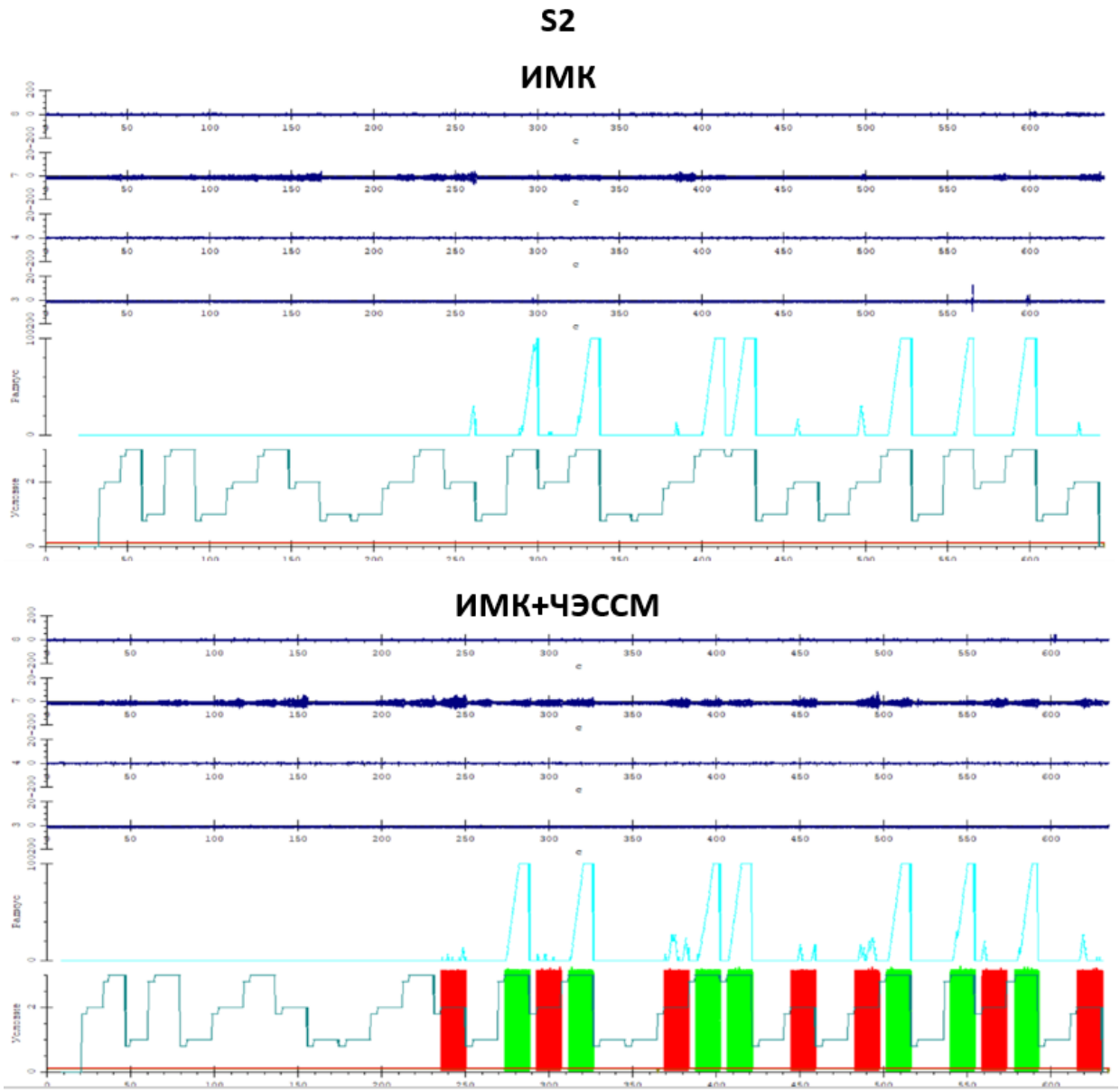

Рисунок 3.3. Электромиограмма испытуемого S2 при управлении ИМК, основанном на воображении движений, со зрительной обратной связью (сверху) и при управлении ИМК со зрительной обратной связью и ЧЭССМ (снизу). Голубая линия отражает точность классификации (успешность воображения движения). Зеленые колонки демонстрируют тип инструкции – находиться в состоянии покоя (низкие колонки), воображать движение ЛС (средней высоты колонки), воображать движение ПС (высокие колонки). Столбцы отражают тип сигнала электрической стимуляции: зеленые столбцы – стимуляция экстензорных пулов правой ноги, красные – левой. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.2.

2. ЭМГ при работе с нейроинтерфейсом может быть больше выражена при добавлении ЧЭССМ (рис. 3.3);

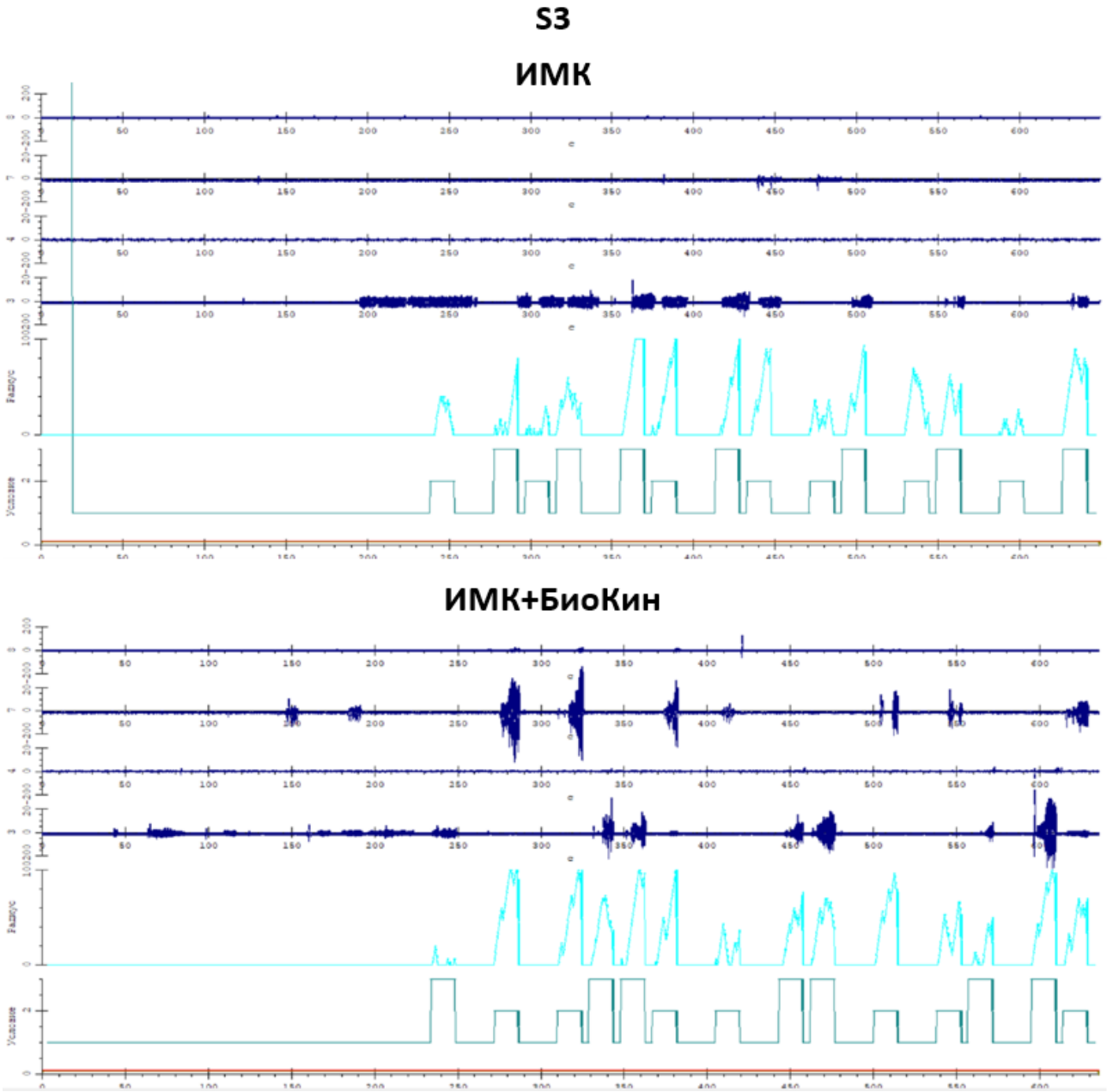

Рисунок 3.4. Электромиограмма испытуемого S3 при управлении ИМК, основанном на воображении движений, со зрительной обратной связью (сверху) и при управлении ИМК со зрительной обратной связью и механотерапией (БиоКин) (снизу). Обозначения те же, что на рисунке 3.2.

3. ЭМГ при работе с нейроинтерфейсом может быть больше выражена при использовании механотерапии (БиоКин) (рис. 3.4);

4. ЭМГ может наблюдаться при воображении движений противоположной стопы (не той, воображение которой диктуется инструкцией) (рис. 3.5);

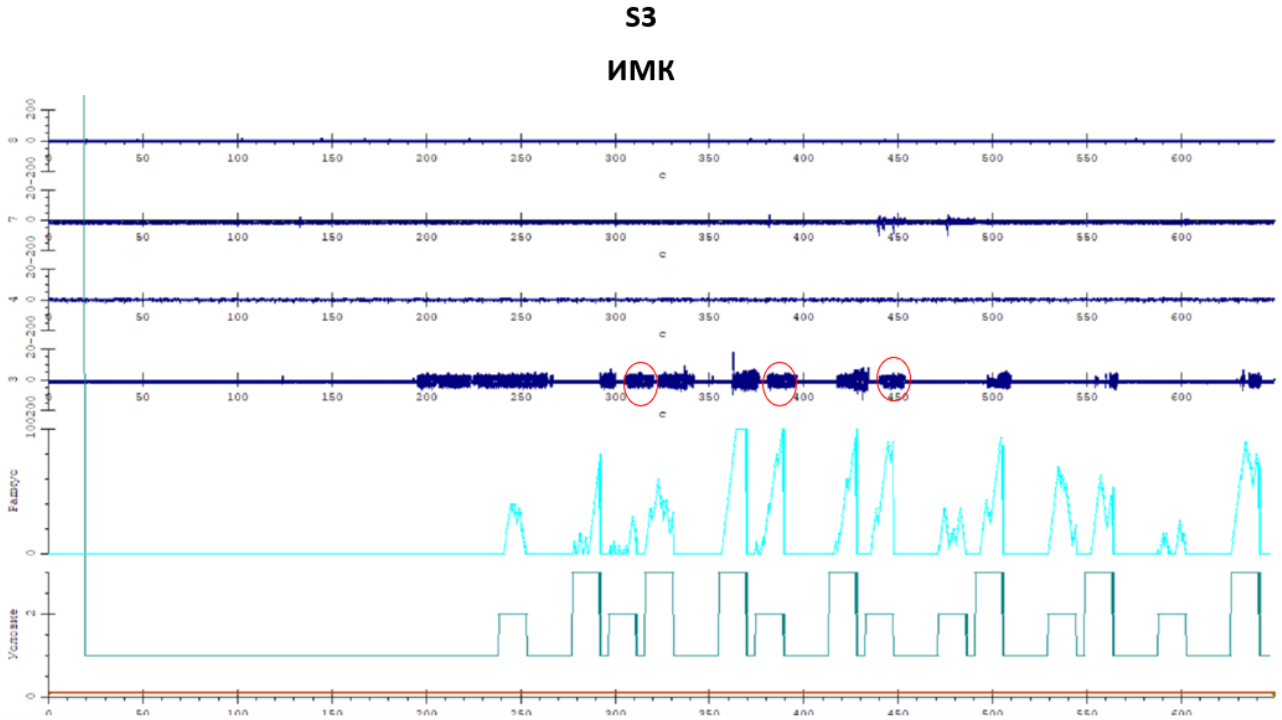

Рисунок 3.5. Электромиограмма испытуемого S3 при управлении ИМК, основанном на воображении движений, со зрительной обратной связью. Красными кругами обозначены пачки импульсов, появляющиеся на мышце правой ноги, в то время как испытуемый воображал движение левой ноги. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.2.

5. Пачки ЭМГ активности во время воображения движений могут быть растянуты во времени (рис. 3.6);

6. При попытках воображения движений мышцы могут находиться почти в постоянном напряжении (рис. 3.7), что наблюдалось лишь у одного участника эксперимента;

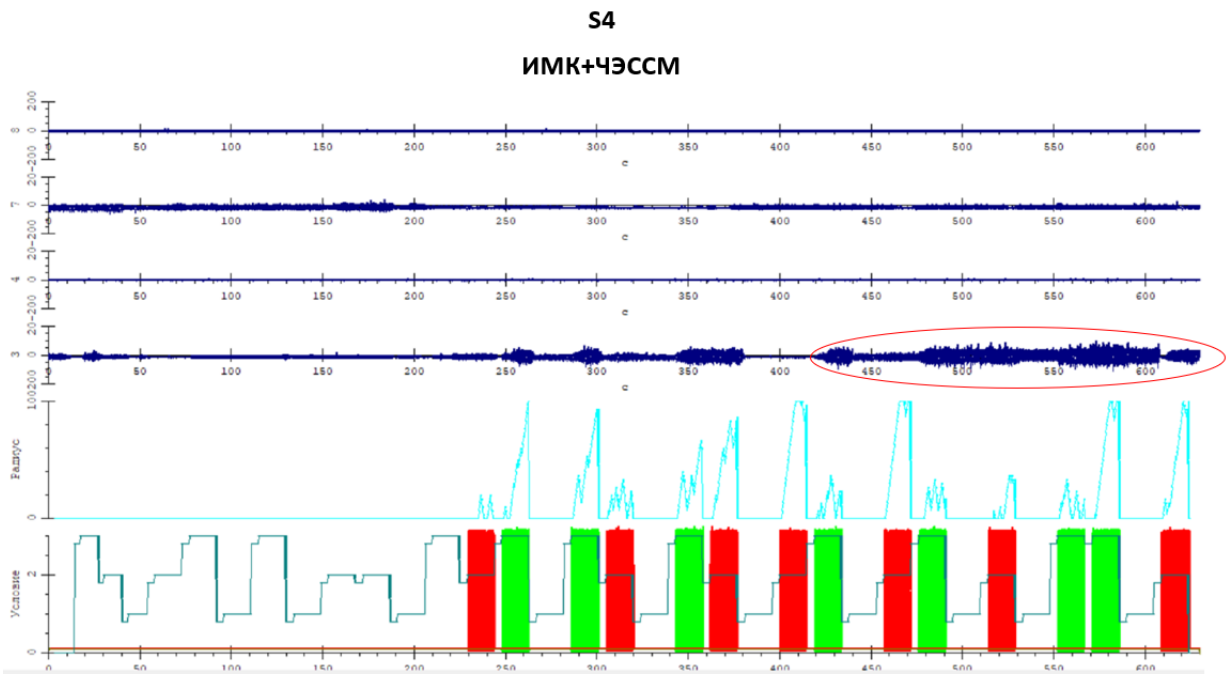

Рисунок 3.6. Электромиограмма испытуемого S4 при управлении ИМК, основанном на воображении движений, со зрительной обратной связью и ЧЭССМ. Красным овалом обозначены растянутая во времени пачка ЭМГ активности. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.2.

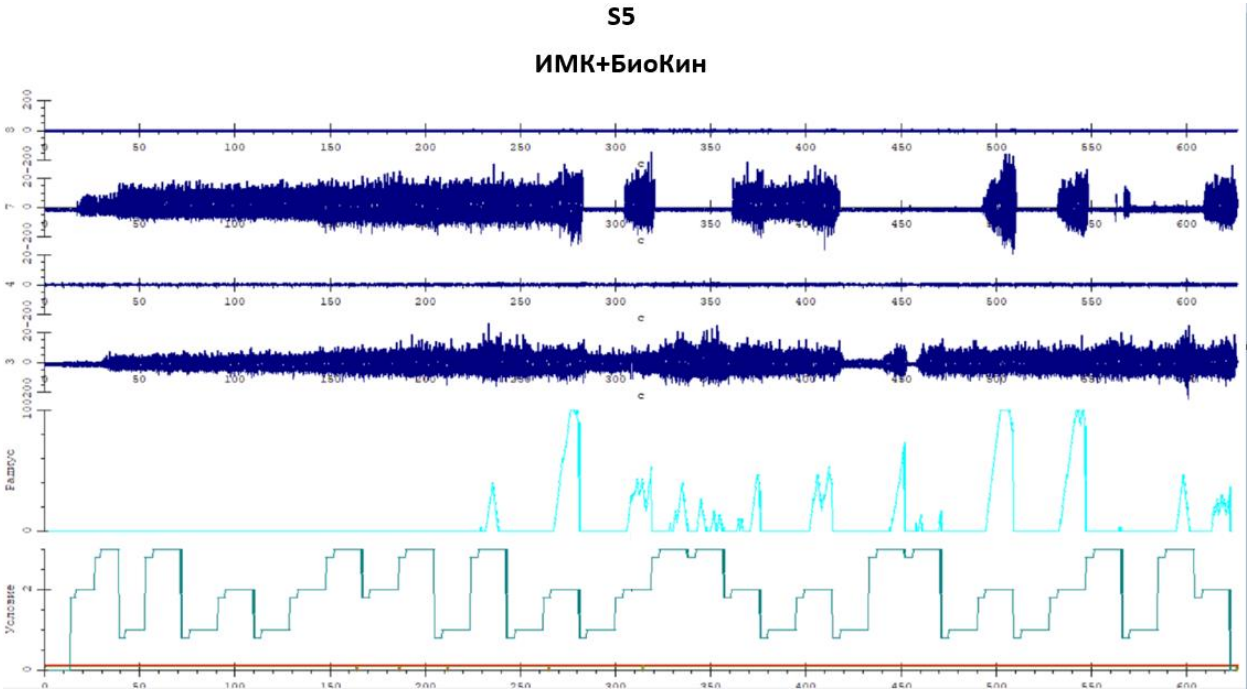

Рисунок 3.7. Электромиограмма испытуемого S5 при управлении ИМК, основанном на воображении движений, со зрительной обратной связью и механотерапией (БиоКин). Обозначения те же, что на рисунке 3.2.

7. ЭМГ при воображении движений может наблюдаться только при наличии зрительной обратной связи (которая присутствует во время тестирующей выборки классификатора, но не обучающей) (рис. 3.8);

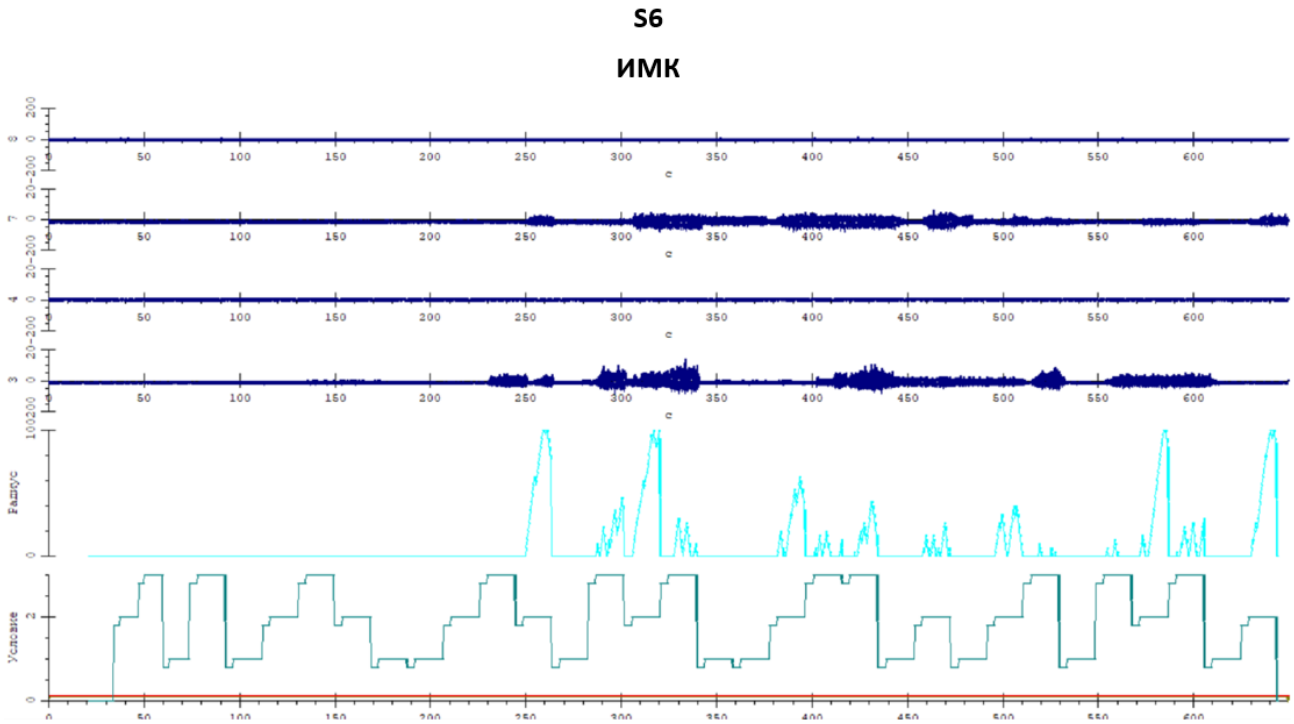

Рисунок 3.8. Электромиограмма испытуемого S6 при управлении ИМК, основанном на воображении движений, со зрительной обратной связью. Обозначения те же, что на рисунке 3.2.

Приведенное выше описание данных показывает, что, несмотря на то, что, согласно инструкции, испытуемые должны были только воображать, но не осуществлять движения в ходе работы с нейроинтерфейсом, у большинства испытуемых наблюдалась *мышечная активность*. В большей степени она была выражена в передней берцовой мышце (ПБМ) – в мышце, осуществляющей тыльное сгибание стопы, которое следовало воображать в эксперименте (табл. 3.2). В связи с этим далее будут описаны особенности ЭМГ-активности именно этой мышцы – ПБМ, а также ее антагониста – икроножной мышцы (ИМ).

Таблица 3.2. ЭМГ-активность (в мкВ, среднее ± SD) мышц правой (П) и левой (Л) ног (ЧМБ — четырехглавая мышца бедра, ДМБ — двуглавая мышца бедра, ПБМ — передняя большеберцовая мышца, ИМ — икроножная мышца) при разных условиях эксперимента: 1 – при работе с нейроинтерфейсом без дополнительных воздействий, 2 – при добавлении механотерапии, 3 – при добавлении ЧЭССМ, 4 – при добавлении обоих воздействий.

Условие	ЧМБ Л	ДМБ Л	ПБМ Л	ИМ Л	ЧМБ П	ДМБ П	ПБМ П	ИМ П
1	1.7 ± 0.4	1.7 ± 0.4	4.2 ± 3.1	1.7 ± 0.3	1.8 ± 0.5	2.1 ± 0.8	4.2 ± 2.3	1.7 ± 0.4
2	1.7 ± 0.4	1.6 ± 0.3	7.0 ± 6.6	1.8 ± 0.3	1.7 ± 0.5	1.8 ± 0.3	6.6 ± 4.9	1.8 ± 0.3
3	2.0 ± 0.4	1.7 ± 0.2	3.8 ± 1.9	1.6 ± 0.2	2.1 ± 0.6	1.9 ± 0.5	4.0 ± 0.7	1.6 ± 0.3
4	2.0 ± 0.4	1.8 ± 0.4	6.5 ± 4.7	1.7 ± 0.3	2.2 ± 0.6	1.9 ± 0.4	6.1 ± 5.1	1.7 ± 0.3

3.1.3.1. ЭМГ-активность передней большеберцовой мышцы

Для количественной оценки ЭМГ ПБМ (как и ИМ) был проведен дисперсионный анализ ЭМГ-активности во временные интервалы, когда предъявлялась инструкция воображать тыльное сгибание ЛС (Л) или ПС (П), а также при инструкции находиться в покое (R). Двухфакторный дисперсионный анализ ANOVA RM, факторы Условие (1/2/3/4) и Инструкция (Л/П/R), выявил значимые главные эффекты, представленные в табл. 3.3. Как можно видеть из табл. 3.3, получено значимое влияние фактора Инструкция (Л/П/R), а также значимое взаимодействие факторов, но не значимое влияние для фактора Условие, т.е. не выявляется значимых изменений в зависимости от наличия/отсутствия стимуляционных воздействий.

Таблица 3.3. Главные эффекты двухфакторного дисперсионного анализа ANOVA RM, факторы Условие (1/2/3/4) & Инструкция(Л/П/R).

Мышца	**Факторы**	**Tests of Within-Subjects Effects (Гринхауз-Гейзер тест)**
Левая ПБМ	инструкция	$F(1.2, 10.8) = 14.6$, $p = 0.002$, $\eta^2 = 0.619$
Левая ПБМ	условие * инструкция	$F(2.2, 19.6) = 7.1$, $p = 0.004$, $\eta^2 = 0.619$
Правая ПБМ	инструкция	$F(1.1, 9.6) = 10.9$, $p = 0.008$, $\eta^2 = 0.547$
Правая ПБМ	условие * инструкция	$F(2.5, 17.7) = 6.5$, $p = 0.008$, $\eta^2 = 0.420$

Результаты множественных сравнений представлены на рис. 3.9 и описаны ниже.

1) При инструкции воображать *ипсилатеральные* движения (ПС для правой ПБМ и ЛС – для левой ПБМ). ЭМГ-активность левой ПБМ (рис. 3.9 А) в среднем по всем испытуемым значимо больше при воображении движений ипсилатеральной ЛС, чем при инструкции находиться в покое при всех условиях проведения эксперимента, включающих механотерапию (табл. 3.4 А, рис. 3.9 Б), правой ПБМ - значимо больше, чем в покое для всех условий проведения эксперимента со стимуляционными воздействиями. При управлении нейроинтерфейсом без дополнительных воздействий увеличение ЭМГ-активности при воображении движений ЛС и ПС по сравнению с ЭМГ-активностью при инструкции находиться в покое составляет в среднем по испытуемым 14.8% ($p < 0.05$) и 20.3% (увеличение статистически не достоверно) соответственно.

2) При инструкции воображать *контралатеральные* движения стопы ЭМГ-активность как правой, так и левой ПБМ значимо не отличается от ЭМГ-активности при инструкции находиться в покое для всех условий проведения эксперимента (табл. 3.4 Б, рис. 3.9).

