



УДК 612.821.2

EDN YVGQJC

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2024-5-2-144-155>

Спонтанные флуктуации электрической активности мозга и инициация движения

М. Е. Курганская^{✉1}, П. Д. Бобров^{1,2}, М. Р. Исаев^{1,2}

¹ Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН,
117485, Россия, г. Москва, ул. Бутлерова, д. 5А

² Российский национальный исследовательский медицинский университет им. Н. И. Пирогова,
117997, Россия, г. Москва, ул. Островитянова, д. 1

Сведения об авторах

Марина Евгеньевна Курганская, SPIN-код: [2062-0710](#), ORCID: [0000-0002-7989-2739](#), e-mail: m-kurg@yandex.ru

Павел Дмитриевич Бобров, SPIN-код: [8479-0487](#), Scopus AuthorID: [54896205200](#), ResearcherID: [D-1123-2014](#), ORCID: [0000-0003-2566-1043](#), e-mail: bobrov.pavel@ihna.ru

Михаил Романович Исаев, SPIN-код: [1112-6161](#), Scopus AuthorID: [57190072330](#), ResearcherID: [AAC-3620-2022](#), ORCID: [0000-0002-3907-5056](#), e-mail: isaev.mikhail@ihna.ru

Для цитирования: Курганская, М. Е., Бобров, П. Д., Исаев, М. Р. (2024) Спонтанные флуктуации электрической активности мозга и инициация движения. *Интегративная физиология*, т. 5, № 2, с. 144–155. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2024-5-2-144-155> EDN YVGQJC

Получена 21 января 2024; прошла рецензирование 22 мая 2024; принята 25 июня 2024.

Финансирование: Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства здравоохранения Российской Федерации №122051700017-2.

Права: © М. Е. Курганская, П. Д. Бобров, М. Р. Исаев (2024). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Аннотация. В исследовании приняли участие 20 здоровых взрослых, выполнявших движение рукой к цели самопроизвольно или по императивному сигналу. Во время выполнения движений у участников регистрировали электроэнцефалограмму (ЭЭГ). Выделили шесть источников ЭЭГ активности: левая и правая премоторные зоны, дополнительная моторная область, левая и правая первичные моторные зоны и заднетеменная кора. Для этих источников сравнивали ультрамедленные флуктуации потенциала и десинхронизацию в диапазонах альфа и бета, сопровождающие произвольную инициацию движения и инициацию по сигналу. При выполнении самоиницированного движения в премоторных областях наблюдается контралатеральная десинхронизация в альфа-диапазоне за 3000 мс и десинхронизация в бета-диапазоне за 600 мс до начала движения. При выполнении движения по императивному сигналу в премоторных областях наблюдается десинхронизация в бета-диапазоне за 2000 мс до начала движения, что превышает время реакции на императивный сигнал, которое составляет около 800 мс. Десинхронизация в альфа-диапазоне в задней теменной коре происходит за 1300 мс до начала движения. Таким образом, активация премоторных областей и задней теменной коры наблюдается еще до императивного сигнала. Результаты позволяют предположить, что инициация движения наиболее вероятна в определенной фазе спонтанных медленных флуктуаций электрической активности мозга.

Ключевые слова: инициация движения, потенциал готовности, самоиницированное движение, императивный сигнал, ЭЭГ, метод формирования луча, вейвлет-анализ

Spontaneous fluctuations in brain electrical activity and their role in movement initiation

M. E. Kurgansky^{✉1}, P. D. Bobrov^{1,2}, M. R. Isaev^{1,2}

¹Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, 5A Butlerova Str., Moscow 117485, Russia

²Pirogov Russian National Research Medical University, 1 Ostrovitianova Str., Moscow 117997, Russia

Authors

Marina E. Kurgansky, SPIN: 2062-0710, ORCID: 0000-0002-7989-2739, e-mail: m-kurg@yandex.ru

Pavel D. Bobrov, SPIN: 8479-0487, Scopus AuthorID: 54896205200, ResearcherID: D-1123-2014, ORCID: 0000-0003-2566-1043, e-mail: bobrov.pavel@ihna.ru

Mikhail R. Isaev, SPIN: 1112-6161, Scopus AuthorID: 57190072330, ResearcherID: AAC-3620-2022, ORCID: 0000-0002-3907-5056, e-mail: isaev.mikhail@ihna.ru

For citation: Kurgansky, M. E., Bobrov, P. D., Isaev, M. R. (2024) Spontaneous fluctuations in brain electrical activity and their role in movement initiation. *Integrative Physiology*, vol. 5, no. 2, pp.144–155. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2024-5-2-144-155> EDN YVGOJC

Received 21 January 2024; reviewed 22 May 2024; accepted 25 June 2024.

Funding: The work was carried out under the assignment of Ministry of Healthcare of Russian Federation No. 122051700017-2.

Copyright: © M. E. Kurgansky, P. D. Bobrov, M. R. Isaev (2024). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under [CC BY-NC License 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/).

Abstract. The article reports the results of an experimental research. A sample of 20 apparently healthy individuals performed reaching tasks toward a target either spontaneously or in response to an imperative signal with their EEG recorded. Six independent sources of EEG activity were identified: premotor areas, supplementary motor area, primary motor areas, and the posterior parietal cortex. We compared slow fluctuations in potential and desynchronization of EEG activity in the alpha and beta bands across the independent sources during the initiation of movement in two experimental conditions: cued and self-initiated reaching. Alpha desynchronization and beta desynchronization in the contralateral premotor areas was observed 3,000 ms and 600 ms prior to the start of self-initiated reaching, respectively. In contrast, during cued movement, beta desynchronization in the premotor areas was seen 2,000 ms before movement onset, exceeding the reaction time to the signal (about 800 ms). Additionally, alpha desynchronization in the posterior parietal cortex was recorded 1,300 ms before movement onset. These results suggest that activation of premotor areas and the posterior parietal cortex occurs even before the presentation of the imperative signal. The findings indicate that movement initiation is most likely triggered during a specific phase of spontaneous slow fluctuations in brain electrical activity.

