

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского»

На правах рукописи

Кайда Анна Ивановна

**Сенсомоторные ритмы электроэнцефалограммы у
детей и подростков: особенности реактивности и связи с
психологическими характеристиками**

Специальность 03.03.01 Физиология

Диссертация на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Научный руководитель: к.б.н. Эйсмонт Е.В.

Симферополь, 2021

Оглавление

Введение.....	4
Глава 1. Обзор литературы.....	13
1.1. Биоэлектрическая активность головного мозга детей и возрастные изменения электроэнцефалограммы	13
1.2. Сенсомоторные ритмы электроэнцефалограммы	16
1.2.1. Амплитудно-частотные характеристики сенсомоторных ритмов	16
1.2.2. Локализация и источники генерации сенсомоторных ритмов	18
1.2.3. Феноменология реактивности сенсомоторных ритмов.....	19
1.2.4. Онтогенетические изменения параметров сенсомоторных ритмов.....	23
1.2.5. Связи параметров сенсомоторных ритмов с уровнем развития когнитивных функций и состоянием эмоциональной сферы.....	25
1.2.6. Феномен реактивности сенсомоторных ритмов в контексте гипотезы о зеркальной системе мозга.....	28
1.2.7. Связи параметров сенсомоторных ритмов с уровнем развития социального интеллекта и эмпатии	30
1.2.8. Специфика реактивности сенсомоторных ритмов у детей и взрослых с аутизмом и другими нарушениями психического развития и речи	32
Глава 2. Методика исследования.....	35
2.1. Характеристики выборки	35
2.2. Структура исследования.....	36
2.3. Статистическая обработка полученных данных.....	47
Глава 3. Результаты исследования	49
3.1. Амплитудно-частотные характеристики сенсомоторных ритмов ЭЭГ у детей 4-6, 7-9, 10-12 и 13-15 лет.....	49
3.2. Реактивность сенсомоторных ритмов при выполнении, наблюдении и слуховом восприятии движений.....	51
3.3. Реактивность сенсомоторных ритмов при имитации движений биологического и небιологического объектов	59

3.4. Влияние пола на индекс реактивности сенсомоторных ритмов у детей.....	73
3.5. Особенности реактивности сенсомоторных ритмов у детей с разным уровнем интеллекта	76
3.5.1. Реактивность мю-ритма у детей с разным уровнем интеллекта	78
3.5.2. Реактивность бета-ритма у детей с разным уровнем интеллекта	80
3.6. Корреляции между индексами реактивности сенсомоторных ритмов и показателями внимания и состояния эмоциональной сферы детей	84
3.7. Особенности реактивности сенсомоторных ритмов у левшей	88
3.8. Особенности реактивности сенсомоторных ритмов у детей с задержками психоречевого развития.....	90
Глава 4. Обсуждение результатов	94
4.1. Возрастные особенности амплитудно-частотных характеристик сенсомоторных ритмов ЭЭГ у детей.....	94
4.2. Особенности реактивности сенсомоторных ритмов при выполнении, наблюдении и слуховом восприятии движений	95
4.3. Особенности реактивности сенсомоторных ритмов при имитации движений биологического и небиологического объектов	101
4.4. Влияние пола на реактивности сенсомоторных ритмов	107
4.5. Анализ связей реактивности сенсомоторных ритмов с интеллектом, вниманием и состоянием эмоциональной сферы детей.....	108
4.6. Реактивность сенсомоторных ритмов у левшей	115
4.7. Особенности реактивности сенсомоторных ритмов у детей с задержками психоречевого развития.....	117
Заключение	119
Выводы	121
Список сокращений	123
Список литературы	124

Введение

Электрические осцилляции, зарегистрированные в состоянии физического покоя над центральными регионами коры вблизи роландовой борозды, называют роландическими, или сенсомоторными ритмами (СМР) электроэнцефалограммы (ЭЭГ). Первоначально был описан арковидный, или мю-ритм. В дальнейшем стало очевидным, что характерная арковидная форма этого ритма представляет собой результат наложения двух частотных компонентов со спектральными пиками в полосе альфа- (8–13 Гц) и бета-ритмов (14–30 Гц) (Кропотов, 2010). Исследования на основе магнитоэнцефалографии показали (Salmelin et al., 1995), что генераторы этих двух частотных компонентов пространственно разделены. Источники генерации ритма альфа-диапазона (альфа-мю-ритма, в дальнейшем – мю-ритма) находятся, главным образом, в соматосенсорной, а источники бета-ритма – в моторной области коры. Данные ритмы отражают обработку информации во фронто-париетальных областях (Vimbi et al., 2018) и существенно не изменяются при открывании или закрывании глаз. Как мю-, так и бета-ритм модулируется при выполнении движений, а также при обработке различного рода сенсомоторной информации. В исследованиях с участием взрослых волонтеров показано, что эти ритмы десинхронизируются (т.е. снижаются по амплитуде) при выполнении движений, наблюдении за ними и мысленном их представлении (Pfurtscheller, Neuper, 1997; Лебедева и соавт., 2018; Filgueiras et al., 2018). В отношении мю-ритма было установлено, что на него может частично накладываться относительно мощный затылочный альфа-ритм, который модулируется зрительным вниманием. В связи с чем рекомендуется расчет индивидуального частотного диапазона мю-ритма проводить в соответствии с его главным функциональным свойством – десинхронизацией в ответ на совершение самостоятельного движения (Hobson, Bishop, 2016; Hobson, Bishop, 2017).

В последние годы особенности реактивности сенсомоторных ритмов ЭЭГ привлекают внимание многих исследователей. Стимулом к этому стало появление гипотезы, согласно которой изменения мощности сенсомоторных ритмов при

наблюдении за действиями других людей отражают динамику активности тех участков неокортекса, которые предположительно являются частью общей системы зеркальных нейронов (Pineda, 2005). Зеркальные нейроны – это клетки центральной нервной системы (ЦНС), активность которых возрастает как при выполнении человеком конкретных действий, так и при зрительном и слуховом восприятии аналогичных действий, выполняемых другим человеком. Считается, что благодаря системной работе этих нервных клеток (т.н. зеркальной системе мозга – ЗСМ) человек имплицитно, без помощи сложных сознательных умозаключений, понимает и предвосхищает действия других лиц (Rizzolatti et al., 2001; Nystrom et al., 2011). Активность ЗСМ также может лежать в основе восприятия эмоций других людей и способности к эмпатии и сопереживанию (Rizzolatti, Sinigaglia, 2008). Нарушения функционирования зеркальной системы мозга, предположительно, являются причиной аутизма (Oberman et al., 2005). Исследование ЗСМ и реактивности мю-ритма вызывают особый интерес в свете разработки новых методов реабилитации пациентов с различными двигательными нарушениями с помощью интерфейсов мозг-компьютер (Фролов, Бобров, 2017).

Было установлено, что, как и у взрослых, десинхронизация сенсомоторных ритмов у детей отражает сопряжение процессов обработки внешних и внутренних стимулов с подготовкой и запуском действия. Такие процессы исключительно важны для развития ребенка, т.к. лежат в основе обучения путем подражания.

В последние годы наблюдается увеличение числа детей и подростков, имеющих различные психические, речевые и психологические нарушения (Безруких, Крещенко, 2003; Заваденко и соавт., 2006; Костина, 2006), в связи с чем все большую актуальность приобретают вопросы объективной и своевременной диагностики состояния когнитивной и эмоциональной сфер. Если причина аутизма и других нарушений связана с дисфункцией ЗСМ, то исследование ЭЭГ-коррелят данной системы поможет разработать новые подходы к диагностике и лечению этих расстройств. В частности, результаты работы могут быть использованы при написании программ для проведения тренингов

биологической обратной связи по характеристикам электроэнцефалограммы (ЭЭГ-БОС) с детьми, имеющими расстройства аутистического спектра (РАС).

В настоящей работе представлено комплексное исследование паттернов реактивности индивидуально определенного мю-ритма и бета-ритма в центральных, лобных и теменных отведениях ЭЭГ у детей дошкольного, школьного и подросткового возраста в условиях реализации самостоятельных движений с помощью компьютерной мыши, синхронной имитации, зрительно-слуховом и слуховом восприятии аналогичных движений, выполняемых другим человеком, а также связей реактивности сенсомоторных ритмов с уровнем когнитивного развития и состоянием эмоциональной сферы детей. Условие слухового восприятия движений представляет в контексте данного исследования особый интерес в связи с возможностью ограничить влияние на реактивность мю-ритма затылочного альфа-ритма, десинхронизация которого связывается в первую очередь с эффектами зрительного внимания. В качестве физиологических методов использована регистрация ЭЭГ. В сравнении с функциональной магнитно-резонансной томографией (фМРТ), магнитоэнцефалографией (МЭГ), и транскраниальной магнитной стимуляцией (ТМС) метод ЭЭГ имеет ряд преимуществ. В частности, данный метод является неинвазивным, отличается относительной простотой и высокой временной разрешающей способностью в связи с чем считается наиболее предпочтительным в работе с детьми.

В нашей работе мы посчитали целесообразным сопоставить результаты электрофизиологического исследования реактивности СМР ЭЭГ у детей с результатами психологического тестирования по оценке когнитивного развития и состояния эмоциональной сферы.

Гипотеза исследования: реактивность сенсомоторных ритмов ЭЭГ отличается у детей разного возраста и связана с уровнем развития когнитивных функций и состоянием эмоциональной сферы.

Цель и задачи исследования

Цель исследования: выявить особенности реактивности сенсомоторных ритмов ЭЭГ у детей разного возраста и проанализировать связи реактивности с психологическими характеристиками.

Задачи исследования:

1. Исследовать амплитудно-частотные характеристики сенсомоторных ритмов ЭЭГ у детей 4-15 лет в состоянии двигательного покоя.
2. Исследовать особенности реактивности сенсомоторных ритмов у детей 4-6, 7-9, 10-12 и 13-15 лет в различных экспериментальных ситуациях: при выполнении, наблюдении и слуховом восприятии движений, а также при имитации движений биологического и небιологического объектов.
3. Выявить связи между реактивностью сенсомоторных ритмов и уровнем развития когнитивных функций, и состоянием эмоциональной сферы у детей.

Научная новизна полученных результатов

Впервые выявлены особенности реактивности сенсомоторных мю- и бета-ритмов ЭЭГ у детей разного возраста в различных экспериментальных ситуациях (при выполнении движений компьютерной мышью по кругу, наблюдении аналогичных движений, их имитации и слуховом восприятии связанных с данными движениями звуков). Впервые проведено исследование особенностей реактивности сенсомоторного мю-ритма ЭЭГ в индивидуально определенном частотном диапазоне у детей разного возраста (Патент РФ № 2702728 от 9 октября 2019 г.). Получены новые данные, касающиеся особенностей реактивности сенсомоторных ритмов у детей при имитации биологического и небιологического движений. Выявлены особенности модуляции сенсомоторного мю-ритма у детей-левшей в различных экспериментальных ситуациях. Получены новые данные об особенностях реактивности сенсомоторных ритмов у детей с ЗПРР. Впервые исследованы особенности реактивности СМР ЭЭГ у детей с разным уровнем интеллектуального развития и различным индивидуальным частотным диапазоном мю-ритма. Обнаружены различия в реактивности бета-ритма у детей со

средним и высоким уровнем интеллекта. Выявлены связи между индексами реактивности сенсомоторных ритмов ЭЭГ и показателями произвольного внимания и состояния эмоциональной сферы детей.

Теоретическая и научно-практическая значимость работы

Результаты работы позволяют расширить имеющиеся в настоящее время знания об особенностях реактивности сенсомоторных ритмов ЭЭГ и их частотных диапазонах в детском возрасте. Выявленные особенности реактивности сенсомоторных ритмов ЭЭГ будут иметь высокую научно-практическую значимость, поскольку предполагается, что реактивность СМР лежит в основе нейрофизиологических механизмов, обеспечивающих процессы обучения, а также отражает активацию отделов головного мозга, связанных с функционированием зеркальных нейронов (Oberman et al., 2007; Perry et al., 2010; Arnstein et al., 2011; Moreno et al., 2013). Исследование связей реактивности СМР ЭЭГ с функционированием системы зеркальных нейронов мозга является одним из приоритетных направлений современной нейро- и психофизиологии.

Выявленные взаимосвязи между параметрами реактивности СМР и психологическими характеристиками детей разного возраста свидетельствуют о том, что регистрация и анализ параметров СМР могут быть использованы в качестве одного из объективных методов оценки уровня когнитивного развития. Результаты исследования реактивности мю-ритма ЭЭГ у детей в условиях имитации биологического и небιологического движений указывают на целесообразность учета возрастных особенностей реактивности мю-ритма и характера предъявляемых зрительных стимулов при разработке программного обеспечения интерфейсов мозг-компьютер, предназначенных для реабилитации пациентов с нарушениями двигательных функций. Кроме того, результаты исследования могут быть использованы при разработке протоколов тренировок ЭЭГ-БОС. Известно, что эффективность применения метода ЭЭГ-БОС может существенно различаться в зависимости от подвергаемых тренировке параметров ЭЭГ (Базанова, Афтанас, 2006), что указывает на необходимость использования

более специфичного подхода при подборе протоколов ЭЭГ-БОС с учетом индивидуальных частотных диапазонов ритмов ЭЭГ, например, с помощью способа, разработанного и примененного в настоящем исследовании.

Положения, выносимые на защиту

1. Реакция десинхронизации сенсомоторных ритмов при выполнении, наблюдении и слуховом восприятии движений у детей 4-15 лет усиливается по мере взросления и усвоения определенных двигательных навыков.

2. Имитация движений небологических объектов у детей 4-15 лет сопровождается синхронизацией сенсомоторных ритмов, а имитация движений биологических объектов – десинхронизацией.

3. У детей 4-15 лет с высоким уровнем интеллектуального развития степень десинхронизации мю-ритма зависит от индивидуальной частоты данного ритма и основного канала восприятия информации.

4. Бóльшей десинхронизации сенсомоторных ритмов у детей 4-15 лет соответствуют более высокие показатели внимания, более низкие значения по шкалам «Враждебность», «Депрессивность» и «Недоверие к себе», определяемые с помощью проективной методики «Дом-Дерево-Человек», а также более высокие значения тревожности.

По теме диссертации опубликовано 12 печатных работ, из них 6 статей в журналах, рекомендованных ВАК, 5 статей – в журналах, индексируемых базами данных SCOPUS и Web of Science, а также патент на изобретение и авторское свидетельство.

Личный вклад автора. Автор работы принимал непосредственное участие в организации исследования. Самостоятельно выполнил экспериментальную часть исследования и обработку данных, а также с большой долей самостоятельности провел анализ и обсуждение полученных результатов. Диссертационная работа написана полностью самостоятельно. Автор активно участвовал в подготовке научных публикаций и докладов на конференции.

Апробация результатов

Результаты работы были представлены на научных конференциях:

1. II Междисциплинарная научно-практическая конференция молодых ученых по перспективным направлениям развития современной науки «Академик Вернадский» в рамках проведения фестиваля «Дни науки КФУ им. В.И. Вернадского», Симферополь, 26 октября 2016 г.

2. III научно-практическая конференция профессорско-преподавательского состава, аспирантов, студентов и молодых ученых «Дни науки КФУ им. В.И. Вернадского», Симферополь, 1–3 ноября 2017 г.

3. XXIII съезд Физиологического общества имени И. П. Павлова, Воронеж, 18–22 сентября 2017 г.

4. Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов-2018», Москва, 9–13 апреля 2018 г.

5. XIV Международный междисциплинарный конгресс «Нейронаука для медицины и психологии», Судак, 30 мая – 10 июня 2018 г.

6. IV научно-практическая конференция профессорско-преподавательского состава, аспирантов, студентов и молодых ученых «Дни науки КФУ им. В.И. Вернадского», Симферополь, 12–17 октября 2018 г.

7. II Всероссийская научно-практическая конференция «Физиология человека», Чебоксары, 30 ноября 2018 г.

8. Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов-2019», Москва, 8–12 апреля 2019 г.