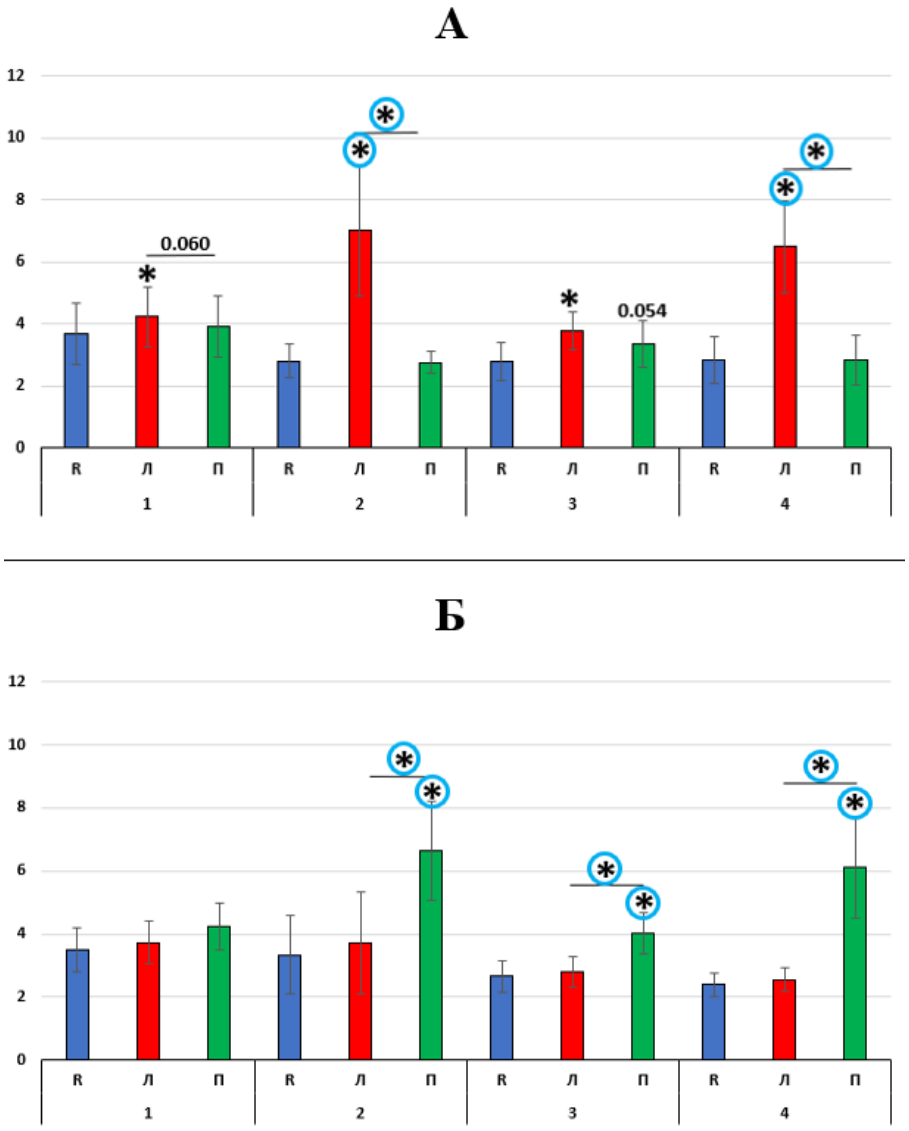

Рисунок 3.9. ЭМГ-активность левой (А) и правой (Б) передней большеберцовой мышцы (мкВ) при инструкциях находиться в покое (R), воображать движения левой (Л) и правой (П) стопы. * над столбцами – значимые отличия от ЭМГ при инструкции находиться в покое ($p < 0.05$); * между соседними столбцами – значимые отличия между ЭМГ при воображении движений правой и левой стопы при одном из условий эксперимента: 1 (при работе с нейроинтерфейсом без дополнительных воздействий) или 2 (при добавлении механотерапии), или 3 (при добавлении ЧЭССМ), или 4 (при добавлении обоих воздействий) ($p < 0.05$). В случае вероятности значимости $0.05 < p < 0.1$ величины p представлены на графиках вместо *. Обведенные голубым кругом * – отличия между ЭМГ, оказывающиеся значимыми при введении поправки Бонферрони ($p < 0.0125$).

Таблица 3.4. Изменение (в %) по сравнению с покоем ЭМГ-активности передней большеберцовой мышцы (ПБМ) и икроножной мышцы (ИМ) левой (Л) и правой (П) ног при воображении движения ипсилатеральной (А) и контралатеральной (Б) стопы при одном из условий эксперимента: 1 (при работе с нейроинтерфейсом без дополнительных воздействий) или 2 (при добавлении механотерапии), или 3 (при добавлении ЧЭССМ), или 4 (при добавлении обоих воздействий). * - значимое изменение ЭМГ-активности по сравнению с покоем ($p < 0.05$).

А

	1	2	3	4
Л ПБМ	14,8	150,0*	35,3	129,1*
П ПБМ	20,3	98,3*	51,1*	156,0*
Л ИМ	1.2*	3.9	-0.1	4.7
П ИМ	0.6	5.2	0	4.1

Б

	1	2	3	4
Л ПБМ	6.1	-1.5	16.3	0.4
П ПБМ	5.9	11.2	6	6.5
Л ИМ	0.2	1	-0.8	-1.3*
П ИМ	0.4	0.5	-1*	0.5

3) Сравнение ЭМГ-активности ПБМ при воображении движений *ипси-и контралатеральной* стопы показало, что:

3а) ЭМГ *левой* ПБМ (рис. 3.9 А) при воображении движений ипсилатеральной ЛС значимо больше, чем при воображении движений контралатеральной ПС при стимуляционных воздействиях, включающих механотерапию: на 153.68% при механотерапии и на 128.31% при одновременном воздействии ЧЭССМ и механотерапии.

3б) ЭМГ *правой* ПБМ (рис. 3.9 Б) при воображении движений ипсилатеральной ПС значимо больше, чем при воображении движений контралатеральной ЛС для всех условий, когда имеют место

стимуляционные воздействия (на 78.3% при механотерапии, на 42.4% при ЧЭССМ и на 140.3% при одновременном воздействии механотерапии и ЧЭССМ).

Итак, в отсутствие стимуляционных воздействий значимых изменений ЭМГ-активности ПБМ при воображении движений по сравнению с покоем не выявлено, а при их добавлении активность ПБМ значимо больше, чем в покое. ЧЭССМ значимо влияет на активность правой ПБМ, но не левой ПБМ. Механотерапия приводит к большему увеличению активности ПБМ, чем ЧЭССМ: при воображении движений ПС – в 5 раз, ЛС - в 2 раза. Совместные стимуляционные воздействия при воображении движений ПС суммируются, при воображении движений ЛС активность левой ПБМ при совместных стимуляционных воздействиях меньше, чем при механотерапии без ЧЭССМ.

Поскольку двухфакторный анализ не выявил значимых главных эффектов для фактора Условие, с целью детализации влияния условия был дополнительно проведен однофакторный дисперсионный анализ ANOVA RM, фактор Условие (1/2/3/4) по отдельности для правой и левой ПБМ для каждой из инструкций Л, П, и R. При проведении этого анализа были получены значимые главные эффекты для условий, приведенных в таблице 3.5: для правой ПБМ – только при условии находиться в покое, для левой ПБМ при инструкции находиться в покое, а также при воображении движений обеих стоп.

Результаты множественных сравнений представлены на рис. 3.10-3.12 и описаны ниже.

1) Сравнение ЭМГ-активности *при разных условиях проведения эксперимента* как при воображении движений *ипсилатеральной* стопы, так и при инструкции находиться в покое, не выявило значимых изменений ЭМГ-активности при введении поправки Бонферрони (рис. 3.10).

Таблица 3.5. Главные эффекты однофакторных дисперсионных анализов ANOVA RM, фактор Условие (1/2/3/4).

Мышца	Инструкция	Tests of Within-Subjects Effects
Правая ПБМ	Находиться в покое (R)	F(3.27) = 2.96, *p* = 0.05, η2 = 0.245
Левая ПБМ	Воображать движение ПС (П)	F(3.27) = 4.8, *p* = 0.008, η2 = 0.349
Левая ПБМ	Воображать движение ЛС(Л)	F(3.27) = 2.97, *p* = 0.05, η2 = 0.248
Левая ПБМ	Находиться в покое (R)	F(3.27) = 4.5, *p* = 0.011, η2 = 0.333

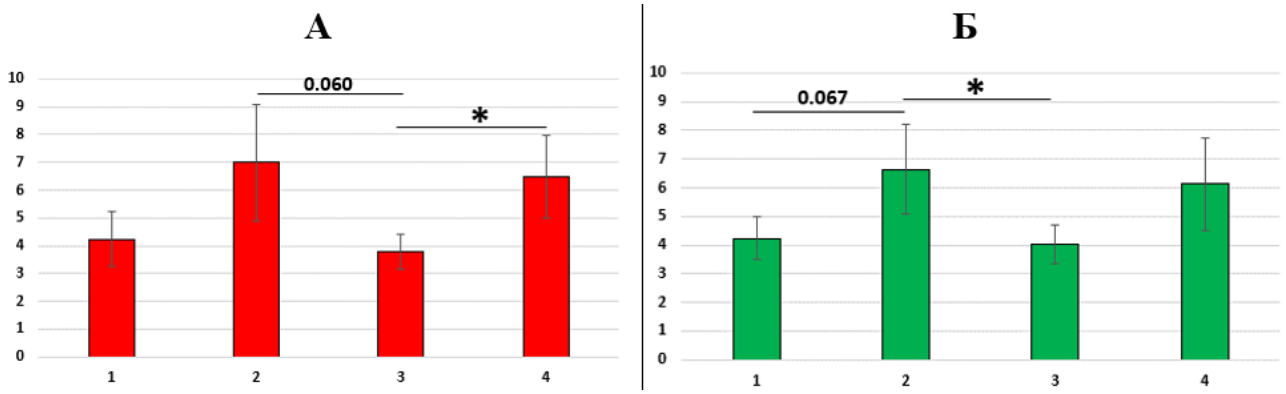

Рисунок 3.10. ЭМГ-активность левой (А) и правой (Б) передней большеберцовой мышцы (мкВ) при инструкции воображать движение ипсилатеральной стопы при разных условиях эксперимента. Обозначения те же, что на рис. 3.9.

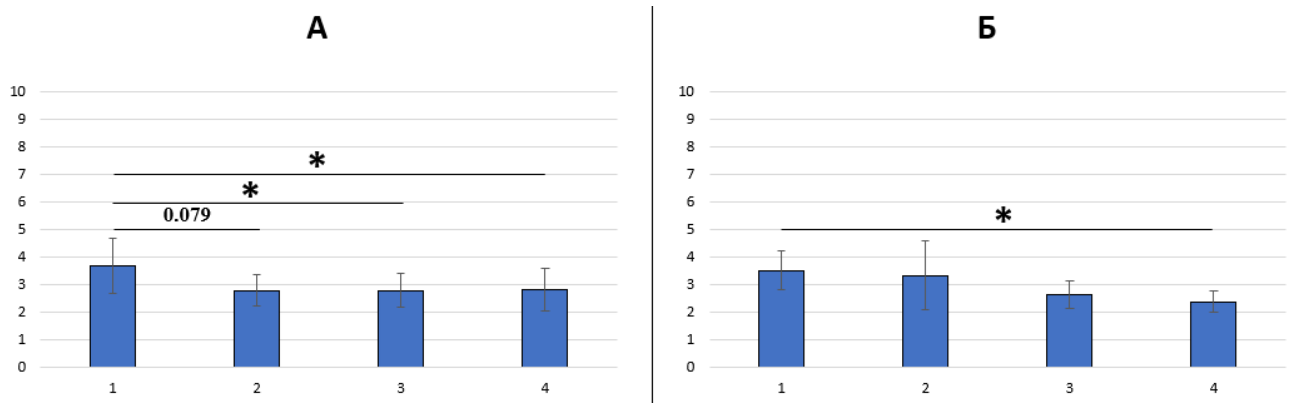

Рисунок 3.11. ЭМГ-активность левой (А) и правой (Б) передней большеберцовой мышцы (мкВ) при инструкции находиться в покое при разных условиях эксперимента. Обозначения те же, что на рис. 3.9.

2) Сравнение ЭМГ-активности *при разных условиях проведения эксперимента* при воображении движений *контралатеральной* стопы выявило уменьшение ЭМГ-активности левой ПБМ при добавлении к работе с нейроинтерфейсом стимуляционных воздействий, включающих механотерапию и ЧЭССМ (рис. 3.11 А). Для правой ПБМ значимых отличий при введении поправки Бонферрони не выявлено (рис. 3.11 Б).

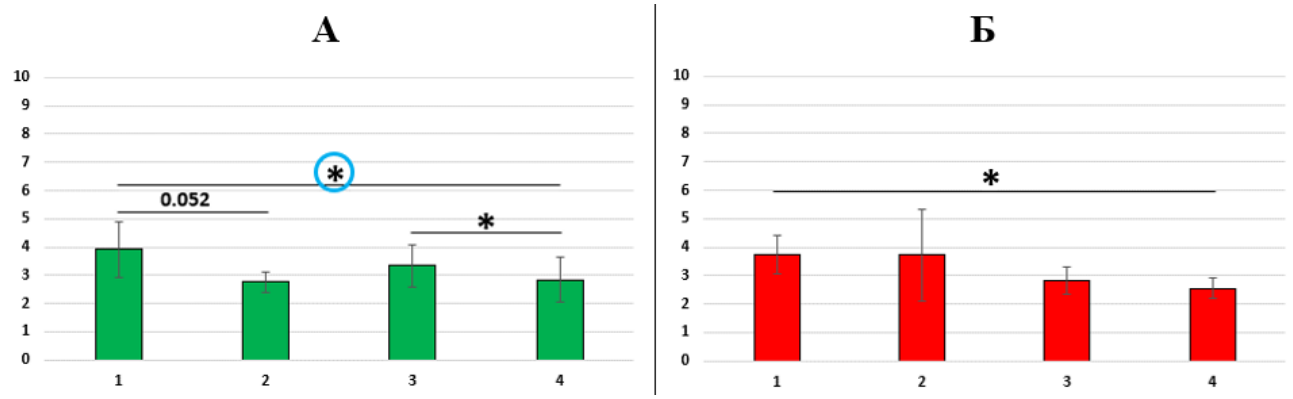

Рисунок 3.12. ЭМГ-активность левой (А) и правой (Б) передней большеберцовой мышцы (мкВ) при инструкции воображать движение контралатеральной стопы при разных условиях эксперимента. Обозначения те же, что на рис.3.9. Обведенные голубым кругом * – отличия между ЭМГ, оказывающиеся значимыми при введении поправки Бонферрони ($p < 0.0125$).

Таким образом, в отсутствие стимуляционных воздействий значимых изменений ЭМГ-активности ПБМ при воображении движений по сравнению с покоем не выявлено, а при их добавлении активность ПБМ значимо больше, чем в покое. Эти изменения больше выражены при добавлении к работе с ИМК механотерапии, а также совместно механотерапии и ЧЭССМ: при воображении движений ПС активность правой ПБМ увеличена на 98.3% и 156.0%, соответственно, при воображении движений ЛС ЭМГ левой ПБМ – на 150.0% и 129.1%. При добавлении ЧЭССМ к работе с нейроинтерфейсом значимо увеличивается ЭМГ только правой ПБМ при воображении движений только правой стопы на 51.1% (левой ПБМ - на 35.3%). Анализ ЭМГ-активности ПБМ выявил также уменьшение при воображении движений контралатеральной стопы при одновременной ЧЭССМ и механотерапии, что значимо только для левой ПБМ, но для правой ПБМ направленность изменения та же.

3.1.3.2. Икроножная мышца

Анализ ЭМГ-активности икроножной мышцы (ИМ) – антагониста ПБМ, был проведен в те же временные интервалы, что и анализ ЭМГ ПБМ, то есть когда предъявлялась инструкция воображать тыльное сгибание ЛС (Л) или ПС (П), а также при инструкции находиться в покое (R) (рис. 3.13).

Двухфакторный дисперсионный анализ ANOVA RM, факторы Условие (1/2/3/4) и Инструкция (Л/П/R), выявил главные эффекты, представленные в табл. 3.6. Как можно видеть из табл. 3.6, получено значимое влияние факторов Условие (1/2/3/4) и Инструкция (Л/П/R), а также значимое влияние взаимодействия этих факторов на ЭМГ-активность ИМ.

Отметим, что, хотя средняя активность антагониста (ИМ) меньше, чем агониста (ПБМ) на 56.6%, связь с фактором Условие (1/2/3/4) у него выше (для ПБМ он был не значим).

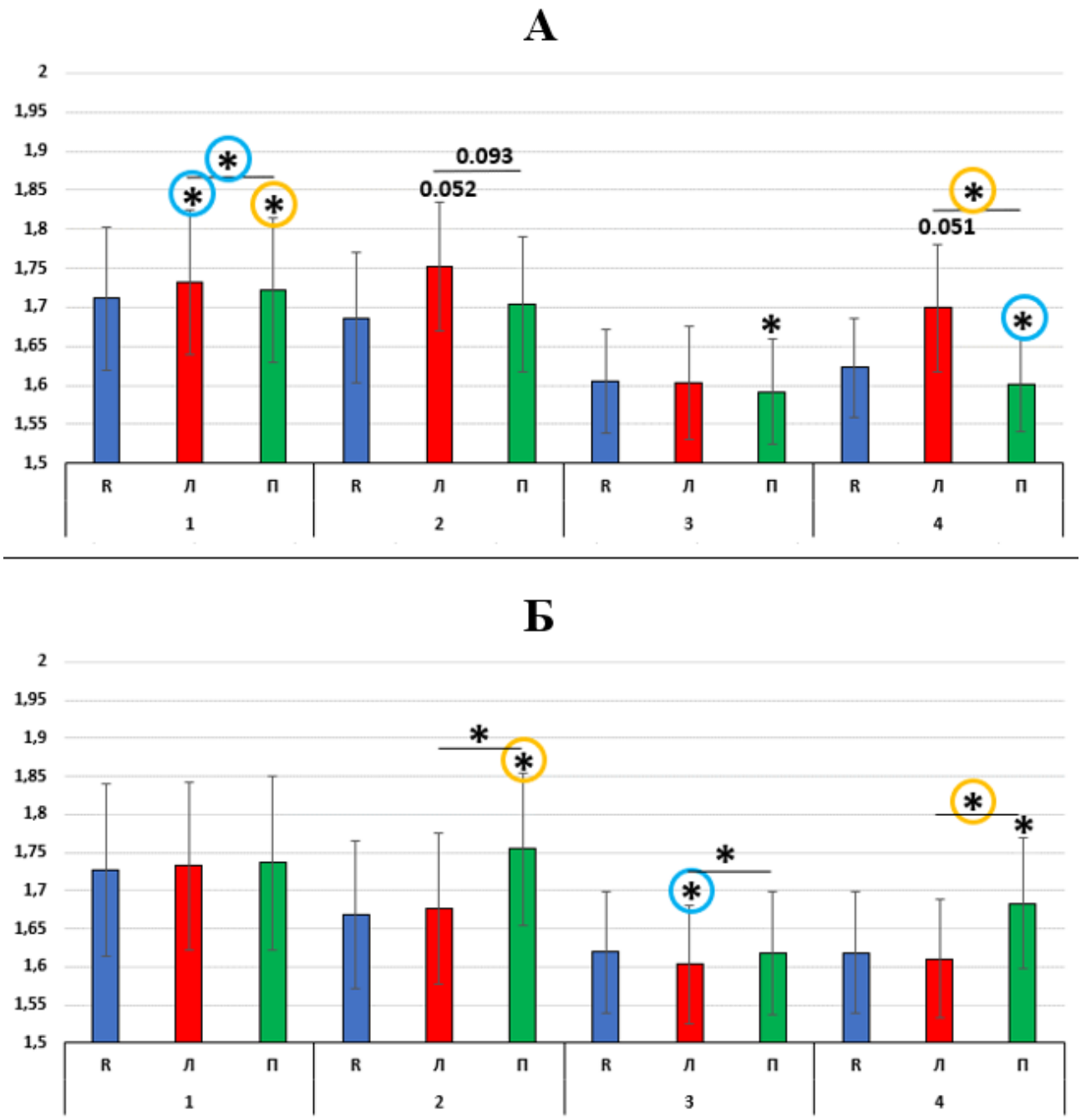

Рисунок 3.13. ЭМГ-активность левой (А) и правой (Б) икроножной мышцы (мкВ) при инструкциях находиться в покое (R), воображать движения левой (Л) и правой (П) стопы. Обозначения те же, что на рис. 3.9. Обведенные желтым кругом * – отличия между ЭМГ, показывающие тенденцию значимости при введении поправки Бонферрони ($0.0125 < p < 0.025$).

Таблица 3.6. Главные эффекты двухфакторного дисперсионного анализа ANOVA RM, факторы Условие (1/2/3/4) & Инструкция(Л/П/R).

Мышца	Факторы	Tests of Within-Subjects Effects
Правая ИМ	условие	$F(2, 21)=7.2$, $p=0.005$, $\eta^2=0.445$
	инструкция	$F(1, 21)=7.5$, $p=0.021$, $\eta^2=0.454$
	условие * инструкция	$F(2.3, 21)=4.7$, $p=0.017$, $\eta^2=0.342$
Левая ИМ	условие	$F(1.6, 14)=5.3$, $p=0.024$, $\eta^2=0.370$
	инструкция	$F(1.2, 11)=8$, $p=0.013$, $\eta^2=0.470$
	условие * инструкция	$F(2.7, 24.6)=3.5$, $p=0.034$, $\eta^2=0.420$

Результаты множественных сравнений отмечены на рис. 3.13 и описаны ниже.

Сравнение ЭМГ-активности *при разных инструкциях (воображать движения ПС или ЛС или находиться в покое)* выявило следующие особенности:

1) При инструкции воображать *ипсилатеральные* движения (ПС для правой ИМ и ЛС – для левой ИМ) ЭМГ-активность левой ИМ в среднем по всем испытуемым значимо больше, чем в покое, только при работе с нейроинтерфейсом без дополнительных воздействий (рис. 3.13 А, табл. 3.4). Для ЭМГ-активности правой ИМ наблюдается лишь тенденция значимости отличия от покоя в условиях добавления механотерапии. При управлении нейроинтерфейсом без дополнительных воздействий увеличение ЭМГ-активности по сравнению с ЭМГ-активностью при инструкции находиться в покое при воображении движений ПС и ЛС составляет в среднем по испытуемым 0.56% и 1.2% соответственно, при добавлении механотерапии – 5.2% и 3.9%, при добавлении механотерапии и ЧЭССМ одновременно – 4.1% и 4.7%.
2) При инструкции воображать *контралатеральные* движения стопы ЭМГ-активность левой ИМ значимо отличается от ЭМГ-активности при инструкции находиться в покое только для условия с обоими видами стимуляционных воздействий (рис. 3.13 А, , табл. 3.5), а правой ИМ – только при добавлении ЧЭССМ – уменьшение на 1% (рис. 3.13 Б).

3) Сравнение ЭМГ-активности ИМ при воображении движений *ипси-* и *контралатеральной* стопы показало, что:

   3а) ЭМГ *левой* ИМ (рис. 3.13 А) при воображении движений ипсилатеральной ЛС значимо больше, чем при воображении движений контралатеральной ПС при управлении нейроинтерфейсом без стимуляционных воздействий (на 0.6%), а также при добавлении обоих видов стимуляционных воздействий (тенденция) (на 6.1%);

   3б) ЭМГ *правой* ИМ (рис. 3.13 Б) при воображении движений ипсилатеральной ПС больше (тенденция), чем при воображении движений контралатеральной ЛС на 4.5% при одновременном воздействии механотерапии и ЧЭССМ.

Сравнение ЭМГ-активности ИМ *при разных условиях проведения эксперимента* выявило следующие особенности:

1) При воображении движений *ипсилатеральной* стопы наблюдается значимое уменьшение в ЭМГ-активности как правой, так и левой ИМ при добавлении к работе с нейроинтерфейсом ЧЭССМ относительно условия добавления только механотерапии (рис. 3.14 А, Б). Кроме того, для правой ИМ наблюдается значимое уменьшение ЭМГ-активности при условии добавления ЧЭССМ относительно работы с нейроинтерфейсом без дополнительных воздействий (рис. 3.14 Б).
2) При воображении движений *контралатеральной* стопы наблюдается уменьшение ЭМГ-активности правой ИМ при добавлении к работе с нейроинтерфейсом стимуляционных воздействий, включающих ЧЭССМ (рис. 3.15 Б). Также наблюдается тенденция уменьшения ЭМГ-активности как правой, так и левой ИМ при условиях добавлениях ЧЭССМ относительно условий добавления механотерапии (рис. 3.15 А, Б).

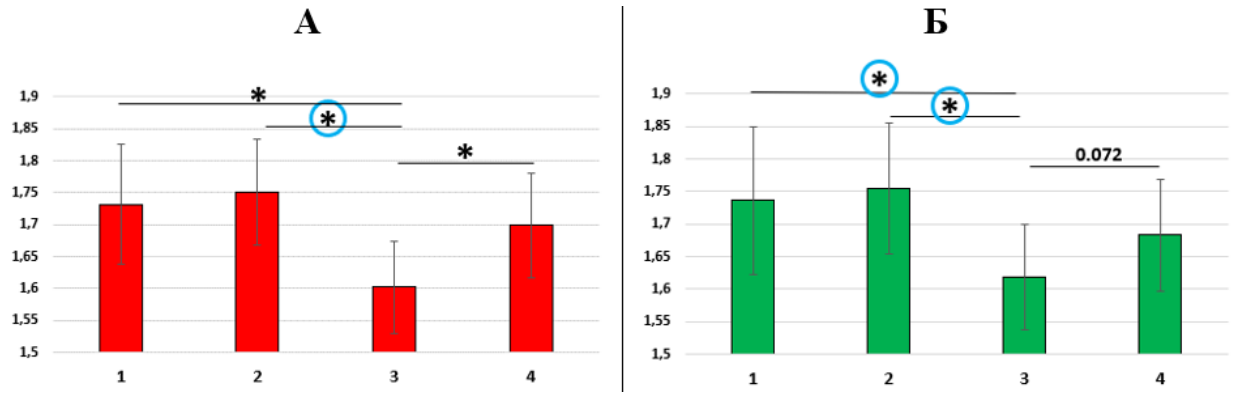

Рисунок 3.14. ЭМГ-активность левой (А) и правой (Б) икроножной мышцы (мкВ) при инструкции воображать движение ипсилатеральной стопы при одном из условий эксперимента. Обозначения те же, что на рис. 3.9 и 3.13.

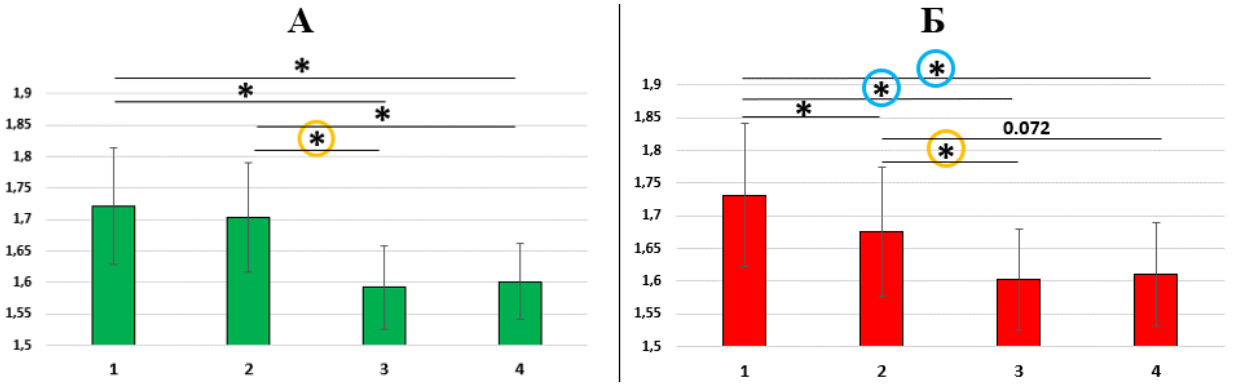

Рисунок 3.15. ЭМГ-активность левой (А) и правой (Б) икроножной мышцы (мкВ) при инструкции воображать движение контралатеральной стопы при одном из условий эксперимента. Обозначения те же, что на рис. 3.9 и 3.13.