Keywords: movement initiation, readiness potential, self-initiated movement, imperative signal, EEG, beamforming, wavelet analysis

Введение

Среди электрических процессов, наблюдаемых в мозге в связи с управлением движением, значительный интерес у исследователей вызывает потенциал готовности (ПГ) (Armstrong et al. 2018). Это медленно нарастающая негативность, которая наблюдается перед выполнением произвольного движения в центральных и прецентральных регионах коры. Амплитуда ПГ много меньше амплитуды альфа-ритма, и ПГ выявляется при помощи многократного суммирования повторяющихся записей, синхронизированных по моменту начала движения. ПГ разделяется на ранний и поздний компоненты. Ранний компонент (ПГ1) начинается за 1–2 секунды до начала движения и наблюдается в премоторных

зонах мозга, включая дополнительную моторную область (SMA), pre-SMA и переднюю поясную кору (ССА) (Armstrong et al. 2018). Поздний компонент ПГ (ПГ2) начинается примерно за 400 мс до движения и локализован в моторных зонах, достигая максимума в полушарии контралатеральном движению (Cunnington et al. 2005). С. Армстронг с соавторами (Armstrong et al. 2018) предположил, что ПГ1 отражает планирование движения, а ПГ2 отражает процессы, специфичные для конечности, выполняющей движение. В знаменитой работе Либета (Libet et al. 1983) было показано, что ПГ1, наблюдаемый в pre-SMA и SMA, опережает осознанное намерение совершить движение на 400–800 мс. На основе наблюдений за ПГ авторы предположили, что подготовка к совершению

движения начинается до того, как субъект осознает свое намерение двигаться. Такой паттерн активации прослеживается при самоинициированном выполнении движения без внешнего побуждающего сигнала. При выполнении движения по императивному сигналу время между сенсорным сигналом и началом моторного ответа — время реакции (ВР) — лабильно и зависит от целого ряда факторов. Различия ВР в зависимости от сенсорной модальности невелики: 100–200 мс для реакции на свет и 120–150 мс — на звук (Gelmgoltz 1923). ВР существенно зависит от сложности требуемого движения (Rhodes et al. 2004). Если в качестве моторного ответа используется движение, требующее пространственной точности, то ВР оказывается близко к 500 мс (Gálvez-García et al. 2018). Когда движение необходимо выбрать в зависимости от предъявляемого сигнала, ВР тем больше, чем больше альтернатив предоставляет задача для выбора (Proctor, Schneider 2018). В то же время, длительность ПГ относительно стабильна, и ранний компонент начинается за 1–2 секунды до начала движения, что зачастую превышает ВР. То есть ПГ не может служить маркером инициации движения, выполняемого по императивному сигналу, так как начинается раньше, чем подается сигнал. Это противоречие разрешается предположением, что инициация произвольного движения более вероятна во время негативной фазы ультрамедленного колебания в дельта-диапазоне (0,01–0,2 Гц) (Schmidt et al. 2016). Ранний компонент потенциала готовности с латентностью около 2 сек может проявляться благодаря многократному накоплению записей просто потому, что на фоне негативной фазы медленных колебаний происходит больше инициаций движения, чем во время позитивной. Процессы управления движением в мозге проявляются в изменении ритмической электрической активности в диапазонах альфа и бета (Pfurtscheller, Lopes da Silva 1999). Более того, сравнение амплитуды высокочастотных колебаний от 1 до 40 Гц с фазой ультрамедленных флуктуаций электрического потенциала 0,01–0,1 Гц показало, что в фазе роста медленного потенциала наблюдается повышение амплитуды в диапазонах 1–40 Гц, а на фоне снижения медленного потенциала — более низкие амплитуды в диапазоне 1–40 Гц.

В настоящей работе исследуется электроэнцефалограмма (ЭЭГ) во время инициации и выполнения одного и того же движения, совершаемого по императивному сигналу или без императивного сигнала в произвольный момент времени по собственному выбору участника.

Методика

В исследовании приняли участие 20 испытуемых: 11 женщин и 9 мужчин. Средний возраст испытуемых составил 24,9 (20,0–29,5) лет. Эксперименты проводились в 2017 году как часть большого проекта, посвященного исследованию возможности непрерывного управления движением курсора или манипулятора по сигналам ЭЭГ.

Экспериментальная установка

Экспериментальная установка использовалась во многих экспериментальных ситуациях (Kurganskaya et al. 2024).

Участник исследования сидел в кресле с подлокотниками и небольшой столешницей, размещенной перед грудью. Перед ним на расстоянии вытянутой руки был вертикально установлен прозрачный экран, на котором размещались пространственные цели — кружки диаметром 2 см. За прозрачным экраном был размещен монитор компьютера. Монитор во время эксперимента был однотонным серым. Белые линии разделяли монитор на 5 прямоугольных полей, каждое из которых оказывалось в проекции одной из мишеней, если смотреть на них с позиции участника. Каждое поле разделяла пополам тонкая белая вертикальная линия. Цвет правого или левого полуполя в каждом из полей мог изменяться с серого на зеленый. Поле соответствовало цели, к которой нужно двигаться, полуполе — руке, которой нужно совершать движение (левой или правой). Процедура эксперимента описывается далее.

Во время исследования регистрировали движения рук участника, для чего использовали электромагнитную систему пространственного трекинга Polhemus G4 (Polhemus inc., США). Сенсоры системы располагались на тыльной стороне ладони, предплечье, плече и акромионе левой и правой руки. Еще один сенсор располагался на площадке, куда нужно было возвращать руку после движения. Перед началом всех экспериментальных сессий положение каждой из целей на прозрачном экране измеряли при помощи отдельного сенсора. Таким образом, в системе координат трекера помимо координат сенсоров, установленных на сегментах тела, были доступны координаты стартовой площадки и всех целей.

Регистрировали также электроэнцефалограмму и электроокулограмму (ЭОГ). Для регистрации ЭЭГ и ЭОГ использовали 48-канальный усилитель NVX52 («Медицинские компьютерные системы», Россия), 44 отведения

регистровали ЭЭГ, еще 4 — ЭОГ. ЭЭГ-отведения были установлены на позициях Fp1, Fp2, F5, F3, F1, Fz, F2, F4, F6, Fc5, Fc3, Fc1, Fcz, Fc2, Fc4, Fc6, C5, C3, C1, Cz, C2, C4, C6, Cp5, Cp3, Cp1, Crz, Cr2, Cr4, Cr6, P7, P5, P1, Pz, P2, P6, P8, Po7, Po3, Poz, Po4, Po8, O1, O2. В качестве референта использовали сигнал от заземленного канала Az. Окулограмму регистрировали при помощи четырех электродов, приклеенных слева и справа, а также под глазами испытуемого на расстоянии 5 мм от глаз. Частота дискретизации была равна 500 Гц.

Экспериментальная процедура

Указательные пальцы обеих рук участника исследования лежали на стартовой позиции, которая была отмечена прямоугольником на столешнице. Двигательная задача заключалась в том, что человек, подняв руку со стартовой позиции, протягивал ее вперед до контакта пальцем с одной из целей. После контакта с целью руку нужно было вернуть на стартовую позицию.

Это движение выполнялось в двух условиях. В одной сессии участник протягивал левую или правую руку к любой цели по своему выбору в произвольный момент времени — самоиницированное движение. В другой сессии движение выполнялось по императивному сигналу, который одновременно служил инструкцией. В одном из полей, соответствующем определенной цели, цвет правого или левого полуполя менялся на зеленый, что означало инструкцию протянуть к соответствующей цели правую или левую руку. Последовательность сессий самоиницированного движения и движения по императивному сигналу была случайной.