9. V научно-практическая конференция профессорско-преподавательского состава, аспирантов, студентов и молодых ученых «Дни науки КФУ им. В.И. Вернадского», Симферополь, 30 октября – 1 ноября 2019 г.

Список публикаций по теме диссертации:

1. Эйсмонт Е.В., Махин С.А., Бакунова А.В., Кайда А.И., Павленко В. Б. Особенности μ -ритма ЭЭГ и его реактивности в задачах на выполнение,

наблюдение, имитацию и слуховое восприятие движений у детей 4–14 лет // Физиология человека. – 2017. – Т. 43, № 3. – С. 43-50.

2. Куличенко А.М., Махин С.А., Аликина М.А., Кайда А.И., Черненко Е.В., Павленко В.Б., Куличенко Е.А. Анализ выполнения синхронных движений в паре экспериментатор-испытуемый // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия. – 2017. – Т. 3 (69), №4. – С. 138-148.

3. Кайда А.И., Эйсмонт Е.В., Муминова Л.Л., Махин С.А. Реактивность сенсомоторного ритма ЭЭГ у детей 6-9 лет в условиях имитации биологического и небιологического движения // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия. – 2018. – Т. 4 (70), №3. – С. 69-78.

4. Кайда А.И., Эйсмонт Е.В., Рахманова С.А., Павленко В.Б. Связь характеристик ЭЭГ и уровня когнитивного развития у детей 4-6 лет // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия. – 2018. Т. 4 (70), №3. – С. 79-91.

5. Кайда А.И., Эйсмонт Е.В. Связь реактивности сенсомоторного ритма ЭЭГ психологическими показателями у детей 6-9 лет // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия. – 2018. – Т. 4 (70), №4. – С. 60-70.

6. Свидетельство 2018617271. Программа регистрации концентрических движений компьютерным манипулятором типа «мышь», осуществляемых в паре, и анализа синхронности их выполнения: программа для ЭВМ / Е.А. Куличенко, В.Б. Павленко, А.М. Куличенко, С.А. Махин, А.И. Кайда, Е.В. Эйсмонт, М.А. Аликина, Е.В. Черненко (RU); правообладатель ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского». № 2018614343; заявл. 28.04.2018; опубл. 21.06.2018, Бюл. № 7. 53,3 Кб.

7. Кайда А.И., Махин С.А., Эйсмонт Е.В., Павленко В.Б. Возрастная динамика и топография реактивности индивидуального мю-ритма ЭЭГ у детей 4-14 лет // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. – 2019. – № 45. – С. 106-127.
8. Кайда А.И., Махин С.А., Эйсмонт Е.В., Павленко В.Б. Взаимосвязь между параметрами реактивности мю-ритма ЭЭГ и уровнем интеллекта у детей 4-14 лет // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия. – 2019. – Т. 5 (71), №1. – С. 40-49.
9. Кайда А.И., Михайлова А.А., Эйсмонт Е.В., Орехова Л.С., Шепитько Л.С. Особенности ЭЭГ у детей с задержками речевого развития // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия. – 2019. – Т. 5 (71), №3. – С. 12-21.
10. Пат. 2702728 Российская Федерация, МПК А 61 В 5/0476. Способ определения индивидуального частотного диапазона мю-ритма ЭЭГ / С.А. Махин, А.И. Кайда, Е.В. Эйсмонт, А.А. Михайлова, В.Б. Павленко; правообладатель ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского». № 2018130909; заявл. 27.08.2018; опубл. 09.10.2019, Бюл. № 28. 9 с.
11. Кайда А.И., Михайлова А.А., Эйсмонт Е.В., Джаппарова Л.Л., Павленко В.Б. Реактивность μ -ритма ЭЭГ у детей при имитации движений визуальных образов биологического и небιологического происхождения // Вестник Российского государственного медицинского университета. – 2020. – № 2. – С. 67–75.
12. Махин С.А., Кайда А.И., Эйсмонт Е.В., Павленко В.Б. Реактивность зеркальной системы мозга и уровень интеллекта у детей школьного возраста // Журнал высшей нервной деятельности. – 2020. – Т. 70, № 5. – С. 635–649.
13. Кайда А.И., Эйсмонт Е.В., Михайлова А.А., Павленко В.Б. Сенсомоторные ритмы ЭЭГ у детей с расстройствами аутистического спектра. [Опубликовано online 2020.09.22]. Вестник Российского государственного медицинского университета. 2020. doi: 10.24075/vrgmu.2020.055

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Биоэлектрическая активность головного мозга детей и возрастные изменения электроэнцефалограммы

Рост и развитие детей сопровождаются изменениями в структуре и функциях мозга. На протяжении последних десятилетий параметры биоэлектрической активности мозга используются в качестве индикатора динамики разнообразных психических процессов. Электроэнцефалография – это неинвазивный метод исследования мозга, поэтому хорошо подходит для обследования детей и подростков. Полученная с помощью данной методики информация может быть полезна для диагностики и терапии нарушений, таких как шизофрения, аутизм и синдром дефицита внимания и гиперактивности (СДВГ) (Gmehlin et al., 2011).

ЭЭГ, зарегистрированная в состоянии покоя, характеризуется ритмическими колебаниями, которые представляют собой результат синхронизированной синаптической активности больших популяций нейронов таламокортикальной и кортико-кортикальной сетей. Данные колебания представляют собой сумму волн разных частот, анализ которых позволяет получить достоверную информацию о возбудимости нервных сетей и их изменении с возрастом. Выделяют дельта-, тета-, альфа-, бета- и гамма-ритмы, частотный диапазон которых варьирует с возрастом. Источники генерации данных колебаний распределены по всей коре и подкорковым структурам, таким как таламус, гипоталамус и гиппокамп (Basar, 1998).

Частотный состав спектров мощности ЭЭГ непрерывно меняется в процессе онтогенеза. По мере взросления наблюдается уменьшение доли медленных волн в диапазоне дельта- и тета-ритмов и увеличение более быстрой альфа- и бета-активности, а также увеличение доминирующей частоты ритмов (Clarke et al., 2001). Принято считать, что данные изменения начинаются в затылочных

областях мозга, затем следуют изменения в центральных и фронтальных областях (Cragg et al., 2011).

Дельта-ритм охватывает диапазон частот от 1 до 4 Гц. В ЭЭГ человека были выделены 2 типа дельта-колебаний: первый имеет корковое происхождение, второй генерируется в таламусе (Кропотов, 2010). Было установлено, что у взрослых людей колебания в дельта-диапазоне положительно коррелируют с процессами мотивации и вознаграждения, а также с эмоциями (Knyazev, 2007). У детей дельта-ритм (0,5-2 Гц) в ЭЭГ преобладает в первые полгода жизни (Chu et al., 2014). Повышенная дельта-активность у детей с поведенческими расстройствами, в сравнении с детьми, не имеющими подобных нарушений, может указывать на незрелость нервной системы (Matsuura et al., 1993; Najjar, Brooker, 2017).

Тета-ритм – колебания ЭЭГ с частотой от 4 до 8 Гц (Кропотов, 2010). С возрастом наблюдается уменьшение мощности тета-ритма ЭЭГ в состоянии покоя и при решении задач (Liu et al., 2014). Было установлено, что изменения мощности ЭЭГ в частотном диапазоне тета-ритма связаны с эпизодической памятью как у взрослых (Nyhus, Curran, 2010), так и у детей (Rajan, Bell, 2015). Также, тета-активность в теменных и затылочных отведениях связывают с различением эмоциональных стимулов (Jiang et al., 2017) и привлечением внимания (Orekhova et al., 2006).

Альфа-ритм – это основной ритм зрелой ЭЭГ человека с частотой от 8 до 13 Гц, преобладающий в состоянии спокойного бодрствования с закрытыми глазами. Данные колебания возникают в результате ритмической активности таламических ядер и являются индикатором анатомической и функциональной зрелости мозга. Данные многочисленных исследований с использованием ЭЭГ, МЭГ и ПЭТ показывают, что альфа-ритм генерируется преимущественно в затылочных отделах головного мозга (Кропотов, 2010). Также в затылочных отведениях наиболее выражена реакция десинхронизации альфа-ритма при открывании глаз,

т.е. снижение амплитуды альфа-активности по сравнению с закрытыми глазами. Снижение альфа-активности связывают с привлечением внимания к внешним стимулам (Базанова, 2009; Cragg et al., 2011; Bazanova, Vernon, 2014). Подобный паттерн альфа-колебаний, модулируемых вниманием, уже присутствует у детей 7–10 лет (Vollebregt et al., 2015). Было показано, что снижение альфа-активности, особенно в верхнем частотном диапазоне (> 10 Гц) связано с процессами памяти при решении когнитивных задач (Hanslmayr et al., 2009). Пиковую частоту альфа-ритма принято считать ЭЭГ-коррелятом когнитивного развития. У взрослых пиковая частота обычно составляет 10 Гц. Данный показатель значительно изменяется в процессе развития, увеличиваясь с 6 Гц в первые годы жизни (Королёва и соавт., 2002) и продолжая нарастать в подростковом возрасте (Gmehlin et al., 2011). Альфа-ритм считается основным параметром оценки возрастных изменений ЭЭГ у детей и подростков. Волны в частотном диапазоне альфа-ритма, регистрируемые над сенсомоторными областями, называют сенсомоторным, или мю-ритмом (Кропотов, 2010).

Бета-ритм – колебания ЭЭГ с частотой от 13 до 30 Гц, наиболее часто выявляются в лобных и центральных областях. В сенсомоторных зонах бета-колебания называют роландическим бета-ритмом (Кропотов, 2010). Бета-колебания отражают процессы, связанные с более локализованной корковой активностью (Jensen et al., 2005), а также участвуют в регулировании начала осуществления движения (Gilbertson et al., 2005). Бета-ритм играет роль в развитии речи, т.к. связан со слуховой обработкой предложений в режиме реального времени (Schneider et al., 2016). Считается, что низкая бета-активность у детей связана с повышенной импульсивностью и синдромом дефицита внимания и гиперактивности (Giertuga et al., 2017).

Синхронные колебания гамма-диапазона (30-70 Гц) являются важным механизмом координации нейронной активности при обработке сенсорной информации. Измененная активность в данном диапазоне частот вовлечена в патофизиологию психоневрологических расстройств, таких как шизофрения и

аутизм, а также установлена связь гамма-ритма с нарушениями в освоении речи (Heim et al., 2013).

1.2. Сенсомоторные ритмы электроэнцефалограммы

1.2.1. Амплитудно-частотные характеристики сенсомоторных ритмов

Колебания, регистрируемые в сенсомоторных областях головного мозга человека, впервые были описаны под названием «rolandic rhythm en arceau» в 1952 году (Gastaut et al., 1952) и сейчас известны как мю-ритм. В дальнейших исследованиях было установлено, что подавление мю-активности связано с более сильным кровотоком в соматосенсорной коре (Ritter et al., 2009). Анализ сенсомоторных колебаний показал, что их аркоподобный внешний вид обусловлен сосуществованием, по меньшей мере, двух негармонических частотных компонентов, спектральные пики которых располагаются на частоте 10 Гц (альфа-диапазон) и 20 Гц (бета-диапазон) (Hari, 2006).

По мнению Кропотова Ю.Д., роландические бета-ритмы нельзя рассматривать как субгармонику низкочастотных колебаний мю-ритма. Роландические бета-ритмы могут быть обнаружены в ЭЭГ при отсутствии роландических мю-ритмов, а также вместе, но в различных отведениях (Кропотов, 2010).

Частотный диапазон мю-ритма тот же, что и у затылочного альфа-ритма, однако было установлено, что для мю-ритма характерна бóльшая частота по сравнению с частотой альфа-ритма, зарегистрированного у того же человека (10,5 и 9,6 Гц соответственно) (Storm van Leeuwen et al., 1976). В одном из исследований реактивность сенсомоторных ритмов рассматривалась в трех полосах частот: альфа- (8–13 Гц), низкочастотный бета- (13–18 Гц) и высокочастотный бета-ритмы (18–25 Гц) (Avanzini et al., 2012). В другой работе

были выделены два поддиапазона мю-ритма, отличающиеся своими функциональными и топографическими свойствами: низкочастотный (8–10 Гц) и высокочастотный (10–13 Гц). Низкочастотная составляющая демонстрирует десинхронизацию во всех ситуациях движения, в то время как десинхронизация в высокочастотном диапазоне более сфокусирована и специфически локализована, отчетливо различается при движениях пальцев руки и ступни (Pfurtscheller et al., 2000). Также было показано снижение мощности мю-ритма в задачах, активирующих систему зеркальных нейронов (наблюдение, мысленное представление и выполнение движений), только в верхнем частотном диапазоне 10.5–13 Гц (Лебедева и соавт., 2020).

Амплитуда данных ритмов наиболее выражена в состоянии покоя и уменьшается непосредственно перед или во время осуществления движения (Frenkel-Toledo et al., 2013). Сенсомоторные ритмы отражают обработку информации во фронто-париетальных областях (Vimbi et al., 2018) и существенно не изменяются при открывании или закрывании глаз. Модуляция сенсомоторного бета-ритма может отражать активность различных популяций и сетей нейронов. Ранее было показано, что бета-колебания могут синхронизироваться, охватывая обширные корковые (Brovelli et al., 2004) и подкорковые структуры (Courtemanche, Lamarre, 2005). В исследовании с одновременной регистрацией фМРТ и ЭЭГ была найдена связь мощности мю-ритма с BOLD-сигналом (Blood oxygenation level dependent (BOLD) сигнал, который представляет собой комбинацию гемодинамического ответа, связанного с изменениями кровотока и объема венозной крови, и метаболического ответа, связанного с метаболизмом кислорода, Vuxton, 2012) в областях сенсомоторной сети, сети контроля внимания, предполагаемой системы зеркальных нейронов, передней поясной извилины и островка (Yin et al., 2016). В работе с одновременной регистрацией ЭЭГ, активности нейронной популяции (multiunit activity, MUA) и активности потенциала локального поля (local field potential, LFP) вентральной премоторной коры двух взрослых макаков показана связь десинхронизации мю- и бета-ритмов и

активации сенсомоторных областей при выполнении и наблюдении действий (Bimbi et al., 2018).

1.2.2. Локализация и источники генерации сенсомоторных ритмов

Вскоре после открытия сенсомоторные ритмы регистрировали преимущественно в центральных отделах (Andrew, Pfurtscheller, 1997). Дальнейшее изучение позволило обнаружить десинхронизацию данных ритмов в теменных и лобных локусах при выполнении действий (Avanzini et al., 2012; Frenkel-Toledo et al., 2013; Fitzpatrick et al., 2019).

В исследовании с применением МЭГ было показано, что источники альфа-частотных компонентов находятся в соматосенсорных кортикальных слоях, тогда как источники бета-частотных компонентов были найдены в моторной коре (Salmelin, Hari, 1994). Также было обнаружено, что области мозга, для которых были выявлены корреляции между BOLD-сигналом МРТ и активностью в диапазоне сенсомоторного альфа-ритма, расположены позади областей, для которых были выявлены корреляции между BOLD-сигналами и активностью в диапазоне сенсомоторного бета-ритма (Tsuchimoto et al., 2017). В дальнейших исследованиях было установлено, что в генерации мю-ритма участвуют также нейроны вентральной премоторной коры (Bimbi et al., 2018) и задней теменной коры обоих полушарий (Di Rienzo et al., 2019). В генерации бета-ритма предполагается участие базальных ганглиев и таламуса (Sherman et al., 2016).

Исследования с использованием методов нейровизуализации показывают, что теменная кора головного мозга, в частности, активна в задачах, связанных с моторным планированием и выполнением (Buneo et al., 2002; Connolly et al., 2003), а также наблюдением действий (Molenberghs et al., 2012). Также, десинхронизация мю-ритма коррелирует с колебаниями сигнала BOLD в премоторной и теменной областях (Arnstein et al., 2011). Полученные данные свидетельствуют о том, что мю-ритм может отражать синхронную активность в

лобно-теменной сети, поддерживающей координацию и выполнение сложных двигательных планов (Thorpe et al., 2016).