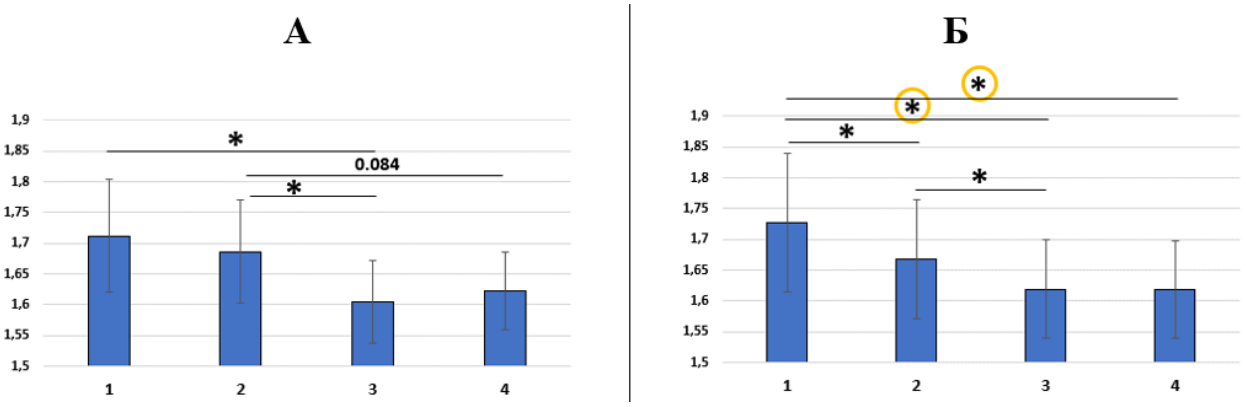

Рисунок 3.16. ЭМГ-активность левой (А) и правой (Б) икроножной мышцы (мкВ) при инструкции находиться в покое при одном из условий эксперимента. Обозначения те же, что на рис. 3.15.

3) При инструкции находиться *в покое* наблюдается тенденция уменьшения в ЭМГ-активности правой ИМ при всех условиях проведения эксперимента, включающих ЧЭССМ (рис. 3.16 Б). Для левой ПБМ значимых отличий при введении поправки Бонферрони не выявлено (рис. 3.16 А).

Итак, наиболее существенные изменения в зависимости от условий эксперимента – это уменьшение активности ИМ при ЧЭССМ. Как для левой, так и для правой ИМ характерно значимое уменьшение ЭМГ-активности при воображении движений контралатеральной стопы относительно состояния покоя: для правой ИМ при добавлении к работе нейроинтерфейса только ЧЭССМ, для левой – при добавлении ЧЭССМ вместе с механотерапией. Для левой ИМ наблюдается значимое увеличение ЭМГ-активности при воображении ипсилатеральной стопы относительно состояния покоя и относительно воображения движений контралатеральной стопы в условиях работы с нейроинтерфейсом без дополнительных воздействий. При воображении движений ипсилатеральной стопы ЭМГ-активность как левой, так и правой ИМ значимо уменьшается при добавлении ЧЭССМ относительно условия добавления механотерапии, и только для правой ИМ – относительно управления нейроинтерфейсом без дополнительных воздействий. При воображении движений контралатеральной стопы ЭМГ-активность правой ИМ значимо уменьшается при всех условиях с добавлением ЧЭССМ.

Таким образом, наиболее выраженные изменения в ЭМГ-активности при управлении нейроинтерфейсом происходят у агониста (ПБМ) тыльного сгибания стопы, нежели чем у антагониста (ИМ). В отличие от ПБМ, для ИМ наблюдается значимое уменьшение ЭМГ-активности при воображении движений контралатеральной стопы относительно состояния покоя.

Итак, анализ мозговой и мышечной активности показал:

1. Точность классификации (ТК) сигналов мозга при воображении тыльного сгибания стоп при добавлении к работе с нейроинтерфейсом совместных

стимуляционных воздействий на уровне спинного мозга (ЧЭССМ при воображении движений) и мышц, движение которых воображается (пассивное перемещение при механотерапии в случае успешного воображения движения) увеличена по сравнению с ТК в отсутствии стимуляционных воздействий на 9%. Механотерапия без ЧЭССМ не приводит к значимому увеличению ТК, а ЧЭССМ без механотерапии значимо увеличивает ТК только при воображении движений ЛС (на 6.8%).

2. ЧЭССМ и механотерапия приводят к изменению взаимодействия между ритмами мозга. В отсутствии дополнительных стимуляционных воздействий значимых различий десинхронизации между ритмами альфа, бета-1 и бета-2 диапазонов не было выявлено, а добавление механотерапии приводит к появлению различий между ритмами исследованных диапазонов, а при добавлении ЧЭССМ выявлены значимые различия между альфа и бета-ритмами, но бета-1 и бета-2 между собой значимо не различаются. Величина десинхронизации при воображении движений правой и левой стопы значимо отличается на отведении Cp2, но не на Cp1 (то есть в правом, но не в левом полушарии).

3. Воображение тыльного сгибания стопы при работе с нейроинтерфейсом приводит к изменениям активности мышц голени, больше выраженной в передней большеберцовой мышце (ПБМ), обеспечивающей реальное выполнение воображаемого движения стопы. В отсутствие стимуляционных воздействий значимых изменений активности ПБМ при воображении движений по сравнению с покоем не выявлено. При добавлении к работе с нейроинтерфейсом механотерапии активность ПБМ при воображении движений увеличена в среднем на 133.3%, совместно механотерапии и ЧЭССМ – на 142.6%. При добавлении только ЧЭССМ значимо увеличивается только ЭМГ правой ПБМ при воображении движений только правой стопы на 51.1%. В отличие от ПБМ ее антагонист - ИМ, значимо, но слабо (на 1.2%, и только на левой голени) изменяет

активность при воображении движений в отсутствие стимуляционных воздействий, увеличивая ее. При некоторых стимуляционных воздействиях наблюдается значимое уменьшение активности ИМ при воображении движений контралатеральной стопы по сравнению с покоем.

Таким образом, модификация афферентных входов при кинестетическом воображении движений тыльного сгибания правой и левой стопы оказывает влияние как на активность мозга, увеличивая ТК, так и на активность мышц, проявляя сложный паттерн активации и торможения агонистов и антагонистов по-разному для правой и левой ноги. В связи с этим встает вопрос об асимметрии при организации воображаемых движений, который наиболее удобно изучить на примере верхних конечностей, так как они имеют большее представительство и латерализацию в моторной коре головного мозга. Кроме того, малоизученным остается вопрос о сравнении активности мозга при кинестетическом воображении движений верхних и нижних конечностей, в том числе и локомоции, а также вопрос о динамике обучения воображению движений верхних и нижних конечностей и изменениях активности мозга при этом.

3.2. Сравнение особенностей воображения движений верхних и нижних конечностей

Исследование особенностей воображения движений верхних и нижних конечностей проводили, регистрируя ЭЭГ-активность мозга при воображении движений раскрытия правой и левой кисти, тыльного сгибания правой и левой стопы и локомоции, начинающейся с правой или левой ноги, в течение 10 дней. Результаты анализа ТК сигналов мозга, десинхронизации ритмов в альфа, бета-1 и бета-2 диапазонах, в среднем по 10 дням и для каждого дня по-отдельности представлены ниже.

3.2.1. Точность классификации при воображении движений кистей, стоп и локомоции

Средние по всем дням и испытуемым величины ТК представлены на рис. 3.17 и составляют при воображении кистей, стоп и локомоции 54,3 ± 10,8%, 51,1 ± 10,5% и 50,2 ± 7,5% (среднее ± SD). Анализ ANOVA RM с зависимой переменной в виде среднего диагональных элементов матрицы ошибок показал статистически достоверный эффект для типа эксперимента (кисти/стопы/локомоция) $F(2.38) = 6.20$, $p = 0.0047$: ТК при воображении движений кистей значимо выше, чем при воображении движений стоп и локомоции.

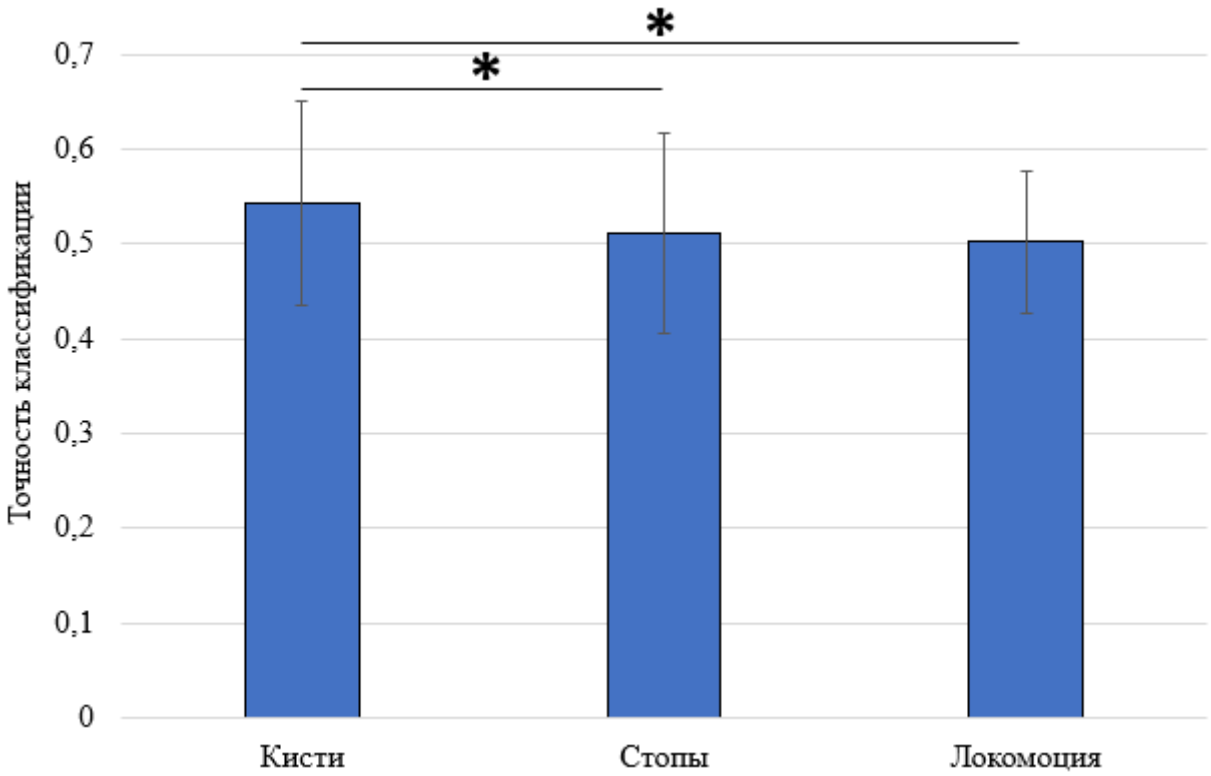

Рисунок 3.17. Средняя по всем дням и испытуемым точность классификации сигналов мозга при воображении движений кистей, стоп и локомоции (среднее ± SD). * между столбцами – значимые отличия между точностью классификации при разных условиях эксперимента.

Динамика изменений величин ТК при воображении движений кистей, стоп и локомоции на протяжении 10 дней представлена на рис. 3.18. Для оценки динамики изменений ТК был проведен однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA RM) отдельно для воображения движений кистей, стоп и локомоции. Проведенная проверка наличия тренда любой конфигурации выявила значимость только для условия воображения движений стоп: данные значимо приближаются квадратичной параболой. Значим главный эффект F(9,11) = 4, 0.53, p=0.016, η^2=0.768. Поскольку отличий от нормальности не выявлено, использовался параметрический анализ. Множественные сравнения двух методов LSD и Bonferroni выявляют значимость отличий лишь 7 и 10 дня. Это означает, что ТК движений стоп увеличивается к 7 -й сессии и затем к 10-й сессии падает.

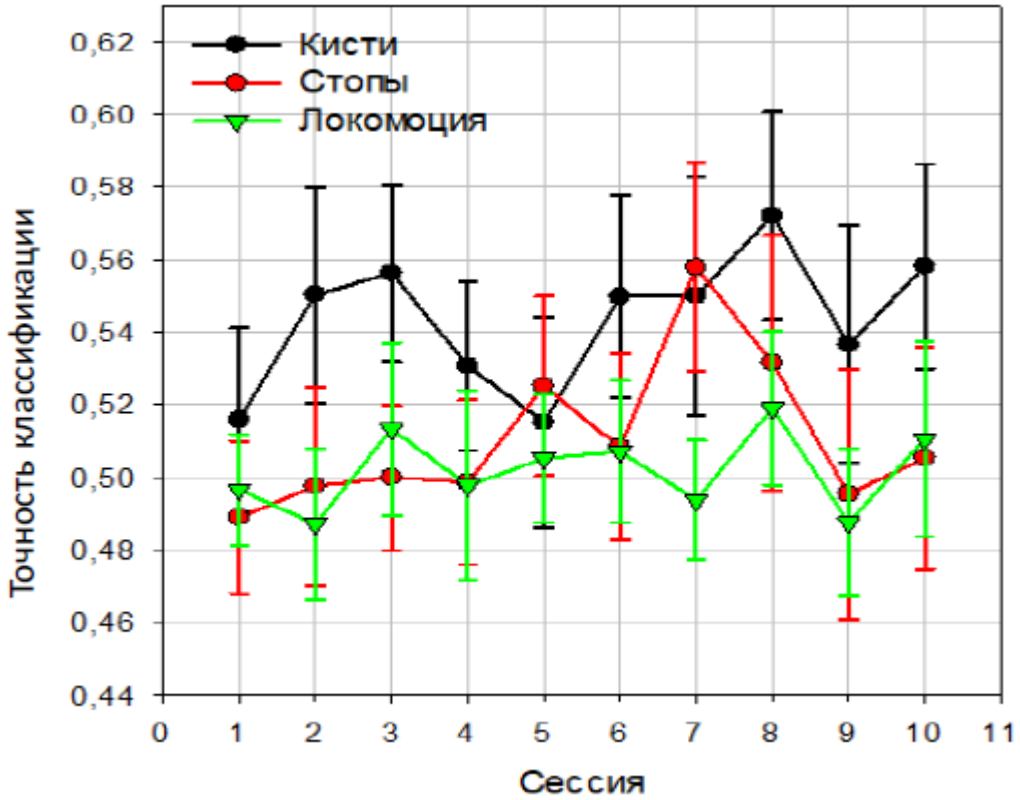

Рисунок 3.18. Средняя по всем испытуемым точность классификации сигналов мозга при воображении движений кистей, стоп и локомоции для 10 сессий (дней) (среднее ± SD).

Для оценки *индивидуальной* динамики изменений ТК в процессе обучения был проведен регрессионный анализ для каждого индивида по отдельности. Аппроксимация данных по сессиям прямыми выявила разнонаправленный характер изменений ТК у разных людей (табл. 3.7). При воображении движений кисти у 4-х испытуемых угол наклона прямой был значим и положителен (у одного – тенденция), у 4-х – отрицателен (у одного – тенденция). При воображении движений стоп у 4-х испытуемых угол наклона прямой был значим и положителен (у одного – тенденция), у одного – отрицателен (у двоих – тенденция). При воображении локомоции у 3-х испытуемых угол наклона прямой был значим и положителен (у одного – тенденция), у 2-х – отрицателен. Лишь у одного из этих испытуемых положительный угол наклона прямой был значим для всех трех условий.

Проверка различий ТК при воображении движений кистей, стоп и локомоции для каждой сессии по отдельности (ANOVA) выявила значимости главных эффектов для 2, 3, 7, 8 и 10 сессии (для 4 и 9 сессий- тенденции). Множественные сравнения выявляют значимость отличий между ТК кисти-стопы для 3 и 10 сессий, кисти-локомоция для 2, 3, 8 и 10 сессий (для обеих пар ТК при воображении движений кистей больше), стопы-локомоция для 7 сессии (ТК при воображении движений стоп больше) (табл. 3.8).

Для анализа величин ТК был дополнительно использован метод классификации, позволяющий оценить отдельно ТК 1) при воображении правой конечности по сравнению с покоем и 2) при воображении левой конечности по сравнению с покоем (рис. 3.19 А, Б).

Анализ данных с использованием ANOVA не выявил различий между величинами ТК при воображении правой или левой стороны тела, за исключением тенденции ($p = 0.083$) большей ТК при воображении движения в 10 сессии правой стопы, чем левой на 2%.

Таблица 3.7. Значимости угла наклона прямыми при аппроксимации данных по сессиям. p – положительный знак угла наклона; m – отрицательный знак угла наклона; t – тенденция; прочерк – незначимо.

Испытуемый	Кисти	Стопы	Локомоция
1	-	-	pt
2	m	-	m
3	m	mt	m
4	-	m	-
5	-	p	-
6	p	-	p
7	-	-	-
8	-	-	-
9	pt	p	-
10	-	-	-
11	p	p	-
12	p	p	p
13	mt	-	-
14	-	-	-
15	-	pt	-
16	-	-	p
17	p	-	-
18	-	mt	m
19	m	-	-
20	-	-	-

Анализ различий между условиями воображения движений с использованием ANOVA выявил значимо бОльшую ТК при воображении движений 1) левой кисти, чем левой стопы в 3, 5 и 8 сессии, правой кисти, чем правой стопы только в 5 сессию; 2) левой кисти, чем локомоции с левой ноги в 9 и 10 сессию.

Таблица 3.8. Результаты однофакторного дисперсионного анализа, демонстрирующие значимость различий между точностью классификации сигналов мозга при воображении движений кистей, стоп и локомоции по сессиям (дням).

Сессия (день)	Кисти-стопы, *p*	Кисти-локомоция, *p*	Стопы-локомоция, *p*
1	-	-	-
2	-	0.029	-
3	0.001	0.021	-
4	-	-	-
5	-	-	-
6	-	-	-
7	-	-	-
8	-	-	0.023
9	-	-	-
10	0.034	-	-

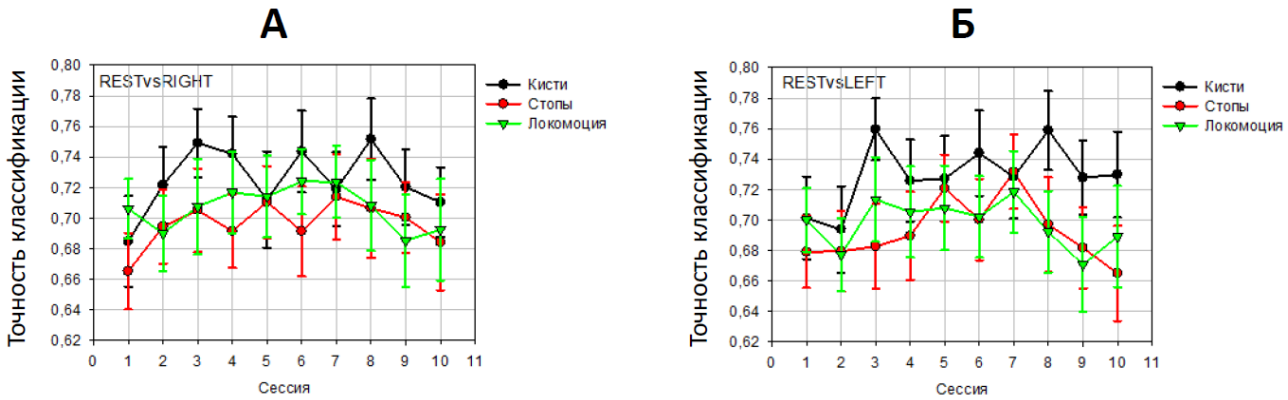

Рисунок 3.19. Средняя по всем испытуемым точность классификации сигналов мозга при воображении правой конечности (кисти/стопы/локомоции с правой ноги) по сравнению с покоем (А) и при воображении левой конечности (кисти/стопы/локомоции с левой ноги) по сравнению с покоем (Б).

3.2.2. Анализ десинхронизации ритмов при воображении движений кистей, стоп и локомоции

3.2.2.1. Дисперсионный анализ

Анализ величин десинхронизации ритмов в альфа и бета- диапазонах проводился методом дисперсионного анализа отдельно для воображения движений кистей, стоп и локомоции. Статистически достоверные эффекты по результатам этого анализа представлены в таблице 3.9. Видно, что при воображении движений кисти статистически значимых эффектов больше, чем при воображении движений стоп и локомоции.

Опишем основные результаты множественных сравнений при воображении движений кистей:

1. При воображении движений правой кисти десинхронизация в отведении C3 больше, чем в отведениях F3, Fz, F4 и T7, а при воображении движений левой кисти – в отведении C3 больше, чем в отведениях F3 и T7. В правом полушарии как при воображении как правой, так и левой кисти в отведении C4 десинхронизация больше, чем в отведении T8. Следовательно, при воображении движений как правой, так и левой кисти десинхронизация в отведении C3 (т.е. в области проекции кисти левого полушария) больше, чем в лобных и височных отведениях левого полушария, но при воображении движений правой кисти кроме этого есть отличия с лобными долями контралатерального (правого) полушария. В правом полушарии при воображении движений как правой, так и левой кисти десинхронизация в отведении C4 (т.е. в области проекции кисти правого полушария) больше, чем только в височных отведениях этого же полушария. Итак, десинхронизация при воображении как правой, так и левой кисти более выражена в левом полушарии, чем в правом; и при этом в левом полушарии десинхронизация отличается от большего количества отведений при воображении движений правой кисти, чем левой.

Таблица 3.9. Результаты дисперсионного анализа десинхронизации ритмов, факторы День эксперимента (1-10), Отведение, Сторона тела (левая/правая), Диапазон (альфа/бета-1/бета-2).

	Факторы	F	p-value
Кисти	День эксперимента	2.97	0.003
	Отведение	3.18	4.65^{-7}
	День эксперимента : отведение	1.22	0.013
	Отведение : Сторона тела	5.12	8.66^{-14}
	Электроды : диапазон	1.77	7.56^{-4}
	День эксперимента : отведение : Сторона тела : диапазон	1.44	4.23^{-9}
Стопы	День эксперимента	2.2	0.027
	День эксперимента : Отведение	1.3	0.002
	Отведение : Сторона тела	4.1	3.92^{-10}
Локомоция	Отведение : Сторона тела	2.13	0.0012

2. При анализе активности мозга, возникающей при воображении движений и правой и левой кисти вместе, выявлены отличия между диапазонами бета-1 и бета-2. В диапазоне бета-1 десинхронизация в отведении C3 значимо выше, чем в F3, Fc1, Fc5 и Fz, в отведении C4 – чем в отведениях F3 и Fz. В диапазоне бета-2 в отведениях C1, Cp1, C2, Cp2 и Pz – десинхронизация значимо больше, чем в отведении Oz. Итак, в диапазоне бета-1 в левом полушарии выявлена бОльшая десинхронизация в области проекции кисти, которая значимо отличается от четырех соседних областей, а в правом полушарии – только от контралатерального (F3) и центрального (Fz) лобного. В диапазоне же бета-2 отличия десинхронизации преобладают в правом полушарии, и области, где

десинхронизация больше выражена, смещены в направлении темени и к средней линии.

Множественные сравнения при воображении движений стоп выявляют значимые отличия только при воображении движений левой стопы, когда десинхронизация ритмов выше в отведениях Cp2 и Cp5 (то есть как в правом, так и в левом полушарии) выше, чем в отведении T7.

При воображении локомоции множественные сравнения не выявляют значимых отличий.

Сравнение величин десинхронизации в зависимости от дня обучения движениям методом дисперсионного анализа выявило значимые различия в степени десинхронизации ритмов при воображении движений кистей и стоп, но не локомоции. Десинхронизация ритмов значимо больше при воображении движений кистей в 1-ый день эксперимента, чем в 3-ий и 8-ой дни; стоп - в 1-ый день эксперимента, чем в 8-ой день, а также в 5-ый, чем в 10-ый. Для локомоции значимости нет.

Таким образом, большее количество значимых эффектов выявлено при воображении движений кисти, меньшее – при воображении локомоции. Это соответствует результатам анализа ТК (ТК при воображении движений выше, чем при воображении движений стоп и локомоции).

3.2.2.2. Анализ средней по всем дням десинхронизации ритмов

Анализ средней по всем испытуемым и по всем дням десинхронизации ритмов в диапазонах альфа, бета-1 и бета-2 (рис. 3.20 и 3.21) отдельно для каждого канала выявил следующие основные моменты:

1. Только при воображении движений кисти средняя десинхронизация значимо выше нуля с поправкой Бонферрони ($p_{corrected} = 0.000099$) (более жесткий критерий, см. Методику): в отведении C3 в альфа-диапазоне при

воображении движений правой и левой кисти и в отведениях C3 и Cp1 в бета-1 диапазоне при воображении движений правой кисти. Это означает, что самая выраженная десинхронизация ритма наблюдается при воображении движений кисти, причем максимумы десинхронизациипри воображении движений обеих кистей располагаются в левом полушарии в отведении над проекцией области,

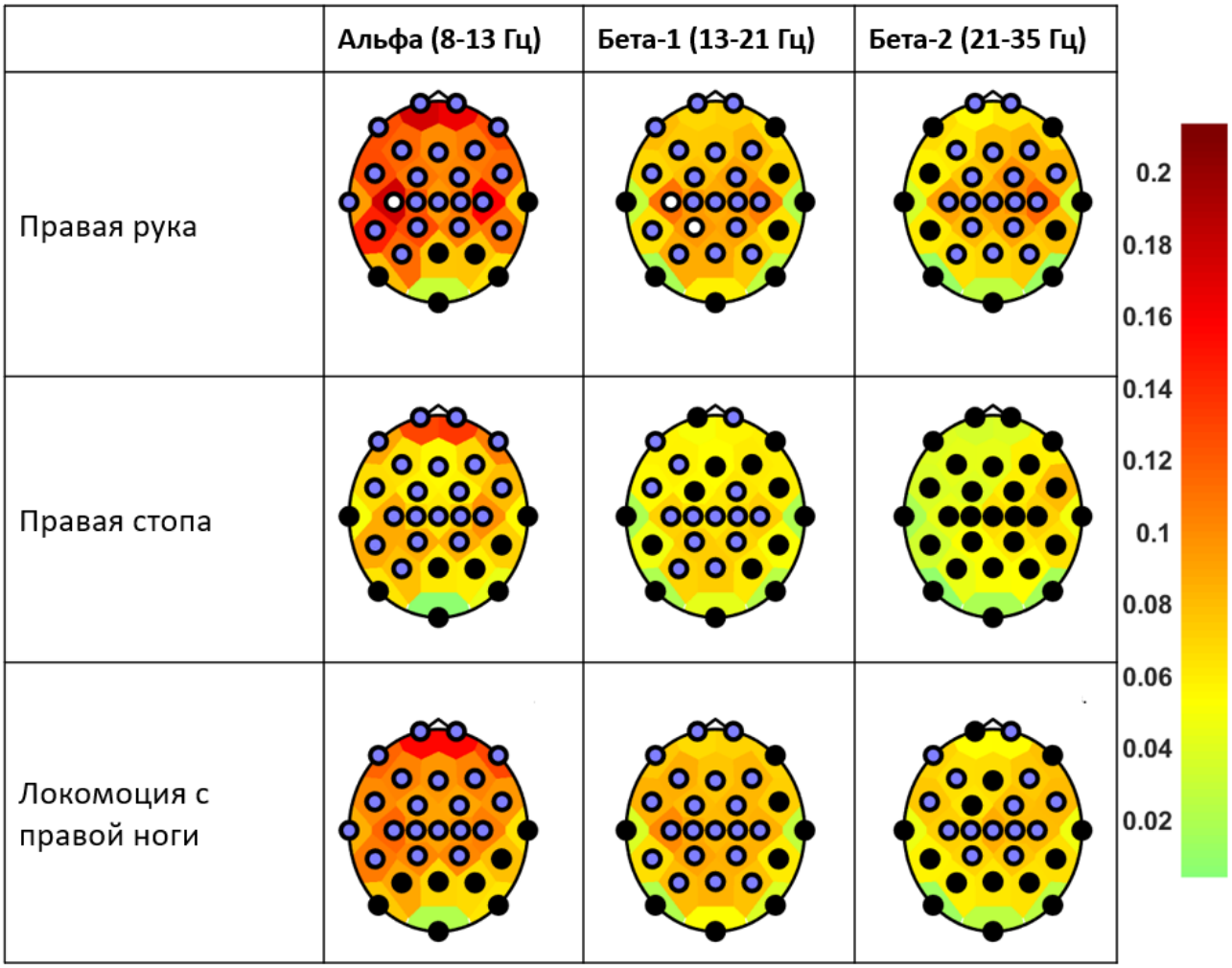

Рисунок 3.20. Средние по всем дням и испытуемым значения десинхронизации ритмов в альфа (8-13 Гц), бета-1 (13-21 Гц) и бета-2 (21-35 Гц) диапазонах при воображении движений кистей и стоп правой стороны тела и локомоции с правой ноги. Белым отмечены каналы, на которых средняя десинхронизация значимо выше нуля с поправкой Бонферрони ($p_{corrected}$ = 0.000099), фиолетовым — с поправкой Бенджамини-Хохберга ($p_{corrected}$ = 0.0278).