Также в начале каждой записи испытуемый должен был следить взглядом за перемещающимся кружком на экране монитора в течение 40 сек.

Определение временных параметров движения

В качестве рабочей точки использовали сенсор, расположенный на тыльной стороне ладони. Собственно движением считались моменты времени, когда величина скорости перемещения рабочей точки составляла не менее 5% от максимальной. Таким образом, для движения по императивному сигналу было вычислено время реакции (ВР) как время между предъявлением сигнала и началом движения. Для обоих экспериментальных условий была вычислена длительность движения от старта до цели, то есть время от подъема руки со стартовой позиции до касания цели.

Для сравнения времени реакции и времени движения применяли парный *t*-тест с поправкой Бенджамини-Хохберга к соответствующим величинам, усредненным для каждого испытуемого по всем попыткам движения в сессии с определенным условием.

Обработка ЭЭГ и ЭОГ

Блок-схема обработки сигнала представлена на рисунке 1.

Записи ЭЭГ и ЭОГ обрабатывали в среде Matlab. Сырые записи были отфильтрованы в диапазонах 0,1–40 Гц при помощи КИХ фильтра и режекторного фильтра для подавления составляющей 50 Гц. Для компенсации задержки фильтрации использовали двунаправленную фильтрацию. Отфильтрованные записи обеих экспериментальных условий каждой сессии объединяли. Объединенный сигнал при помощи метода Infomax (Lee et al. 1999) раскладывали на независимые компоненты. Далее компоненты сигнала были отсортированы в порядке убывания дисперсий активности во время слежения взглядом за движущимся кружком и во время выполнения остальных задач сессии. Из восстановленного сигнала были исключены первые шесть компонентов: четыре ЭОГ-канала и каналы Fp1 и Fp2.

Описанный способ является эффективным средством удаления глазодвигательных артефактов (см., например, раздел 3 обзора Gramov et al. 2021). Очищенные от глазодвигательных артефактов восстановленные сигналы обрабатывали при помощи фильтра верхних частот, пропускающего частоты не ниже 5 Гц для каждого экспериментального условия. После объединения отфильтрованных записей для обоих экспериментальных условий с использованием уже упомянутого алгоритма Infomax получали новое разложение на независимые компоненты. При помощи топографических карт визуально отбирали те компоненты, активность которых можно отнести к зонам интереса: левой или правой первичной сенсомоторной области (M1L и M1R), левой или правой вентральной премоторной коре (PrmL и PrmR), дополнительной моторной области (SMA), задней теменной коре (PPC). Переход к независимым компонентам осуществлялся для того, чтобы разделить на каждом канале вклад ритмов одного частотного диапазона, но разной локализации (Hobson et al. 2017; Mitiureva et al. 2023).

На данный момент нет общепринятых эффективных алгоритмов для автоматической привязки независимых компонент к определенным областям мозга. Эту привязку производили

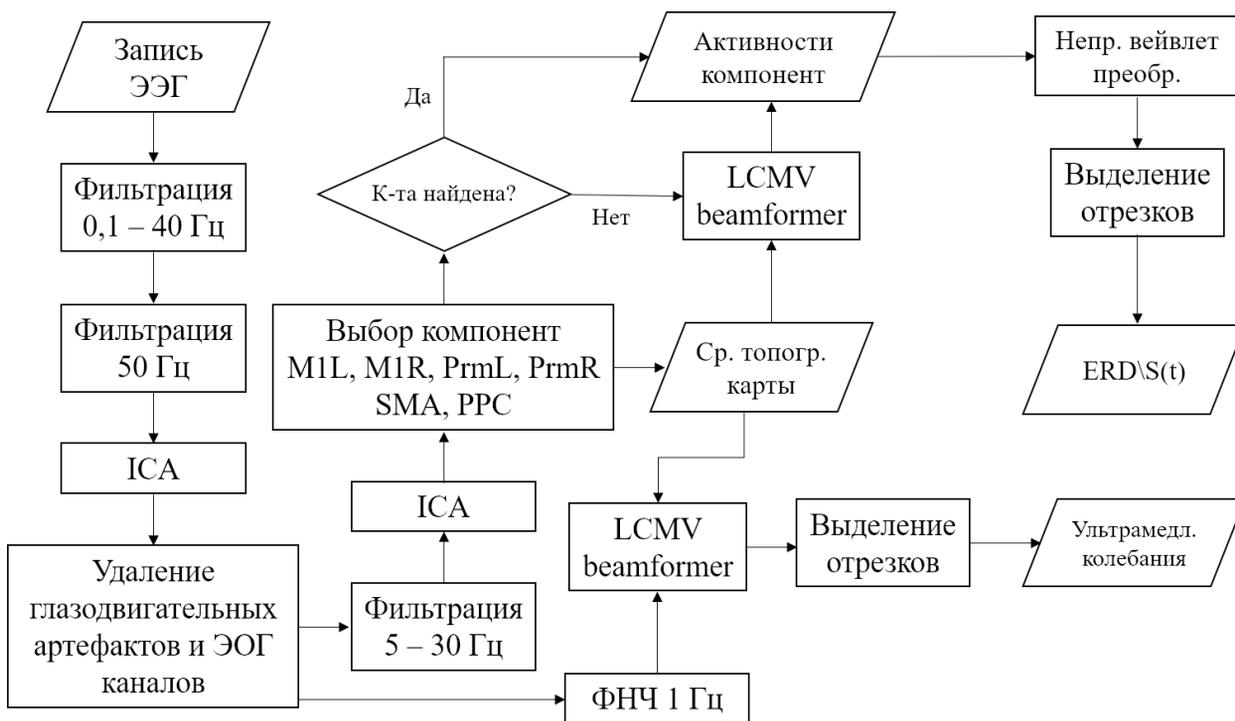


Рис. 1. Алгоритм обработки сигнала. ICA — разложение на независимые компоненты, ФНЧ — фильтр низких частот, LCMV beamformer — алгоритм формирования луча. Ср. топогр. карты — усредненные топографические карты. ERD\S(t) — зависимость величины синхронизации\десинхронизации ЭЭГ от времени на выбранных отрезках