Премоторные области, а также дополнительная моторная область и первичная соматосенсорная кора, являются ключевыми областями, участвующими в сенсомоторном моделировании во время наблюдения за действием (Wood et al., 2016) и представления действия (Filgueiras et al., 2018).

Исследование с одновременной регистрацией фМРТ и ЭЭГ показало, что активация первичной моторной коры, дополнительной моторной области и мозжечка сопровождалась десинхронизацией в бета-диапазоне (13-30 Гц) (Adhikari et al., 2018).

1.2.3. Феноменология реактивности сенсомоторных ритмов

Со времени первого описания мю-ритма было установлено, что он блокируется при выполнении движения (Gastaut et al., 1952; Chatrian et al., 1959). В дальнейших работах было установлено, что мощность сенсомоторных ритмов также снижается при изменениях изометрического сокращения мышц во время произвольных (Neuper et al., 2006) и непроизвольных движений (Avanzini et al., 2012; Kilavik et al., 2013). Считается, что данная реакция мю-ритма отражает снижение коркового торможения и усиление активности (разряжение) пирамидальных нейронов в первичной моторной коре (Takemi et al., 2013).

В задачах на выполнение движений мю-ритм и сенсомоторный бета-ритм начинают десинхронизироваться до движения, причем десинхронизация мю-ритма начинается немного раньше, чем бета-ритма. Максимальная десинхронизация происходит во время движения, а затем сенсомоторные ритмы резко синхронизируются в конце движения, причем синхронизация бета-ритма слегка предшествует синхронизации мю-ритма (Pfurtscheller, Lopes da Silva, 1999). В дальнейшем было выдвинуто предположение, что явление бета-синхронизации может относиться к механизмам обнаружения ошибок и несоответствий, в то

время как бета-десинхронизация до движения может отражать адаптивные процессы. Авторы установили, что связанная с ошибками десинхронизация бета-активности до движения связана с обработкой сенсорных афферентов на более высоком уровне, необходимой для сенсомоторной адаптации (Alayrangues et al., 2019). При наблюдении движений, выполняемых другими лицами, бета-ритм активно участвует в согласовании восприятия движения и прогнозирования его результатов (Bechtold et al., 2018).

В ряде исследований была обнаружена десинхронизация в диапазоне сенсомоторных ритмов при осуществлении движений пальцами (Ketenci, Kayıkcıoğlu, 2019), запястьем (Alegre et al., 2006) и плечом (Stancak et al., 2000), а также при сжимании руки (Лебедева и соавт., 2018). Снижение мощности сенсомоторных ритмов также показано при наблюдении действий (Angelini et al., 2018; Marty et al., 2018), во время их воображения (Pfurtscheller, Neuper, 1997; Fu et al., 2018; Korik et al., 2018) и при просмотре видео движений, скрытых от визуального восприятия (Simon, Mukamel, 2016). Также десинхронизация сенсомоторных ритмов становится более выраженной при возрастании сложности как выполняемых, так и воображаемых движений (Gardony et al., 2017; Zabielska-Mendyk et al., 2018). Амплитуды сенсомоторных мю- и бета-ритмов, зарегистрированные во время наблюдения за биологическими движениями, были значительно ниже, чем амплитуды, зарегистрированные во время наблюдения за движением небиологических объектов (Perry et al., 2010; Desy, Lepage, 2013). Следует отметить, что десинхронизация мю-ритма была обнаружена при наблюдении за движением искусственной руки (Shibuya et al., 2018).

Установлено влияние перспективы на модуляцию мю-ритма при наблюдении за действием. Так, более выраженная десинхронизация мю-ритма была зарегистрирована при наблюдении за действиями спереди по сравнению с наблюдением за ними с другого ракурса (Kilner, Lemon, 2013).

Модуляция мю-ритма в сенсомоторных областях коры при наблюдении действий также может быть обусловлена активацией связанных с действием воспоминаний (Fu, Franz, 2014).

Снижение амплитуды мю-ритма ЭЭГ еще связывают с тактильными свойствами действий (Coll et al., 2015). Данная реакция наблюдается даже в ожидании тактильной стимуляции (Smyk et al., 2018).

В недавнем исследовании, посвященном изменению активности мозга на стадии намерения осуществить разгибание запястья, подготовки и выполнения разгибания запястья, было обнаружено, что десинхронизация мю-ритма более выражена в контралатеральном полушарии на стадии намерения движения и может быть лучшим индикатором для определения именно намерений движения (Li et al., 2018).

Также сообщалось, что низкочастотный поддиапазон мю-ритма (8–10 Гц) более чувствителен к наблюдению за действием, а высокочастотный поддиапазон (10–13 Гц) более чувствителен к выполнению действия (Frenkel-Toledo et al., 2013).

Сенсомоторный ритм ЭЭГ младенцев демонстрирует сходную десинхронизацию во время выполнения и наблюдения за действием (Marshall, Meltzoff, 2011). При этом, десинхронизация в альфа-диапазоне была характерна для центральных участков во время выполнения действия, но была более широко распространенной во время наблюдения действия. В исследовании с регистрацией ЭЭГ у 36-месячного больного эпилепсией ребенка во время внутричерепной операции сообщается о десинхронизации сигналов ЭЭГ, регистрируемых в сенсомоторных областях во время рисования правой рукой и наблюдения за экспериментатором, выполняющим аналогичное действие (Fecteau et al., 2004).

Также, депрессия амплитуды в альфа-диапазоне над центральными участками во время наблюдения и выполнения действий была обнаружена в группе детей старшего возраста (средний возраст детей составлял 8 лет) (Lepage, Theoret, 2006).

У взрослых волонтеров степень подавления мю- и бета-ритмов коррелирует с уровнем моторного опыта наблюдаемого действия (Arnstein et al., 2011; Denis et al., 2017; Sestito et al., 2018) и со степенью социальной вовлеченности (Oberman et al., 2007).

В одном из исследований был обнаружен более сильный моторный резонанс как в диапазонах частот сенсомоторных ритмов ЭЭГ детей раннего возраста (от 14 до 16 месяцев) при наблюдении за действиями, которые уже присутствовали в их моторном репертуаре, например, ползания ребенка (van Elk et al., 2008). Напротив, в другой работе, у детей, хотя и была обнаружена десинхронизация мю- и бета-ритмов в центральных и париетальных областях во время наблюдения и выполнения инструментальных действий, не было найдено отличий в активности данных ритмов в зависимости от наличия или отсутствия опыта осуществления действия (Bryant et al., 2019).

В одной из работ был продемонстрирован эффект значимой десинхронизации мю-ритма как при наблюдении действий, так и при восприятии на слух глаголов действия, но не при обработке псевдоглаголов (Antognini, Daum, 2019). В другом исследовании было показано, что у взрослых и детей в возрасте 18 и 24 месяцев наблюдалась активация сенсомоторных областей при восприятии знакомых глаголов действия. Авторы заключили, что сенсомоторная система участвует в понимании действий и речи уже в раннем возрасте (Moreno et al., 2013).

Подавление амплитуды мю-ритма наблюдалось при восприятии знакомого изображения инструментов, находящихся в зоне досягаемости, в среде виртуальной реальности (Wamain et al., 2016). Также было обнаружено падение амплитуды сенсомоторного бета-ритма при восприятии манипулируемых объектов в разных контекстах (Natraj et al., 2013). При этом степень десинхронизации бета-ритма была выше в случае наблюдения целенаправленных движений (van Elk et al., 2010).

Было показано, что величина десинхронизации мю-ритма модулируется степенью вознаграждения, связанного с действиями, в результате чего авторы исследования высказали предположение, что мы уделяем больше внимания действиям, приносящим вознаграждение (Brown et al., 2013).

Результаты одного из исследований показали, что просмотр видео приближения камеры к сцене сопровождался более сильной десинхронизацией бета-ритма по сравнению с просмотром той же сцены, снятой с фиксированного расстояния. При этом, бета-компонент роландического ритма отражал моторную активацию сильнее, чем мю-компонент (Heimann et al., 2019).

Снижение амплитуды сенсомоторных ритмов также наблюдается при восприятии на слух звуков, связанных с выполнением действий, прослушивании музыки или речи (см. обзор Saltuklaroglu et al., 2018).

Презентация действий в нескольких модальностях, в частности зрительно-слуховая, сопровождается большей десинхронизацией мю-ритма по сравнению с восприятием действий, представленных лишь в одной модальности (McGarry et al., 2012).

Было показано, что подавление мю-ритма усиливается в состоянии транса у очень внушаемых участников, когда они наблюдают преднамеренные действия (Neufeld et al., 2016).

1.2.4. Онтогенетические изменения параметров сенсомоторных ритмов

Становление амплитудно-частотных параметров сенсомоторных ритмов исследователи связывают с развитием двигательных способностей. Было показано, что уже в 6 месяцев обнаруживается центральный альфа-ритм частотой около 6 Гц, к 12 месяцам частота увеличивается до 7 Гц. Затем частота продолжает нарастать: 8 Гц в 18 месяцев, 9 Гц в 4 года, а стабилизация частоты около 10 Гц происходит в подростковом возрасте (Hagne, 1972; Marshall et al., 2002). Исследователи сделали вывод, что диапазон примерно 6-9 Гц достаточен

для определения динамики развития мю-ритма в течение первых нескольких лет жизни (Marshall et al., 2002). В одной из работ для младенцев были определены следующие диапазоны сенсомоторных ритмов: мю-ритм – 6-9 Гц и низкочастотный бета-ритм – 11-13 Гц. (Drew et al., 2018). В другом исследовании у детей 3-6 лет были следующие диапазоны сенсомоторных ритмов: мю-ритм 8-10 Гц и бета-ритм 16-20 Гц (Bryant, Cuevas, 2019). Несмотря на разницу в частотном диапазоне, функция и топография мю-ритма одинакова у младенцев, детей и взрослых (Orekhova et al., 2006; Marshall et al., 2011).

Было установлено, что пиковая частота мю-ритма увеличивается с возрастом от 2,75 до 6,0 Гц у детей в возрасте от 11 до 47 недель. Увеличение частоты пика с возрастом авторы исследования объясняют быстрым развитием структурных и функциональных основ корковых нейронных сетей, изменениями в их ориентации и плотности, а также синаптогенезом и развитием миелинизации коры головного мозга (Berchicci et al., 2011). Авторы также установили, что пиковая частота мю-ритма у взрослых составляет 8,4-11,5 Гц.

Показано, что разница между пиковыми частотами верхней и нижней полос альфа-ритма уменьшается с возрастом, изменяясь с 2,9 Гц в 12 месяцев (верхний/нижний пики 7,39 и 4,49 Гц соответственно) до 2,2 Гц через четыре года (верхний/нижний пики 8,81 и 6,61 Гц соответственно) (Thorpe et al., 2016).

В исследовании, в котором изучалось влияние старения на выполнение действий в парадигме go/no-go, наблюдали бóльшую десинхронизацию сенсомоторного бета-ритма при подготовке и выполнении движений у пожилых людей (64±7 года) по сравнению с молодыми (23±3 года) (Schmiedt-Fehr et al., 2016). При изучении изменений реактивности сенсомоторных ритмов у испытуемых от 10 до 86 лет при наблюдении за действиями было обнаружено, что выраженность модуляции мю-ритма увеличивается с возрастом. Процентное изменение мощности бета-ритма не менялось в подростковом возрасте, возрастание наблюдалось в период от 18 до 60 лет, а затем снижалось в более старшем возрасте (Brunsdon et al., 2019).

В одном из исследований не было найдено корреляции между возрастом и силой десинхронизации бета-ритма у детей 9-15 лет. Авторы обнаружили, что участники с большей мощностью бета-ритма в покое также имели более выраженную бета-десинхронизацию во время подготовки и выполнения движений, что может свидетельствовать о том, что уровень бета-активности в моторной коре должен достигать определенного порога для выполнения движения (Trevarrow et al., 2019).

1.2.5. Связи параметров сенсомоторных ритмов с уровнем развития когнитивных функций и состоянием эмоциональной сферы

Когнитивные процессы лежат в основе восприятия и анализа информации и осуществления движений. Была обнаружена тесная взаимосвязь между показателями сенсомоторной и когнитивной деятельности (Mierau et al., 2016).

Биологическая обратная связь на основе сенсомоторных ритмов уже используется в качестве терапевтического инструмента для коррекции различных типов нарушений, таких как синдром дефицита внимания и гиперактивности, болезнь Паркинсона и эпилепсия (Gruzelier, 2014; Philippens et al., 2017; Norouzi et al., 2018; Nigro, 2019). Исследования, проведенные на здоровых людях, также показали положительное влияние тренировки сенсомоторных ритмов в парадигме БОС на когнитивные функции, в частности, отмечалось улучшение в работе памяти и обработке информации (Schabus et al., 2014; Kober et al., 2015; Kober et al., 2017).

Как ранняя, так и поздняя бета-супрессия могут наблюдаться в когнитивных задачах и могут отражать участие когнитивных процессов в моторных задачах. Десинхронизацию бета-ритма до стимула связывают с повышенным упреждающим вниманием (van Ede et al., 2011). Послестимульная бета-супрессия наблюдалась при слуховой обработке (Cacace, McFarland, 2003) и понимании предложений (Lewis et al., 2016).

Альфа-ритм является доминирующим ритмом в ЭЭГ. В затылочных отведениях наиболее выражена реакция десинхронизации альфа-ритма при открывании глаз, т.е. снижение амплитуды альфа-активности по сравнению с закрытыми глазами. Десинхронизация альфа-ритма часто обнаруживается во время обработки стимулов и информации после стимула, связанной с доступом к краткосрочной или долгосрочной памяти (Klimesch, 2012). Синхронизация альфа-ритма, напротив, связана с активным подавлением неактуальной информации или подавлением активности в регионах, не вовлеченных в обработку стимулов (Foxe, Snyder, 2011; Murphy et al., 2016).

Паттерн синхронизации / десинхронизации был обнаружен над сенсомоторной корой. Например, при распознавании тактильных стимулов мю-ритм десинхронизируется контралатерально руке, на которую воздействуют, тогда как в ипсилатеральном полушарии мю-ритм синхронизируется (Haegens et al., 2012). Эти паттерны синхронизации / десинхронизации поддерживают представления о том, что альфа-колебания, в том числе обнаруженные в сенсомоторных областях, активно участвуют в нисходящих механизмах внимания, которые повышают фокусировку и эффективность обработки соответствующих стимулов (Klimesch, 2012; Forschack et al., 2017).

Подавление амплитуды сенсомоторных ритмов в задачах наблюдения и движения часто используется для количественной оценки участия двигательной системы в восприятии и сенсомоторной интеграции информации. Модуляция сенсомоторных ритмов наблюдается в процессах, связанных с выполнением движений, включая выборочный ответ, тормозный контроль (Zhang et al., 2008; Cheyne, 2013) и моторный резонанс (Hager et al., 2018) (Моторный резонанс – это активация двигательной системы наблюдателя при восприятии движения, Sartori et al., 2014).

Показана положительная связь мощности альфа- и бета-ритмов ЭЭГ с интеллектом, в частности с показателями арифметических и лингвистических тестов, а также тестов на память (Kadam et al., 2019). Также предполагается, что

двигательные способности и интеллект могут иметь одни и те же нервные субстраты (Stevens, 2009). В недавнем исследовании было обнаружено, что величина падения амплитуды мю-ритма и скорость моторной адаптации были связаны с уровнем невербального интеллекта в тесте Векслера, и что люди с высоким уровнем невербального интеллекта быстрее обучались, то есть быстрее адаптировались в задаче моторной адаптации (Anwar et al., 2015). В одной из работ сообщалось о значительной взаимосвязи между IQ в тесте Векслера и подавлением мю-ритма. Бóльшая десинхронизация мю-ритма была связана с более высокими показателями интеллекта как в группе типично развивающихся детей, так и в группе детей с аутизмом (Raymaekers et al., 2009).

Изменения амплитуды сенсомоторных ритмов также связывают с когнитивными процессами высшего порядка, такими как рабочая память (Haegens et al., 2010) и внимание (Anderson, Ding, 2011). В частности, колебания в бета-диапазоне частот играют роль в нисходящем контроле внимания (Lee et al., 2013) и отражают процессы выбора релевантной информации о задании (Babiloni et al., 2008; Dockstader et al., 2010; Chung et al., 2017). Результаты других авторов подтверждают, что десинхронизация сенсомоторных ритмов связана с привлечением внимания и ожиданием тактильной стимуляции как у взрослых (Jones et al., 2010), так и у детей (Weiss et al., 2018).