обеспечивающей движения правой кисти (контралатерально воображаемой правой кисти, ипсилатерально – левой).

2. При воображении движений как правой, так и левой стопы (но не кисти и не локомоции) в бета-2 диапазоне уровень десинхронизации ритма значимо от нуля не отличается.

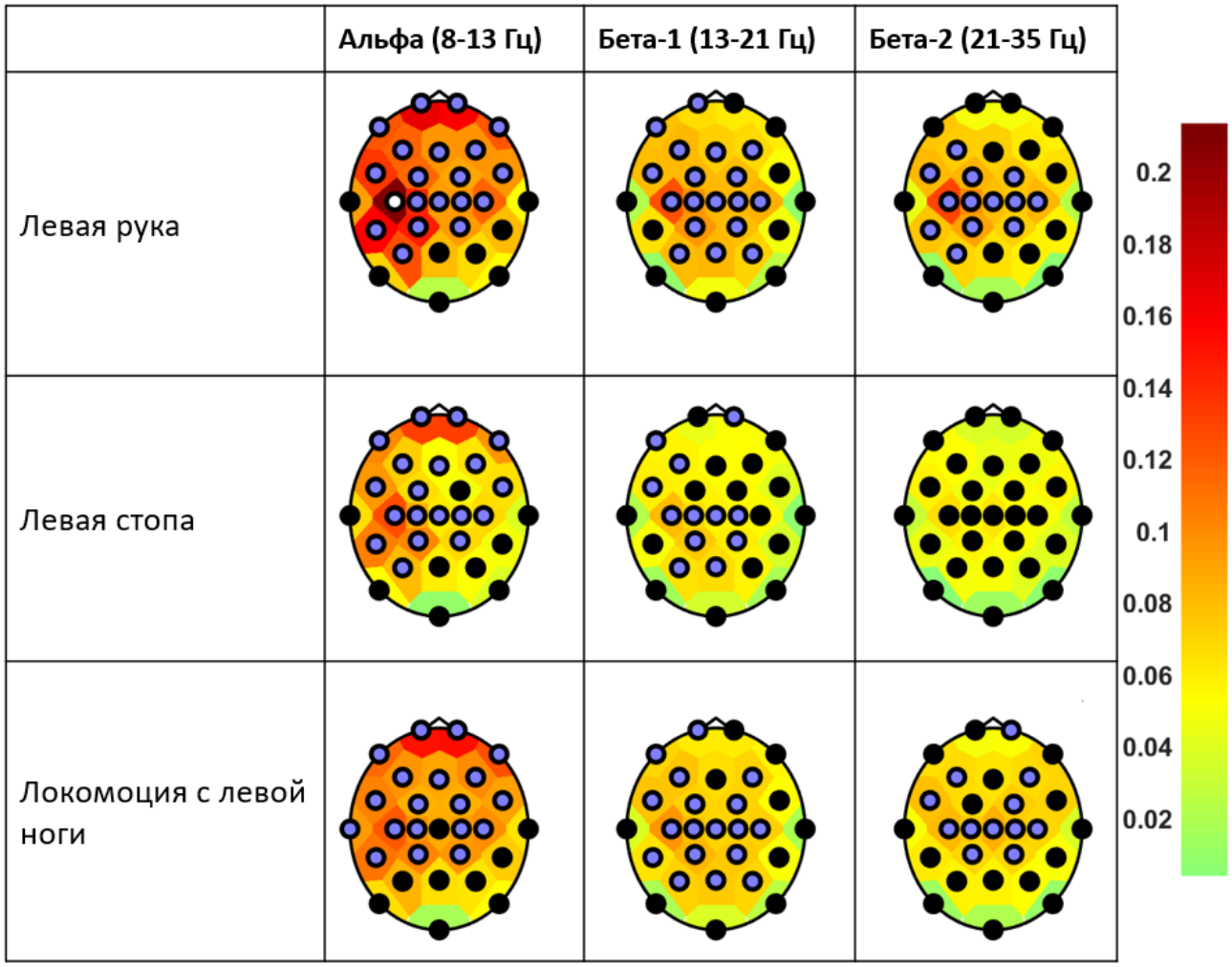

Рисунок 3.21. Средние по всем дням и испытуемым значения десинхронизации ритмов в альфа (8-13 Гц), бета-1 (13-21 Гц) и бета-2 (21-35 Гц) диапазонах при воображении движений кистей и стоп левой стороны тела и локомоции с левой ноги. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.20.

3. Различия в десинхронизации ритмов при воображении движений правой или левой конечности (и локомоции с правой или левой ноги) показали следующее (рис. 3.22):

3.1. В отведениях, располагающихся над структурами левого полушария в альфа и бета-2 диапазонах десинхронизация больше выражена при воображении правой конечности, чем левой (при воображении движений кисти в отведениях C3 и C1 в альфа-, C3 и Cp5 в бета-2 диапазоне; при воображении движений стоп в отведениях C3 и Fc5 в альфа-, C3 и T7 в бета-2 диапазоне).

3.2. В отведениях, располагающихся над структурами правого полушария в альфа, бета-1 и бета-2 диапазонах десинхронизация больше при воображении движений левой конечности, чем правой (при воображении движений кисти в отведениях C2, C4, Fc2, Cp6, T8 в альфа-, C2, C4, Fc2, Cp6, T8, Fc6, F4, Fp2 в бета-1, C2, C4, Fc2, Cp6, Fc6, F4, Fp2, Cp2, P4 в бета-2 диапазоне; при воображении движений стоп в отведениях C4, Cp6, T8 в альфа-, C2, C4, Fc6, Cp6, T8 в бета-1, C4, P4 в бета-2 диапазоне; при воображении локомоции в отведениях Cz, C2, C4, Fc2, Fc6, F4, F8 в бета-1 диапазоне). Можно видеть, что область, где десинхронизация значимо отличается при воображении движения правой и левой конечности в правом полушарии менее локальна, чем в левом.

3.3. При воображении локомоции значимых отличий в альфа и бета-2 диапазонах не выявлено.

3.4. В диапазоне бета-1 для всех видов воображаемых движений значимые отличия выявлены лишь в правом полушарии, причем десинхронизация больше при воображении движений левой стороны тела, чем правой. Это свидетельствует о том, что в бета-1 диапазоне десинхронизация в левом полушарии не отличается при воображении движений правой и левой конечности, а в правом полушарии она больше при воображении движений левой конечности, чем правой.

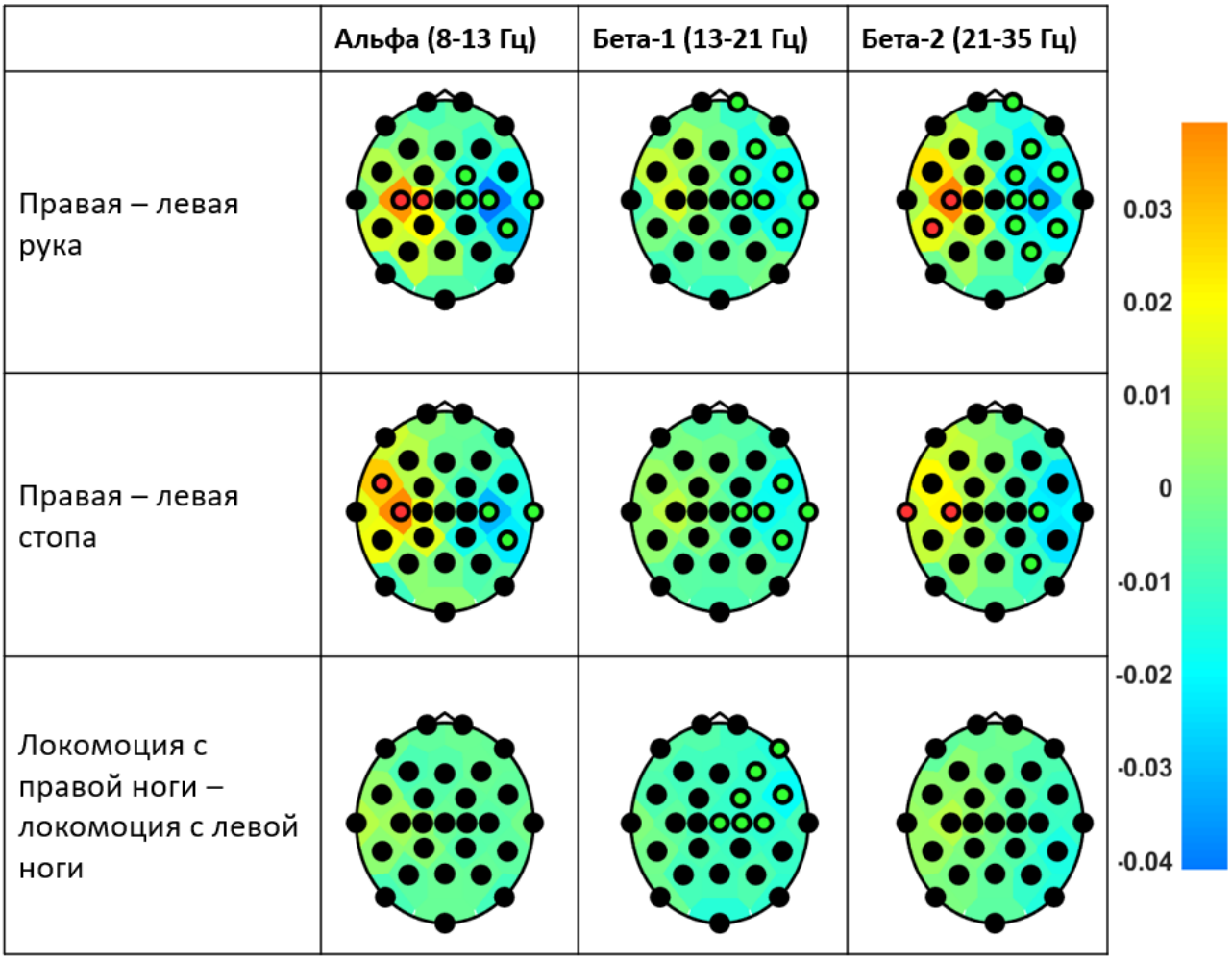

Рисунок 3.22. Средние по всем дням и испытуемым значения разницы между десинхронизацией ритмов при воображении движений правой и левой руки, при воображении движений правой и левой стопы, при воображении движений локомоции, начинающейся с правой и левой ноги в альфа (8-13 Гц), бета-1 (13-21 Гц) и бета-2 (21-35 Гц) диапазонах. Цветом указаны электроды, на которых разница была значима (по результатам пермутационного теста с поправкой на число сравнений, $p < 0.0056$): красные – разница положительная, зеленые – отрицательная, для электродов, окрашенных черным – разницы нет.

3.2.2.3. Анализ десинхронизации ритмов отдельно для каждого дня эксперимента

Результаты анализа по дням (сессиям) средней по всем испытуемым десинхронизации ритмов в диапазонах альфа, бета-1 и бета-2 представлены на рисунках 3.23-3.31.

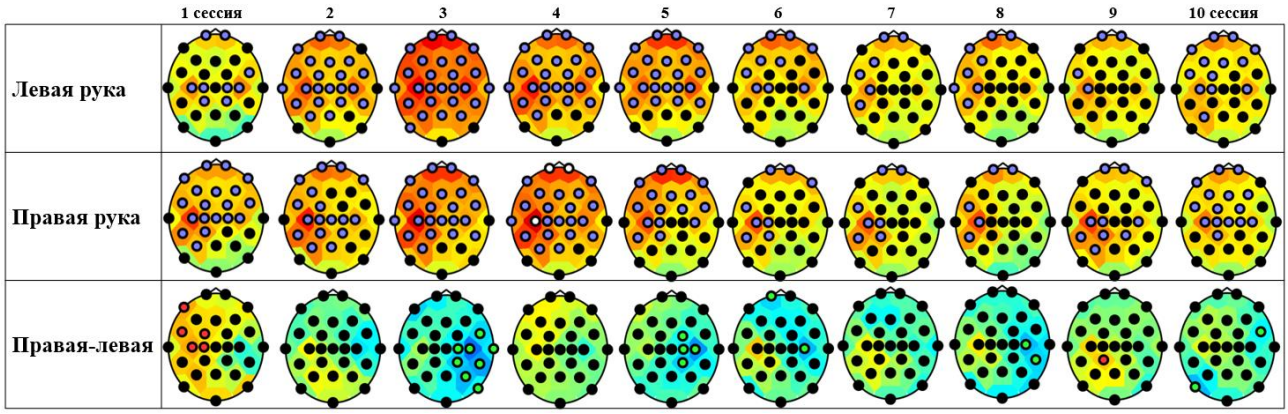

Рисунок 3.23. Топоплоты десинхронизации ритмов в альфа (8-13 Гц) диапазоне при воображении движений правой и левой кисти с 1 по 10-й экспериментальный день. Два верхних ряда – средние по всем испытуемым значения десинхронизации. Белым отмечены каналы, на которых средняя десинхронизация значимо выше нуля с поправкой Бонферрони ($p_{corrected}$ = 0.0000099), фиолетовым – с поправкой Бенджамини-Хохберга ($p_{corrected}$ = 0.0192). Нижний ряд – средняя разница между десинхронизацией альфа-ритма при воображении правой и левой конечности. Цветом указаны электроды, на которых разница была значима (по результатам пермутационного теста с поправкой на число сравнений, $p < 0.0056$): красные – разница положительная, зеленые – отрицательная, для электродов, окрашенных черным – разницы нет.

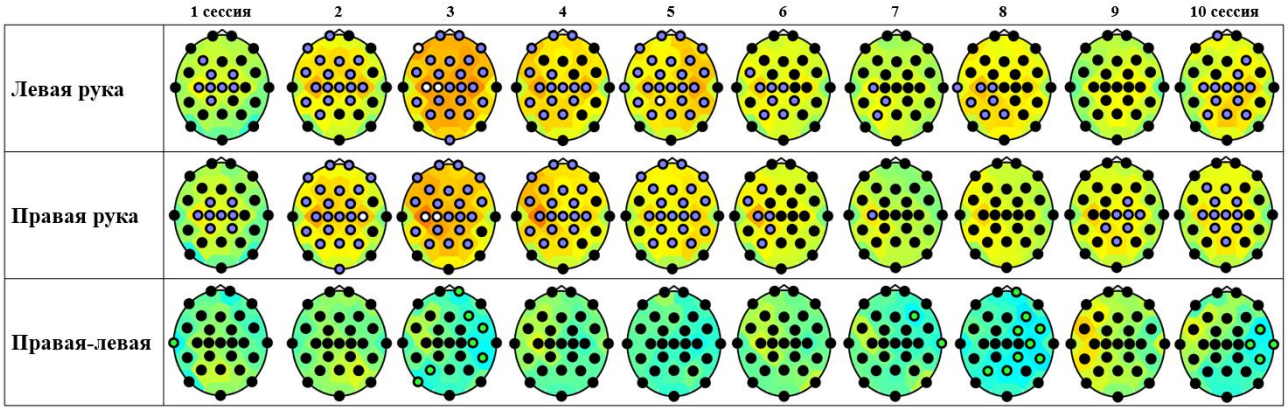

Рисунок 3.24. Топоплоты десинхронизации ритмов в бета-1 (13-21 Гц) диапазоне при воображении движений правой и левой кисти с 1 по 10-й экспериментальный день. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.23.

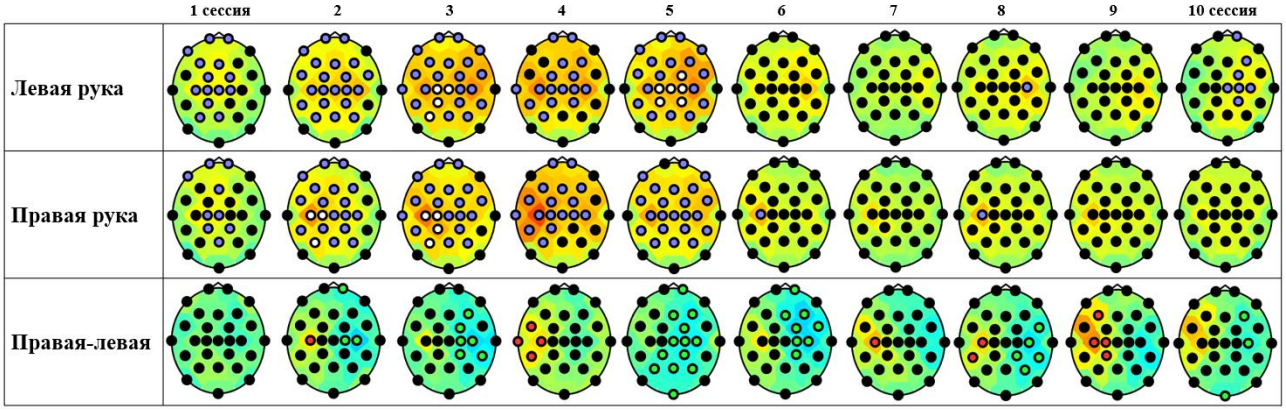

Рисунок 3.25. Топоплоты десинхронизации ритмов в бета-2 (21-35 Гц) диапазоне при воображении движений правой и левой кисти с 1 по 10-й экспериментальный день. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.23.

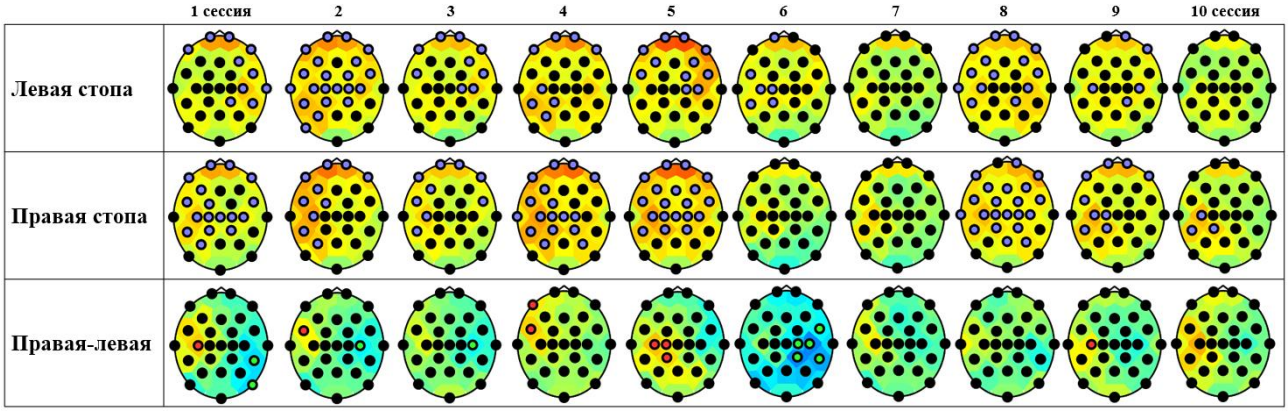

Рисунок 3.26. Топоплоты десинхронизации ритмов в альфа (8-13 Гц) диапазоне при воображении движений правой и левой стопы с 1 по 10-й экспериментальный день. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.23.

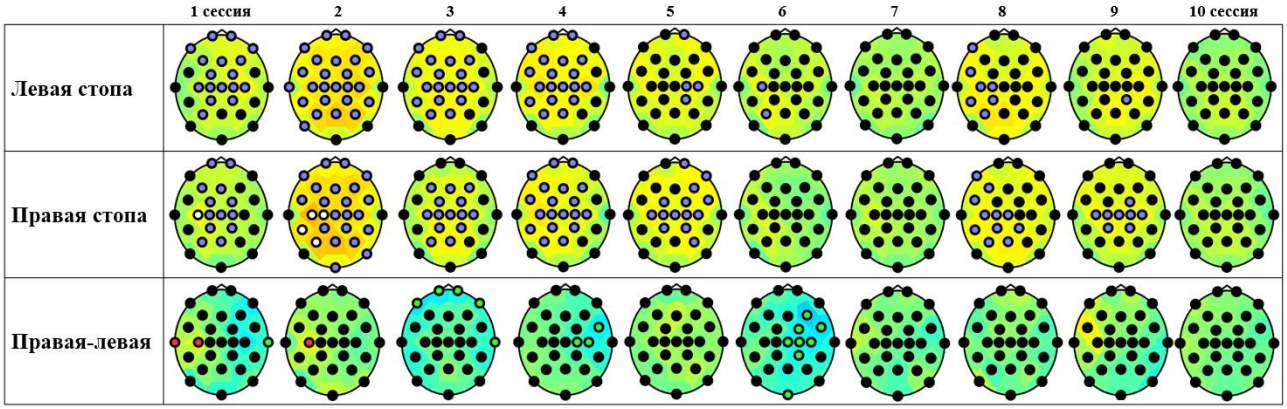

Рисунок 3.27. Топоплоты десинхронизации ритмов в бета-1 (13-21 Гц) диапазоне при воображении движений правой и левой стопы с 1 по 10-й экспериментальный день. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.23.

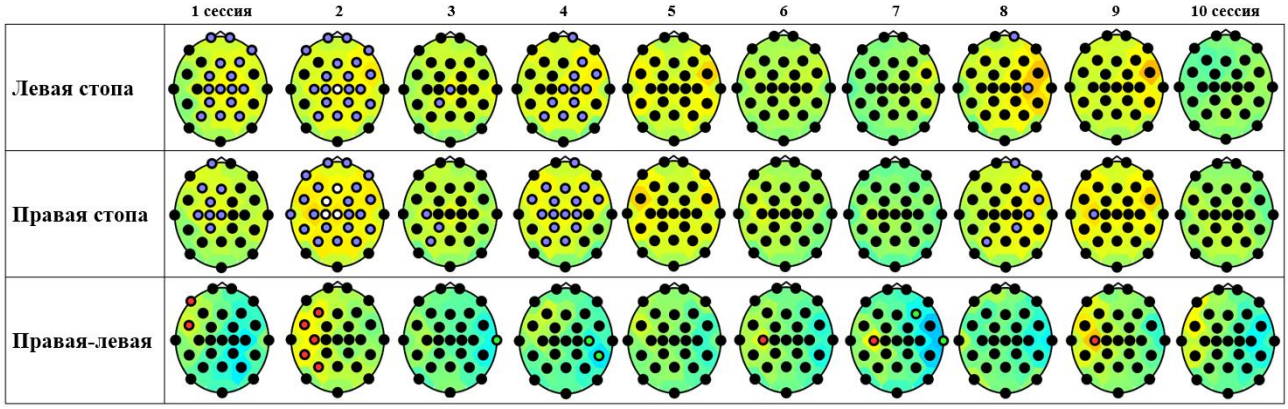

Рисунок 3.28. Топоплоты десинхронизации ритмов в бета-2 (21-35 Гц) диапазоне при воображении движений правой и левой стопы с 1 по 10-й экспериментальный день. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.23.

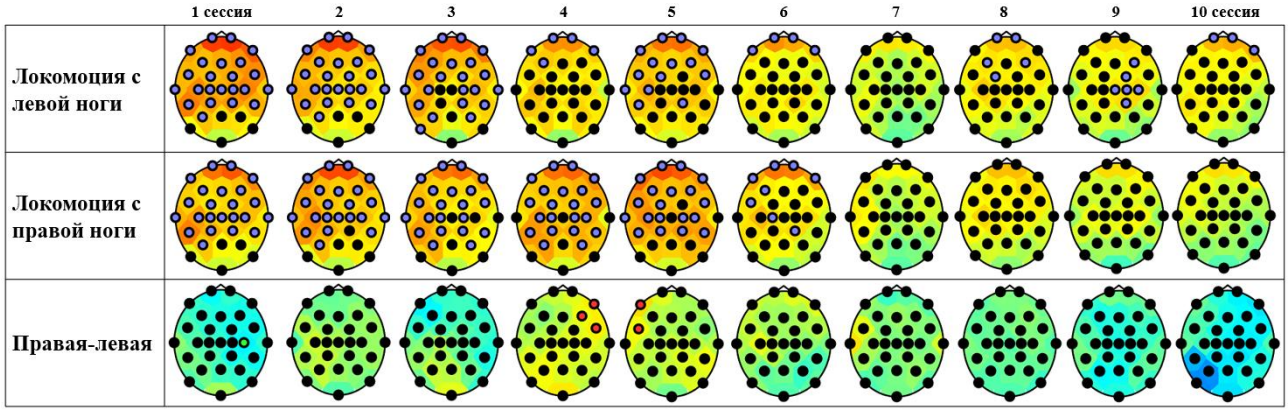

Рисунок 3.29. Топоплоты десинхронизации ритмов в альфа (8-13 Гц) диапазоне при воображении локомоции с правой или левой ноги с 1 по 10-й экспериментальный день. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.23.

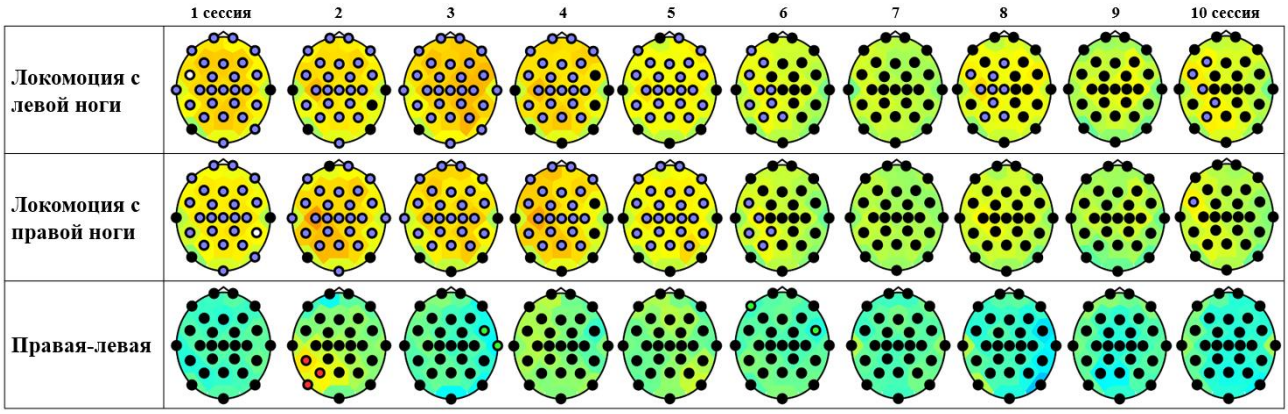

Рисунок 3.30. Топоплоты десинхронизации ритмов в бета-1 (13-21 Гц) диапазоне при воображении локомоции с правой или левой ноги с 1 по 10-й экспериментальный день. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.23.