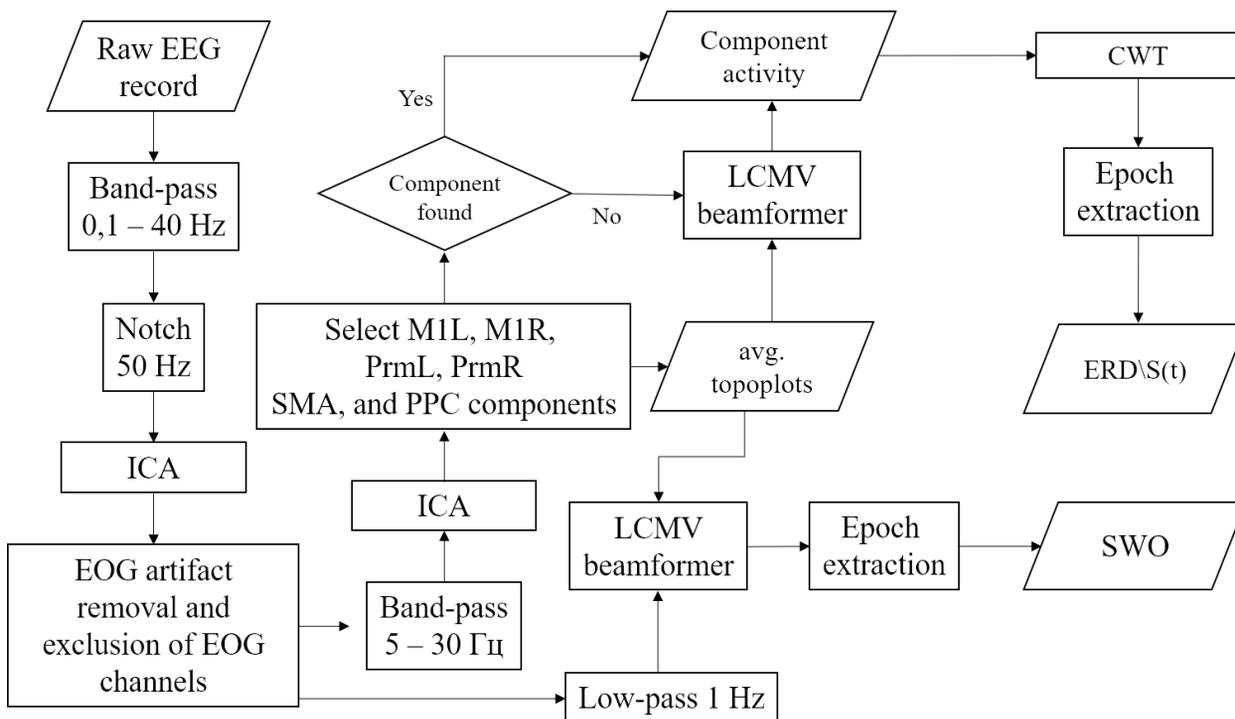


Fig. 1. Signal processing pipeline. ICA — independent component analysis; LCMV beamformer — linear constraint minimum variance beamformer; CWT — continuous wavelet transform; SWO — slow wave oscillations

на основе сходства найденных компонент с уже описанными компонентами, источники которых были локализованы в указанных областях при помощи решения обратной задачи ЭЭГ с использованием индивидуальных моделей головы (Frolov et al. 2017; 2020). Если для какой-то записи не удавалось найти компоненту определенного типа, то для оценки ее активности использовали технику формирования луча (LCMV beamforming) (Grosse-Wentrup et al. 2009) с усредненной топографией всех найденных компонент данного типа для других записей. Эта техника позволяет по заданной топографической карте компоненты оценить ее активность как линейную комбинацию сигналов на разных каналах. Метод формирования луча основан на предположении, что регистрируемый сигнал является суперпозицией сигналов от нескоррелированных источников. Показано, что метод имеет достаточную точность и хорошее пространственное разрешение (Jaiswal et al. 2020).

При анализе ультрамедленных колебаний записи, очищенные от глазодвигательных артефактов, пропускали через фильтр нижних частот с частотой среза 1 Гц, а активности выбранных источников вычисляли при помощи метода формирования луча. Выбирали отрезки записи от 5 сек до начала движения до 4 сек после начала движения. В качестве базового значения, которое вычиталось из сигнала на отрезке, брали среднюю величину потенциала на интервале 5–2,5 сек до начала движения. Полученные кривые усредняли для каждого участника, условия и типа источника. Значимость отличия величины ультрамедленных колебаний от базового уровня определяли при помощи кластерного пермутационного теста, при каждой перестановке которого изменялся знак случайно выбранных кривых. В качестве теста для определения значимых кластеров использовали двухсторонний t-тест с уровнем значимости 0,05. Весом кластера считали сумму статистик всех его точек.

При анализе степени синхронизации и десинхронизации ритмической активности (ERD\S) в диапазонах альфа и бета к активностям независимых компонент было применено непрерывное вейвлет-преобразование с использованием быстрого алгоритма, предложенного в работе (Arts, van den Broek 2022). Использовали комплексный вейвлет Морле. Максимальный и минимальный масштаб вейвлета вычисляли, исходя из частотной полосы интереса: от 5 до 30 Гц. Для этого использовали таблицу соответствия между масштабом и частотой,

полученную при помощи функции scal2freq среды Matlab. Преобразование применяли ко всей записи, после чего были выбраны эпохи от –5 сек до 3 сек относительно начала движения. После этого оценивали зависимость мощности в диапазонах альфа (от 8 до 13 Гц) и бета (от 13 до 30 Гц) от времени. Мощность сигнала в момент времени t вычисляли как сумму абсолютных значений коэффициентов вейвлет-преобразования, соответствующих выбранной частотной полосе. Для оценки степени синхронизации или десинхронизации активности за базовый уровень, p_{base} , брали среднюю мощность в отрезке от –5 сек до –2,5 сек для эпох, выровненных относительно начала движения. Степень (де)синхронизации оценивали как:

$$ERD(t) = \left(\frac{p(t)}{p_{base}} - 1 \right) * 100\%,$$

где $p(t)$ — оценка мощности сигнала в момент времени t в выбранном диапазоне. Значения ERD больше 0 означают синхронизацию, меньше 0 — десинхронизацию. Полученные величины усредняли для каждого участника, условия и типа источника.

Результаты

Для одного из участников показания базового сенсора оказались не валидными из-за его выхода из полусферы трекера, в которой происходит корректная регистрация ориентации сенсоров. Поэтому соответствующие данные были исключены из анализа. Всего было проанализировано 57 записей 19 участников — по две записи с движениями по императивному сигналу и одной с самостоятельной инициацией движений.

Время реакции

Время реакции от императивного сигнала до начала движения при выполнении движения левой рукой составляло 780 ± 295 мс, правой — 765 ± 345 мс. Различия ВР для правой и левой руки оказались незначимы. Если использовать для определения начала движения порог в 2,5%, то сдвиг составит $-18,3 \pm 5$ мс, а если 10%, то — $24,1 \pm 6$ мс. Величина таких систематических сдвигов и их вариабельность малы по сравнению со средними временами реакции и их вариабельностью, поэтому выбранный порог 5% можно считать адекватным.