Исследование показало, что мю-ритм также связан с эмоциями (Pineda, 2005). В частности, была обнаружена связь между десинхронизацией мю-ритма и обработкой эмоциональных выражений лиц (Karakale et al., 2019).

Более выраженная десинхронизация мю-ритма наблюдалась во время просмотра испытуемыми видеороликов со сценами переживания боли, по сравнению с просмотром видео без демонстрации болевых переживаний. Причем эти различия обнаруживались в случае, если испытуемые были в положительном и нейтральном настроении, и не обнаруживались, если испытуемые были в отрицательном настроении. Таким образом, исследование демонстрирует, что

настроение наблюдателя влияет на эмпатию к боли, и, в частности, отрицательное настроение подавляет моторный эмпатический резонанс (Li et al., 2017).

1.2.6. Феномен реактивности сенсомоторных ритмов в контексте гипотезы о зеркальной системе мозга

Зеркальные нейроны впервые были обнаружены у свинохвостых макаков в области F5 моторной коры. Данные нервные клетки демонстрируют импульсную активность как при выполнении действия обезьяной, так и при наблюдении за этим действием, выполняемым другой особью (Rizzolatti et al., 1996).

В отличие от приматов, прямых исследований отдельных нейронов человека с точки зрения их «зеркальных» функций до последнего времени практически не проводилось. Широкий резонанс получило единственное в своем роде исследование с имплантацией внутричерепных электродов больным эпилепсией, проведенное в 2010 году на базе Калифорнийского университета (Mukamel et al., 2010). В ходе исследования была изучена активность в общей сложности 1177 нейронов медиальной корковой поверхности лобной и височной коры у 21 пациента, часть которых проявила «зеркальные» свойства. Регистрация нейронной активности проводилась во время выполнения или наблюдения испытуемыми хватательных движений, представленных на экране ноутбука, или эмоциональных выражений лица. В ситуации выполнения действий испытуемым предварительно демонстрировалось на экране слово, означающее это действие. В контроле, испытуемым были представлены те же самые слова, и пациенты получили указание не выполнять действие.

В процессе исследования было установлено, что один тип зеркальных нейронов реагировал больше на движение руки, другой – на мимику лица. Значительная доля нейронов в дополнительной моторной коре, а также гиппокампе активировались как при наблюдении, так и при выполнении этих

действий. Некоторые клетки реагировали возбуждением во время выполнения действия и торможением во время наблюдения.

К настоящему времени предполагают, что зеркальные нейроны в мозге человека расположены в вентральной и дорсальной премоторной коре, соматосенсорной системе, задней височной коре, нижней лобной извилине, нижней теменной доле, передней поясной извилине, островковой доле, орбитофронтальной коре, миндалине, мозжечке и таламусе (Braadbaart et al., 2013; Ferrari et al., 2017).

Таким образом, система зеркальных нейронов – группы нервных клеток, обладающие характеристиками и свойствами «зеркальных», которые расположены в различных структурах головного мозга и выполняют единую функцию (Лебедева и соавт., 2017). Данные нейроны способны активироваться сходным образом как при самостоятельном выполнении действий, так и при наблюдении за аналогичными действиями, выполняемыми другими индивидами. Маркером активации ЗСМ у человека принято считать десинхронизацию мю- и бета-ритмов ЭЭГ (Fox et al., 2016; Muthukumaraswamy, Singh, 2008). Однако некоторые авторы утверждают, что на десинхронизацию мю-ритма влияет затылочный альфа-ритм (Hobson, Bishop, 2016; Hobson, Bishop, 2017). Для разграничения затылочного альфа- и сенсомоторного ритмов определяют индивидуальный частотный диапазон сенсомоторного ритма (Gundlach et al., 2017) или проводят регистрацию затылочного альфа-ритма (Hobson, Bishop, 2017). Было выдвинуто предположение, что в связи с совпадающим частотным диапазоном мю- и альфа-ритмов они могут действовать совместно, обеспечивая связь между областями коры (Pineda, 2005) и отражать тесную координацию между активностью зеркальных нейронов и вниманием (Debnath et al., 2019).

Первоначально ЗСМ человека связывали только с пониманием действий и стоящих за ними намерений. Спустя время исследователи определили, что зеркальные нейроны более сложно вовлечены в социальное познание, чем первоначально предполагалось (Gallese, 2007). Их деятельность направлена на

когнитивную интеграцию визуальных и слуховых стимулов для обеспечения социального взаимодействия (Kilner, Lemon, 2013; Schunke et al., 2016). ЗСМ способствует социально-когнитивному развитию младенцев (Marshall, Meltzoff, 2014). Также была показана связь зеркальной системы с эмпатией (Lamm, Majdandzic, 2015), вербальной и невербальной коммуникацией, языком (Cerrri et al., 2015; Saffin, Tohid, 2016) и распознаванием эмоций (Moore, Franz, 2017). Области локализации ЗСМ активируются при просмотре фотографий или видео с различными выражениями лиц, которые передают эмоции, такие как отвращение (Jabbi et al., 2007), счастье (Hennenlotter et al., 2005), или комбинации различных эмоций (Carr et al., 2003).

1.2.7. Связи параметров сенсомоторных ритмов с уровнем развития социального интеллекта и эмпатии

В последнее время исследователи стали рассматривать активность зеркальных нейронов в контексте связанных с этим более высоких социальных процессов, включая эмпатию и понимание чужого сознания (theory of mind). В частности, речь идет об активном участии зеркальных нейронов в социально-когнитивных процессах. В основе социального взаимодействия лежат социальные когнитивные функции, которые включают получение информации, ее интерпретацию и формирование ответа на намерения, мнения и поведение других людей (Muthukumaraswamy et al., 2004).

Подавление амплитуды мю-ритма наблюдалось при социальной координации у младенцев (Filippi et al., 2016) и взрослых (Naeem et al., 2012; Yin et al., 2017). Также было установлено, что более высокий уровень эмпатии связан с большим подавлением мю-ритма при наблюдении социального взаимодействия (Peled-Avron et al., 2016) и во время прикосновения с целью утешить (Peled-Avron et al., 2018).

Эмпатия включает как эмоциональные, так и когнитивные процессы, такие как субъективное ощущение и понимание эмоций, которые может испытывать другой человек (Preston, de Waal, 2002). Эмпатия играет критическую роль в социальных взаимодействиях, поскольку она может способствовать просоциальному поведению по отношению к другим (de Waal, 2012). Эта способность развивается по мере взросления (Taylor et al., 2015). Так, было установлено, что этот процесс начинается в раннем детстве и влечет за собой усиление эмоционального возбуждения при наблюдении за эмоциональным состоянием других (Decety, Jackson, 2004), а позднее включает когнитивную оценку и способность четко дифференцировать свои и чужие переживания (Cheng et al., 2014).

Появление данных о нейронных механизмах эмпатии стало первым шагом к раскрытию закономерностей «модели психического» (theory of mind). Под этим термином подразумевают способность делать вывод обо всем наборе психических состояний (надежды, желания, эмоции и др.), которые являются причиной действия другого индивидуума (Косоногов, 2009). В основе «модели психического» лежит подражание и эмпатия. Было установлено, что общий нейронный механизм обеспечивает действия, ощущения и эмоции как при наблюдении, так при самостоятельном выполнении и переживании (Keysers, Gazzola, 2009).

Была обнаружена сходная активация неокортекса у людей, ощущавших боль и у сопереживавших им наблюдателей. На участников эксперимента воздействовали электрическим током, вызывая болевые ощущения, после чего они наблюдали, как электроды подключаются к руке другого испытуемого. В обоих случаях наблюдалась активация одних и тех же участков переднего островка и передней поясной коры. (Singer et al., 2004). В пункте 1.2.6 («Феномен реактивности сенсомоторных ритмов в контексте гипотезы о зеркальных нейронах мозга») уже упоминалось о том, что в данных областях были найдены клетки с зеркальными свойствами (Braadbaart et al., 2013; Ferrari et al., 2017).

Результаты исследований с использованием ЭЭГ продемонстрировали значимое подавление амплитуды мю-ритма при просмотре изображений ситуаций переживания боли, подтверждая, что реактивность сенсомоторного ритма является частью эмпатического ответа на боль и что есть общие нейронные сети, которые активируются, когда боль ощущается и когда она наблюдается (Cheng et al., 2014; Arnett et al., 2019).

1.2.8. Специфика реактивности сенсомоторных ритмов у детей и взрослых с аутизмом и другими нарушениями психического развития и речи

Реактивность мю-ритма, как индикатор активности ЗСМ, связывают с такими нарушениями, как аутизм (Oberman et al., 2005; Oberman et al., 2008), шизофрения (см. обзор Зайцева, 2013) и аддикция (Pineda, Oberman, 2006). Результаты исследований указывают на проблемы в адекватной модуляции сенсомоторной активности при подготовке двигательных действий у детей с СДВГ (Ter Huurne et al., 2017). Исследователи также обнаружили слабо выраженную десинхронизацию мю-ритма у лиц с синдромом Дауна при наблюдении ими движений (Virji-Babul et al., 2008).

Многочисленные результаты свидетельствуют о том, что нарушения социального взаимодействия у детей с аутизмом, связаны с дисфункцией областей мозга, в частности, ЗСМ, ответственных за социальное познание и восприятием действий (Williams et al., 2001; Dapretto et al., 2006; Ramachandran, Oberman, 2006). Аутизм характеризуется трудностями в социальном взаимодействии, ограниченном и повторяющемся поведении, интересах или действиях. На поведенческом уровне аутизм проявляется в повышенной нервозности, смущении, избегании зрительного контакта (см обзор Lai et al., 2014). Распространенность аутизма росла со времени первого исследования. Увеличение, вероятно, отчасти является результатом изменений в методах и критериях диагностики данного нарушения. В настоящее время

распространенность аутизма в мире в среднем составляет 1-2% (Kim et al., 2011; Baron-Cohen et al., 2009; Saemundsen et al., 2013). Подобная распространенность отмечалась также среди взрослых (16 лет и старше) (Brugha et al., 2011). Около 45% людей с аутизмом имеют умственную отсталость (Fombonne et al., 2011), у 32% наблюдается регрессия (то есть потеря ранее приобретенных навыков) (Barger et al., 2013).

Существует теория эмоционального ландшафта, разработанная Вилаянуром Рамачандраном, Уильямом Хирстейном, Поршией Иверсен для объяснения второстепенных симптомов аутизма, таких как гиперчувствительность, избегание визуального контакта, отвращение к определенным звукам. В норме поступившая сенсорная информация после обработки в коре направляется в миндалину – главный вход лимбической системы мозга, ответственной за контроль эмоционального поведения человека. У детей с аутизмом эта связь может быть нарушена, что приводит к развитию нетипичных эмоциональных реакций, одновременно к ослаблению функций зеркальной системы мозга (Ramachandran, Oberman, 2006).

У людей с РАС подавление мю-ритма наблюдается во время самостоятельных движений, но отсутствует или слабо выражено при наблюдении за аналогичными действиями другого человека (Bernier et al., 2007). Отсутствие активации ЗСМ в социальных ситуациях может быть основной причиной наблюдаемого дефицита эмпатии и имитационного поведения у людей с РАС (Oberman et al., 2005), что подтверждается исследованием, продемонстрировавшим связь между поражением основных областей ЗСМ левого полушария и нарушением имитации (Binder et al., 2017).

Тренинги ЭЭГ-БОС, направленные на модуляцию мю-ритма, показали свою эффективность в коррекционной работе с детьми. Было обнаружено улучшение в показателях внимания при СДВГ после сеансов БОС, направленных на подавление мю-ритма (Pineda et al., 2008). После прохождения курса тренингов у детей с РАС обнаруживалась более выраженная десинхронизация мю-ритма при

выполнении и наблюдении действий. Отмечалось также значительное положительное влияние БОС на социальное поведение детей с РАС (Datko et al., 2018). Также после тренинга детям с РАС лучше удавалось распознавать эмоции и демонстрировать спонтанное имитационное поведение (Friedrich et al., 2015).

Сенсомоторные ритмы представляют собой ЭЭГ-осцилляции в альфа- и бета-диапазонах, регистрируемые во фронтальных, центральных и париетальных областях, наиболее выраженные в состоянии физического расслабления. Десинхронизация сенсомоторных ритмов ЭЭГ происходит как при выполнении самостоятельных движений, так и при наблюдении, мысленном представлении и имитации движений других людей. Модуляции сенсомоторных ритмов связывают с уровнем развития когнитивных функций, социального интеллекта и эмпатии. Изменения амплитуды сенсомоторных ритмов может отражать активацию зеркальной системы мозга.

Глава 2. Методика исследования

2.1. Характеристики выборки

В исследовании приняли участие 173 ребенка в возрасте от 4 до 15 лет, из которых 148 – дети-правши с нормальным уровнем физического и умственного развития, 10 – дети-левши с нормальным уровнем физического и умственного развития и 15 – дети-правши с задержками психоречевого развития. Нормальный уровень умственного развития подразумевал наличие не менее 80 баллов по тесту Векслера в вариантах WPPSI и WISC. Все дети характеризовались нормальным (или скорректированным до нормального) уровнем зрения и слуха.

Нормально развивающиеся дети-правши были разделены на четыре возрастные группы (таблица 2.1).

Таблица 2.1 – Половозрастной состав выборки нормально развивающихся детей-правшей

	4-6 лет	7-9 лет	10-12 лет	13-15 лет
Количество испытуемых	n=41 21 мальчик и 20 девочек	n=47 32 мальчика и 15 девочек	n=30 13 мальчиков и 17 девочек	n=30 9 мальчиков и 21 девочка

Выборка левшей была представлена 3 мальчиками и 7 девочками в возрасте 4-15 лет (средний возраст – $9,2 \pm 1,1$ года). Для группы детей-левшей была подобрана контрольная группа из 10 детей-правшей, соответствующих по возрасту, полу и уровню интеллекта.

Выборку детей с ЗПРР составили дети, имеющие соответствующий диагноз, а также показатели вербального интеллекта в тесте Векслера ниже нормальных значений. Данная группа была представлена 14 мальчиками и 1 девочкой в

возрасте 5-13 лет (средний возраст – $8,5 \pm 0,6$ года). Для сравнения были выбраны 15 нормально развивающихся детей-правшей; группы были идентичны по полу и возрастному составу.

2.2. Структура исследования

Экспериментальное исследование включало последовательное применение следующих методик:

Регистрация электроэнцефалограммы. В процессе эксперимента ребенок и экспериментатор располагались за находящимися по соседству столами (экспериментатор справа, на расстоянии 1,5 м), на каждом из которых размещался монитор и компьютерная мышь Logitech M185. Параметры чувствительности и ускорения мыши соответствовали настройкам по умолчанию в операционной системе Windows 7. На монитор, находящийся перед ребенком, выводилось видеоизображение участка стола экспериментатора с компьютерной мышью (в проекции от лица экспериментатора). Эгоцентрическая перспектива использовалась для того, чтобы усилить эффект личной вовлеченности ребенка в демонстрируемую на экране сцену, тем самым обеспечив более высокую реактивность мю-ритма при наблюдении действий экспериментатора (Nishimura et al., 2018). Ребенок размещался таким образом, чтобы его глаза находились на средней линии от центра монитора на расстоянии приблизительно 70-80 см, а ноги фиксировались неподвижно на регулируемой по высоте подставке. Перед началом эксперимента ребенка просили совершить пробную серию движений с компьютерной мышью, чтобы удостовериться, что локоть его правой руки относительно неподвижен, а движения осуществляются с помощью кисти. Движения с компьютерной мышью осуществлялись правой рукой по кругу (по часовой стрелке) с периодом повторения не менее одного и не более двух обращений в секунду. В задачах, в которых ребенку не требовалось выполнять движения с компьютерной мышью, обе его руки располагались на коленях. Дети-

левши во время эксперимента также манипулировали компьютерной мышью, держа ее в правой руке, т.к., с их слов и слов их родителей, в повседневной жизни тоже пользуются мышью с помощью правой руки.