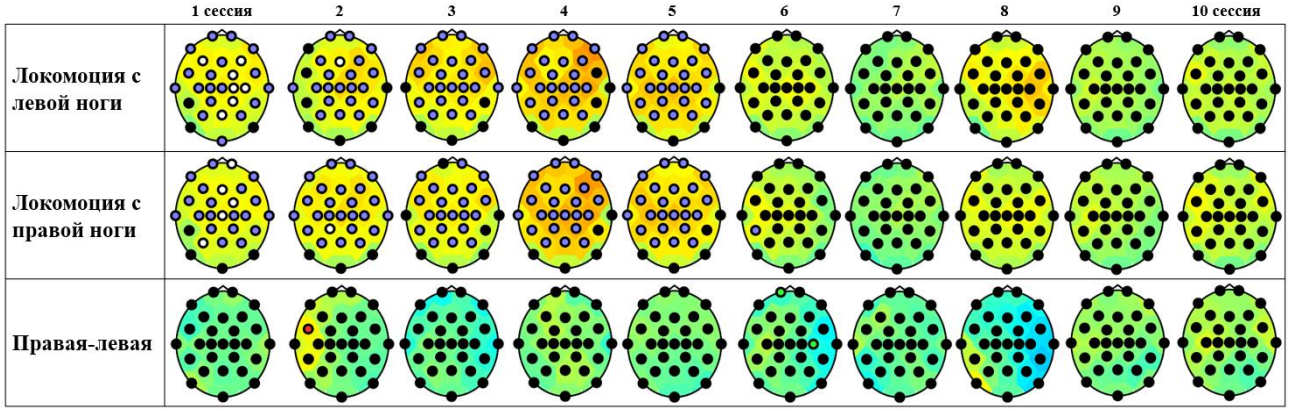

Рисунок 3.31. Топоплоты десинхронизации ритмов в бета-2 (21-35 Гц) диапазоне при воображении локомоции с правой или левой ноги с 1 по 10-й экспериментальный день. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.23.

Анализ отведений, в которых средняя десинхронизация значимо выше нуля с поправкой Бонферрони ($p_{corrected}$ = 0.0000099) (рис. 3.23–3.32, табл. 3.10) показывает следующее:

1. Эти отведения располагаются над сенсо-моторной и лобной корой, при воображении движений стоп и локомоции также смещены каудальнее, в направлении темени.

2. Значимые отличия с поправкой Бонферрони не выявлены после 5 дня эксперимента. При воображении движений кисти они наблюдаются со 2-го по 5-й день, в основном на 3-й; при воображении движений стоп и локомоции – 1-2-й дни.
3. Значимых отличий больше в бета-диапазонах, чем в альфа. При воображении движений стоп и локомоции, а также при воображении движений ЛК в альфа-диапазоне значимых отличий с поправкой Бонферрони вообще не выявлено.
4. Контралатеральность четко выражена только при воображении движений ПК в диапазоне бета-2 и ПС в бета диапазонах. При воображении движений кисти в диапазонах альфа и бета-1 и локомоции в бета-диапазонах значимая десинхронизация наблюдается в обоих полушариях.

Для более подробного рассмотрения десинхронизации при обучении был также анализ отведений, в которых средняя десинхронизация значимо выше нуля с менее жесткой (чем поправка Бонферрони) поправкой Бенджамини-Хохберга ($p_{corrected}$ = 0.0192) (рис. 3.32, рис.3.23-3.31). На рис. 3.32 можно видеть, что для всех условий эксперимента и для всех частотных диапазонов количество таких отведений больше в первую половину исследуемого периода (в первые 5 дней эксперимента). В большей степени это выражено для диапазона бета-2, в меньшей степени – для диапазонов альфа и бета-1, в особенности при воображении движений кистей.

Таблица 3.10. Количество отведений в левом (ЛПШ) и правом (ППШ) полушариях и на центральной линии, в которых средняя десинхронизация значимо выше нуля с поправкой Бонферрони ($p_{corrected} = 0.00001$) в альфа (8-12 Гц), бета-1 (13-21 Гц) и бета-2 (21-35 Гц) диапазонах при воображении правой или левой стороны тела в разные дни эксперимента. Первое число – количество отведений, затем какое движение воображали и в какой день эксперимента выявлено.

Воображаемое движение	Частотный диапазон	ЛПШ	Центральная линия	ППШ
Кисти (ПК – правой, ЛК – левой кисти)	Альфа	2, ПК, 4 день		1, ПК, 4 день
	Бета-1	2, ПК, 3 день 3, ЛК, 3 день 2, ЛК, 5 день		1, ПК, 2 день
	Бета-2	3, ПК, 2 день 4, ПК, 3 день 3, ЛК, 3 день 2, ЛК, 5 день	1, ЛК, 3 день 1, ЛК, 5 день	3, ЛК, 5 день
Стопы (ПС – правой, ЛС – левой стопы)	Альфа			
	Бета-1	1, ПС, 1 день 4, ПС, 2 день		
	Бета-2	2, ПС, 2 день	1, ЛС, 2 день 2, ПС, 2 день	
Локомоция (ПН – с правой ноги, ЛН – с левой)	Альфа			
	Бета-1	1, ЛН, 1 день		1, ПН, 1 день
	Бета-2	1, ПН, 1 день 1, ПН, 2 день 1, ЛН, 1 день	2, ПН, 1 день 1, ЛН, 1 день 1, ЛН, 2 день	2, ПН, 1 день 5, ЛН, 1 день

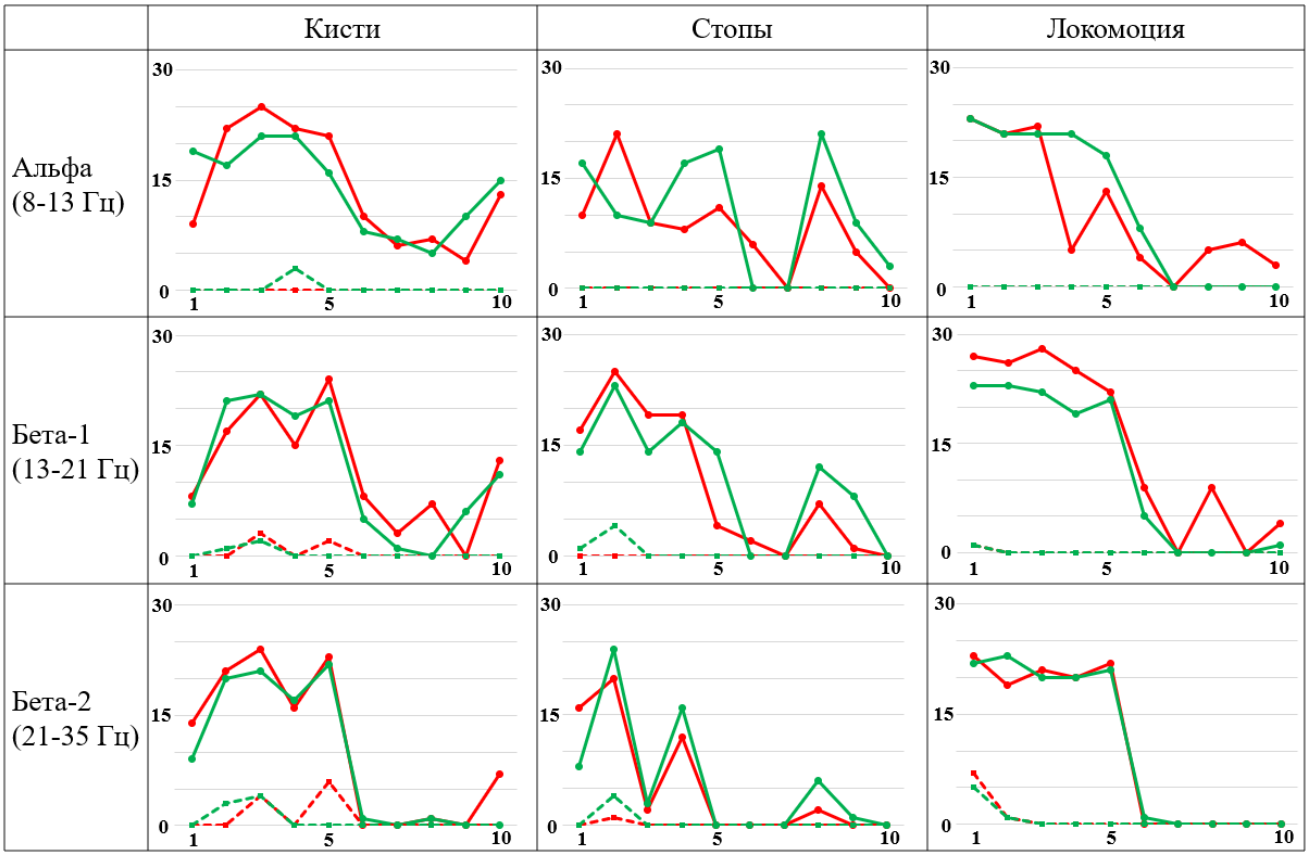

Рисунок 3.32. Количество каналов, на которых средняя десинхронизация значимо выше нуля с поправкой Бенджамини-Хохберга (p = 0.0192) (непрерывные линии) и Бонферрони (p = 0.00001) (пунктир) при воображении движений кистей, стоп и локомоции, в альфа-, бета-1- и бета-2-диапазонах (по ординатам) в разные дни эксперимента (по абсциссам). Красные линии – при воображении движений конечностей левой стороны тела или локомоции с левой ноги, зеленые линии – правой.

Анализ различий в величинах десинхронизации при воображении движений правой и левой стороны тела (нижние строки на рис.3.23-3.31) показывает, что в большинстве случаев десинхронизация при воображении движений правой конечности значимо (по результатам пермутационного теста) больше, чем левой только в левом полушарии и наоборот (выделенные красным отведения в левом полушарии, зеленым - в правом). В меньшей степени это наблюдается в диапазоне

бета-1, а также при воображении локомоции. Для уточненного анализа этих различий был проведен подсчет отведений, где значимо десинхронизация при воображении движений правой конечности больше, чем левой и наоборот (табл. 3.11).

Таблица 3.11. Суммарное по всем дням эксперимента количество отведений в левом (ЛПШ) и правом (ППШ) полушариях и на центральной линии, где были значимые отличия (по результатам пермутационного теста с поправкой на число сравнений, $p < 0.0056$) между десинхронизацией ритмов альфа (8-12 Гц), бета-1 (13-21 Гц) и бета-2 (21-35 Гц) диапазонов при воображении правой и левой стороны тела. Первое число – количество отведений, в которых эти отличия были положительными (П > Л), второе число – отрицательными (П < Л).

Воображаемое движение	Частотный диапазон	ЛПШ	Центральная линия	ППШ
Кисти	Альфа	6/2	0/0	1/16
	Бета-1	0/4	0/1	0/18
	Бета-2	12/2	0/6	0/31
Стопы	Альфа	8/0	0/0	0/9
	Бета-1	3/2	0/2	0/15
	Бета-2	10/0	0/0	0/5
Локомоция	Альфа	2/0	0/0	3/1
	Бета-1	3/1	0/0	0/3
	Бета-2	1/1	0/0	0/1

В таблице 3.11 можно видеть, что:

1. Проявление контралатеральности

- В ППШ количество каналов, где Л > П существенно больше, чем количество каналов П > Л, что в особенности выражено при воображении движений кисти, в меньшей степени – при воображении движений стоп, слабо – при воображении локомоции (в альфа-диапазоне соотношение обратное, но небольшое).
- В ЛПШ наоборот, количество каналов, где Л > П меньше, чем количество каналов П > Л, эти отличия не столь выражены, как в ППШ, а в бета-1 диапазоне при воображении движений кисти соотношение обратное. Не столь сильно выраженные отличия связаны, по-видимому, с тем, что при воображении движений ПК активируются локусы контралатерального полушария, а ЛК – обоих полушарий. Также, как в ППШ, при воображении локомоции различия в зависимости от того, воображается ли локомоция, начинающаяся с правой или с левой ноги, невелики.

2. Количество отведений, на которых значимо отличается десинхронизация при воображении правой и левой конечности, больше в ППШ, чем в ЛПШ при воображении движений контралатеральной кисти во всех исследованных диапазонах (альфа 16/6, бета-1 18/0, бета-2 31/12). Для стоп это так только в диапазоне бета-1 (15/3), в диапазоне бета 2 - наоборот (5/10), в альфа – (9/8). В центральных отведениях значимы только случаи, когда при воображении правой стороны десинхронизация больше, чем при воображении левой. При воображении локомоции подобные эффекты не наблюдаются.

Таким образом, выявлены следующие основные результаты анализа активности мозга при воображении движений верхних и нижних конечностей:

1) ТК сигналов мозга при воображении движений кистей в среднем по всем дням и всем испытуемым выше, чем при воображении движений стоп и локомоции. В среднем по всем испытуемым ТК не увеличивается в ходе

обучения, однако у каждого из испытуемых обнаружена индивидуальная динамика обучения, как положительная, так и отрицательная.

2) Анализ десинхронизации ритмов мозга при воображении движений выявил большее количество различий между десинхронизацией в разных отведениях при воображении движений кисти, чем стоп. При воображении локомоции значимых отличий н выявлено. При воображении движений ПК и ЛК различий в десинхронизации в разных отведениях почти нет: она больше в отведении над проекцией кисти в левом полушарии (C3), чем в лобных (этого же полушария, за одним исключением для ПК) и височных отведениях, только для ПК значимых отличий больше (F3, Fz, F4 и T7), чем для ЛК (F3, T7). Над проекцией кисти в правом полушарии (C4) десинхронизация больше, чем в виске (T8) для ПК и ЛК. При совместном рассмотрении десинхронизации при воображении ПК и ЛК выявлены отличия между диапазонами бета-1 и бета-2: в диапазоне бета-1 преобладает десинхронизация между отведениями над областями проекции кисти по сравнению с лобными отведениями (в обоих полушариях, в левом больше); в диапазоне бета-2 в отведениях, смещенных в сторону темени (C1, Cp1, C2, Cp2 и Pz) десинхронизация значимо больше, чем в затылке (Oz). При воображении движений стоп выявляют отличия значимы только при воображении движений ЛС, когда десинхронизация ритмов выше в отведениях Cp2 и Cp5 (то есть как в правом, так и в левом полушарии), чем в левом виске (T7).

3) В среднем по 10 дням эксперимента значимая (при поправке Бонферрони) десинхронизация ритмов выявлена только при воображении движений кисти, но не стоп и локомоции. Десинхронизация значимо больше покоя в области проекции кисти левого полушария как для ПК (в альфа- и в бета-1-диапазонах), так и ЛК (только в альфа-диапазоне).

4) Рассмотрение разности десинхронизации при воображении движений правой и левой стороны тела в среднем по 10 дням эксперимента выявило в

левом полушарии отведения с бОльшей десинхронизацией в альфа- и бета-2 диапазонах при воображении правой конечности (ПК и ПС), чем левой (ЛК и ЛС) и наоборот, в правом полушарии - при воображении левой конечности, чем правой. В левом полушарии область таких отведений более компактна, чем в правом. В диапазоне же бета-1 этот эффект имеет место только в правом полушарии. Различия в десинхронизации в меньшей степени выражены при воображении движений стоп, и в особенности локомоции.

5) В первый период 10-дневного обучения выявлена большая десинхронизация ритмов мозга при воображении движений кистей, стоп и локомоции, чем во второй период, она в большей степени выражена в бета-диапазоне, чем в альфа. Десинхронизация при воображении движений кисти наблюдается в первые 5 дней, больше в контралатеральном полушарии, а также в ипсилатеральных полушариях - при воображении движений ПК в альфа- и бета-1- диапазонах, ЛК - в бета-2. При воображении движений стоп и локомоции десинхронизация в альфа-диапазоне не значима, в бета-диапазонах она значима только в первые 2 дня эксперимента, для стоп – в левом полушарии и в области макушки, для локомоции – в обоих полушариях, причем контралатеральность в зависимости от того, начинается локомоция с правой или левой ноги не выявлена.

6) Данные по десинхронизации свидетельствует о большей активации коры в начальный период обучения и, возможно, об изменении механизмов регуляции при воображении движений.

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе исследования были получены данные о ТК сигналов мозга и о десинхронизации ритмов мозга в альфа-, бета-1- и бета-2-диапазонах при воображении движений, а также о мышечной активности, возникающей при работе с нейроинтерфейсом несмотря на инструкцию только воображать кинестетические ощущения, но не осуществлять реальное движение. Далее рассмотрим полученные данные в контексте имеющейся в литературе информации.

Согласно полученным нами данным при работе с нейроинтерфейсом *дополнительные стимуляционные воздействия* (ЧЭССМ и механотерапия) приводят *к увеличению ТК сигналов мозга* при воображении движений стоп, т.е. приводит к большему отличию активности нейронных сетей при воображении движений от таковой в покое. ЧЭССМ совместно с механотерапией увеличивает ТК при работе с нейроинтерфейсом в среднем на 14.3%. Этот же эффект статистически значим при добавлении к работе с нейроинтерфейсом только ЧЭССМ при воображении ЛС (на 10.1%), при воображении ПС наблюдается лишь тенденция значимости. Статистически значимые изменения ТК при добавлении механотерапии не выявлены, хотя, как можно предполагать, увеличение выборки могло бы к ним привести ($p = 0.063$ при воображении ЛС, $p < 0.05$ при воображении ПС).

Эти данные могут быть сопоставлены с исследованиями влияния воображения движений на активность сетей спинного мозга, связанных с регуляцией движений (Grospretre et al., 2016, Столбков и др., 2018). Авторы исследования (Grospretre et al., 2016) показали, что при воображении движения m. flexor carpi radialis в условиях ее пассивного растяжения (т.е. при увеличении афферентного потока от мышцы к структурам спинного мозга) уменьшается амплитуда Н-рефлекса. В отсутствии пассивного растяжении, просто при воображении движения, изменений не было. Это, по мнению авторов, свидетельствует об изменении активности сетей спинного мозга при увеличении

афферентного потока от мышцы. Увеличение в наших экспериментах при стимуляционных воздействиях ТК сигналов мозга (т.е. появление бОльших отличий в активности мозга при воображении движений, чем в отсутствии стимуляционных воздействий), как можно предполагать, также связано с изменением активности сетей спинного мозга и формированием восходящего спино-кортикального потока информации. Эти эффекты в большей степени выражены при электрической стимуляции дорзальных (чувствительных) корешков спинного мозга (при ЧЭССМ), чем при пассивном растяжении мышц (при механотерапии). Можно предположить, что различия во влиянии ЧЭССМ и механотерапии связаны с тем, что при ЧЭССМ формируется более мощный восходящий спино-кортикальный поток информации.

То, что в условиях добавления ЧЭССМ к работе с нейроинтерфейсом у праворуких участников эксперимента с ведущей правой ногой наблюдалось увеличение активности кортикальных нейронных сетей (ТК), более выраженное при воображении движений левой, чем правой стопы может быть связано с межполушарной асимметрией системы организации движений и ролью правого полушария в формировании внутреннего представления “схемы тела” (Harrington, Haaland, 1991; Haaland et al., 2004; Bobrova et al., 2013, 2015, 2017; Sainburg, 2005; Sainburg, Duff, 2006; Posner, Rothbart, 2007).

Кроме того, асимметрия во влиянии ЧЭССМ может быть связана с полученными в диссертационном исследовании данными о различиях в десинхронизации ритмов мозга в отведениях Cp1 и Cp2. При воображении движений ПС и ЛС десинхронизация в отведении Cp1 левого полушария не отличалась, в Cp2 правого полушария была различна. т.е., по-видимому, воображение движений ПС приводит к десинхронизации в отведении левого полушария, ЛС – обоих. Аналогичные данные описаны при воображении движений руки: при воображении движений как правой, так и левой руки десинхронизация наблюдается в левом полушарии, левой руки – еще и в правом полушарии (de Lange et al., 2008; Yi et al., 2013).

Данный эффект (как это было выяснено во второй части диссертационном исследования на большем количестве участников экспериментов – 20, а не 10, как в первой части) наблюдается в диапазоне бета-1, причем не только при воображении движений стопы, но и кистей, и локомоции. В бета-1 диапазоне десинхронизация в левом полушарии не отличалась при воображении движений правой и левой конечности, а в правом полушарии она была больше при воображении движений левой конечности, чем правой (рис. 3.22). В диапазонах же альфа и бета-2 десинхронизация была больше выражена при воображении правой конечности, чем левой в левом полушарии, левой, чем правой конечности - в правом полушарии (рис. 3.22), т.е. характеризовалась контралатеральностью. При этом область, где десинхронизация значимо отличалась при воображении движения правой и левой конечности в правом полушарии менее локальна, чем в левом, что соответствует специализации правого полушария на целостных описаниях (в т.ч. формирование внутреннего представления “схемы тела”, левого - на детальных (в т.ч. организация мелкой моторики, жестов, речи) (Sainburg, 2005; Sainburg, Duff, 2006; Posner, Rothbart, 2007).

При стимуляционных воздействиях изменяется не только кортикальная, но и *миографическая* активность (несмотря на инструкцию только воображать, но не осуществлять движение). Эти изменения больше выражены в ПБМ – мышце, обеспечивающей реальное выполнение воображаемого движения, а также в активности ее антагониста – ИМ.

ПБМ. В отсутствие стимуляционных воздействий значимых изменений активности ПБМ при воображении движений по сравнению с покоем не выявлено, а при добавлении стимуляционных воздействий она значимо увеличивается. Эти изменения больше выражены при добавлении к работе с нейроинтерфейсом механотерапии, а также совместно механотерапии и ЧЭССМ: при воображении движений ПС активность правой ПБМ увеличена (по сравнению с таковой в покое) на 98.3% и 156.0%, соответственно, при воображении движений ЛС ЭМГ левой ПБМ - на 150.0% и 129.1% (табл. 3.4). При добавлении ЧЭССМ к работе с

нейроинтерфейсом значимо увеличивается только ЭМГ правой ПБМ при воображении движений только правой стопы на 51.1%.

Можно предположить, что отличия во влиянии ЧЭССМ на активность правой и левой ПБМ связаны с межполушарной асимметрией. Напомним, что методика проведения эксперимента была такова, что при воображении движений правой ноги стимулировали правые корешки спинного мозга (1.5 см от средней линии), левой – левые. ЧЭССМ значимо увеличивает активность ПБМ только при воображении правой ведущей ноги (правая была ведущей у всех испытуемых). Принимая во внимание перекрест спино-кортикальных и кортико-спинальных связей, можно думать, что восходящий спино-кортикальный поток афферентации был направлен преимущественно в левое полушарие, и, провзаимодействовав с нейронными сетями, обеспечивающими воображение движений, вызвал активацию нисходящих кортико-спинальных путей и изменения в активности правой ПБМ. Почему же аналогичных изменений нет в левой ПБМ при воображении движений левой стопы? Можно предположить, что межполушарные различия системы организации движений, описанные выше, влияют не только на активность мозга (ТК и десинхронизацию ритмов ЭЭГ), но и по нисходящим путям спинного мозга на ЭМГ-активность мышц.

Анализ ЭМГ ПБМ выявил также уменьшение ее активности при воображении движений контралатеральной стопы при дополнительных стимуляционных воздействиях (рис.3.12). Это уменьшение значимо только при одновременной ЧЭССМ и механотерапии для левой ПБМ, однако для правой ПБМ направленность изменения активности та же. Можно предполагать, что увеличение афферентации в результате стимуляционных воздействий подчеркивает реципрокные отношения в нейронных сетях спинного мозга (Sherrington, 1906). Возможно, отличия в значимости этого эффекта на левой и правой ПБМ связаны с ролью кортикальных уровней системы, обеспечивающей воображение движения, асимметричный характер которой уже обсуждался выше.

ИМ. Несмотря на то, что при воображении движений ЭМГ-активность ИМ - антагониста ПБМ существенно менее выражена и составляет в среднем только 31.6% от активности ПБМ, выявлены значимые отличия ее от покоя во время воображения движений. В отсутствие стимуляционных воздействий активность левой ИМ при воображении движений ЛС значимо увеличивается, правда всего лишь на 1,2% (табл. 3.4), ПС - на 0,6% (не значимо). По-видимому, увеличение активности антагониста связано с инструкцией воображать, но не осуществлять движение, т.е. с необходимостью зафиксировать положение стопы. Наличие значимости увеличения активности антагониста (ИМ) при воображении движения и одновременного отсутствия значимости изменения активности агониста (ПБМ) свидетельствует, по-видимому, о том, что испытуемые демонстрируют более однонаправленный характер изменения активности антагониста при воображении движений, чем агониста. Еще одной особенностью является уменьшение активности ИМ при воображении движений контралатеральной стопы в условиях некоторых дополнительных стимуляционных воздействий, это уменьшение невелико (не более 1,3%), но значимо (табл. 3.4); этот феномен требует дальнейшего изучения. Сведений об активности антагониста при воображении движений нижних конечностей в литературе не обнаружено. Однако есть данные об активности антагониста при воображении движений руки (Bakker et al., 1996; Slade et al., 2002; Guillot et al., 2007; Lebon et al., 2008)

Наряду с изменениями в ТК сигналов мозга и активностью мышц при дополнительных стимуляционных воздействиях в условиях работы с нейроинтерфейсом, стимуляционные воздействия влияли и на характер *десинхронизации ритмов мозга в альфа, бета-1 и бета-2 частотных диапазонах*.

В отсутствии дополнительных стимуляционных воздействий значимых различий между десинхронизацией ритмов мозга в диапазонах альфа, бета-1 и бета-2 при управлении нейроинтерфейсом, основанном на воображении движений стопы, не было выявлено, что согласуется с литературными данными (Van der Lubbe et al., 2021; Yu et al., 2022). Вместе с тем анализ, проведенный на

большей выборке волонтеров (не 10, а 20 человек) (глава 3.2), выявил такие различия, о которых будет сказано ниже. Здесь же отметим, что добавление механотерапии вызывает появление статистически достоверных различий между десинхронизацией ритмов разных частотных диапазонов (альфа, бета-1 и бета-2), а при добавлении ЧЭССМ выявлены значимые различия между десинхронизацией ритмов в диапазоне альфа и бета, но бета-1 и бета-2 между собой значимо не различаются.

Эти данные о появлении различий в десинхронизации в разных частотных диапазонах при добавлении механотерапии к работе с нейроинтерфейсом (т.е. при пассивном перемещении стопы в случае успешного управления ИМК) могут быть сопоставлены с данными Сузуки (Suzuki et al., 2022) о том, что при пассивном сгибании руки в сенсомоторной коре когерентность бета-2 ритма (24-30 Гц) значимо больше когерентности альфа-ритма. В исследовании пассивных движений рук (Ramos-Murguialday et al., 2015) наблюдалась значимая десинхронизация ритма в бета-2 (15-18 Гц), но не в бета-1 (19-24 Гц) и не в альфа-диапазоне.

Данные о возникновении различий в десинхронизации в альфа- и бета-диапазонах при ЧЭССМ могут быть сопоставлены с результатами исследований купирования боли (De Ridder et al., 2013; De Ridder & Vanneste, 2016), в которых показано значимое увеличение альфа-1 (8-10 Гц) активности в соматосенсорной коре, передней поясной извилине и предклинье при взрывной (burst) электрической стимуляции и значимое уменьшение бета-3 (21.5-30 Гц) активности в задней поясной коре при тонической стимуляции. Во многих исследованиях (см. обзор Witjes et al., 2023) сообщается об увеличении частоты альфа-пика и увеличении мощности альфа-ритма при электрической стимуляции спинного мозга, что указывает, по мнению авторов, на модуляцию таламо-кортикальных путей. К примеру, в работе Telkes et al. (2020) у пациентов с хронической болью при чрескожной высокочастотной стимуляции спинного мозга наблюдалось значимое усиление альфа-ритма в соматосенсорной коре.