Время движения

Средние значения времени движения составили 1020 ± 204 мс по императивному сигналу

и 758 ± 136 мс для самоиницированного движения.

Парный *t*-тест показал, что среднее время движения при наличии императивного сигнала достоверно короче, чем при самостоятельной инициации движения ($p = 0,00016$, $t = -4,2165$, $df = 36$).

ЭЭГ

На рисунке 2 приведены топографические карты, на основе которых искали предполагаемые источники активности при помощи метода формирования луча.

Ультрамедленные колебания

На рисунке 3 I показаны изменения потенциала источников с частотой 0,1–1 Гц. Прямоугольниками выделены участки, где средняя кривая соответствующего цвета значимо ($p < 0,05$) отличается от нуля (нулевой уровень указан горизонтальной пунктирной линией), разброс

вокруг кривой — ошибка среднего. Уровень значимости определен при помощи пермутационного теста. По рисункам видно, что значимые отклонения потенциала наблюдаются за три секунды до начала движения, как при выполнении самоиницированного движения (рис. 3 I A, B), так и при выполнении движения по императивному сигналу (рис. 3 I C, D). Такие отклонения отмечаются в Prm и M1. За две секунды до начала движения по императивному сигналу заметно отклонение потенциала в PPC, а также в SMA как в случае самоиницированного, так и в случае инициированного по сигналу движения.

Альфа-диапазон

При совершении движения без внешнего императивного сигнала видна десинхронизация Prm. Первой наступает ERD контрлатеральная движению Prm. На рисунке 3 II A, B заметна ERD в PrmR за 1,5 сек до инициации движения

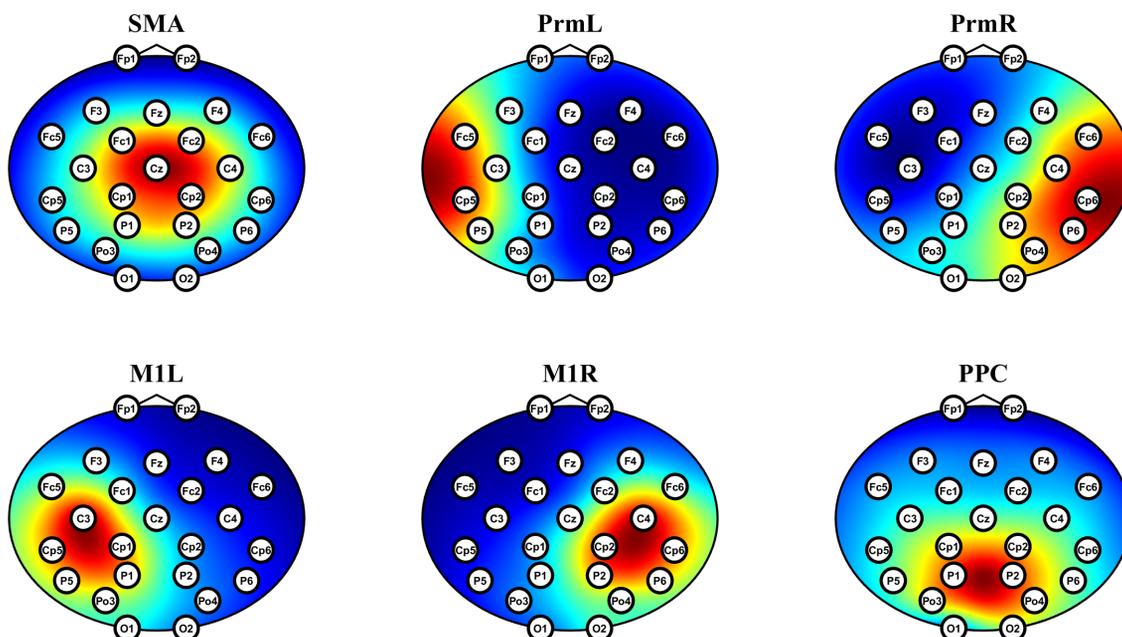


Рис. 2. Топографические карты выбранных источников. Приведены топографические карты источников, использованные при формировании луча. Также показаны выборочные позиции электродов. Красные области соответствуют максимальному вкладу в ЭЭГ-сигнал, синие — минимальному. Обозначения:

M1L — первичная сенсомоторная область левого полушария (представительство руки), M1R — первичная сенсомоторная область правого полушария, SMA — дополнительная моторная область, PrmL — вентральная премоторная кора левого полушария, PrmR — вентральная премоторная кора правого полушария, PPC — задняя теменная кора

Fig. 2. Topographic maps of the selected EEG source. The topographic maps used for beamforming are shown, along with the positions of selected EEG electrodes. Red areas indicate regions with the maximal contribution to the EEG signal, blue areas represent regions with the minimal contribution. M1L — primary somatosensory area of the left hemisphere (hand representation area); M1R — primary somatosensory area of the right hemisphere; SMA — supplementary motor area; PrmL — ventral premotor area of the left hemisphere; PrmR — ventral premotor area of the right hemisphere; PPC — posterior parietal cortex