Последовательность выполнения заданий детьми включала в себя фиксированную очередность этапов (длительностью 30 секунд каждый), в промежутке между которыми ребенок получал инструкции о его последующих действиях. С учетом предъявления инструкций общая продолжительность эксперимента составляла около семи минут и включала в себя следующие этапы:

1. Фиксация взгляда на видеоизображении компьютерной мыши, расположенной на столе перед экспериментатором (фон 1);
2. Осуществление концентрических перемещений цветного круга на экране монитора при помощи компьютерной мыши (Дв.1) (рисунок 2.1, А);
3. Имитация движений цветного круга (имитация небιологического движения, ИмНБ) (рисунок 2.1, Б);
4. Фиксация взгляда на видеоизображении компьютерной мыши, расположенной на столе перед экспериментатором (фон 2);
5. Выполнение самостоятельных движений компьютерной мышью с произвольной скоростью таким образом, чтобы курсор двигался по часовой стрелке вокруг компьютерной мыши, изображенной на мониторе (Дв.2);
6. Фиксация взгляда на видеоизображении компьютерной мыши, расположенной на столе перед экспериментатором (фон 3);
7. Пассивное наблюдение за движениями руки экспериментатора с компьютерной мышью – два цикла с ускорением и замедлением (НАБЛ);
8. Фиксация взгляда на видеоизображении компьютерной мыши, расположенной на столе перед экспериментатором (фон 4);
9. Выполнение самостоятельных движений компьютерной мышью с произвольной скоростью (Дв.3) (рисунок 2.2, А);

10. Имитация движений компьютерной мышью, выполняемых экспериментатором с переменной скоростью (имитация биологического движения, ИмБ) (рисунок 2.2, Б);
11. Испытуемый сидит неподвижно с закрытыми глазами (ГЗ);
12. Испытуемый сидит неподвижно с закрытыми глазами и слышит (без предварительной инструкции) характерные звуки трения о поверхность стола во время движений мышью, которые совершает экспериментатор с переменной скоростью (СЛУХ).



Рисунок 2.1. Задания на имитацию движений небιологического объекта: А – осуществление концентрических перемещений цветного круга на экране монитора при помощи компьютерной мыши (Дв.1); Б – имитация движений цветного круга (ИмНБ).

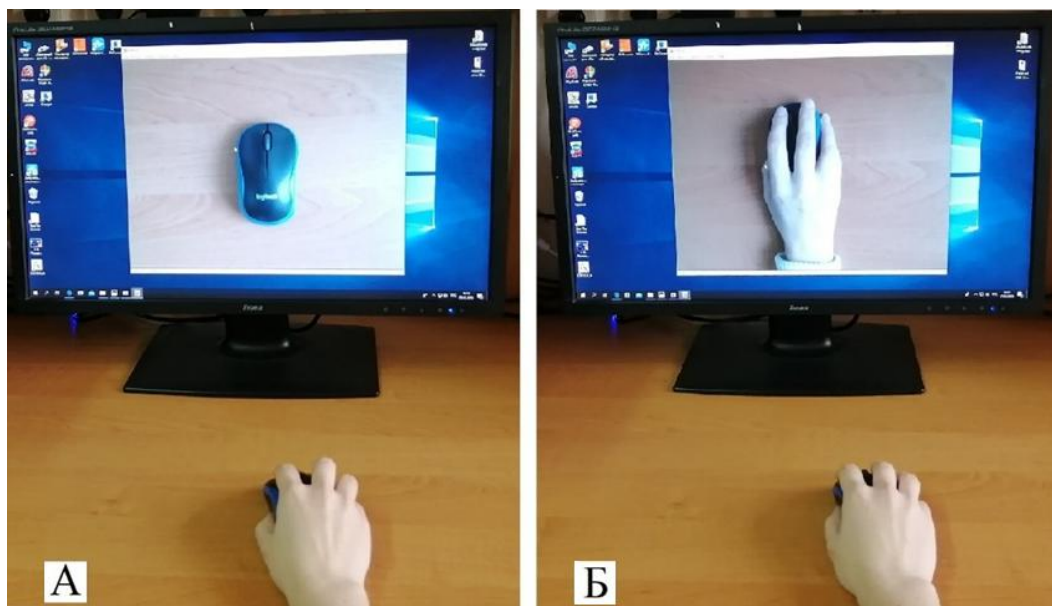


Рисунок 2.2. Задания на имитацию движений биологического объекта: А – осуществление самостоятельных движений компьютерной мышью по кругу (Дв.3); Б – имитация ребенком движений, выполняемых экспериментатором (ИмБ).

Для каждого этапа рассчитывалось среднее значение амплитуды ЭЭГ в диапазоне мю- и бета-ритмов (15-25 Гц). Диапазон бета-ритма был нами выбран в связи с тем, что подавление амплитуды в сенсомоторных областях в бета-диапазоне при выполнении действий находится в пределах 15-25 Гц (Simon, Mukamel, 2016). Диапазон мю-ритма определялся индивидуально для каждого испытуемого в соответствии с его ключевым свойством – реакцией десинхронизации в ответ на запуск и осуществление самостоятельных движений. Методика его расчета основывалась на выделении отрезка ЭЭГ шириной 2 Гц в диапазоне от 6 до 13 Гц, которому соответствует максимальная реакция десинхронизации в отведении С3 при совершении самостоятельных движений правой рукой относительно условия зрительной фиксации на изображении компьютерной мыши. Сравнивались усредненные мощности биопотенциалов, зарегистрированные на протяжении около одной минуты (2×30 с), соответствующие экспериментальным ситуациям фиксации взгляда на

неподвижной компьютерной мыши и самостоятельных движений. Для этого полный частотный диапазон мю-ритма разбивался на полосы шириной в 1 Гц, каждая из которых оценивалась с целью поиска реакции максимальной десинхронизации. Далее оценивали два прилегающих к ней отрезка с целью поиска десинхронизации, величина которой превышает 10%, при этом, если обе прилегающие полосы соответствовали требуемому условию, выбирали ту, в которой падение более выражено, и после этого объединяли с полосой, имеющей максимальную десинхронизацию, в результате чего их общая ширина составляла 2 Гц. Если в прилегающих к полосе с максимальной десинхронизацией участках подавление мю-ритма составляло менее 10% или отсутствовало, от каждого из них отделяли отрезок шириной в 0,5 Гц и после этого объединяли с полосой, имеющей максимальную десинхронизацию, в результате чего их общая ширина составляла 2 Гц. Далее они рассматривались как индивидуальный частотный диапазон мю-ритма (на способ определения индивидуального частотного диапазона мю-ритма получен патент РФ № 2702728 от 9 октября 2019 г.).

Чтобы в некоторой степени компенсировать эффекты, вызванные использованной последовательностью выполнения заданий, величина десинхронизации сенсомоторных ритмов рассчитывалась в каждом случае относительно непосредственно предшествующей ситуации сравнения, как это рекомендовано в работе (Hobson, Bishop, 2016). При расчете индексов реактивности сенсомоторных ритмов для ситуаций Дв.1, Дв.2, Дв.3 и НАБЛ исходным условием сравнения служила предшествующая каждой из них ситуация фиксации взгляда на изображении неподвижной компьютерной мыши (фон.1, фон.2, фон.3, фон.4, соответственно). Для ситуаций ИмНБ и ИмБ таким условием являлись ситуации Дв.1. и Дв.2, а для ситуации СЛУХ – условие ГЗ.

Индексы реактивности рассчитывались по общепринятой схеме (Raaijmakers et al., 2009), в соответствии с формулой $[k = \ln (B/A)]$, где k – индекс реактивности сенсомоторных ритмов, B – амплитуда сенсомоторных ритмов в основной ситуации, A – амплитуда сенсомоторных ритмов в исходной ситуации

сравнения. Таким образом, положительные значения индекса соответствовали реакции синхронизации сенсомоторных ритмов, а отрицательные – реакции десинхронизации.

С целью нормализации распределения значения амплитуд и индексов реактивности сенсомоторных ритмов подвергались \log -трансформации с помощью натурального логарифма (Tong, Thankor, 2009; Smulders et al., 2018).

Регистрация ЭЭГ осуществлялась по общепринятой методике с помощью автоматизированного комплекса, состоящего из электроэнцефалографа «Нейрон-Спектр – 3» (фирма «Нейрософт», Россия) и персонального компьютера. ЭЭГ-потенциалы отводили монополярно от фронтальных (Fp1, Fp2, F3, Fz, F4, F7, F8), центральных (C3, Cz, C4), теменных (P3, Pz, P4), височных (T3, T4, T5, T6) и затылочных (O1, O2) локусов по системе 10–20. В качестве референтного электрода использовались объединенные контакты, закрепленные на мочках ушей. Electroды C3, C4 и Cz размещались в области первичной моторной коры (поле 4 по Бродману), электроды F3, F4 и Fz – в области премоторной коры (поле 6), электроды Fp1, Fp2, F7, F8 – в префронтальной зоне (9, 10, 11, 12, 13, 14, 24, 25, 32, 44, 45, 46 и 47 поля), электроды P3, P4 и Pz – в области вторичных полей кинестетического анализатора (поля 5 и 7) (Мухин и соавт., 2014; Зенков, 2010; Asadi-Pooya et al., 2017). Частоты среза фильтров высоких и низких частот составляли, соответственно, 1,5 и 35 Гц, частота оцифровки ЭЭГ-сигналов – 250 Гц, эпохи анализа – 4 с (с перекрытием 50%). Сигналы обрабатывались с помощью быстрого преобразования Фурье с последующим сглаживанием по методу Баттерворта. Для обработки данных использовалась компьютерная программа «WinEEG» (фирма «Мицар», Россия). Артефакты удаляли с помощью встроенного в приложение метода независимых компонент с дополнительным зрительным контролем качества записи.

Для оценки возможной активации премоторной и теменной коры анализировалась ЭЭГ не только в центральных (C3, Cz, C4), но и в прилегающих фронтальных (F3, Fz, F4) и париетальных (P3, Pz, P4) локусах. Целесообразность

анализа сенсомоторной активности в более широких корковых проекциях диктуется, в частности, тем, что источники ее подавления при осуществлении движений могут обнаруживаться не только в центральных, но и префронтальных и теменных областях (Salmelin et al., 1995; Cochin et al., 1999; Frenkel-Toledo et al., 2013).

Известно, что степень десинхронизации мю-ритма может быть неверно оценена из-за частичного наложения на него альфа-ритма, находящегося в близком частотном диапазоне (Hobson, Bishop, 2017). В связи с этим, у детей необходимо проводить анализ изменений амплитуды альфа-ритма в затылочных (O1, O2) локусах в индивидуальном частотном диапазоне (Базанова, Афтанас, 2006). Расчет индивидуального частотного диапазона альфа-ритма производился в соответствии с уровнем десинхронизации амплитуды спектра в затылочных отведениях (O1 и O2) в диапазоне 6-14 Гц в ответ на пробу открывания глаз. В начале регистрации ЭЭГ производили две фоновые записи при открытых и закрытых глазах, которые и использовались при расчете индивидуального диапазона альфа-ритма. Частотный диапазон, в границах которого наблюдалось снижение амплитуды при открывании глаз, далее рассматривался как индивидуальный диапазон альфа-ритма.

Определение уровня когнитивного развития. Для оценки уровня интеллектуального развития детей 4-5 лет использовали тест Векслера (WPPSI), который включает вербальные субтесты: «Осведомленность», «Словарный», «Арифметический», «Сходство», «Понятливость»; невербальные субтесты: «Дома животных», «Недостающие детали», «Лабиринты», «Геометрические фигуры», «Кубики (пластины)». Для оценки уровня интеллектуального развития детей 6-15 лет использовали тест Векслера (WISC), который включает вербальные субтесты: «Осведомленность», «Понятливость», «Арифметический», «Сходство», «Словарный»; невербальные субтесты: «Недостающие детали», «Последовательные картинки», «Кубики Коса», «Складывание фигур», «Шифровка». Оба теста состоят из 5 вербальных и 5 невербальных субтестов,

которые измеряют разные способности, а в сумме дают коэффициент умственного развития ребенка (показатель IQ) (Ильина, 2006). Ответы испытуемого на задания субтестов численно оцениваются в соответствии с содержательными критериями для вербальных субтестов, с содержательными и скоростными критериями – для невербальных. Итоговые интеллектуальные показатели по испытуемому вычисляются с помощью нормативных таблиц. Принадлежность к той или иной возрастной группе определяется числом полных лет и полных месяцев, исполнившихся испытуемому на момент обследования. Детей оценивают по трем показателям: уровень вербального (УВИ), невербального (УНИ) и общего интеллекта (УОИ).

Для определения показателей «продуктивность внимания» и «точность внимания» у детей 7-15 лет применяли корректурную пробу Бурдона–Анфимова (Рогов, 1995; Умрюхин и соавт., 2005). Дети получали задание в течение пяти минут зачеркивать буквы «К» и «Р», размещенные в случайном порядке среди других букв алфавита. Данные показатели рассчитывались следующим образом: «продуктивность внимания» – количество просмотренных знаков за пять минут; «точность внимания» – отношение всех правильно зачеркнутых знаков к количеству знаков, которые необходимо зачеркнуть, выраженное в процентах.

Методика «Таблицы Шульте» использовалась для определения устойчивости внимания и динамики работоспособности у детей 7-15 лет. Испытуемым предлагалось поочередно пять таблиц, на которых были расположены в произвольном порядке числа от 1 до 25. Требовалось отыскать, указать и назвать все числа в порядке возрастания последовательно на каждой из таблиц и как можно быстрее. Время выполнения задания фиксировалось по каждой таблице отдельно. Нами были рассчитаны и использовались следующие характеристики внимания: 1) эффективность работы (ЭР) – среднее время, затрачиваемое на работу с одной таблицей; 2) вработывание (ВР) – показатель, равный отношению времени, затрачиваемого на работу с первой таблицей, к среднему времени работы с одной таблицей; 3) психическая устойчивость (ПУ) –

показатель, равный отношению времени, затрачиваемого на работу с четвертой таблицей, к среднему времени работы с одной таблицей. Чем ниже значения ЭР, ВР, ПУ, тем лучше развито внимание у конкретного испытуемого.

Внимание также оценивалось с использованием go/no-go-теста у детей 6-15 лет. Участникам исследования предъявляли пары (30 пар) слуховых стимулов разной тональности (высокая-высокая, высокая-низкая, низкая-низкая, низкая-высокая) с интервалами по 2 с внутри пары и по 4 с между парами. Длительность низкого и высокого сигналов составляла 200 мс. Частота низкого тона составляла 400 Гц, высокого – 1000 Гц. Пары тонов предъявлялись в случайном порядке с одинаковой вероятностью (приближающейся к 50%) появления как низкого, так и высокого тона. Задача участников заключалась в том, чтобы нажать на кнопку со временем реакции не более эталонного в ответ на предъявление второго стимула пары, состоящей из двух стимулов одинаковой частоты, и не реагировать на пары сигналов, имеющих разную тональность. Испытуемый получал сигнал обратной связи, информирующий о правильном или неправильном выполнении задания (соответственно вертикальная или горизонтальная черта на световом табло). Производилась оценка правильности выполнения двустимульного теста: подсчитывалось количество пропусков значимых (низкий-низкий или высокий-высокий) пар стимулов – ошибки невнимательности; количество ошибочных нажатий при предъявлении незначимых, не требующих нажатия (низкий-высокий или высокий-низкий) пар стимулов – ошибки, связанные с импульсивностью. Помимо этого, для каждого испытуемого определялось среднее время реакции.

Оценка состояния эмоциональной сферы. Эмоциональное состояние детей оценивали с помощью: шкалы явной тревожности Прихожан, шкалы личностной тревожности Прихожан, методики Ч.Д. Спилбергера и методики «Дом – Дерево – Человек».