Однако в статье Buentjen et al. (2021) говорится о сильном уменьшении активности в альфа-диапазоне (6-10 Гц) при всех видах электростимуляции спинного мозга (тонической, взрывной и высокочастотной) у пациентов с болью различной этиологии.

Известно, что альфа- и бета-ритмы генерируются разными областями мозга и связаны с разными функциями (Bastos et al., 2014; Leventhal et al., 2012; Schreckenberger et al., 2004; West et al., 2018). Активность мозга а альфа-диапазоне обеспечивается таламо-кортикальными петлями (Liu et al., 2020, в таламусе находятся пейсмейкеры альфа-ритма (Halgren et al., 2019)), в бета-диапазоне связана с базальными ганглиями: кора - базальные ганглии - таламус (Halgren et al., 2019, Liu et al., 2020), причем, согласно (Kropotov, 2016), это характерно в большей степени для бета-2 диапазона. Также есть различия в областях регистрации ритмов разных диапазонов: согласно (Stolk et al., 2019), бета-2 ритм регистрируется над центральной бороздой, а альфа-ритм – в постцентральной извилине. Ритмы в диапазонах бета 1 и бета 2 связаны с разными состояниями организма (Abhang et al., 2006): бета-1 волны возникают в основном при спокойной, сфокусированной, направленной внутрь себя концентрацией, в то время как бета-2 волны связаны с повышением энергии, тревожности и работоспособности. Кроме того, выделяют еще бета-3 волны, наблюдающиеся при значительном стрессе, тревоге, паранойе и сильном возбуждении (Abhang et al., 2006). Только бета-ритм оказывает явное модулирующее воздействие на кортико-спинальные связи (Baker et al., 1997; Madsen et al., 2019; Mima and Hallett, 1999; van Elswijk et al., 2010), что может отражаться в кортико-мышечной когерентности между показателями ЭЭГ и ЭМГ (Chakarov et al., 2009).

Таким образом, так как альфа- и бета-ритмы генерируются разными областями мозга и связаны с разными функциями, можно предположить, что при модификации афферентных входов путем добавления к работе нейроинтерфейса ЧЭССМ и механотерапии активируются разные нейронные сети, обеспечивающие воображение движений.

Различия в активности мозга в частотных диапазонах альфа, бета-1 и бета-2 были выявлены в настоящей работе и при исследовании *разных условий воображения движений – разжимание кисти, тыльное сгибание стопы и локомоция на протяжении 10 последоватлеьных экспериментальных дней*.

В среднем по 10-ти дням эксперимента значимые (с использованием поправки Бонферрони) отличия десинхронизации от покоя были выявлены только при воображении движений кисти, но не стоп и локомоции: при воображении движений правой и левой кисти наблюдалась значимая десинхронизация в отведениях над областью проекции кисти только в левом полушарии, правой - в альфа и бета-1 диапазонах, левой - только в альфа-диапазоне. Эти результаты соответствуют наиболее часто встречающимся в литературе сведениям о десинхронизации в областях мозга, контралатеральным руке, движение которой воображается (Pfurtscheller, Lopes da Silva, 1999; Pfurtscheller et al., 2006; Yuan et al., 2010, Yu et al., 2022, Van der Lubbe et al., 2021), но соответствие это только для правой, не для левой руки. В большей степени эти данные близки результатам (Pfurtscheller, Neuper, 2001; Nam et al., 2011; Yi et al., 2013; Li et al., 2015) о том, что контралатеральная десинхронизация более выражена при воображении движений правой руки, чем левой, однако у нас при воображении движений левой кисти в контралатеральном полушарии значимая десинхронизация не выявлена. По той же причине полного совпадения нет и с результатами (Yuan et al., 2010) о более выраженной десинхронизации ритмов альфа и бета диапазонов в полушарии, контралатеральном воображаемой руке, чем в ипсилатеральном и с данными (de Lange et al., 2008, Yi et al., 2013) о том, что воображение вращений правой руки приводит к десинхронизации в альфа- и бета-диапазоне в моторной коре левого полушария, а левой руки – обоих полушарий.

Во всех выше процитированных исследованиях не были описаны различия в десинхронизации разных ритмов при воображении движений рук, в то время как по нашим результатам при воображении движений ПК наблюдалась значимая десинхронизация в альфа и бета-1 диапазонах, ЛК - только в альфа-диапазоне. В

единственном исследовании, в котором различия десинхронизации в разных частотных диапазонах были описаны (McFarland et al., 2000) десинхронизация альфа-ритма была билатеральной при воображении движений как правой, так и левой руки, но более выражена контралатерально, а бета-ритма - строго контралатеральной, то есть эти авторы не указывают на различия при воображении движений правой и левой руки.

Отсутствие полного совпадения наших данных с результатами экспериментов других авторов может быть связано с различиями задач (воображение раскрытия кисти или ее вращения, движения пальцев, движение руки целиком и т.п.), а также с тем, что рассматриваются данные, усредненные по 10 дням.

На протяжении 10 дней эксперимента происходили существенные *изменения в десинхронизации* ритмов мозга. Анализ десинхронизации ритмов мозга в каждый из 10 дней эксперимента по отдельности, т.е. при обучении воображению движений кистей, стоп и локомоции показал, что она больше выражена в первый период 10-дневного обучения (рис. 3.32).

При воображении движений кисти значимая десинхронизация выявлена в 1-5 дни обучения. На 2-4-й день обучения десинхронизация при воображении движений кисти более выражена в контралатеральном полушарии, что соответствует большому корпусу имеющихся в литературе данных (Pfurtscheller, Lopes da Silva, 1999; Pfurtscheller et al., 2006; Yuan et al., 2010). Кроме того, была выявлена значимая десинхронизация в полушариях, ипсилатеральных по отношению к воображаемой кисти: в альфа- и бета-1-диапазонах при воображении движений правой кисти, левой кисти - в бета-2-диапазоне. Эти данные могут быть сопоставлены с результатами исследования (McFarland et al., 2000), когда при воображении движения рук десинхронизация альфа-ритма была билатеральной, но более выражена контралатерально, а бета-ритма - строго контралатеральной. По нашим данным это почти также для правой руки: десинхронизация тоже билатеральна, но не только для альфа, но и для бета-1

ритма, а строго контралатеральна для диапазона бета-2. При воображении же движений левой кисти по нашим данным десинхронизация значима только в бета-диапазоне (табл.3.10).

При воображении движений стопы значимая десинхронизация выявлена 1-2-й дни обучения. Для правой стопы это десинхронизация в левом полушарии в диапазоне бета-1 в отведениях над сенсомоторной корой (C1, C3) и каудальнее, в направлении темени (Cp5, P3), в диапазоне бета-2 в отведении над сенсомоторной корой (C1) и фронтальнее (Fc1), а также отведения по средней линии (Fz и Cz), для левой стопы - в диапазоне бета-2 только Cz только во 2-й день. Это может быть сопоставлено с данными (Tariq, Trivailo, Simic, 2020), что при воображении движений правой, чем левой стопы заметны более контралатеральные очаги десинхронизации в альфа-диапазоне, однако наши данные значимости в альфа-диапазоне не выявляют. Выявленная нами десинхронизация бета-2 ритма в средней линии (рис. 3.28) может быть сопоставлена с результатами исследований, когда при воображении движений как правой, так и левой ноги была выявлена десинхронизация только в отведениях вблизи средней линии, правда в других частотных диапазонах: и альфа, и бета (Hashimoto, Ushiba, 2013), в альфа-диапазоне (Pfurtscheller et al., 2006), а (Yuan et al., 2010) в бета-диапазоне только при воображении движений правой стопы (левую не воображали). Как и в исследовании (Batula et al., 2017), по сравнению с воображением движений кистей, при воображении движений стоп латерализация десинхронизации ритмов гораздо менее выражена. БОльшая десинхронизация ритмов в более теменных областях, чем при воображении движений кистей, соотносится с данными, которые описывают активацию более теменных областей коры при воображении движений нижних конечностей (Hétu et al., 2013; Orr et al., 2008).

Специально посвященных исследованию десинхронизации ритмов во время воображения локомоции в литературе не обнаружено, согласно недавнему обзору (Khajuria et al., 2022) работ по исследованию ЭЭГ-активности мозга при воображении локомоции, практически нет. В двух работах, где локомоцию

воображали (Severens et al., 2015, Kaneko et al., 2021), наблюдалась десинхронизация альфа- и бета-ритмов, что согласуется с нашими данными. Сведений о различиях десинхронизации в зависимости от частотного диапазона в этих исследованиях нет, согласно же нашим данным (рис.3.22) в диапазоне бета-1 активность отличается а зависимости от того, начинается воображение локомоции с правой или левой ноги (в диапазонах альфа и бета-2 таких различий нет): десинхронизация в правом полушарии при воображении локомоции, начинающейся с левой ноги, больше, чем с правой.

Эта особенность десинхронизации в бета-1 диапазоне характерна и для воображения движений кистей и стоп. Однако, в отличие от локомоции, в диапазонах альфа- и бета-2 при воображении движений кистей и стоп есть разница между десинхронизацией при воображении движений правой и левой конечности, и знак этой разницы связан с соответствующим полушарием. В левом полушарии десинхронизация значимо больше при воображении правой конечности, чем левой, в правом - левой, чем правой.

Итак, наши данные по десинхронизации свидетельствует об изменении выраженности десинхронизации ритмов мозга в процессе обучения воображению движений при работе с ИМК. Сведений в литературе об изменении ритмической активности мозга при обучении воображению движений нами в литературе не обнаружено.

Из исследований реальных движений известно, что в их регуляции и в приобретении моторных навыков критическую роль играют полосатое тело, мозжечок и двигательные области коры лобной доли (Karni, 1996; Doyon, 1997; Sanes, Donoghue, 2000). Анатомическими исследованиями было показано, что эти структуры формируют две корково-подкорковые сети: кортико-стриато-таламо-кортикальную петлю и кортико-мозжечково-таламо-кортикальную петлю (Middleton, Strick, 1997). Эти две сети в разной степени активны в ходе обучения. Так, показано, что успешность выполнения новой последовательности движений (оцененная по количеству ошибок) связана с фронтальной корой, полосатым

телом, мозжечком и теменной корой (Doyon, Ungerleider, 2002; Floyer-Lea, Matthews, 2004), а выполнение уже выученных (автоматических) движений опосредовано кортико-стриарной сетью, включающей первичную моторную кору, добавочную моторную область, зубчатое ядро мозжечка, таламус и скорлупу (Floyer-Lea, Matthews, 2004). Т.е. при переходе от выполнения новых к уже выученным действиям уменьшается активация префронтальной коры и мозжечка и происходит переход от кортико-мозжечковой к кортико-стриарной сети.

Увеличение роли стриарной системы при обучении воображению движений было также выявлено в работах (Lafleur et al., 2002; Lacourse et al., 2005). В ходе обучения воображению движений (Lacourse et al., 2005) обнаружили активацию полосатого тела и уменьшение активности мозжечка, что может, как пишут авторы, «отражать сдвиг перехода от кортико-мозжечковой к кортико-стриарной сети».

Итак, согласно имеющимся в литературе данным, при обучении как реальным, так и воображаемым движениям происходит переход от кортико-мозжечковой к кортико-стриарной сети (Lafleur et al., 2002; Lacourse et al., 2005; Floyer-Lea, Matthews, 2004). Представляется вероятным, что этот переход, характеризующий изменение механизмов регуляции реальных и воображаемых движений, отражается в изменении десинхронизации ритмов при обучении воображению движений в нашем эксперименте, причем эти изменения могут происходить по-разному в зависимости от того, какие нейронные сети задействованы в этом процессе – связанные с воображением движений кистей, стоп или локомоции.

ВЫВОДЫ

1. Активность кортикальных сетей, обеспечивающих воображение движений, при работе с нейроинтерфейсом меняется в зависимости от афферентного потока, вызванного стимуляционными воздействиями на уровне спинного мозга (чрескожной электрической стимуляцией спинного мозга, ЧЭССМ) и мышц, движение которых воображается (пассивное перемещение при механотерапии): при добавлении к работе с нейроинтерфейсом ЧЭССМ и механотерапии точность классификации (ТК) сигналов мозга при воображении тыльного сгибания стоп значимо увеличивается на 9%. Механотерапия без ЧЭССМ не приводит к значимому увеличению ТК. ЧЭССМ без механотерапии значимо увеличивает ТК только при воображении движений левой стопы (на 6.8%). Поскольку все участники эксперимента были праворукими с ведущей правой ногой, предполагается, что различия влияния ЧЭССМ при воображении правой и левой стопы связаны с межполушарной асимметрией системы организации движений и ролью правого полушария в формировании внутреннего представления “схемы тела”.

2. Увеличение афферентного потока приводит также к изменениям ЭМГ-активности мышц голени, более выраженной в передней большеберцовой мышце (ПБМ), обеспечивающей реальное выполнение воображаемого движения стопы. В отсутствие стимуляционных воздействий значимых изменений активности ПБМ при воображении движений по сравнению с покоем не выявлено. При добавлении к работе с нейроинтерфейсом механотерапии активность ПБМ при воображении движений значимо увеличена в среднем на 133.3%, совместно механотерапии и ЧЭССМ – на 142.6%. При добавлении только ЧЭССМ значимо увеличивается только ЭМГ правой ПБМ при воображении движений только правой стопы на 51.1%, свидетельствующее, как предполагается, о межполушарных различиях в функционировании системы, обеспечивающей воображение движений.

3. При воображении движений кистей кортикальная активность выражена значимо сильнее, чем при воображении движений стоп и локомоции: средняя ТК при воображении движений кисти 54%, стоп 51%, локомоции 50%. Десинхронизация ритмов ЭЭГ в альфа и бета-2 диапазонах больше выражена при воображении движений правых конечностей, чем левых в ЭЭГ-отведениях, располагающихся в левом полушарии, и наоборот, в правом полушарии – при воображении левых, чем правых. В диапазоне бета-1 десинхронизация в левом полушарии не отличается при воображении движений правой и левой стороны тела, а в правом полушарии она больше при воображении движений левой стороны тела, чем правой, что свидетельствует о выраженности межполушарной асимметрии при воображении движений в частотном диапазоне бета-1.

4. Анализ десихронизации ритмов мозга при воображении движений кисти, стопы и локомоции показал, что в среднем по всем испытуемым области десинхронизации в коре головного мозга более обширны в первую половину 10-дневного периода обучения, чем во вторую половину, причем это более выражено для бета-2-ритма. Как предполагается, это свидетельствует об изменении механизмов регуляции воображения движений при обучении. Выявлен индивидуальный характер динамики обучения воображению движений кистей, стоп и локомоции.

5. Выявлены факторы, влияющие на функционирование системы, обеспечивающей воображение движений: тип воображаемого движения, длительность обучения, активация афферентных входов и межполушарная асимметрия. Эти факторы существенны для формирования индивидуально-ориентированных программ нейрореабилитации при нарушении движений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Городничев Р. М., Пивоварова Е. А., Пухов А., Моисеев С. А., Савохин А. А., Мошонкина Т. Р., Щербакова Н. А., Килимник В. А., Селионов В. А., Козловская И. Б., Эджертон Р., Герасименко Ю. П. Чрескожная электрическая стимуляция спинного мозга: неинвазивный способ активации генераторов шагательных движений у человека // Физиология человека. – 2012. – Т. 38. – № 2. – С. 46–56.

2. Каплан А. Я. Нерофизиологические основания и практические реализации технологии мозг-машинных интерфейсов в неврологической реабилитации // Физиология человека. – 2016. – Т. 42. – № 1. – С. 118–127.

3. Морозова Е. Ю., Скворцов Д. В., Каплан А. Я. Выработка навыка представления движения под контролем управляемой от ЭЭГ нервно-мышечной электростимуляции, вызывающей конгруэнтное или неконгруэнтное движение кисти // Физиология человека. – 2019. – Т. 45. – № 4. – С. 40–45.

4. Столбков Ю. К., Мошонкина Т. Р., Орлов И. В., Козловская И. Б., Герасименко Ю. П. Воображаемые движения как средство совершенствования и реабилитации моторных функций // Успехи физиологических наук. – 2018. – Т. 49. – № 2. – С. 45–59.

5. Сыров Н. В., Новичихина К. А., Кирьянов Д. А. Гордлеева С. Ю., Каплан А. Я. Изменение кортико-спинальной возбудимости при управлении искусственной кистью в контуре интерфейса мозг-компьютер на основе компонента P300 зрительного вызванного потенциала // Физиология человека. – 2019. – Т. 45. – № 2. – С. 44–50.

6. Черникова Л. А., Мокиенко О. А., Фролов А. А. Воображение движения и его практическое применение // Журнал высшей нервной деятельности. – 2013. – Т. 63. – № 2. – С. 195–204.

7. Яковлев Л. В., Сыров Н. В., Морозова Е. Ю., Каплан А. Я. Кортикоспинальная возбудимость человека при представлении движений в

сопряжении с функциональной электростимуляцией // Вестник Московского университета. Серия 16. – 2019. – Т. 74. – № 3. – С. 229–235.
8. Adamovich S. V., Fluet G. G., Tunik E., Merians A. S. Sensorimotor training in virtual reality: a review // Neurorehabilitation. – 2009. – V. 25. – № 1. – P. 29–44.
9. Alam M., Rodrigues W., Pham B. N., Thakor N. V. Brain-machine interface facilitated neurorehabilitation via spinal stimulation after spinal cord injury: recent progress and future perspectives // Brain Research. – 2016. – V. 1646. – P. 25–33.
10. Andrieux M., Proteau L. Observation learning of a motor task: Who and when? // Experimental Brain Research. – 2013. – V. 229. – № 1. – P. 125–137.
11. Angeli C. A., Boakye M., Morton R. A., Vogt J., Benton K., Chen Y., Ferreira C. K., Harkema S. J. Recovery of over-ground walking after chronic motor complete spinal cord injury // New England Journal of Medicine. – 2018. – V. 379. – P. 1244–1259.
12. Ang K. K., Guan C., Chua K. S. G., Ang B. T., Kuah C., Wang C., Phua K. S., Chin Z.Y., Zhang H. Clinical study of neurorehabilitation in stroke using EEG-based motor imagery brain–computer interface with robotic feedback // In Engineering in Medicine and Biology Society (EMBC), 2010 Annual International Conference of the IEEE. P. 5549–5552.
13. Bakker F. C., Boschker M. S. J., Chung T. Changes in muscular activity while imagining weight-lifting using stimulus or response propositions // Journal of Sport and Exercise Psychology. – 1996. – V. 18. – № 3. – P. 313–324.
14. Bakker M., De Lange F. P., Helmich R. C., Scheeringa R., Bloem B. R., Toni I. Cerebral correlates of motor imagery of normal and precision gait // NeuroImage. – 2008. – V. 41. – № 3. – P. 998–1010.
15. Bakker M., Overeem S., Snijders A. H., Borm G., van Elswijk G., Toni I., Bloem B. R. Motor imagery of foot dorsiflexion and gait: effects on corticospinal excitability // Clinical Neurophysiology. – 2008 . – V. 119. – № 11. – P. 2519–2527.
16. Barolat G., Massaro F., He J., Zeme S., Ketcik B. Mapping of sensory responses to epidural stimulation of the intraspinal neural structures in man // Journal of Neurosurgery. – 1993. – V. 78. – № 2. – P. 233–239.

17. Batula A. M., Mark J. A., Kim Y. E., Ayaz H. Comparison of brain activation during motor imagery and motor movement using fNIRS // Computational Intelligence and Neuroscience. – 2017. – V. 2017. – 5491296.

18. Bentley L. D., Duarte R. V., Furlong P. L., Ashford R. L., Raphael J. H. Brain activity modifications following spinal cord stimulation for chronic neuropathic pain: A systematic review // European Journal of Pain. – 2016. – V. 20. – № 4. – P. 499–511.

19. Binkofski F., Amunts K., Stephan K. M., Posse S., Schormann T., Freund H. J., Zilles K., Seitz R. J. Broca's region subserves imagery of motion: A combined cytoarchitectonic and fMRI study // Human Brain Mapping. – 2000. – V. 11. – № 4. – P. 273–285.

20. Bobrova E. V., Bogacheva I. N., Lyakhovetskii V. A., Fabinskaja A. A., Fomina E. V. Memorization of sequences of movements of the right and left hand by right- and left-handers // Human Physiology. – 2015. – V. 41. № 6. – P. 629–635.

21. Bobrova E. V., Bogacheva I. N., Lyakhovetskii V. A., Fabinskaja A. A., Fomina E. V. Memorization of sequences of movements of the right or the left hand by right- and left-handers: Vector coding // Human Physiology. – 2017. – V. 43. – № 1. – P. 13–21.

22. Bobrova E. V., Lyakhovetskii V. A., Borshchevskaya E. R. The role of “prehistory” in the reproduction of sequential movements of the right and left hands: Encoding of positions, movements, and sequence structure // Neuroscience and Behavioral Physiology. – 2013. – V. 43. – P. 56–62.

23. Bonizzato M., Pidpruzhnykova G., DiGiovanna J., Shkorbatova P., Pavlova N., Micera S., Courtine G. Brain-controlled modulation of spinal circuits improves recovery from spinal cord injury // Nature Communications. – 2018. – V. 9. № 1. – 3015.

24. Borra E., Luppino G. Functional anatomy of the macaque temporo-parieto-frontal connectivity // Cortex. – 2017. – V. 97. – P. 306–326.

25. Bouton C. E. Merging brain-computer interface and functional electrical stimulation technologies for movement restoration // Handbook of Clinical Neurology. – 2020. – V. 168. – P. 303–309.
26. Bragina N. N., Dobrohotova T. A. Human Functional Asymmetries, 2nd ed. / ed. Makhotin Y. V.; Medicine: Moscow, Russia, 1998.
27. Brinkman L., Stolk A., Dijkerman H. C., de Lange F. P., Toni I. Distinct roles for alpha- and beta-band oscillations during mental simulation of goal-directed actions // Journal of Neuroscience. – 2014. – V. 34. – № 44. – P. 14783–14792.
28. Broetz D., Braun C., Weber C., Soekadar S. R., Caria A., Birbaumer N. Combination of brain–computer interface training and goal-directed physical therapy in chronic stroke: A case report // Neurorehabilitation and Neural Repair. – 2010. – V. 24. – № 7. – P. 674–679.
29. Brown T. G. On the nature of the fundamental activity of the nervous centres; together with an analysis of the conditioning of rhythmic activity in progression, and a theory of the evolution of function nervous system // Journal of Physiology. – 1914. – V. 48. – P. 18–46.
30. Buch E., Weber C., Cohen L.G., Braun C., Dimyan M. A., Ard T., Merllinger J., Caria A., Soekadar S., Fourkas A., Birbaumer N. Think to move: A neuromagnetic brain–computer interface (BCI) system for chronic stroke // Stroke: A Journal of Cerebral Circulation. – 2008. – V. 39. – № 3. – P. 910–917.
31. Bunno Y., Suzuki T., Iwatsuki H. Motor imagery muscle contraction strength influences spinal motor neuron excitability and cardiac sympathetic nerve activity // Journal of Physical Therapy Science. – 2015. – V. 27. – № 12. – P. 3793–3798.
32. Caldara R., Deiber M.-P., Andrey C., Michel C. M., Thut G., Hauert, C.-A. Actual and mental motor preparation and execution: a spatiotemporal ERP study // Experimental Brain Research. – 2004. – V. 159. – № 3. – P. 389–399.
33. Capogrosso M., Milekovic T., Borton D., Wagner F., Moraud E. M., Mignardot J. B., Buse N., Gandar J., Barraud Q., Xing D., Rey E., Duis S., Jianzhong Y., Ko W. K., Li Q., Detemple P., Denison T., Micera S., Bezard E., Bloch J.,

Courtine G. A brain-spine interface alleviating gait deficits after spinal cord injury in primates // Nature. – 2016. – V. 539. – № 7628. – P. 284–288.

34. Carrere L. C., Escher L. G., Gentiletti G. G., Tabernig C. B. A Foot motor imagery brain-computer interface with realistic visual feedback: preliminary evaluation in healthy and stroke subjects // Research on Biomedical Engineering – 2021 – V. 37. – № 4. – P. 595–604.

35. Cervera M. A., Soekadar S. R., Ushiba J., Millán J. d. R., Liu M., Birbaumer N., Garipelli G. Brain-computer interfaces for post-stroke motor rehabilitation: a meta-analysis // Annals of Clinical and Translational Neurology. – 2018. – V. 5. – № 5. – P. 651–663.

36. Chang B. S., Schomer D. L., Niedermeyer E. Normal EEG and sleep: adults and elderly // Electroencephalography, sixth ed. / eds. Schomer D. L., Niedermeyer E., Lopes da Silva F. H. Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia, PA, 2011. – P. 183–214.

37. Chen X. Y., Chen L., Wolpaw J. R., Jakeman L. B. Corticospinal tract transection reduces H-reflex circadian rhythm in rats // Brain Research. – 2002. – V. 942. – №1–2. P. 101– 108.

38. Chen X. Y., Wolpaw J. R. Probable corticospinal tract control of spinal cord plasticity in the rat // Journal of Neurophysiology. – 2002. – V. 87. – № 2. – P. 645–652.

39. Cheron G., Duvinage M., De Saedeleer C., Castermans T., Bengoetxea A., Petieau M., Seetharaman K., Hoellinger T., Dan B., Dutoit T., Sylos L. F., Lacquaniti F., Ivanenko Y. From spinal central pattern generators to cortical network: integrated BCI for walking rehabilitation // Neural Plasticity. – 2012. – 375148.

40. Corsi M.-C., Chavez M., Schwartz D., George N., Hugueville L., Kahn A., Dupont S., Bassett D., Fallani F. De Vico. Looking for cortical patterns of successful motor imagery-based BCI learning // 8th Graz Brain-Computer Interface Conference 2019. – Graz, 2019. – P. 16–21.

41. Coyle S., Ward T., Markham C., Mcdarby G. On the suitability of near-infrared (NIR) systems for next-generation brain-computer interfaces // Physiological measurement. – 2004. – V. 25. – № 4. – P. 815–822.

42. Cui Z., Li Y., Huang S., Wu X., Fu X., Liu F., Wan X., Wang X., Zhang Y., Qiu H., Chen F., Yang P., Zhu S., Li J., Chen W. BCI system with lower-limb robot improves rehabilitation in spinal cord injury patients through short-term training: a pilot study // Cognitive Neurodynamics. – 2022. – V. 16. – № 6. – P. 1283–1301.

43. Daselaar S. M., Porat Y., Huijbers W., Pennartz C. Modality-specific and modality-independent components of the human imagery system // NeuroImage. – 2010. – V. 52. – № 2. – P. 677–685.

44. de Lange F. P., Hagoort P., Toni I. Neural topography and content of movement representations // Journal of Cognitive Neuroscience. – 2005. – V. 17. – № 1. – P. 97–112.

45. de Lange F. P., Jensen O., Bauer M., Toni I. Interactions between posterior gamma and frontal alpha/beta oscillations during imagined actions // Frontiers in Human Neuroscience. – 2008. – V. 2. – 7.

46. De Ridder D., Plazier M., Kamerling N., Menovsky T., Vanneste S. Burst spinal cord stimulation for limb and back pain // World Neurosurgery. – 2013. – V. 80. – № 5. – P. 642–649.e1.