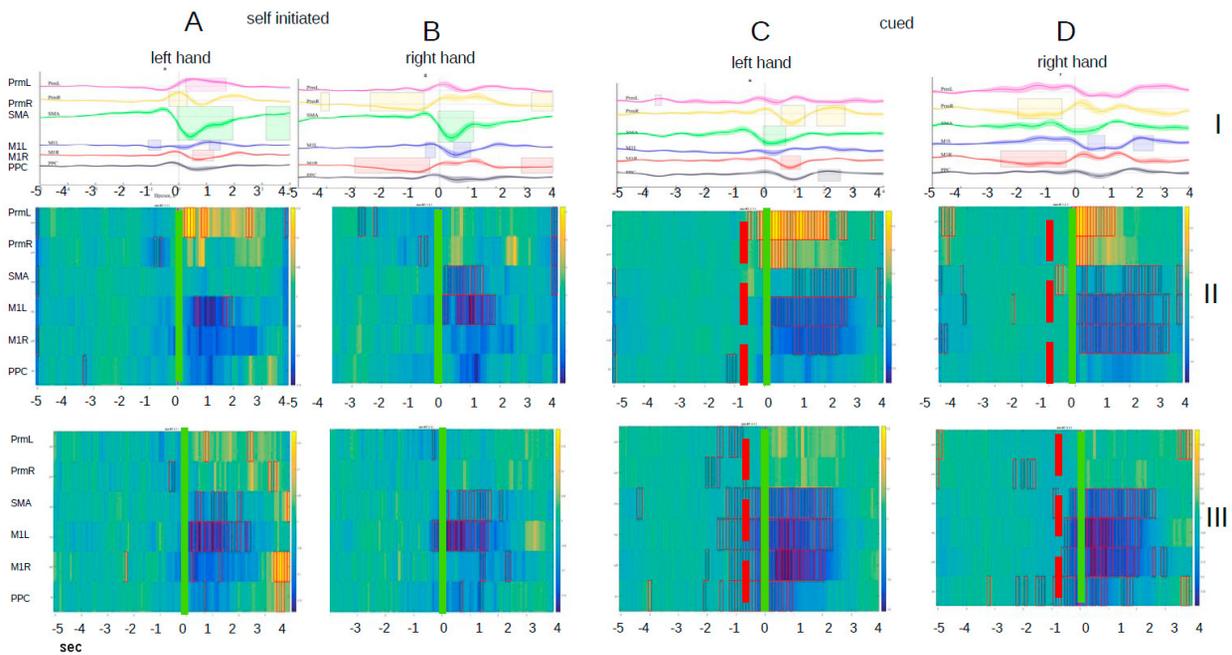


Рис. 3. Изменение электрической активности источников до и во время выполнения движений. Верхний ряд (I) — зависимость от времени ультрамедленных флуктуаций потенциала источников. Прямоугольниками выделены участки, где средняя кривая того же цвета достоверно отличается от нуля (нулевой уровень указан горизонтальной пунктирной линией), разброс вокруг кривой — ошибка среднего. Второй ряд (II) — Вейвлет трансформации источников в альфа-диапазоне. Нижний ряд (III) — Вейвлет трансформации источников в бета-диапазоне. Первая и вторая колонки — самоиницированное движение левой — А и правой рукой — В. Третья и четвертая колонки — движение по императивному сигналу левой — С и правой рукой — D. Красными рамками выделены отрезки, где мощность значимо отличается от фоновых значений. Вертикальная зеленая линия соответствует началу движения. Красная штриховая вертикальная линия отмечает приблизительное положение сигнала

Fig. 3. Changes in EEG source activity before and during movement execution. Upper row, part I: ultra-slow oscillations in selected areas. Solid lines represent grand averages and the scatter around the curve represents the mean error. Rectangles indicate intervals where the potential significantly differs from baseline denoted by the horizontal dashed line. Bottom row, part II: wavelet alpha band power. Part III: wavelet beta band power. Column A — self-initiated left hand movements; column B — self-initiated right hand movements; column C — cued left hand movements; column D — cued right hand movements. Red frames indicate epochs where band power differs significantly from baseline. Red vertical dashed line indicates average cue onset

левой рукой и в PpmL за 3 секунды до начала движения правой рукой. В случае движения правой рукой можно видеть также ERD ипсилатеральной Ppm, которая присоединяется к контрлатеральной за 1,5 сек до начала движения и достигает значимости за одну секунду. В M1 снижение амплитуды, впрочем, не достигающее уровня значимости, можно визуально заметить сначала в контрлатеральном движении полушария, примерно за секунду до начала движения. ERD ипсилатеральной M1 заметны только с началом движения. Впрочем, уровень значимости достигается только после начала движения и только в M1L. Во время движения наблюдается также десинхронизация в SMA, продолжающаяся примерно 150 мс и достигающая значимости при движении правой рукой.

Десинхронизация PPC при самоиницированном движении не достигла уровня значимости, но отчетливо была заметна на участке 500–1500 мс от начала движения.

При анализе данных, полученных при совершении движения по сигналу, в качестве нулевой отметки, относительно которой усреднялись все записи, использовано начало движения. Приблизительное положение сигнала показано штриховой вертикальной чертой. Значимая десинхронизация PPC при движении левой рукой заметна до сигнала (рис. 3 II C). Десинхронизация M1 достигает уровня значимости с началом движения и продолжается на протяжении всего движения и даже дольше, до 4 сек. Примечательно, что десинхронизация билатеральна, асимметрия отсутствует, что

подтверждает перестановочный тест, показывающий отсутствие достоверной разницы в значениях ERD. Десинхронизация SMA наблюдается после начала движения, достигая значимости через 300–800 мс после начала десинхронизации M1. Десинхронизация SMA устойчивая и длительная, продолжается после завершения движения (рис. 3 II C, D).

Бета-диапазон

В целом паттерн ERD в бета-диапазоне сходен с паттерном для альфа-диапазона. В некоторых случаях десинхронизация достигает значимости только для одного из диапазонов, но разнонаправленного эффекта нигде нет.

При выполнении движения без сигнала обращает на себя внимание кратковременная десинхронизация областей Prm за 0,5 сек до начала движения строго контралатерально руке, выполняющей движение (рис. 3 III A, B). Десинхронизация M1 в контралатеральном полушарии начинается за 300–400 мс до начала движения, хотя в случае левой руки достигает уровня значимости только с началом движения. При движении левой рукой, так же как и для альфа-диапазона, после начала движения присоединяется десинхронизация ипсилатеральной (левой) M1. Десинхронизация SMA наступает примерно на 500 мс позже, чем десинхронизация контралатеральной M1. Десинхронизация ПК достигает значимости еще позже, через 700 мс после начала движения.

При выполнении движения по сигналу как правой, так и левой рукой, ERD в Prm и PPC предвзвешивает сигнал существенно, более чем на секунду (рис. 3 III C, D). ERD в M1 и SMA начинаются и заканчиваются практически одновременно, достигая значимости для движения левой рукой за 1,5 сек до начала движения, то есть до подачи сигнала. При этом асимметрия десинхронизации M1 отсутствует и по величине, что подтверждается и статистическим тестом — достоверной разницы в величине ERD между левой и правой M1 в бета-диапазоне не обнаружено.

Обсуждение

В работе С. Монто с соавторами (Monto et al. 2008) высказано предположение о связи медленного потенциала в центральных регионах коры и амплитуды ЭЭГ в диапазонах 1–40 Гц. Было показано, что на участках роста потенциала происходит повышение амплитуды высокочастотных компонент ЭЭГ, или синхронизация, а на участках понижения потенциала — десин-

хронизация. В настоящей работе визуальное сопоставление изменений ЭЭГ в разных частотных диапазонах показывает, что заметная синхронизация и десинхронизация в альфа- и бета-диапазонах наблюдаются на тех временных отрезках, где происходят изменения ультрамедленного потенциала, а не там, где он достигает максимального или минимального значения. Это не противоречит работе С. Монто (Monto et al. 2008).

Для Prm и SMA на тех участках, где кривая медленного потенциала поднимается, происходит десинхронизация. На участках, где кривая идет вниз, напротив, видна синхронизация. Иногда (де)синхронизация достигает значимости в каком-нибудь из высокочастотных диапазонов, иногда нет.