Шкала явной тревожности для детей, адаптированная А.М. Прихожан (Прихожан, Толстых, 2005) предназначена для оценки уровня тревожности как относительно устойчивого образования у детей 7-12 лет. В данной методике

используется опросник, который включает в себя 53 вопроса, относящихся к сфере поведения и переживаний ребенка и, на которые он может дать либо положительный, либо отрицательный ответ. Ответы оцениваются баллами. Чем выше итоговый показатель, получаемый путем суммации баллов, тем выше уровень тревожности ребенка.

Для определения уровня различных видов тревожности применялась шкала, разработанная А.М. Прихожан (Прихожан, 2000; Прихожан, Толстых, 2005), предназначенная для оценки уровня тревожности у детей и подростков 10-16 лет. Методика содержит четыре субшкалы, определяющих тревожность, связанную со школьными ситуациями (школьную), с отношением к себе (самооценочную), с ситуациями общения (межличностную) и тревожность, связанную с наличием мистических, магических страхов (магическую). Тест содержит 40 вопросов, касающихся различных ситуаций и обстоятельств. Испытуемым необходимо было отвечать в зависимости от того, насколько предложенная ситуация для них неприятна, может вызвать беспокойство, опасения, страх. Каждый ответ оценивался соответствующим количеством баллов (от нуля до четырех). Результат, полученный по всей шкале, интерпретируется как показатель общего уровня тревожности, по отдельным субшкалам – отдельных видов тревожности.

Для детей, достигших 10 лет, определяли уровень ситуативной и личностной тревожности с использованием методики Ч.Д. Спилбергера, адаптированной Ю.Л. Ханиным (Елисеев, 2001). Этот опросник состоит из 20 высказываний, относящихся к тревожности как состоянию (реактивная или ситуативная тревожность) и 20 высказываний на определение тревожности как черты личности (личностная тревожность). Общий итоговый показатель по каждой из подшкал (ситуативной и личностной тревожности) мог находиться в диапазоне от 20 до 80 баллов, при этом, чем выше данный показатель, тем выше уровень тревожности.

При использовании проективной методики «Дом – Дерево – Человек» (ДДЧ) (Беляускайте, 2003) ребенку дается лист бумаги размера А4, сложенный

пополам, на котором он, согласно инструкции, должен, как можно лучше нарисовать дом, дерево и человека. Каждый заданный объект рисуется на отдельной части листа. Данная методика позволяет производить количественную оценку уровня таких показателей, как «Незащищенность», «Тревожность», «Недоверие к себе», «Чувство неполноценности», «Враждебность», «Фрустрация», «Трудности общения» и «Депрессивность» в баллах в зависимости от наличия в рисунке ряда определенных качественных показателей (например, наличие облаков и выраженная штриховка в рисунках, интенсивно затушеванные волосы у нарисованного человека и др., относящихся по данной методике к симптомокомплексу «Тревожность»).

Дети были привлечены к исследованию с помощью объявлений, размещенных в детских садах и школах г. Симферополя. Родители, после предоставления необходимых сведений, давали письменное согласие на участие детей в работе. Данное исследование соответствовало этическим принципам Хельсинской декларации и одобрено этическим комитетом ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского», протокол № 4, от 26.03.2020 г.

2.3. Статистическая обработка полученных данных

Данные электрофизиологического исследования и показатели психологических тестов количественно обрабатывались с использованием пакета STATISTICA 12.0 (StatSoft Inc., США).

Критерий Шапиро-Уилка использовали для определения нормальности распределения полученных данных. В случае если изучаемая совокупность параметров имела распределение, отличное от нормального, применяли непараметрические критерии. Так, для расчета корреляций использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена, а различия между группами оценивали с помощью критерия Краскела-Уоллиса. При расчете корреляций проводилась коррекция на множественные измерения с помощью поправки Бонферрони на количество локусов ЭЭГ. Для описания распределений, отличных от нормального, применяли медиану и интерквартильный размах. В случаях нормального распределения данных использовали среднее и стандартную ошибку среднего. Из параметрических критериев использовали дисперсионный анализ ANOVA.

Различия в амплитуде сенсомоторных ритмов при сопоставлении исходных и экспериментальных условий оценивались с помощью дисперсионного анализа с повторными измерениями (repeated measures ANOVA). Оценивалось влияние такого межсубъектного фактора, как возрастная группа (ВОЗР), а также двух внутрисубъектных факторов: ситуация (СИТ: 2 уровня – основная ситуация по отношению к исходной ситуации) и локус ЭЭГ (ЛОК: 9 отведений) по схеме $4 \times 2 \times 9$. Аналогично проводили анализ индивидуального альфа-ритма с учетом факторов СИТ и ВОЗР. Влияние фактора ЛОК рассчитывалось для отведений О1 и О2.

Различия в индексах реактивности сенсомоторных ритмов во всех экспериментальных ситуациях у детей с разным уровнем развития, а также в зависимости от пола и ведущей руки оценивались с помощью дисперсионного

анализа с повторными измерениями. При анализе различий в индексах реактивности сенсомоторного мю-ритма у детей с разным уровнем общего интеллекта (УОИ) и индивидуальной частотой мю-ритма оценивалось влияние таких факторов, как ВОЗР, ЧАСТОТА (2 уровня: низкая, высокая) и ИНТЕЛЛЕКТ по схеме $4 \times 2 \times 2$. При анализе различий в индексах реактивности сенсомоторного бета-ритма у детей с разным уровнем вербального, невербального и общего интеллекта оценивалось влияние межсубъектных факторов ИНТЕЛЛЕКТ (2 уровня для УВИ, УНИ, УОИ: средний и высокий) и ВОЗР, а также внутрисубъектного фактора ЛОК по схеме $2 \times 4 \times 9$. При анализе различий в индексах реактивности СМР у детей в зависимости от пола оценивалось влияние межсубъектных факторов ПОЛ и ВОЗР, а также внутрисубъектного фактора ЛОК по схеме $2 \times 4 \times 9$. При анализе различий в индексах реактивности СМР у левшей и правшей оценивалось влияние межсубъектного фактора ведущая рука (РУКА) и внутрисубъектного фактора ЛОК по схеме 2×9 . Различия в индексах реактивности сенсомоторных ритмов во всех экспериментальных ситуациях у детей с ЗППР, по сравнению с нормально развивающимися детьми, анализировали с учетом межсубъектного фактора ГРУППА (2 уровня) и внутрисубъектного фактора ЛОК по схеме 2×9 .

Далее, для расчета статистической значимости различий в исследуемых параметрах сенсомоторных ритмов в привязке отдельно к каждому из девяти отведений ЭЭГ использовался метод априорных контрастов (оценка F-распределения).

При анализе считались статистически значимыми показатели при $p \leq 0,05$.

Глава 3. Результаты исследования

3.1. Амплитудно-частотные характеристики сенсомоторных ритмов ЭЭГ у детей 4-6, 7-9, 10-12 и 13-15 лет

Значения медианы нижней границы индивидуального диапазона мю-ритма составили 9 Гц (8,5; 10) при крайних значениях 6 и 11 Гц. Значения медианы верхней границы индивидуального диапазона мю-ритма составили 11 Гц (10,5; 12) при крайних значениях 8 и 13 Гц. Различия по данному показателю между возрастными группами не достигали уровня статистической значимости.

Дисперсионный анализ различий в амплитуде индивидуального мю-ритма при фиксации взгляда (фон 1) в состоянии двигательного покоя с учетом возрастной группы и локуса отведения ЭЭГ показал значимое влияние факторов ВОЗР ($F(3;144) = 4,34; p = 0,006; \eta_p^2 = 0,08$) и ЛОК ($F(8;1152) = 106,52; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,43$), а также их взаимодействия ЛОК×ВОЗР ($F(24;1152) = 2,66; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,05$). Гистограммы величин амплитуды мю-ритма в сравнении между различными возрастными группами представлены на рисунке 3.1.

Значимо более низкие показатели амплитуды исследуемого ритма были зарегистрированы в группе детей 13-15 лет относительно детей других возрастных групп во фронтальных и центральных областях (F3, Fz, F4, C3, Cz, C4: $p < 0,001$), а также в срединном париетальном отведении (Pz: $p = 0,02$).

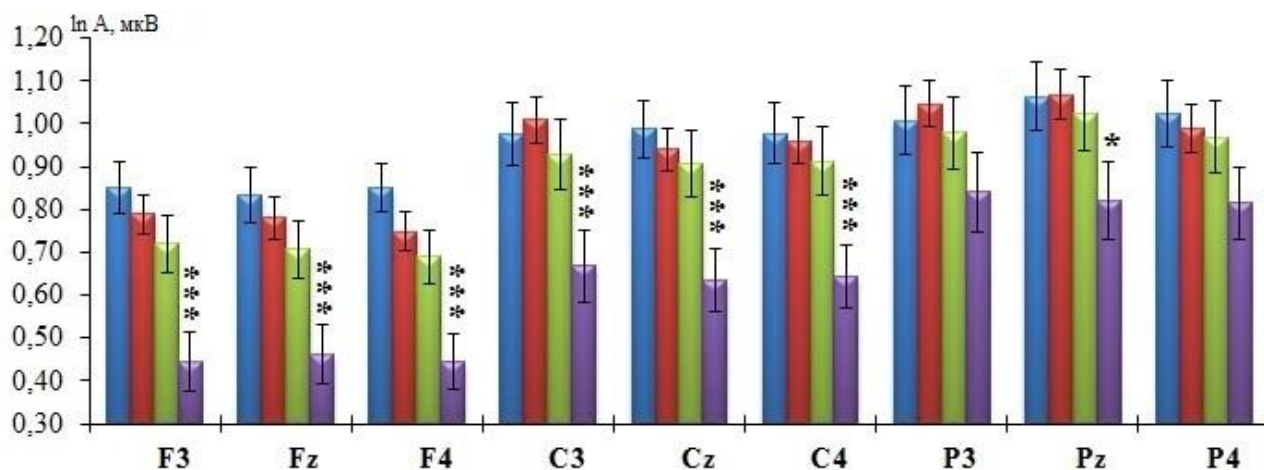


Рисунок 3.1. Амплитуда ($\ln A$, мкВ) мю-ритма ЭЭГ при фиксации взгляда в состоянии двигательного покоя в группах детей 4-6 лет (синие столбцы), 7-9 лет (красные столбцы), 10-12 лет (зеленые столбцы) и 13-15 лет (фиолетовые столбцы). На графиках приведены средние значения \pm стандартная ошибка. Статистически значимые различия в амплитуде мю-ритма у детей 13-15 лет, относительно детей трех других возрастных групп, обозначены символом «*»: * – $p < 0,05$, *** – $p \leq 0,001$.

Анализ различий в амплитуде бета-ритма при фиксации взгляда в состоянии двигательного покоя показал значимое влияние факторов ВОЗР ($F(3;144) = 5,77$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,11$) и ЛОК ($F(8;1152) = 68,59$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,32$), а также их взаимодействия ЛОК \times ВОЗР ($F(24;1152) = 4,57$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,09$). Гистограммы величин амплитуды бета-ритма в сравнении между различными возрастными группами представлены на рисунке 3.2.

Наиболее низкие амплитуды бета-ритма были зарегистрированы в группе детей 13-15 лет, относительно детей других возрастных групп, во всех исследуемых областях (F3, Fz, F4, C4, P3, P4: $p \leq 0,001$; C3, Cz: $p = 0,003$; Pz: $p = 0,002$).

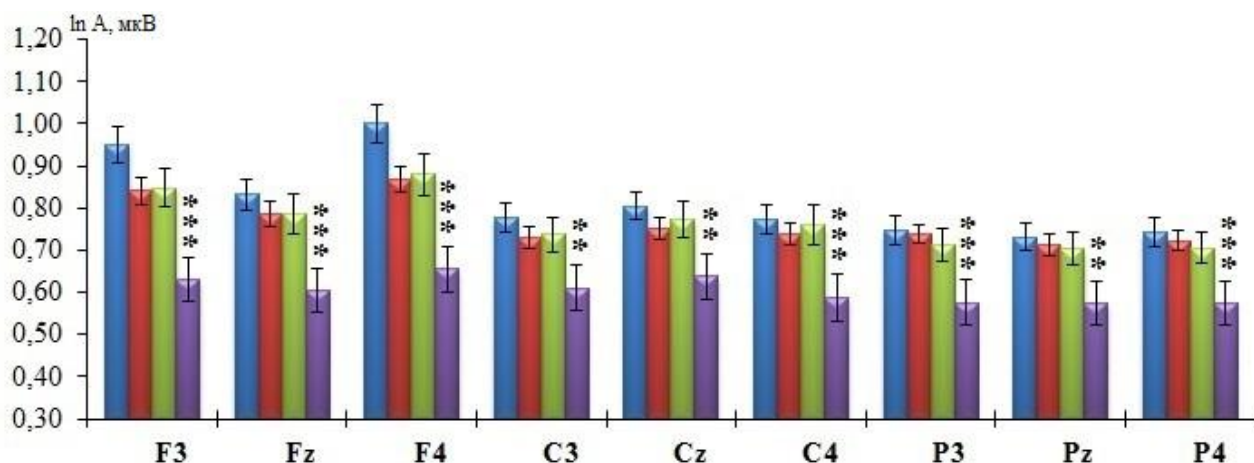


Рисунок 3.2. Амплитуда ($\ln A$, мкВ) бета-ритма ЭЭГ при фиксации взгляда в состоянии двигательного покоя в группах детей 4-6 лет (синие столбцы), 7-9 лет (красные столбцы), 10-12 лет (зеленые столбцы) и 13-15 лет (фиолетовые столбцы). ** – $p \leq 0,01$. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.1.

3.2. Реактивность сенсомоторных ритмов при выполнении, наблюдении и слуховом восприятии движений

Анализ изменений амплитуды мю-ритма в ситуации выполнения самостоятельных движений (Дв.2 относительно фон 2) с учетом возрастной группы и локуса отведения ЭЭГ показал значимое влияние факторов СИТ ($F(1;144) = 42,35$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,23$), ВОЗР ($F(3;144) = 8,3$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,15$) и ЛОК ($F(8;1152) = 78,6$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,35$), а также взаимодействия факторов СИТ×ЛОК ($F(8;1152) = 42,16$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,23$), СИТ×ВОЗР ($F(3;144) = 4,49$; $p = 0,005$; $\eta_p^2 = 0,09$) и СИТ×ЛОК×ВОЗР ($F(24;1152) = 1,63$; $p = 0,03$; $\eta_p^2 = 0,03$). Для оценки значимости эффектов угнетения мю-ритма в каждом из девяти локусов ЭЭГ рассчитывались априорные контрасты на основе F-статистики. Гистограммы, демонстрирующие индексы реактивности индивидуального мю-ритма в различных возрастных группах представлены на рисунке 3.3.