47. Dickstein R., Deutsch J. E. Motor imagery in physical therapist practice // Physical Therapy. – 2007. – V. 87. – № 7. – P. 942–953.

48. Dickstein R., Gazit-Grunwald M., Plax M., Dunsky A., Marcovitz E. EMG activity in selected target muscles during imagery rising on tiptoes in healthy adults and poststroke hemiparetic patients // Journal of Motor Behavior. – 2005. – V. 37. – № 6. – P. 475–483.

49. Dimitrijevic M. R., Gerasimenko Y., Pinter M. M. Evidence for a spinal central pattern generator in humans // Annals of the New York Academy of Sciences. – 1998. – V. 860. – № 1. P. 360–376.

50. Di Nota P. M., Chartrand J. M., Levkov G. R., Montefusco-Siegmund R., DeSouza J. F. X. Experience-dependent modulation of alpha and beta during action observation and motor imagery // BMC Neuroscience. – 2017. – V. 18. – 28.

51. Do A. H., Wang P. T., King C. E., Abiri A., Nenadic Z. Brain-computer interface controlled functional electrical stimulation system for ankle movement // Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation. – 2011. – V. 8. – 49.

52. Do A. H., Wang P. T., King C. E., Chun S. N., Nenadic Z. Brain-computer interface controlled robotic gait orthosis // Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation. – 2013. – V. 10. – 111.

53. Do A. H., Wang P. T., King C. E., Schombs A., Cramer S. C., Nenadic Z. Brain-computer interface controlled functional electrical stimulation device for foot drop due to stroke // 34th Annual International Conference of the IEEE EMBS. San Diego, California, USA. 2012.

54. Donati A., Shokur S., Morya E., Campos D., Moioli R., Gitti C., Augusto P., Tripodi S., Pires C., Pereira G., Brasil F., Gallo S., Lin A., Takigami A., Aratanha M., Bleuler H., Cheng G., Rudolph A., Nicolelis M. Long-term training with a brain-machine interface-based gait protocol induces partial neurological recovery in paraplegic patients // Scientific Reports. – 2016. – V. 6. – 30383.

55. Doyon J., Ungerleider L. G. Functional anatomy of motor skill learning // Neuropsychology of Memory / eds. Squire L. R., Schacter D. L. Guilford: New York, 2002. – P. 225–238.

56. Doyon J. Skill learning // The cerebellum and cognition/ ed. Schmahmann J. D. San Diego: Academic Press, 1997. – P. 273–294.

57. Duff S. V., Sainburg R. L. Lateralization of motor adaptation reveals independence in control of trajectory and steady-state position //Experimental Brain Research. – 2007. – V. 179. – № 4. – P. 551–561.

58. Dum R. P. Frontal lobe inputs to the digit representations of the motor areas on the lateral surface of the hemisphere // Journal of Neuroscience. – 2005. – V. 25. – № 6. – P. 1375–1386.

59. Dunsky A., Dickstein R., Ariav C., Deutsch J., Marcovitz E. Motor imagery practice in gait rehabilitation of chronic post-stroke hemiparesis: Four case studies // International journal of rehabilitation research. – 2007. – V. 29. – № 4. – P. 351–356.

60. Ertelt D., Small S., Solodkin A., Dettmers C., Mcnamara A., Binkofski F., Buccino G. Action observation has a positive impact on rehabilitation of motor deficits after stroke // Neuroimage. – 2007. – V. 36. – № 2. – P. T164–T173.

61. Ferreira Dos Santos L., Christ O., Mate K., Schmidt H., Krüger J., Dohle C. Movement visualisation in virtual reality rehabilitation of the lower limb: a systematic review // BioMedical Engineering OnLine. – 2016. – V. 15. – № 3. – 144.

62. Floyer-Lea A., Matthews P. Changing brain networks for visuomotor control with increased movement automaticity // Journal of Neurophysiology. – 2004. – V. 92. – № 4. – P. 2405–2412.

63. Foltys H., Kemeny S., Krings T., Krings T., Boroojerdi B., Sparing R., Thron A., Topper R. The representation of the plegic hand in the motor cortex // NeuroReport. – 2000. – V. 11. – № 1. – P. 147–150.

64. Frolov A. A., Biryukova E. V., Bobrov P. D., Mokienko O. A., Platonov A. K., Pryanichnikov V. E., Chernikova L. A. Principles of neurorehabilitation based on the brain-computer interface and biologically adequate control of the exoskeleton // Human Physiology. – 2013. – V. 39. – № 2. – P. 196-208.

65. Gad P., Kreydin E., Zhong H., Edgerton V. R. Enabling respiratory control after severe chronic tetraplegia: an exploratory case study // Journal of Neurophysiology. – 2020. – V. 124. – № 3. – P. 774–780.

66. Gad P. N., Roy R. R., Zhong H., Gerasimenko Y. P., Taccola G., Edgerton V. R. Neuromodulation of the neural circuits controlling the lower urinary tract // Experimental Neurology. – 2016. – V. 285. – Pt. B. – P. 182–189.

67. Gandevia S. C., Wilson L. R., Inglis J. T., Burke D. Mental rehearsal of motor tasks recruits α-motoneurones but fails to recruit human fusimotor neurones selectively // Journal of Physiology. – 1997. – V. 505. – № 1. – P. 259–266.

68. Gao W., Cui Z., Yu Y., Mao J., Xu J., Ji L., Kan X., Shen X., Li X., Zhu S., Hong Y. Application of a brain–computer interface system with visual and motor feedback in limb and brain functional rehabilitation after stroke: case report // Brain Sciences. – 2022. – V. 12. – № 8. – P. 1083.

69. García-Cossio E., Severens M., Nienhuis B., Duysens J., Desain P., Keijsers N., Farquhar J. decoding sensorimotor rhythms during robotic-assisted treadmill walking for brain computer interface (BCI) applications // PLoS ONE. – 2015. – V. 10. – № 12. – e0137910.

70. Geiger D. E., Behrendt F., Schuster-Amft C. EMG muscle activation pattern of four lower extremity muscles during stair climbing, motor imagery, and robot-assisted stepping: a cross-sectional study in healthy individuals // BioMed Research International. – 2019. – V. 2019. – 9351689.

71. Ge R., Zhang H., Yao L., Long Z. Motor Imagery Learning Induced Changes in Functional Connectivity of the Default Mode Network // IEEE Transactions on Neural Systems and Rehabilitation Engineering. – 2014. – V. 23. – № 1. – P. 138–148.

72. Gerasimenko Y., Gorodnichev R., Moshonkina T., Sayenko D., Gad P., Reggie Edgerton V. Transcutaneous electrical spinal-cord stimulation in humans // Annals of Physical and Rehabilitation Medicine. – 2015. – V. 58. – № 4. – P. 225–231.

73. Ghez C., Scheidt R., Heijink H. Different learned coordinate frames for planning trajectories and final positions in reaching // Journal of Neurophysiology. – 2007. – V. 98. – № 6. – P. 3614–3626.

74. Gill M. L., Grahn P. J., Calvert J. S., Linde M. B., Lavrov I. A., Strommen J. A., Beck L. A., Sayenko D. G., Van Straaten M. G., Drubach D. I., Veith D. D., Thoreson A. R., Lopez C., Gerasimenko Y. P., Edgerton V. R., Lee K. H., Zhao K. D. Neuromodulation of lumbosacral spinal networks enables independent stepping after complete paraplegia // Nature Medicine. – 2018. – V. 24. – № 11. – P. 1677–1682.

75. Glick S. D., Ross D. A., Hough L. B. Lateral asymmetry of neurotransmitters in human brain // Brain Research. – 1982. – V. 234. – № 1. – P. 53–63.

76. Goble D. J., Noble B. C., Brown S. H. Proprioceptive target matching asymmetries in left-handed individuals // Experimental Brain Research. – 2009. – V. 197. – № 4. – P. 403–408.

77. Goldberg E., Costa L. D. Hemisphere differences in the acquisition and use of descriptive systems // Brain and Language. – 1981. – V. 14. – № 1. – P. 144–173.

78. Grosprêtre S., Lebon F., Papaxanthis C., Martin A. New evidence of corticospinal network modulation induced by motor imagery // Journal of Neurophysiology. – 2016. – V. 115. – № 3. – P. 1279–1288.

79. Grospretre S., Ruffino C., Lebon F. Motor imagery and cortico-spinal excitability: a review // European Journal of Sport Science. – 2016. – V. 16. – № 3. – P. 317–324.

80. Guillot A., Hoyek N., Louis M., Collet C. Understanding the timing of motor imagery: recent findings and future directions // International Review of Sport and Exercise Psychology. – 2012. – V. 5. – № 1. – P. 3–22.

81. Guillot A., Lebon F., Rouffet D., Champely S., Doyon J., Collet C. Muscular responses during motor imagery as a function of muscle contraction types // International Journal of Psychophysiology. – 2007. – V. 66. – № 1. – P. 18–27.

82. Guillot A., Rienzo F., Collet C. The Neurofunctional Architecture of Motor Imagery // Advanced Brain Neuroimaging Topics in Health and Disease - Methods and Applications / eds. Papageorgiou T. D., Christopoulos G. I., Smirnakis S. M. In Tech, 2014. Chapter 16.

83. Gündüz A., Kiziltan M. E. F-wave and motor-evoked potentials during motor imagery and observation in apraxia of Parkinson disease // Muscle Nerve. – 2015 . – V. 52. – № 6. – P. 1072–1077.

84. Gutwinski S., Löscher A., Mahler L., Kalbitzer J., Heinz A., Bermpohl F. Understanding left-handedness // Deutsches Ärzteblatt International. – 2011. – V. 108. – № 50. – P. 849–853.

85. Haaland K. Y., Harrington D. L. Hemispheric asymmetry of movement // Current Opinion in Neurobiology. – 1996. – V. 6. – № 6. – P. 796–800.

86. Haaland K. Y. Hemispheric asymmetries for kinematic and positional aspects of reaching // Brain. – 2004. – V. 127. – № 5. – P. 1145–1158.

87. Halgren M., Ulbert I., Bastuji H., Fabó D., Erőss L., Rey M., Devinsky O., Doyle W. K., Mak-McCully R., Halgren E., Wittner L., Chauvel P., Heit G., Eskandar E., Mandell A., Cash S. S. The generation and propagation of the human alpha rhythm // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2019. – V. 116. – № 47. – P. 23772–23782.

88. Hamada H., Matsuzawa D., Sutoh C., Hirano Y., Chakraborty S., Ito H., Tsuji H., Obata T., Shimizu E. Comparison of brain activity between motor imagery and mental rotation of the hand tasks: a functional magnetic resonance imaging study // Brain Imaging and Behavior. – 2018 . – V. 12. – № 6. – P. 1596–1606.

89. Hanakawa T., Immisch I., Toma K., Dimyan M. A., Van Gelderen P., Hallett M. Functional properties of brain areas associated with motor execution and imagery // Journal of Neurophysiology. – 2003. – V. 89. – № 2. – P. 989–1002.

90. Harrington D. L., Haaland K. Y. Hemispheric specialization for motor sequencing: Abnormalities in levels of programming // Neuropsychologia. – 1991. – V. 29. – № 2. – P. 147–163.

91. Hashimoto Y., Ushiba J. EEG-based classification of imaginary left and right foot movements using beta rebound // Clinical Neurophysiology. – 2013. – V. 124. – № 11. – P. 2153–2160.

92. Hétu S., Grégoire M., Saimpont A., Coll M. P., Eugène F., Michon P. E., Jackson P. L. The neural network of motor imagery: an ALE meta-analysis // Neuroscience & Biobehavioral Reviews. – 2013. – V. 37. – № 5. – P. 930–949.

93. Hobson H. M., Bishop D. V. The interpretation of mu suppression as an index of mirror neuron activity: past, present and future // HRoyal Society Open Science. – 2017 . – V. 4. – № 3. – 160662.

94. Hochberg L. R., Bacher D., Jarosiewicz B., Masse N. Y., Simeral J. D., Vogel J., Haddadin S., Liu J., Cash S. S., van der Smagt P., Donoghue J. P. Reach

and grasp by people with tetraplegia using a neurally controlled robotic arm // Nature. – 2012. – V. 485. – № 7398. – P. 372–375.

95. Hochberg L. R., Serruya M. D., Friehs G. M., Mukand J. A., Saleh M., Caplan A. H., Branner A., Chen D., Penn R. D., Donoghue J. P. Neuronal ensemble control of prosthetic devices by a human with tetraplegia // Nature. – 2006. – V. 442. – № 7099. – P. 164–171.

96. Huang D., Qian K., Fei D. Y., Jia W., Chen X., Bai O. Electroencephalography (EEG)-based brain–computer interface (BCI): A 2-D virtual wheelchair control based on event-related desynchronization/synchronization and state control // IEEE Transactions on Neural Systems and Rehabilitation Engineering. – 2012. – V. 20. – № 3. – P. 379–388.

97. Hudson T. E., Landy M. S. Motor learning reveals the existence of multiple codes for movement planning // Journal of Neurophysiology. – 2012. – V. 108. – P. 2708–2716.

98. Hwang H.-J., Kim S., Choi S., Im C.-H. EEG-based brain-computer interfaces: a thorough literature survey // International Journal of Human–Computer Interaction. – 2013. – V. 29. – № 12. – P. 814–826.

99. Iles J. F., Pisini J. V. Cortical modulation of transmission in spinal reflex pathways of man // The Journal of Physiology. – 1992 . – V. 455. – № 1. – P. 425–446.

100. Iles J. F. Evidence for cutaneous and corticospinal modulation of presynaptic inhibition of Ia afferents from the human lower limb // The Journal of Physiology. – 1996. – V. 491. – № 1. – P. 197–207.

101. Im H., Ku J., Kim H. J., Kang Y. J. Virtual reality-guided motor imagery increases corticomotor excitability in healthy volunteers and stroke patients // Annals of Rehabilitation Medicine. – 2016 . – V. 40. – № 3. – P. 420–431.

102. Insausti-Delgado A., López-Larraz E., Nishimura Y., Ziemann U., Ramos-Murguialday A. Non-invasive brain-spine interface: continuous control of trans-spinal magnetic stimulation using EEG // Frontiers in Bioengineering and Biotechnology. – 2022. – V. 10. – 975037.

103. Ionta S., Ferretti A., Merla A., Tartaro A., Romani G. L. Step-by-step: The effects of physical practice on the neural correlates of locomotion imagery revealed by fMRI // Human Brain Mapping. – 2010. – V. 31. – № 5. – P. 694–702.

104. Irimia D. C., Ortner R., Poboroniuc M. S., Ignat B. E., Guger C. High classification accuracy of a motor imagery based brain-computer interface for stroke rehabilitation training // Frontiers in Robotics and AI. – 2018. – V. 5. – 130.

105. Jafari M., Aflalo, T., Chivukula, S. Kellis S. S., Salas M. A., Norman S. L., Pejsa K., Liu C. Y., Andersen R. A. The human primary somatosensory cortex encodes imagined movement in the absence of sensory information // Communications Biology. – 2020. – V. 3. – № 757

106. Jager G. On the hemispheric specialization for categorical and coordinate spatial relations: A review of the current evidence // Neuropsychologia. – 2003. – V. 41. – № 4. – P. 504–515.

107. Jahn K., Deutschländer A., Stephan T., Kalla R., Wiesmann M., Strupp M., Brandt T. Imaging human supraspinal locomotor centers in brainstem and cerebellum // Neuroimage. – 2008 . – V. 39. – № 2. – P. 786–792.

108. Jahn K., Deutschländer A., Stephan T., Strupp M., Wiesmann M., Brandt T. Brain activation patterns during imagined stance and locomotion in functional magnetic resonance imaging // NeuroImage. – 2004. – V. 22. – № 4. – P. 1722–1731.

109. Jahn K., Wagner J., Deutschlander A., Kalla R., Hufner K., Stephan T., Strupp M., Brandt T. Human hippocampal activation during stance and locomotion: fMRI study on healthy, blind, and vestibular-loss subjects // Annals of the New York Academy of Sciences. – 2009. – V. 1164. – № 1. – P. 229–235.

110. Kaneko F., Hayami T., Aoyama T., Kizuka T. Motor imagery and electrical stimulation reproduce corticospinal excitability at levels similar to voluntary muscle contraction // Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation. – 2014. – V. 11. – № 1. – 94.

111. Kaneko N., Yokoyama H., Masugi Y., Watanabe K., Nakazawa K. Phase dependent modulation of cortical activity during action observation and motor imagery of walking: An EEG study // Neuroimage. – 2021. – V. 225. – 117486.

112. Kang Y. J., Ku J., Kim H. J., Park H. K. Facilitation of corticospinal excitability according to motor imagery and mirror therapy in healthy subjects and stroke patients // Annals of Rehabilitation Medicine. – 2011. – V. 35. – № 6. – P. 747–758.

113. Karni A. The acquisition of perceptual and motor skills: A memory system in the adult human cortex // Cognitive Brain Research. – 1996. – V. 5. – №1–2. – P. 39–48.

114. Kasai T., Kawai S., Kawanishi M., Yahagi S. Evidence for facilitation of motor evoked potentials (MEPs) induced by motor imagery // Brain Research. – 1997 . – V. 744. – № 1. – P. 147–150.

115. Kato K., Watanabe J., Muraoka T., Kanosue K. Motor imagery of voluntary muscle relaxation induces temporal reduction of corticospinal excitability // Neuroscience Research. – 2015 . – V. 92. – P. 39–45.

116. Khajuria A., Sharma R., Joshi D. EEG Dynamics of Locomotion and Balancing: Solution to Neuro-Rehabilitation // Clinical EEG and Neuroscience. – 2022. – 15500594221123690.

117. Kilintari M., Narayana S., Babajani-Feremi A., Rezaie R., Andrew C., Papanicolao A. C. Brain activation profiles during kinesthetic and visual imagery: An fMRI study // Brain Research. – 2013. – V. 1646. – P. 249–261.

118. King C. E., Wang P. T., Chui L. A., Do A. H., Nenadic Z. Operation of a brain-computer interface walking simulator for individuals with spinal cord injury // Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation. – 2013. – V. 10. – 77.

119. King C. E., Wang P. T., McCrimmon C. M., Chou C. C. Y., Do A. H., Nenadic Z. Brain-computer interface driven functional electrical stimulation system for overground walking in spinal cord injury participant // Conference Proceedings IEEE Engineering in Medicine and Biology Society. – 2014. – V. 2014. – P. 1238–1242.

120. King C. E., Wang P. T., McCrimmon C. M., Chou C. C. Y., Do A. H., Nenadic Z. The feasibility of a brain-computer interface functional electrical stimulation system for the restoration of overground walking after paraplegia // Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation. – 2015. – V. 12. – 80.

121. Kropotov J. D. Beta and Gamma Rhythms // Functional Neuromarkers for Psychiatry / eds. Kropotov J. D. Academic Press, 2016. – P. 107–119

122. Lacourse M. G., Orr E. L. R., Cramer S. C., Cohen M. J. Brain activation during execution and motor imagery of novel and skilled sequential hand movements // Neuroimage. – 2005. –V. 27. – № 3. – P. 505–519.

123. Lafleur M. F., Jackson P. L., Malouin F., Richards C. L., Evans A. C., Doyon J. Motor learning produces parallel dynamic functional changes during the execution and imagination of sequential foot movements // NeuroImage. – 2020. – V. 16. – № 1. – P. 142–157.

124. la Fougère C., Zwergal A., Rominger A., Förster S., Fesl G., Dieterich M., Brandt T., Strupp M., Bartenstein P., Jahn K. Real versus imagined locomotion: A [18F]-FDG PET-fMRI comparison // NeuroImage. – 2010. – V. 50. – № 4. – P. 1589–1598.

125. Laver K. E., Lange B., George S., Deutsch J. E., Saposnik G., Crotty M. Virtual reality for stroke rehabilitation // Cochrane Database of Systematic Reviews. – 2017. – V. 11. – № 11. – CD008349.

126. Lebon F., Rouffet D., Collet C., Guillot A. Modulation of EMG power spectrum frequency during motor imagery // Neuroscience Letters. – 2008. – V. 435. – № 3. – P. 181–185.

127. Lee J.-H., Ryu J., Jolesz F. A., Cho Z.-H., Yoo S.-S. Brain–machine interface via real-time fMRI: Preliminary study on thought-controlled robotic arm // Neuroscience Letters. – 2009. – V. 450. – № 1. – P. 1–6.

128. Léonard G., Tremblay F. Corticomotor facilitation associated with observation, imagery and imitation of hand actions: a comparative study in young and old adults // Experimental Brain Research. – 2006. – V. 177. – № 2. – P. 167–175.

129. Leuthardt E. C., Schalk G., Wolpaw J. R., Ojemann J. G., Moran D. W. A brain–computer interface using electrocorticographic signals in humans // Journal of Neural Engineering. – 2004. – V. 1. – № 2. – P. 63–71.

130. Liang N., Ni Z., Takahashi M., Murakami T., Yahagi S., Funase K., Kato T., Kasai T. Effects of motor imagery are dependent on motor strategies // Neuroreport. – 2007. – V. 18. – № 12. – P. 1241–1245.

131. Liddell E. G. T., Sherrington C. S. Reflexes in response to stretch (myotatic reflexes) // Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. – 1924. – V. 86. – P. 212–242.

132. Li L., Wang J., Xu G., Li M., Xie J. The study of object-oriented motor imagery based on EEG suppression // PLoS One. – 2015. – V. 10. № 12. – e0144256.

133. Liu C., Zhou C., Wang J., Fietkiewicz C., Loparo K. A. The role of coupling connections in a model of the cortico-basal ganglia-thalamocortical neural loop for the generation of beta oscillations // Neural Networks. – 2020. – V. 123. – P. 381–392.

134. Li Z., Zhao K., Zhang L., Wu X., Zhang T., Li Q., Li X., Su C.-Y. Human-In-the-Loop Control of a Wearable Lower Limb Exoskeleton for Stable Dynamic Walking // IEEE/ASME Transactions on Mechatronics. – 2020. – V. 26. – № 5. – P. 2700–2711

135. Luria A. R., Critchley M. Traumatic Aphasia. De Gruyter Mouton: The Hague, The Netherlands, 1970.

136. Luu T. P., He Y., Brown S., Nakagome S., Contreras-Vidal J. Gait adaptation to visual kinematic perturbations using a real-time closed-loop brain–computer interface to a virtual reality avatar // Journal of Neural Engineering. – 2016. –V. 13. – № 3. – 036006.

137. Maier M., Rubio Ballester B., Duff A., Duarte Oller E., Verschure P. F. M. J. Effect of specific over nonspecific VR-based rehabilitation on poststroke motor recovery: A systematic meta-analysis // Neurorehabil Neural Repair. – 2019. – V. 33. – № 2. – P. 112–129.

138. Ma L., Narayana S., Robin D.A., Fox P.T., Xiong J. Changes occur in resting state network of motor system during 4 weeks of motor skill learning // Nature Reviews Neuroscience. – 2011. – V. 58. – P. 226–233.

139. Malouin F., Richards C.L., Jackson P.L., Dumas F., Doyon J. Brain activations during motor imagery of locomotor-related tasks: A PET study // Human Brain Mapping. – 2003. – V. 19. – № 1. – P. 47–62.

140. Manella K. J., Roach K. E., Field-Fote E. C. Operant conditioning to increase ankle control or decrease reflex excitability improves reflex modulation and walking function in chronic spinal cord injury // Journal of Neurophysiology. – 2013 . – V. 109. – № 11. – P. 2666–2679.

141. Mani S., Mutha P.K., Przybyla A., Haaland K.Y., Good D.C., Sainburg R.L. Contralesional motor deficits after unilateral stroke reflect hemisphere-specific control mechanisms // Brain. – 2013. – V. 136. – № 4. – P. 1288–1303.

142. Manson G., Atkinson D A., Shi Z., Sheynin J., Karmonik C., Markley R. L., Sayenko D. G. Transcutaneous spinal stimulation alters cortical and subcortical activation patterns during mimicked-standing: A proof-of-concept fMRI study // NeuroImage: Reports. – 2022. – V. 2. – № 2. – 100090.

143. McCrimmon C. M., King C. E., Wang P. T., Cramer S. C., Nenadic Z., Do A. H. Brain-controlled functional electrical stimulation for lower-limb motor recovery in stroke survivors // Conference Proceedings IEEE Engineering in Medicine and Biology Society. – 2014. – V. 2014. – P. 1247–1250.

144. McCrimmon C. M., King C. E., Wang P. T., Cramer S. C., Nenadic Z., Do A. H. Brain-controlled functional electrical stimulation therapy for gait rehabilitation after stroke: a safety study // Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation. – 2015. – V. 12. – 57.

145. McFarland D. J., Miner L. A., Vaughan T. M., Wolpaw J. R. Mu and beta rhythm topographies during motor imagery and actual movements // Brain Topography. – 2000. – V. 12. – № 3. – P. 177–186.

146. McGeady C., Vučković A., Zheng Y. P., Alam M. EEG monitoring is feasible and reliable during simultaneous transcutaneous electrical spinal cord stimulation // Sensors (Basel). –2021. – V. 21. – № 19. – 6593.

147. McPherson J. G., Miller R. R., Perlmutter S. I., McPherson J. G., Robert R., Miller S. I. P. Targeted, activity-dependent spinal stimulation produces long-lasting motor recovery in chronic cervical spinal cord injury // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2015. – V. 112. – № 39. – P. 12193–12198.

148. Megía García A., Serrano-Muñoz D., Taylor J., Avendaño-Coy J., Gómez-Soriano J. Transcutaneous spinal cord stimulation and motor rehabilitation in spinal cord injury: A systematic review // Neurorehabilitation and Neural Repair. – 2020. – V. 34. – № 1. – P. 3–12.

149. Mellet E., Laou L., Petit L., Zago L., Mazoyer B., Tzourio-Mazoyer N. Impact of the virtual reality on the neural representation of an environment // Human Brain Mapping. – 2009. – V. 31. – № 7. – P. 1065–1075.

150. Mellinger J., Schalk G., Braun C., Preissl H., Rosenstiel W., Birbaumer N., Kübler A. An MEG-based brain–computer interface (BCI) // NeuroImage. – 2007. – V. 36. – № 3. – P. 581–593.

151. Melzack R., Wall P. D. Pain mechanisms: a new theory // Science. – 1965. – V. 150. – № 3699. – P. 971–979.

152. Meunier S., Pierrot-Deseilligny E. Cortical control of presynaptic inhibition of Ia afferents in humans // Experimental Brain Research. – 1998. – V. 119. – № 4. – P. 415–426.

153. Middleton F. A., Strick P. L. Cerebellar output channels // International Review of Neurobiology. – 1997. – V. 41. – P. 61–82.

154. Minassian K., Hofstoetter U., Tansey K., Mayr W. Neuromodulation of lower limb motor control in restorative neurology // Clinical Neurology and Neurosurgery. – 2012. – V. 114. № 5. P. 489–497.

155. Miyai I., Tanabe H. C., Sase I., Tanabe H. C., Sase I., Eda H., Oda I., Konishi I., Tsunazawa Y., Suzuki T., Yanagida T., Kubota K. Cortical Mapping of

Gait in Humans: A Near-Infrared Spectroscopic Topography Study // NeuroImage. – 2001. – V. 14. – № 5. – P. 1186–1192.

156. Mizuguchi, N. Brain Activity During Motor Imagery // Sports Performance / eds. Kanosue K., Nagami T., Tsuchiya J. Tokyo: Springer, 2015. – P. 13–23.