Для PPC направление изменений обратное. Можно заметить, что на участках снижения кривой потенциала происходит ERD. С учетом того, что знак потенциала зависит от выбора референтного электрода, а для источников, полученных при помощи метода независимых компонент или процедуры формирования луча, назначается произвольно, мы можем предположить, что ERD/S связано с изменением потенциала, не уточняя о знаке этой связи.

Для M1 моментов значимой десинхронизации до начала движения немного. Тем не менее при выполнении самоиницированного движения за одну секунду до начала движения можно заметить снижение амплитуды в диапазонах альфа и бета на тех участках, где кривая потенциала идет вниз. Эти связи перестают работать с началом движения, где изменения потенциала M1L и M1R разнонаправлены, а десинхронизация оказывается билатеральной.

Такие наблюдения не позволяют однозначно связать ультрамедленные отклонения потенциала источников с их активностью в более высокочастотных диапазонах. По-видимому, эти два параметра, будучи скоррелированы в состоянии покоя, не являются взаимообусловленными, и локальная функциональная система, обеспечивающая управление движением, включает в себя активацию, независимую от фазы медленного потенциала.

Управление движением связано со снижением амплитуды периодического изменения электрического потенциала на частотах диапазонов альфа (7–12 Гц) и бета (13–20 Гц), то есть с десинхронизацией, локализованной в сенсомоторных областях (Pfurtscheller, Lopes da Silva 1999).

В настоящей работе паттерн десинхронизации при совершении самоиницированного движения в целом соответствует описанному в литературе.

В работе (Desmurget, Sirigu 2009) показано, что намерение совершить движение и осознание совершаемого движения опираются на сеть взаимосвязанных областей мозга, включающую заднюю теменную кору, дополнительную моторную область и премоторную кору. Так же, как и по данным (Pfurtscheller, Lopes da Silva 1999), в нашей работе подавление ритма начинается приблизительно за две секунды до начала движения в области роландовой борозды контралатерально активной конечности. Среди источников, выделенных в нашей работе, вблизи центральной борозды находятся Prm и M1. Активация за 2–3 сек до начала движения начинается с премоторных областей, потом появляется в первичных моторных областях, причем десинхронизация в контралатеральной M1 наступает за 500 мс до начала движения, а с началом движения присоединяется ипсилатеральная M1. Ряд работ показывает, что в контроле мультисенсорного согласования во время движения участвует теменная доля и дополнительная моторная область (Zama et al. 2019). По нашим данным, десинхронизация PPC заметна уже за секунду до начала движения, а подавление ритма в SMA — только после начала движения. Через 1–2 сек после окончания движения значения мощности ритма во всех источниках возвращаются к своим значениям в покое, что также соответствует данным, описанным в литературе (Pfurtscheller et al. 2000).

Медленные флуктуации потенциала при совершении самоиницированного движения в настоящей работе можно сопоставить с потенциалом готовности. Отклонения потенциала в SMA и в некоторых случаях в Prm и M1, которые можно заметить уже за две секунды до начала движения, соответствуют раннему компоненту или ПГ1 (Armstrong et al. 2018). Примерно за 700 мс до начала движения происходит изменение наклона всех кривых. Для PPC и для M1 при движении левой рукой это первое заметное отклонение кривой от среднего положения. Для тех источников, потенциал которых был уже значительно удален от среднего, мы видим поворот, изменение наклона кривой. Это событие можно ассоциировать с поздним компонентом ПГ2 (Cunnington et al. 2005).

Отдельного обсуждения заслуживают паттерны десинхронизации и изменения потенциала источников при выполнении движения по императивному сигналу. Подача сигнала происходит примерно за 800 мс до начала движения. Паттерн флуктуаций потенциала при выполнении движения по сигналу оказывается сходен с тем, который получен при выполнении самоиницированного движения, а, следовательно,

наш ПГ1 начинается до сигнала и не может быть связан с ним.

Десинхронизация источников также происходит до подачи сигнала. На рисунке 3 II и III C, D примерное положение императивного сигнала показано красной штриховой линией. Значимая десинхронизация в PPC прослеживается за 200 мс до сигнала в альфа-диапазоне и за 1500 мс в бета-диапазоне. В бета-диапазоне также за 1500 мс видна десинхронизация Prm. Такой эффект можно наблюдать, только если использовать в качестве нулевой отметки начало движения. Если в качестве нулевой отметки рассматривать императивный сигнал, то десинхронизация до императивного сигнала выражена гораздо слабее и не достигает уровня значимости, зато отчетливо видна десинхронизация после императивного сигнала (Kurganskaya et al. 2024). Причем в альфа-диапазоне прослеживается направление активации, обратное тому, которое наблюдается при самоиницированном движении: сначала через 400 мс PPC, затем M1 и только через 500–1000 мс SMA.

Результаты работы позволяют предположить, что инициация движения происходит в результате суперпозиции по меньшей мере двух процессов.

Первый процесс — это спонтанные медленные (0,01–0,1 Гц) псевдопериодические флуктуации потенциала и мощности периодической электрической активности в более высоких диапазонах. Мы обнаружили эти флуктуации в премоторных и дополнительных моторных областях, в заднетеменных областях. Инициация движения наиболее вероятна в определенной фазе этих флуктуаций, как и предполагается в работе Шмидта с соавторами (Schmidt et al. 2016).

Второй процесс связан непосредственно с запуском движения и специфичен для конечности, выполняющей движение. Причем в случае самоиницированного движения и в случае реакции на императивный сигнал этот процесс организован по-разному. На это косвенно указывает различие во времени выполнения движения, которое длиннее для самоиницированного движения. Маркеры этого процесса локализованы в первую очередь в первичной моторной области, контралатеральной движению. Императивный сигнал в этом случае играет роль открытого шлюза. Можно предположить, что этим объясняется и разброс времени реакции.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов

Conflict of Interest

The authors declare that there is no conflict of interest, either existing or potential.

Соответствие принципам этики

Эксперименты были одобрены этической комиссией ИВНД и НФ РАН.

Ethics Approval

The experiments were approved by ethics committees of the Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of the Russian Academy of Sciences.

Вклад авторов

а. Курганская Марина Евгеньевна — идея эксперимента, протокол эксперимента, проведение экспериментов, обработка данных и статистический анализ, обсуждение результатов, подготовка рукописи;

б. Бобров Павел Дмитриевич — идея эксперимента, протокол эксперимента, обработка

данных и статистический анализ, обсуждение результатов;

в. Исаев Михаил Романович — протокол эксперимента, создание экспериментальной установки и ее программной части, проведение экспериментов, обработка данных и статистический анализ, обсуждение результатов.

Author Contributions

a. Marina E. Kurgansky conceived the experimental design, conducted the experiments, contributed to the development of the experimental protocol, performed data analysis, interpreted the results, and prepared the manuscript;

b. Pavel D. Bobrov conceived the experimental design, contributed to the development of the experimental protocol, performed data analysis, and interpreted the results;

c. Mikhail R. Isaev developed the experimental setup and software, conducted the experiments, contributed to the development of the experiment protocol, performed data analysis, and interpreted the results.