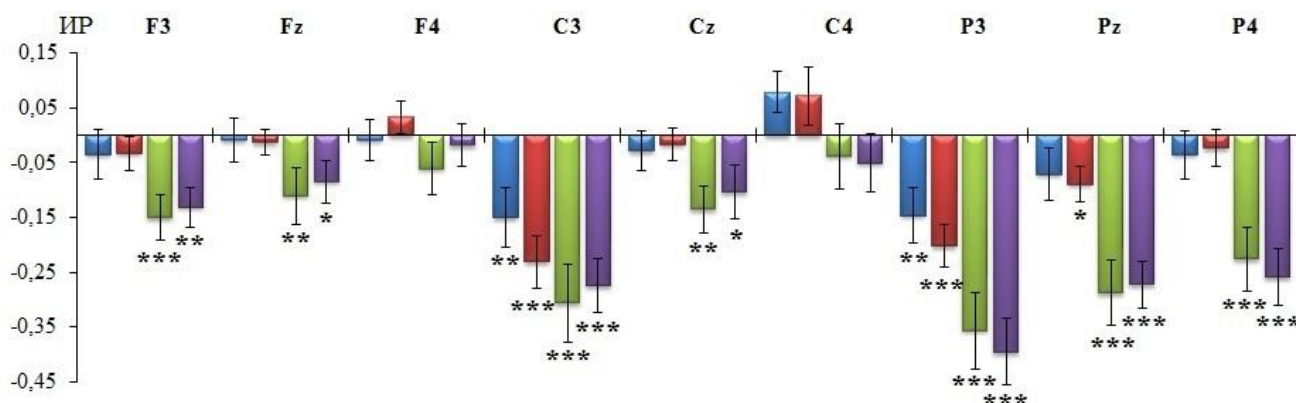


Рисунок 3.3. Индексы реактивности (ИР) мю-ритма ЭЭГ в группах детей 4-6 лет (синие столбцы), 7-9 лет (красные столбцы), 10-12 лет (зеленые столбцы) и 13-15 лет (фиолетовые столбцы) при выполнении самостоятельных движений, относительно условия зрительной фиксации на изображении неподвижной компьютерной мыши. На графиках приведены средние значения \pm стандартная ошибка. Статистически значимые модуляции в амплитуде мю-ритма обозначены символом «*»: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

Статистически значимая десинхронизация индивидуального мю-ритма ЭЭГ в группе детей 4-6 лет наблюдалась в центральном и париетальном локусах левого полушария (C3: $p = 0,005$; P3: $p = 0,004$). У детей 7-9 лет значимое снижение амплитуды исследуемого ритма было обнаружено в отведениях C3 ($p < 0,001$), P3 ($p < 0,001$) и Pz ($p = 0,03$). Десинхронизация мю-ритма достигала уровня статистической значимости в большинстве исследуемых областей как в группе детей 10-12 лет (Fz: $p = 0,008$; Cz: $p = 0,002$; F3, C3, P3, Pz, P4: $p \leq 0,001$), так и в группе подростков 13-15 лет (F3: $p = 0,003$; Fz: $p = 0,04$; Cz: $p = 0,02$; C3, P3, Pz, P4: $p < 0,001$).

Анализ изменений амплитуды альфа-ритма в индивидуально определенном частотном диапазоне в затылочных локусах O1 и O2 в данной ситуации (Дв.2 относительно фон 2) показал значимое влияние факторов СИТ ($F(1;144) = 50,07$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,26$), ВОЗР ($F(3;144) = 15,96$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,25$) и ЛОК ($F(1;144) = 17,87$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,11$), а также взаимодействия факторов

СИТ×ЛОК ($F(1;144) = 5,92$; $p = 0,02$; $\eta_p^2 = 0,04$), СИТ×ВОЗР ($F(3;144) = 4,49$; $p = 0,005$; $\eta_p^2 = 0,09$). В группе детей 4-6 лет статистически значимая десинхронизация альфа-ритма ЭЭГ наблюдалась в отведениях О1 и О2 ($p = 0,002$). У детей 7-9 лет изменения амплитуды данного ритма не достигали уровня статистической значимости. В группах детей 10-12 лет и подростков 13-15 лет десинхронизация альфа-ритма в исследуемых областях достигала уровня статистической значимости (10-12 лет: О1 ($p < 0,001$) и О2 ($p = 0,01$); 13-15 лет: О1 и О2 ($p < 0,001$)).

Анализ различий в амплитуде сенсомоторного бета-ритма в ситуации Дв.2 показал значимое влияние факторов ВОЗР ($F(3;144) = 11,1$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,19$) и ЛОК ($F(8;1152) = 109,19$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,43$), а также взаимодействия факторов СИТ×ЛОК ($F(8;1152) = 15,2$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,1$) и ЛОК×ВОЗР ($F(24;1152) = 5,53$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,1$). Гистограммы, демонстрирующие индексы реактивности бета-ритма в различных возрастных группах представлены на рисунке 3.4.

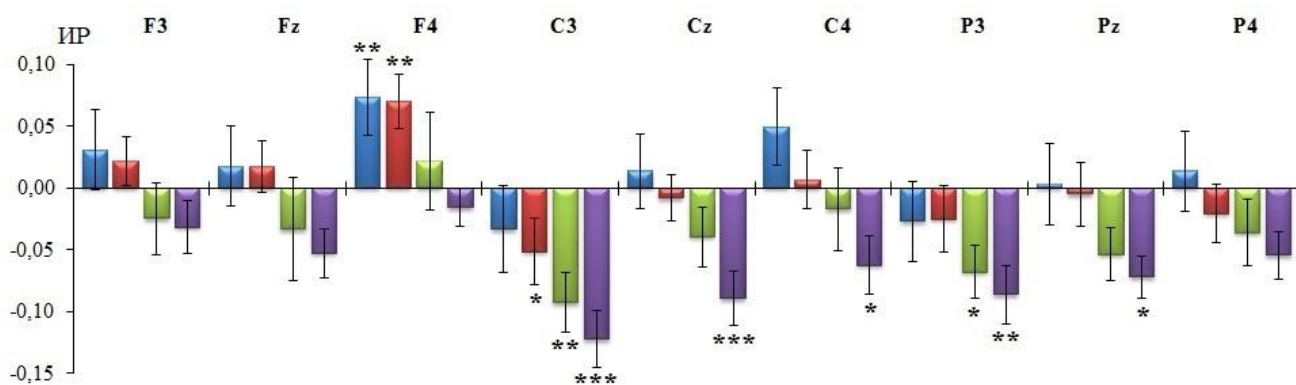


Рисунок 3.4. Индексы реактивности (ИР) бета-ритма ЭЭГ в группах детей 4-6 лет (синие столбцы), 7-9 лет (красные столбцы), 10-12 лет (зеленые столбцы) и 13-15 лет (фиолетовые столбцы) при условии выполнения самостоятельных движений, относительно условия зрительной фиксации на изображении неподвижной компьютерной мыши. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.3.

У детей 4-6 лет наблюдался значимый рост амплитуды бета-ритма ЭЭГ во фронтальном локусе правого полушария ($F4: p = 0,006$). У детей 7-9 лет была зарегистрирована синхронизация бета-ритма в лобном отведении правого полушария ($F4: p = 0,006$) и десинхронизация в отведении $C3$ ($p = 0,04$). В группе детей 10-12 лет снижение амплитуды бета-ритма достигало уровня статистической значимости в локусах $C3$ ($p = 0,005$) и $P3$ ($p = 0,03$), а в группе подростков 13-15 лет значимая десинхронизация выявлена в отведениях $C3$, Cz ($p \leq 0,001$), $C4$ ($p = 0,04$), $P3$ ($p = 0,006$) и Pz ($p = 0,02$).

Анализ различий в амплитуде мю-ритма в ситуации наблюдения движений (НАБЛ относительно фон 3) показал значимое влияние факторов СИТ ($F(1;144) = 29,44; p < 0,001; \eta^2 = 0,17$), ВОЗР ($F(3;144) = 5,68; p = 0,001; \eta_p^2 = 0,11$) и ЛОК ($F(8;1152) = 67,75; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,32$), а также взаимодействия факторов СИТ×ЛОК ($F(8;1152) = 14,41; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,09$) и ЛОК×ВОЗР ($F(24;1152) = 2,65; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,05$). Индексы реактивности мю-ритма во всех отведениях для каждой группы показаны на рисунке 3.5.

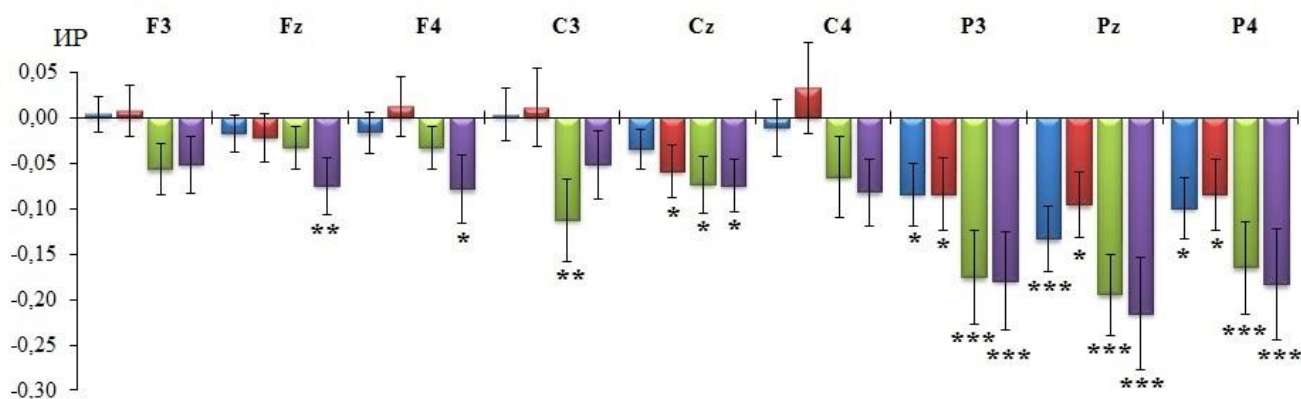


Рисунок 3.5. Индексы реактивности (ИР) мю-ритма ЭЭГ в группах детей 4-6 лет (синие столбцы), 7-9 лет (красные столбцы), 10-12 лет (зеленые столбцы) и 13-15 лет (фиолетовые столбцы) при наблюдении движений, относительно условия зрительной фиксации на изображении неподвижной компьютерной мыши. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.3.

Статистически значимая десинхронизация индивидуального мю-ритма ЭЭГ наблюдалась во всех теменных локусах в группе детей 4-6 лет (P3: $p = 0,04$; Pz: $p = 0,001$; P4: $p = 0,02$). У детей 7-9 лет значимое снижение амплитуды исследуемого ритма было обнаружено в срединном центральном отведении и во всех париетальных локусах (Cz: $p = 0,02$; Pz: $p = 0,01$; P3, P4: $p = 0,03$). Значимая десинхронизация мю-ритма в группе детей 10-12 лет была обнаружена в центральных и теменных областях (C3: $p = 0,01$; Cz: $p = 0,02$; P3, Pz, P4: $p \leq 0,001$). В старшей возрастной группе падение амплитуды сенсомоторного ритма выявлено в лобных и во всех теменных областях, а также в срединном центральном локусе (Fz: $p = 0,01$; F4, Cz: $p = 0,02$; P3, Pz, P4: $p < 0,001$).

Анализ изменений амплитуды индивидуального альфа-ритма в затылочных локусах O1 и O2 в данной ситуации (НАБЛ относительно фон 3) показал значимое влияние факторов СИТ ($F(1;144) = 112,22$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,44$), ВОЗР ($F(3;144) = 11,97$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,2$) и ЛОК ($F(1;144) = 10,0$; $p = 0,002$; $\eta_p^2 = 0,06$), а также взаимодействия факторов СИТ×ВОЗР ($F(3;144) = 3,37$; $p = 0,02$; $\eta_p^2 = 0,07$). Во всех исследуемых группах детей зарегистрирована значимая десинхронизация альфа-ритма в затылочных областях ($p < 0,001$).

На различия в амплитуде бета-ритма в данной ситуации значимо влияли факторы СИТ ($F(1;144) = 6,23$; $p = 0,01$; $\eta_p^2 = 0,04$), ВОЗР ($F(3;144) = 7,85$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,14$) и ЛОК ($F(8;1152) = 73,01$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,34$), а также взаимодействие факторов СИТ×ЛОК ($F(8;1152) = 3,74$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,03$), СИТ×ВОЗР ($F(3;144) = 4,77$; $p = 0,003$; $\eta_p^2 = 0,09$) и ЛОК×ВОЗР ($F(24;1152) = 3,75$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,07$). Индексы реактивности бета-ритма во всех отведениях для каждой группы показаны на рисунке 3.6.

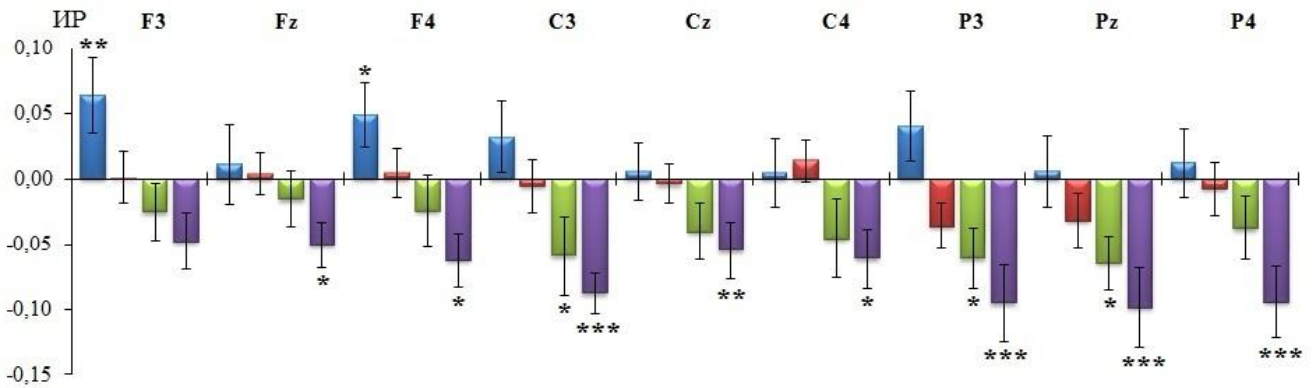


Рисунок 3.6. Индексы реактивности (ИР) бета-ритма ЭЭГ в группах детей 4-6 лет (синие столбцы), 7-9 лет (красные столбцы), 10-12 лет (зеленые столбцы) и 13-15 лет (фиолетовые столбцы) при наблюдении движений, относительно условия зрительной фиксации на изображении неподвижной компьютерной мыши. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.3.

Выявлена значимая синхронизация бета-ритма ЭЭГ во фронтальных локусах левого и правого полушарий в группе детей 4-6 лет (F3: $p = 0,005$; F4: $p = 0,02$). Изменения амплитуды исследуемого ритма не достигали уровня статистической значимости в группе детей 7-9 лет. Значимая десинхронизация бета-ритма в группе детей 10-12 лет наблюдалась в центральном и париетальном локусах левого полушария, а также в срединном теменном отведении (C3: $p = 0,03$; P3, Pz: $p = 0,02$). У детей 13-15 лет значимое снижение амплитуды исследуемого ритма обнаружено почти во всех анализируемых областях (Fz: $p = 0,04$; F4, Cz: $p = 0,01$; C4: $p = 0,02$; C3, P3, Pz, P4: $p \leq 0,001$).

В ситуации слухового восприятия движений (СЛУХ относительно ГЗ), значимо влияли на изменения амплитуды мю-ритма только факторы СИТ ($F(1;144) = 8,73$; $p = 0,004$; $\eta_p^2 = 0,06$) и ЛОК ($F(8;1152) = 233,33$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,62$). Индексы реактивности во всех отведениях ЭЭГ представлены на рисунке 3.7.

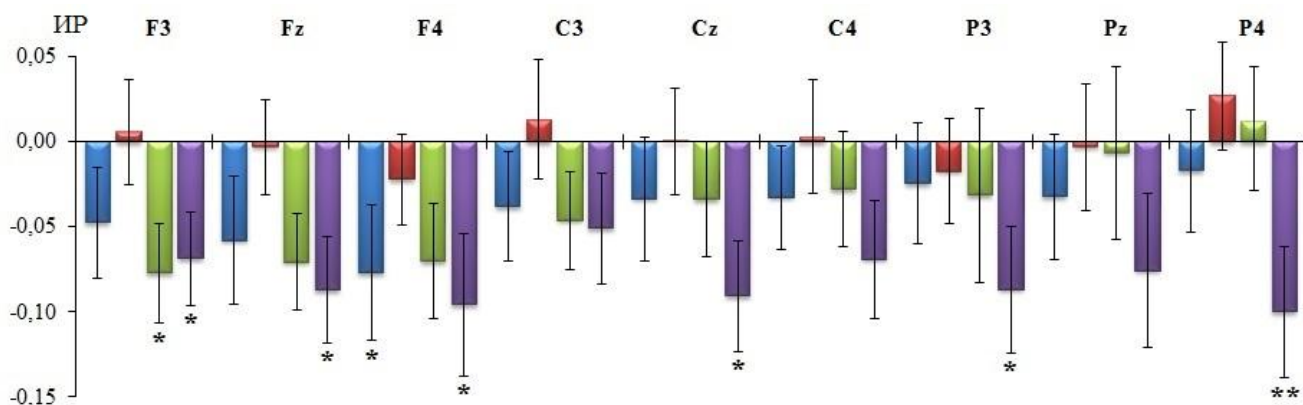


Рисунок 3.7. Индексы реактивности (ИР) мю-ритма ЭЭГ в группах детей 4-6 лет (синие столбцы), 7-9 лет (красные столбцы), 10-12 лет (зеленые столбцы) и 13-15 лет (фиолетовые столбцы) при условии слухового восприятия движений, относительно условия расслабленного бодрствования с закрытыми глазами. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.3.