157. Mizuguchi N., Nakata H., Kanosue K. Effector-independent brain activity during motor imagery of the upper and lower limbs: An fMRI study // Neuroscience Letters. – 2014. – V. 581. – P. 69–74.

158. Mizuguchi N., Umehara I., Nakata H., Kanosue K. Modulation of corticospinal excitability dependent upon imagined force level // Experimental Brain Research. – 2013. – V. 230. – № 2. – P. 243–249.

159. Moens M., Sunaert S., Mariën P., Brouns R., De Smedt A., Droogmans S., Van Schuerbeek P., Peeters R., Poelaert J., Nuttin B. Spinal cord stimulation modulates cerebral function: an fMRI study // Neuroradiology. – 2012. – V. 54. – № 12. P. 1399–1407.

160. Mohr C., Landis T., Bracha H. S., Brugger P. Opposite turning behavior in right-handers and non-right-handers suggests a link between handedness and cerebral dopamine asymmetries // Behavioral Neuroscience. – 2003. – V. 117. – № 6. – P. 1448–1452.

161. Molenberghs P., Cunnington R., Mattingley J. B. Is the mirror neuron system involved in imitation? A short review and meta-analysis // Neuroscience & Biobehavioral Reviews. – 2009. – V. 33. – № 7. – P. 975–980.

162. Mrachacz-Kersting N., Jiang N., Stevenson A. J. T., Niazi I. K., Kostic V., Pavlovic A., Radovanovic S., Djuric-Jovicic M., Agosta F., Dremstrup K., Farina D. Efficient neuroplasticity induction in chronic stroke patients by an associative brain-computer interface // Journal of Neurophysiology. – 2016. – V. 115. – № 3 – P. 1410–1421.

163. Mulder T., De Vries S., Zijlstra S. Observation, imagination and execution of an effortful movement: more evidence for a central explanation of motor imagery // Experimental Brain Research. – 2005. – V. 163. – № 3. – P. 344–351.

164. Mulder T. Motor imagery and action observation: cognitive tools for rehabilitation // HJournal of Neural Transmission. – 2007. – V. 114. – № 10. – P. 1265–1278.

165. Müller K., Blankertz B. Toward noninvasive brain–computer interfaces // IEEE Transactions on Signal Processing Magazine. – 2006. – V. 23. – № 5. – P. 128–126.

166. Müller-Putz G. R., Pfurtscheller G. Control of an electrical prosthesis with an SSVEP-based BCI // IEEE Transactions on Biomedical Engineering. – 2008. – V. 55. – № 1. – P. 361–364.

167. Muller-Putz G. R., Pokorny C., Klobassa D. S., Horki P. A single-switch BCI based on passive and imagined movements: toward restoring communication in minimally conscious patients // International Journal of Neural Systems. – 2013. – V. 23. – № 02. – 1250037.

168. Mutha P. K., Haaland K. Y., Sainburg R. L. Rethinking motor lateralization: Specialized but complementary mechanisms for motor control of each arm // PLoS ONE. – 2013. – V. 8. – № 3. – e58582.

169. Mutha P. K., Haaland K. Y., Sainburg R. L. The effects of brain lateralization on motor control and adaptation // Journal of Motor Behavior. – 2012. – V. 44. – № 6. – P. 455–469.

170. Mutha P. K., Sainburg R. L., Haaland K. Y. Critical neural substrates for correcting unexpected trajectory errors and learning from them // Brain. – 2011. – V. 134. – № 12. – P. 3647–3661.

171. Naito M., Michioka Y., Ozawa K., Kiguchi M., Kanazawa T. A communication means for totally locked-in ALS patients based on changes in cerebral blood volume measured with near-infrared light // IEICE transactions on Information and Systems. – 2007. – V. 90. – № 7. – P. 1028–1037.

172. Nam C. S., Jeon Y., Kim Y. J., Lee I., Park K. Movement imagery-related lateralization of event-related (de)synchronization (ERD/ERS): motor-imagery duration effects // Clinical Neurophysiology. – 2011. Mar;122(3):567-577.

173. Nam C. S., Jeon Y., Kim Y-J., Lee I., Park K. Movement imagery-related lateralization of event-related (de)synchronization (ERD/ERS): Motor-imagery duration effects // Clinical Neurophysiology. – 2011. –V. 122. – № 3. – 567e577.

174. Neuper C., Scherer R., Reinber M., Pfurtscheller G. Imagery of motor actions: differential effects of kinesthetic and visual-motor mode of imagery in single-trial EEG // Brain research. Cognitive brain research. – 2005. – V. 25. – № 3. – P. 668–677.

175. Nielsen J., Petersen N., Deuschl G., Ballegaard M. Task-related changes in the effect of magnetic brain stimulation on spinal neurones in man // The Journal of Physiology. – 1993. – V. 471. – № 1. – P. 223–243.

176. Nishimura Y., Perlmutter S. I., Fetz E. E. Restoration of upper limb movement via artificial corticospinal and musculospinal connections in a monkey with spinal cord injury // Frontiers in Neural Circuits. – 2013. – V. 7. – 57.

177. Oldfield R. C. The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory // Neuropsychologia. – 1971. – V. 9. – № 1. – P. 97–113.

178. Olivetti Belardinelli M., Di Matteo R., Del Gratta C., De Nicola A., Ferretti A., Tartaro A., Bonomo L., Luca Romani G. Intermodal sensory image generation: An fMRI analysis // European Journal of Cognitive Psychology. – 2004. – V. 16. – № 5. – P. 729–752.

179. Oostenveld R., Fries P., Maris E., Schoffelen J. M. FieldTrip: Open source software for advanced analysis of MEG, EEG, and invasive electrophysiological data // Computational Intelligence and Neuroscience. – 2011. – V. 2011. – 156869.

180. Orr E. L., Lacourse M. G., Cohen M. J., Cramer S. C. Cortical activation during executed, imagined, and observed foot movements // Neuroreport. – 2008. – V. 19. – № 6. – P. 625–630.

181. Parsons L. M., Fox P. T., Downs J. H., Glass T., Hirsch T. B., Martin C. C., Jerabek P. A., Lancaster J. L. Use of implicit motor imagery for visual shape discrimination as revealed by PET // Nature. – 1995 . – V. 375. – № 6526. – P. 54–58.

182. Perdikis S., Tonin L., Saeedi S., Schneider C., Millán J. d. R. The Cybathlon BCI race: Successful longitudinal mutual learning with two tetraplegic users // PLOS Biology. – 2018. – V. 16. – № 5. – e2003787.

183. Personnier P., Paizis C., Ballay Y., Papaxanthis C. Mentally represented motor actions in normal aging. II. The influence of the gravito-inertial context on the duration of overt and covert arm movements // Behavioural Brain Research. – 2008. – V. 186. – № 2. – P. 273–283.

184. Pfurtscheller G., Aranibar A. Evaluation of event-related desynchronization (ERD) preceding and following voluntary self-paced movement // Electroencephalography and Clinical Neurophysiology. – 1979. – V. 46. – № 2. – P. 138–146.

185. Pfurtscheller G., Brunner C., Schlögl A., Lopes da Silva F. H. Mu rhythm (de)synchronization and EEG single-trial classification of different motor imagery task // NeuroImage. – 2006. – V. 31. – № 1. – P. 153–159.

186. Pfurtscheller G., Guger C., Müller G., Krausz G., Neuper C. Brain oscillations control hand orthosis in a tetraplegic // Neuroscience Letters. – 2000. – V. 292. – № 3. – P. 211–214.

187. Pfurtscheller G., Lopes da Silva F. H. Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: Basic principles // Clinical Neurophysiology. – 1999. – V. 110. – № 11. – P. 1842–1857.

188. Pfurtscheller G., McFarland D. J. BCIs that use sensorimotor rhythms // rain–computer interfaces: Principles and practice / eds. J. R. Wolpaw, E. W. Wolpaw. New York: Oxford University Press, 2012. P. 227–240.

189. Pfurtscheller G., Neuper C., Flotzinger D., Pregenzer M. EEG-based discrimination between imagination of right and left hand movement // Electroencephalography and Clinical Neurophysiology. – 1997. – V. 103. – № 6. – P. 642–651.

190. Pfurtscheller G., Neuper C. Motor imagery and direct brain-computer communication // Proceedings of the IEEE. – 2001. – V. 89. – № 7. – P. 1123–1134.

191. Pfurtscheller G. Event-related synchronization (ERS): An electrophysiological correlate of cortical areas at rest // Electroencephalography and Clinical Neurophysiology. – 1992. – V. 83. – № 1. – P. 62–69.

192. Phillips T., Porticella N., Constas M., Bonney R. A framework for articulating and measuring individual learning outcomes from participation in citizen science // Citizen Science: Theory and Practice. – 2018. – V. 3. – № 2. – 3.

193. Pichiorri F., Fallani F. D. V., Cincotti F., Babiloni F., Molinari M., Kleih S. C., Neuper C., Kübler A., Mattia D. Sensorimotor rhythm-based brain-computer interface training: The impact on motor cortical responsiveness // Journal of Neural Engineering. – 2011. – V. 8. – № 2. – 025020.

194. Pineda J. A. The functional significance of mu rhythms: Translating “seeing” and “hearing” into “doing” // Brain Researchearch Reviews. – 2005. – V. 50. – № 1. – P. 57–68.

195. Pino A., Tovar N., Barria P., Baleta K., Múnera M., Cifuentes C. A. Brain–computer interface for controlling lower-limb exoskeletons // Interfacing humans and robots for gait assistance and rehabilitation / eds. Cifuentes C. A., Múnera M. Springer: Cham, 2022. –P. 237–258.

196. Posner M. I., Rothbart M. K. Research on attention networks as a model for the integration of psychological science // Annual Review of Psychology. – 2007. – V. 58. – P. 1–23.

197. Posse S., Fitzgerald D., Gao K., Habel U., Rosenberg D., Moore G. J., Schneider F. Real-time fMRI of temporolimbic regions detects amygdala activation during single-trial self-induced sadness // Neuroimage. – 2003. – V. 18. – № 3. – P. 760–768.

198. Priyanka A. A., Bharti W. G., Suresh C. M. Technical Aspects of Brain Rhythms and Speech Parameters // Introduction to EEG- and speech-based emotion recognition // eds. Priyanka A. A., Bharti W. G., Suresh C. M. Academic Press, 2016. – P. 51–79

199. Profeta V. L. S., Turvey M. T. Bernstein's levels of movement construction: A contemporary perspective // Human Movement Science. – 2018. – V. 57. – P. 111–133.

200. Przybyla A., Good D. C., Sainburg R. L. Dynamic dominance varies with handedness: Reduced interlimb asymmetries in left-handers // Experimental Brain Research. – 2012. – V. 216. – № 3. –P. 419–431.

201. Qiu Z., Chen S., Daly I., Jia J., Wang X., Jin J. (2018). BCI-based strategies on stroke rehabilitation with avatar and FES feedback // ArXiv. – abs/1805.04986.

202. Ranganathan V. K., Siemionow V., Liu J. Z., Sahgal V., Yue G. H. From mental power to muscle power—gaining strength by using the mind // Neuropsychologia. – 2004. – V. 42. – № 7. P. 944–956.

203. Rau C., Plewnia C., Hummel F., Gerloff C. Event-related desynchronization and excitability of the ipsilateral motor cortex during simple self-paced finger movements // Clinical Neurophysiology. – 2003. – V. 114. – № 10. – P. 1819–1826.

204. Ren S., Wang W., Hou Z.-G., Liang X., Wang J., Shi W. Enhanced motor imagery based brain-computer interface via FES and VR for lower limb. IEEE Trans. Neural Syst. – 2020. – V. 28. – № 8. – P. 1846–1855.

205. Reynolds C., Osuagwu B. A., Vuckovic A. Influence of motor imagination on cortical activation during functional electrical stimulation // Clinical Neurophysiology. – 2015. – V. 126. – № 7. – P. 1360–1369.

206. Rizzolatti G., Fogassi L., Gallese V. Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action // Nature. – 2001. – V. 2. – P. 661–670.

207. Rossini P. M., Desiato M. T., Lavaroni F., Caramia M. D. Brain excitability and electroencephalographic activation: non-invasive evaluation in healthy humans via transcranial magnetic stimulation // Brain Research. – 1991 . – V. 567. – № 1. – P. 111–119.

208. Rossini P. M., Rossi S., Pasqualetti P., Tecchio F. Corticospinal excitability modulation to hand muscles during movement imagery // Cerebral Cortex. – 1999 . – V. 9. – № 2. – P. 161–167.

209. Sacco K., Cauda F., Cerliani L., Mate D., Duca S., Geminiani G. C. Motor imagery of walking following training in locomotor attention. The effect of ‘the tango lesson’ // NeuroImage. – 2006. – V. 32. – № 3. – P. 1441–1449.

210. Sainburg R. L., Duff S. V. Does motor lateralization have implications for stroke rehabilitation?// Journal of Rehabilitation Research and Development. – 2006. – V. 43. – № 3. – P. 311–322.

211. Sainburg R. L. Handedness: Differential specializations for control of trajectory and position // Exercise and Sport Sciences Reviews. – 2005. – V. 33. – № 44. – P. 206–213.

212. Sanes J. N., Donoghue J. P. Plasticity and primary motor cortex // Annual Review of Neuroscience. – 2000. – V. 23. – P. 393–415.

213. Sauseng P., Klimesch W., Gerloff C., Hummel F. C. Spontaneous locally restricted EEG alpha activity determines cortical excitability in the motor cortex // Neuropsychologia. – 2009 . – V. 47. – № 1. – P. 284–288.

214. Schalk G., Miller K.J., Anderson N. R., Wilson J. A., Smyth M. D., Ojemann J. G., Moran D. W., Wolpaw J. R., Leuthardt E. C. Two-dimensional movement control using electrocorticographic signals in humans // Journal of Neural Engineering. – 2008. – V. 5. – № 1. – P. 75–84.

215. Sellers E. W., Arbel Y., Donchin E. BCIs that use P300 event-related potentials // Brain–computer interfaces: Principles and practice / eds. J. R. Wolpaw, E. W. Wolpaw. New York: Oxford University Press, 2012. P. 215–226.

216. Severens M., Perusquia-Hernandez M., Nienhuis B., Farquhar J.,Duysens J. Using actual and imagined walking related desynchronization features in a BCI // IEEE Transactions on Neural Systems and Rehabilitation Engineering. – 2015. – V. 23. – № 5. – P. 877–886.

217. Sharma N., Pomeroy V. M., Baron J. C. Motor imagery: a backdoor to the motor system after stroke? // Journal of Stroke. – 2006 . – V. 37. – № 7. – P. 1941–1952.

218. Shealy C. N., Mortimer J. T., Reswick J. B. Electrical inhibition of pain by stimulation of the dorsal columns: preliminary clinical report // Anesthesia & Analgesia. – 1967. – V. 46. – № 4. – P. 489–491.

219. Sherrington C. S. The integrative action of the nervous system. Yale University Press, 1906.

220. Shin'ichiro K., I Putu S., Ko-ichiro M., Tatsuo Y., Kawashima R. The Effect of Neurofeedback Training on Cortical Activity during Motor Imagery Revealed by NIRS and fMRI // International Journal of Bioelectromagnetism. – 2011. – V. 13. – № 2. – P. 82–83.

221. Sitaram R., Lee S., Ruiz S., Rana M., Veit R., Birbaumer N. Real-time support vector classification and feedback of multiple emotional brain states // Neuroimage. – 2011. – V. 56. – № 2. – P. 753–765.

222. Sitaram R., Veit R., Stevens B., Caria A., Gerloff C., Birbaumer N., Hummel F. Acquired control of ventral premotor cortex activity by feedback training: an exploratory real-time FMRI and TMS study // Neurorehabilitation and Neural Repair. – 2012. – V. 26. – № 3. – P. 256–265.

223. Sitaram R., Zhang H., Guan C., Thulasidas M., Hoshi Y., Ishikawa A., Shimizu K., Birbaumer N. Temporal classification of multichannel near-infrared spectroscopy signals of motor imagery for developing a brain–computer interface // NeuroImage. – 2007. – V. 34. – № 4. – P. 1416–1427.

224. Slade J. M., Landers D. M., Martin P. E. Muscular activity during real and imagined movement: a test of inflow explanations // Journal of Sport and Exercise Psychology. – 2002. – V. 24. – № 2. – P. 151–167.

225. Steele A. G., Manson G. A., Horner P. J., Sayenko D. G., Contreras-Vidal J. L. Effects of transcutaneous spinal stimulation on spatiotemporal cortical activation patterns: a proof-of-concept EEG study // Journal of Neural Engineering. – 2022. – V. 19. – 046001.

226. Steenbergen B., Craje C., Nilson D. M., Gordon A. M. Motor imagery training in hemiplegic cerebral palsy: a potentially useful therapeutic tool for rehabilitation // Developmental Medicine & Child Neurology. – 2009. – V. 51. – № 9. – P. 690–696.

227. Stieger J. R., Engel S., Jiang H., Cline C. C., Kreitzer M. J., He B. Mindfulness improves brain-computer interface performance by increasing control over neural activity in the alpha band // Cerebral Cortex. – 2021. – V. 31. – № 1. – P. 426–438.

228. Stinear C. M., Byblow W. D., Steyvers M., Levin O., Swinnen S. P. Kinesthetic, but not visual, motor imagery modulates corticomotor excitability // Experimental Brain Research. – 2006a. – V. 168. – № 1–2. – P. 157–164.

229. Stinear C. M., Byblow W. D. Modulation of corticospinal excitability and intracortical inhibition during motor imagery is task-dependent // Experimental Brain Research. – 2004 . – V. 157. – № 3. – P. 351–358.

230. Stinear C. M., Byblow W. D. Motor imagery of phasic thumb abduction temporally and spatially modulates corticospinal excitability // Clinical Neurophysiology. – 2003. – V. 114. – № 5. – P. 909–914.

231. Stinear C. M., Fleming M. K., Byblow W. D. Lateralization of unimanual and bimanual motor imagery // Brain Research. – 2006b. – V. 1095. – № 1. – P. 139–147.

232. Stippich C., Ochmann H., Sartor K. Somatotopic mapping of the human primary sensorimotor cortex during motor imagery and motor execution by functional magnetic resonance imaging // Neuroscience Letters. – 2002. – V. 331. – № 1. – P. 50–54.

233. Stolk A., Brinkman L., Vansteensel M. J., Aarnoutse E., Leijten F. S., Dijkerman C. H., Knight R. T., de Lange F. P., Toni I. Electrocorticographic dissociation of alpha and beta rhythmic activity in the human sensorimotor system // Elife. – 2019. – V. 8. – e48065.

234. Suffczynski P., Kalitzin S., Pfurtscheller G., Lopes da Silva F. H. Computational model of thalamo-cortical networks: dynamical control of alpha

rhythms in relation to focal attention // International Journal of Psychophysiology. – 2001. – V. 43. – № 1. – P. 25–40.

235. Syrov N., Yakovlev L., Nikolaeva V., Kaplan A., Lebedev M. Mental Strategies in a P300-BCI: Visuomotor Transformation Is an Option // Diagnostics. – 2022. – V. 12. – № 11. – 2607.

236. Takahashi M., Takeda K., Otaka Y., Osu R., Hanakawa T., Gouko M., Ito K. Event related desynchronization-modulated functional electrical stimulation system for stroke rehabilitation: A feasibility study // Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation. – 2012. – V. 9. – 56.

237. Takemi M., Masakado Y., Liu M., Ushiba J. Event-related desynchronization reflects downregulation of intracortical inhibition in human primary motor cortex // Journal of Neurophysiology. – 2013. – V. 110. – № 5. – P. 1158–1166.

238. Takemi M., Masakado Y., Liu M., Ushiba J. Sensorimotor event-related desynchronization represents the excitability of human spinal motoneurons // Neuroscience. – 2015. – V. 297. – P. 58–67.

239. Tariq M., Trivailo P. M., Simic M. Mu-Beta event-related (de)synchronization and EEG classification of left-right foot dorsiflexion kinaesthetic motor imagery for BCI // PLoS One. – 2020. – V. 15. – № 3. – e0230184.

240. Tatemoto T., Tsuchiya J., Numata A., Osawa R., Yamaguchi T., Tanabe S., Kondo K., Otaka Y., Sugawara K. Real-time changes in corticospinal excitability related to motor imagery of a force control task // Behavioural Brain Research. – 2017. – V. 335. – P. 185–190.

241. Telkes L., Hancu M., Paniccioli S., Grey R., Briotte M., McCarthy K., Raviv N., Pilitsis J. G. Differences in EEG patterns between tonic and high frequency spinal cord stimulation in chronic pain patients // Clinical Neurophysiology. – 2020. – V. 131. №8. – P. 1731–1740.

242. Thompson A. K., Carruth H., Haywood R., Hill N. J., Sarnacki W. A., McCane L. M., Wolpaw J. R., McFarland D.J. Effects of sensorimotor rhythm

modulation on the human flexor carpi radialis H-reflex // Frontiers in Neuroscience. – 2018. – V. 12. – 505.

243. Thompson A. K., Pomerantz F. R., Wolpaw J. R. Operant conditioning of a spinal reflex can improve locomotion after spinal cord injury in humans // Journal of Neuroscience. – 2013. – V. 33. – № 6. – P. 2365–2375.

244. Tran U. S., Stieger S., Voracek M. Handedness and sex roles: Mixed-handers are less sex-congruent stereotyped // Personality and Individual Differences. – 2014. – V. 66. – P. 10–13.

245. Van der Lubbe R. H., Sobierajewicz J., Jongsma M. L., Verwey W. B., Przekoracka-Krawczyk A. Frontal brain areas are more involved during motor imagery than during motor execution/preparation of a response sequence // International Journal of Psychophysiology. – 2021. – V. 164. – P. 71–86.

246. van der Meulen M., Allali G., Rieger S. W., Rieger S.W., Assal F., Vuilleumier P. The influence of individual motor imagery ability on cerebral recruitment during gait imagery // Human Brain Mapping. – 2014. – V. 35. – № 2. – P. 455–470.

247. Van Dyck C. H., Seibyl J. P., Malison R. T., Laruelle M., Zoghbi S. S., Baldwin R. M., Innis R. B. Age-related decline in dopamine transporters: Analysis of striatal subregions, nonlinear effects, and hemispheric asymmetries // The American Journal of Geriatric Psychiatry. – 2002. – V. 10. – № 1. – P. 36–43.

248. van Elswijk G., Maij F., Schoffelen J. M., Overeem S., Stegeman D. F., Fries P. Corticospinal beta-band synchronization entails rhythmic gain modulation // Journal of Neuroscience. – 2010. – V. 30. – № 12. – P. 4481–4488.

249. Villiger M., Estevez N., Hepp-Reymond M.-C., Kiper D., Kollias S., Eng K., Hotz-Boendermaker S. S. Enhanced activation of motor execution networks using action observation combined with imagination of lower limb movements // PLoS ONE. – 2013. – V. 8. – № 8. – e72403.

250. Wacker J. Effects of positive emotion, extraversion, and dopamine on cognitive stability-flexibility and frontal EEG asymmetry // Psychophysiology. – 2018. – V. 55. – № 1. – e12727.

251. Wang C., Wai Y., Kuo B., Yeh Y. Y., Wang J. Cortical control of gait in healthy humans: an fMRI study // Journal of Neural Transmission. – 2008a. – V. 115. – № 8. – P. 1149–1158.

252. Wang C., Wai Y., Weng Y., Yu J., Wang J. The cortical modulation from the external cues during gait observation and imagination // Neuroscience Letters. – 2008b . – V. 443. – № 3. – P. 232–235.

253. Wang P. T., King C. E., Chui L. A., Nenadic Z., Do A. H. BCI controlled walking simulator for a BCI driven FES device // RESNA Annual Conference. Las Vegas, Nevada, 2010.

254. Wen D., Liang B., Zhou Y., Chen H., Jung T.- P. The current research of combining multi-modal brain-computer interfaces with virtual reality // IEEE Journal of Biomedical and Health Informatics. – 2021. – V. 25. – № 9. – P. 3278–3287.

255. Wilson J. A., Felton E. A., Garell P. C., Schalk G., Williams, J. C. ECoG factors underlying multimodal control of a brain–computer interface // IEEE Transactions on Neural Systems and Rehabilitation Engineering. – 2006. – V. 14. – № 2. – P. 246–250.

256. Wolpaw J. R., McFarland D. J., Neat G. W., Forneris C. A. An EEG-based brain–computer interface for cursor control // Electroencephalography and Clinical Neurophysiology. – 1991. – V. 78. – № 3. – P. 252–259.

257. Xu R., Jiang N., Mrachacz-Kersting N., Lin C., As G., Moreno J. C., Pons J. L., Member S., Dremstrup K., Farina D. A closed-loop brain–computer interface triggering an active ankle–foot orthosis for inducing cortical neural plasticity // IEEE transactions on biomedical engineering. – 2014. – V. 61. – № 7. – P. 2092–2101.

258. Yadav A. P., Li D., Nicolelis M .A. L. A brain to spine interface for transferring artificial sensory information // Scientific Reports. – 2020. – V. 10. – № 1. – 900.

259. Yasui T., Yamaguchi T., Tanabe S., Tatemoto T., Takahashi Y., Kondo K., Kawakami M. Time course of changes in corticospinal excitability induced by motor

imagery during action observation combined with peripheral nerve electrical stimulation // Experimental Brain Research. – 2019. – V. 237. – № 3. – P. 637–645.

260. Yi W., Qiu S., Qi H., Zhang L., Wan B., Ming D. EEG feature comparison and classification of simple and compound limb motor imagery // Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation. – 2013. – V. 10. – 106.

261. Yi W., Qiu S., Wang K., Qi H., Zhang L., Zhou P., He F., Ming D. Evaluation of EEG oscillatory patterns and cognitive process during simple and compound limb motor imagery // PLoS One. – 2014. – V. 9. – № 12. – e114853.

262. Yoo S.-S., Fairneny T., Chen N-K., Choo S. E., Panych L. P., Park H., Lee S. Y., Jolesz F. A. Brain-computer interface using fMRI: spatial navigation by thoughts // NeuroReport. – 2004. – V. 15. – № 10. – P. 1591–1595.

263. Yuan H., Liu T., Szarkowski R., Rios C., Ashe J., He B. Negative covariation between task-related responses in alpha/beta-band activity and BOLD in human sensorimotor cortex: an EEG and fMRI study of motor imagery and movements // Neuroimage. – 2010. – V. 49. – № 3. – P. 2596–2606.

264. Yu H., Ba S., Guo Y., Guo L., Xu G. Effects of motor imagery tasks on brain functional networks based on EEG mu/beta rhythm // Brain Sciences. – 2022. – V. 12. – № 2. – 194.

265. Zapała D., Francuz P., Zapała E., Kopiś N., Wierzgała P., Augustynowicz P., Majkowski A., Kołodziej M. The impact of different visual feedbacks in user training on motor imagery control in BCI // Applied Psychophysiology and Biofeedback. – 2018. – T. 43. – № 1. – C. 23–35.

266. Zarkowski P., Shin C. J., Dang T., Russo J., Avery D. EEG and the variance of motor evoked potential amplitude // Clinical EEG and Neuroscience. – 2006 . – V. 37. – № 3. – P. 247–251.

267. Zimmermann J. B., Jackson A. Closed-loop control of spinal cord stimulation to restore hand function after paralysis // Frontiers in Neuroscience. – 2014. – V. 8. – 87.

268. Zvyagintsev M., Clemens B., Chechko N., Mathiak K., Sack A.,Mathiak K. Brain networks underlying mental imagery of auditory and visual information // European Journal of Neuroscience. – 2013. – V. 37. – № 9. – P. 1424–1434.