References

- Armstrong, S., Sale, M. V., Cunnington, R. (2018) Neural oscillations and the initiation of voluntary movement. *Frontiers in Psychology*, vol. 9, article 2509. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.02509> (In English)
- Arts, L. P., van den Broek, E. L. (2022) The fast continuous wavelet transformation (fCWT) for real-time, high-quality, noise-resistant time–frequency analysis. *Nature Computational Science*, vol. 2, no. 1, pp. 47–58. <https://doi.org/10.1038/s43588-021-00183-z> (In English)
- Cunnington, R., Windischberger, C., Moser, E. (2005) Premovement activity of the pre-supplementary motor area and the readiness for action: Studies of time-resolved event-related functional MRI. *Human Movement Science*, vol. 24, no. 5-6, pp. 644–656. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2005.10.001> (In English)
- Desmurget, M., Sirigu, A. (2009) A parietal-premotor network for movement intention and motor awareness. *Trends in cognitive sciences*, vol. 13, no. 10, pp. 411–419. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2009.08.001> (In English)
- Frolov, A., Aziatskaya, G., Bobrov, P. et al. (2017) Electrophysiological brain activity during the control of a motor imagery-based brain–computer interface. *Human Physiology*, vol. 43, no. 5, pp. 501–511. <https://doi.org/10.1134/S036211971705005X> (In English)
- Frolov, A., Bobrov, P., Biryukova, E. et al. (2020). Using multiple decomposition methods and cluster analysis to find and categorize typical patterns of EEG activity in motor imagery brain–computer interface experiments. *Frontiers in Robotics and AI*, vol. 7, article 88. <https://doi.org/10.3389/frobt.2020.00088> (In English)
- Gálvez-García, G., Albayay, J., Rehbein, L. et al. (2018) Response inhibition as a function of movement complexity and movement type selection. *Frontiers in Psychology*, vol.9, article 2290. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.02290> (In English)
- Gelmgoltz, K. (1923) *Skorost' rasprostraneniya nervnogo vozbuzhdeniya [Excitation propagation velocity]*. Moscow: Politizdat Publ., 134 p. (In Russian)
- Grosse-Wentrup, M., Liefhold, C., Gramann, K. et al. (2009) Beamforming in noninvasive brain–computer interfaces. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, vol. 56, no. 4, pp. 1209–1219. <https://doi.org/10.1109/TBME.2008.2009768> (In English)
- Hramov, A. E., Maksimenko, V. A., Pisarchik, A. N. (2021) Physical principles of brain–computer interfaces and their applications for rehabilitation, robotics and control of human brain states. *Physics Reports*, vol. 918, pp. 1–133. <https://doi.org/10.1016/j.physrep.2021.03.002> (In English)
- Hobson, H. M., Bishop, D. V. M. (2017) The interpretation of mu suppression as an index of mirror neuron activity: past, present and future. *Royal Society Open Science*, vol. 4, no. 3, article 160662. <https://doi.org/10.1098/rsos.160662> (In English)

- Jaiswal, A., Nenonen, J., Stenroos, M. et al. (2020) Comparison of beamformer implementations for meg source localization. *NeuroImage*, vol. 216, article 116797. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.116797> (In English)
- Kurganskaya, M. E., Isaev, M. R., Bobrov, P. D. (2024) Dinamika sinkhronizatsii i desinkhronizatsii EEG pri vypolnenii real'nogo i myslen'nogo dvizheniya ruki, napravlen'nogo k vidimoi tseli [Dynamics of EEG synchronization and desynchronization performing real and imagined hand reaching]. *Zhurnal Vysshei Nervnoi Deiatelnosti imeni I. P. Pavlova*, vol. 74, no. 2, pp. 210–222. <https://doi.org/10.31857/S0044467724020069> (In Russian).
- Lee, T.-W., Girolami, M., Sejnowski, T. J. (1999) Independent component analysis using an extended infomax algorithm for mixed subgaussian and supergaussian sources. *Neural computation*, vol. 11, no. 2, pp. 417–441. <https://doi.org/10.1162/089976699300016719> (In English)
- Libet, B., Gleason, C. A., Wright, E. W., Pearl, D. K. (1983). Time of conscious intention to act in relation to onset of cerebral activity (readiness-potential): The unconscious initiation of a freely voluntary act. *Brain*, vol. 106, no. 3, pp. 623–642. <https://doi.org/10.1093/brain/106.3.623> (In English)
- Mitiureva, D., Bobrov, P., Rebreikina, A., Sysoeva, O. (2023) An inclusive paradigm to study mu-rhythm properties. *International Journal of Psychophysiology*, vol. 190, pp. 42–55. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2023.05.353> (In English)
- Monto, S., Palva, S., Voipio, J. et al. (2008) Very slow EEG fluctuations predict the dynamics of stimulus detection and oscillation amplitudes in humans. *Journal of Neuroscience*, vol. 28, no. 33, pp. 8268–8272. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1910-08.2008> (In English)
- Pfurtscheller, G., Lopes da Silva, F. H. (1999) Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: Basic principles. *Clinical Neurophysiology*, vol. 110, no. 11, pp. 1842–1857. [https://doi.org/10.1016/s1388-2457\(99\)00141-8](https://doi.org/10.1016/s1388-2457(99)00141-8) (In English)
- Pfurtscheller, G., Neuper, C., Krausz, G. (2000) Functional dissociation of lower and upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement. *Clinical Neurophysiology*, vol. 111, no. 10, pp. 1873–1879. [https://doi.org/10.1016/s1388-2457\(00\)00428-4](https://doi.org/10.1016/s1388-2457(00)00428-4) (In English)
- Proctor, R. W., Schneider, D. W. (2018) Hick's law for choice reaction time: A review. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, vol. 71, no. 6, pp. 1281–1299. <https://doi.org/10.1080/17470218.2017.1322622> (In English)
- Rhodes, B. J., Bullock, D., Verwey, W. B. et al. (2004) Learning and production of movement sequences: Behavioral, neurophysiological, and modeling perspectives. *Human Movement Science*, vol. 23, no. 5, pp. 699–746. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2004.10.008> (In English)
- Schmidt, S., Jo, H. G., Wittmann, M., Hinterberger, T. (2016) “Catching the waves” — slow cortical potentials as moderator of voluntary action. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, vol. 68, pp. 639–650. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.06.023> (In English)
- Zama, T., Takahashi, Y., Shimada, S. (2019). Simultaneous EEG-NIRS measurement of the inferior parietal lobule during a reaching task with delayed visual feedback. *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 13, article 301. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2019.00301> (In English)