В ситуации восприятия на слух (при закрытых глазах) знакомых движений компьютерной мышью значимая десинхронизация индивидуального мю-ритма ЭЭГ у детей 4-6 лет наблюдалась во фронтальном локусе правого полушария (F4: $p = 0,02$). Изменения амплитуды индивидуального мю-ритма у детей 7-9 лет не достигали уровня статистической значимости. В группе детей 10-12 лет значимое снижение амплитуды исследуемого ритма было обнаружено во фронтальном локусе левого полушария (F3: $p = 0,03$). Выраженная десинхронизация мю-ритма в группе детей 13-15 лет была обнаружена во всех фронтальных локусах, а также в срединном центральном отведении и теменных областях левого и правого полушарий (F3, P3: $p = 0,04$; Fz, F4, Cz: $p = 0,02$; P4: $p < 0,01$).

В данной ситуации (СЛУХ относительно ГЗ) анализ изменений амплитуды альфа-ритма в затылочных локусах O1 и O2 не обнаружил влияние фактора СИТ и его взаимодействия с другими факторами ($F(1;144) = 0,08$; $p = 0,8$; $\eta_p^2 = 0,0005$). Выявлено лишь значимое влияние факторов ВОЗР ($F(3;144) = 4,0$; $p = 0,009$; $\eta_p^2 = 0,08$) и ЛОК ($F(1;144) = 12,39$; $p = 0,001$; $\eta_p^2 = 0,08$).

Анализ различий в амплитуде бета-ритма в данной ситуации обнаружил значимое влияние факторов СИТ ($F(1;144) = 18,89; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,12$) и ЛОК ($F(8;1152) = 13,17; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,08$), а также взаимодействия факторов СИТ×ВОЗР ($F(3;144) = 4,44; p = 0,005; \eta_p^2 = 0,08$) и ЛОК×ВОЗР ($F(24;1152) = 1,94; p = 0,004; \eta_p^2 = 0,04$). Индексы реактивности бета-ритма во всех отведениях для каждой группы показаны на рисунке 3.8.

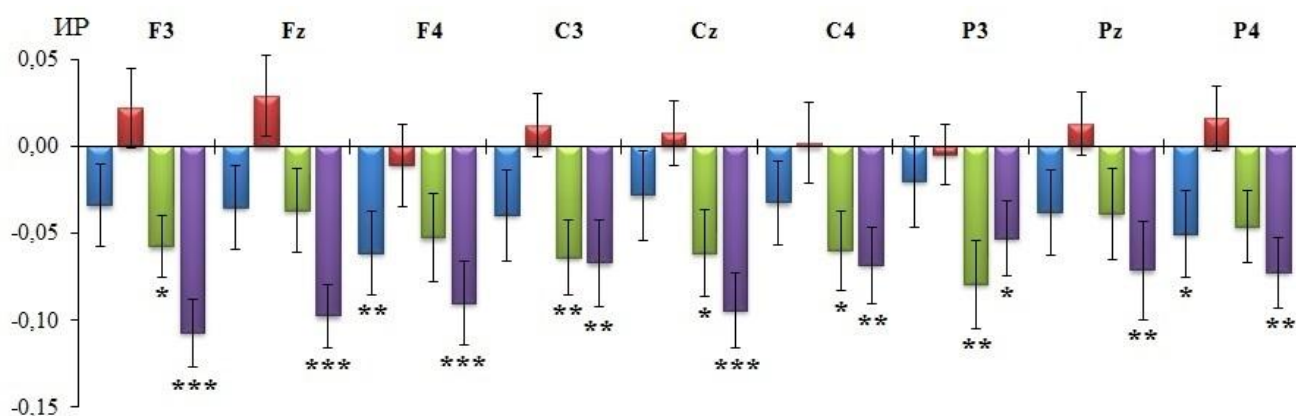


Рисунок 3.8. Индексы реактивности (ИР) бета-ритма ЭЭГ в группах детей 4-6 лет (синие столбцы), 7-9 лет (красные столбцы), 10-12 лет (зеленые столбцы) и 13-15 лет (фиолетовые столбцы) при условии слухового восприятия движений, относительно состояния расслабленного бодрствования с закрытыми глазами. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.3.

В данной экспериментальной ситуации у детей 4-6 лет снижение амплитуды бета-ритма ЭЭГ достигало уровня статистической значимости во фронтальном и париетальном локусах правого полушария ($F4: p = 0,009; P4: p = 0,02$). В группе детей 7-9 лет изменения амплитуды исследуемого ритма не достигали уровня статистической значимости. У детей 10-12 лет десинхронизация бета-ритма была обнаружена во многих анализируемых областях преимущественно левого полушария ($F3, Cz: p = 0,02; C3: p = 0,01; C4: p = 0,03; P3: p = 0,002$). У детей 13-15 лет значимое падение амплитуды исследуемого ритма выявлено во всех исследуемых областях ($F3, Fz, F4, Cz: p \leq 0,001; C3: p = 0,009; C4: p = 0,01; P3: p = 0,04; Pz: p = 0,008; P4: p = 0,003$).

3.3. Реактивность сенсомоторных ритмов при имитации движений биологического и небιологического объектов

Амплитуда мю-ритма ЭЭГ в состоянии двигательного покоя, при выполнении и имитации действий.

Дисперсионный анализ различий в амплитуде мю-ритма в ситуации осуществления концентрических перемещений цветного круга с произвольной скоростью (Дв.1 относительно фон 1) показал значимое влияние факторов СИТ ($F(1;132) = 90,34; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,41$), ВОЗР ($F(3;132) = 10,18; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,19$) и ЛОК ($F(8;1056) = 73,06; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,36$), а также взаимодействия факторов СИТ×ЛОК ($F(8;1056) = 41,28; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,24$). В ситуации имитации движений другого цветного круга (ИмНБ относительно Дв.1) на изменения амплитуды мю-ритма значимо влияли факторы СИТ ($F(1;132) = 12,65; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,09$), ВОЗР ($F(3;132) = 14,67; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,25$) и ЛОК ($F(8;1056) = 39,43; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,23$).

Анализ различий в амплитуде мю-ритма в ситуации Дв.3, относительно фон.4, показал значимое влияние факторов СИТ ($F(1;144) = 34,12; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,19$), ВОЗР ($F(3;144) = 5,62; p = 0,001; \eta_p^2 = 0,1$) и ЛОК ($F(8;1152) = 75,4; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,34$), а также взаимодействия факторов СИТ×ЛОК ($F(8;1152) = 29,17; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,17$) и СИТ×ВОЗР ($F(3;144) = 8,51; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,15$). При оценке изменения амплитуды мю-ритма в ситуации имитации движений компьютерной мышью, выполняемых экспериментатором (ИмБ относительно Дв.3) было показано значимое влияние факторов СИТ ($F(1;144) = 13,34; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,08$), ВОЗР ($F(3;144) = 15,51; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,24$) и ЛОК ($F(8;1152) = 56,47; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,28$), а также взаимодействия факторов СИТ×ЛОК ($F(8;1152) = 3,4; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,02$) и СИТ×ВОЗР ($F(3;144) = 6,07; p = 0,001; \eta_p^2 = 0,11$).

У детей 4-6 лет при осуществлении концентрических перемещений цветного круга (Дв.1 относительно фон 1) наблюдалась значимая десинхронизация мю-ритма ЭЭГ в большинстве исследуемых областей (F3:

$p = 0,007$; Fz: $p = 0,02$; C3, P3, Pz, P4: $p \leq 0,001$). При имитации движений цветного круга (ИмНБ относительно Дв.1) изменения амплитуды мю-ритма не достигали уровня статистической значимости (рисунок 3.9, А). При выполнении самостоятельных движений компьютерной мышью (Дв.3 относительно фон 4) у детей данного возраста был зарегистрирован значимый рост амплитуды мю-ритма ЭЭГ во фронтальном и центральном срединных локусах, а также в центральном отведении правого полушария (Fz: $p = 0,01$; Cz: $p = 0,04$; C4: $p = 0,03$). При имитации движений экспериментатора (ИмБ относительно Дв.3) была обнаружена десинхронизация сенсомоторного ритма в центральных и парietальных локусах (Cz: $p = 0,005$; C4: $p = 0,02$; P3: $p = 0,04$; Pz, P4: $p = 0,01$) (рисунок 3.9, Б).

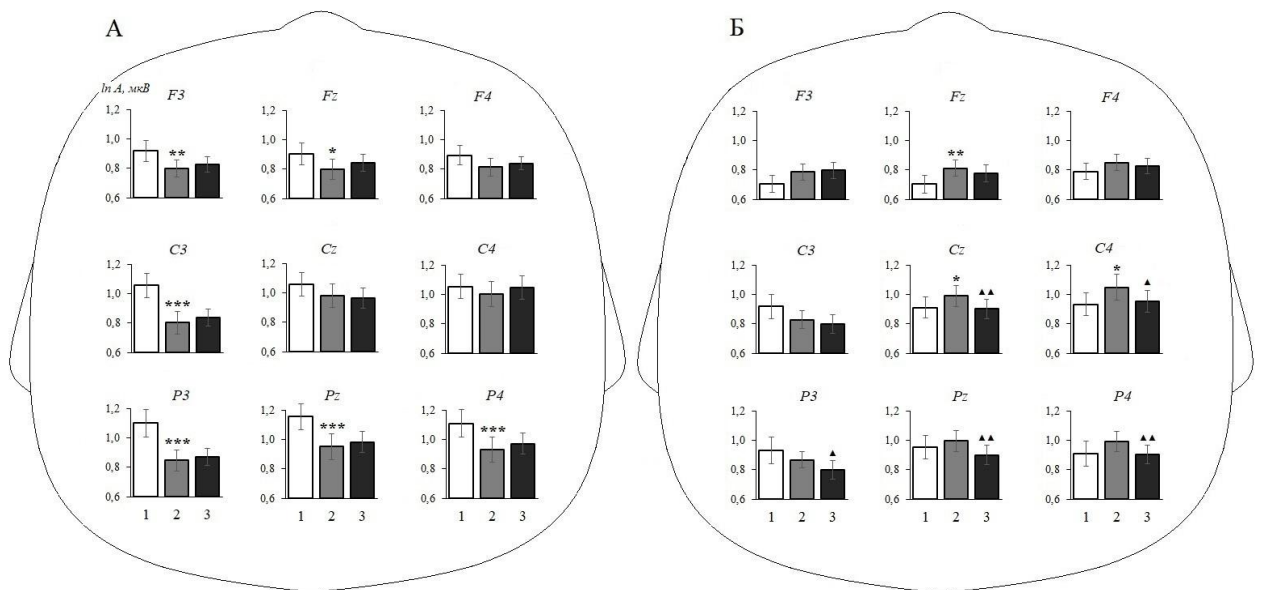


Рисунок 3.9. Амплитуда ($\ln A$, мкВ) мю-ритма ЭЭГ у детей 4-6 лет при имитации небологического (А) и биологического (Б) движений. 1 – фиксация взгляда, 2 – выполнение самостоятельных движений с произвольной скоростью, 3 – имитация движений. На графиках приведены средние значения \pm стандартная ошибка. Различия амплитуд при фиксации взгляда и при выполнении самостоятельных движений: * – $p < 0,05$, ** – $p \leq 0,01$, *** – $p \leq 0,001$; при выполнении самостоятельных движений и имитации: ▲ – $p < 0,05$, ▲▲ – $p \leq 0,01$.

В группе детей 7-9 лет значимая десинхронизация мю-ритма в ситуации Дв.1 была обнаружена в большинстве исследуемых областей (F3: $p = 0,008$; Fz: $p = 0,03$; C3, Cz, P3, Pz, P4: $p \leq 0,001$). При имитации небιологического движения изменения амплитуды мю-ритма не достигали уровня статистической значимости (рисунок 3.10, А). В ситуации Дв.3 значимая десинхронизация сенсомоторного ритма была обнаружена в центральных и всех теменных локусах (Cz: $p = 0,005$; C3, P3, Pz, P4: $p \leq 0,001$). При имитации биологического движения не выявлено значимых изменений амплитуды мю-ритма (рисунок 3.10, Б).

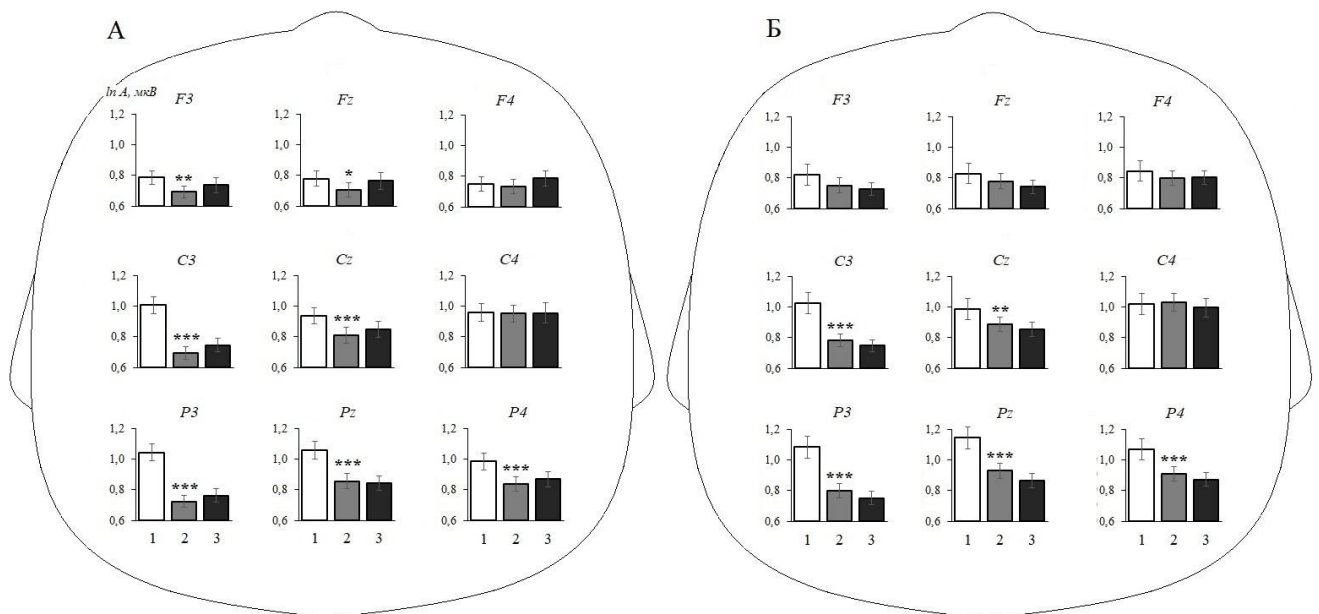


Рисунок 3.10. Амплитуда (ln A, мкВ) мю-ритма ЭЭГ в группе детей 7-9 лет при имитации небιологического (А) и биологического (Б) движений. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.9.

У детей 10-12 лет при Дв.1 значимое падение амплитуды мю-ритма было зарегистрировано в большинстве анализируемых локусов (F3, C3, P3, Pz, P4: $p \leq 0,001$; Fz: $p = 0,005$; Cz $p = 0,006$). При ИмНБ, относительно Дв.1, была обнаружена значимая синхронизация сенсомоторного ритма в срединном фронтальном отведении (Fz: $p = 0,03$) (рисунок 3.11, А). В ситуации Дв.3 значимое падение амплитуды мю-ритма наблюдалось в центральных и всех теменных локусах (Cz: $p = 0,04$; C3, P3, Pz, P4: $p < 0,001$). При ИмБ изменения

амплитуды сенсомоторного ритма не достигали уровня статистической значимости (рисунок 3.11, Б).

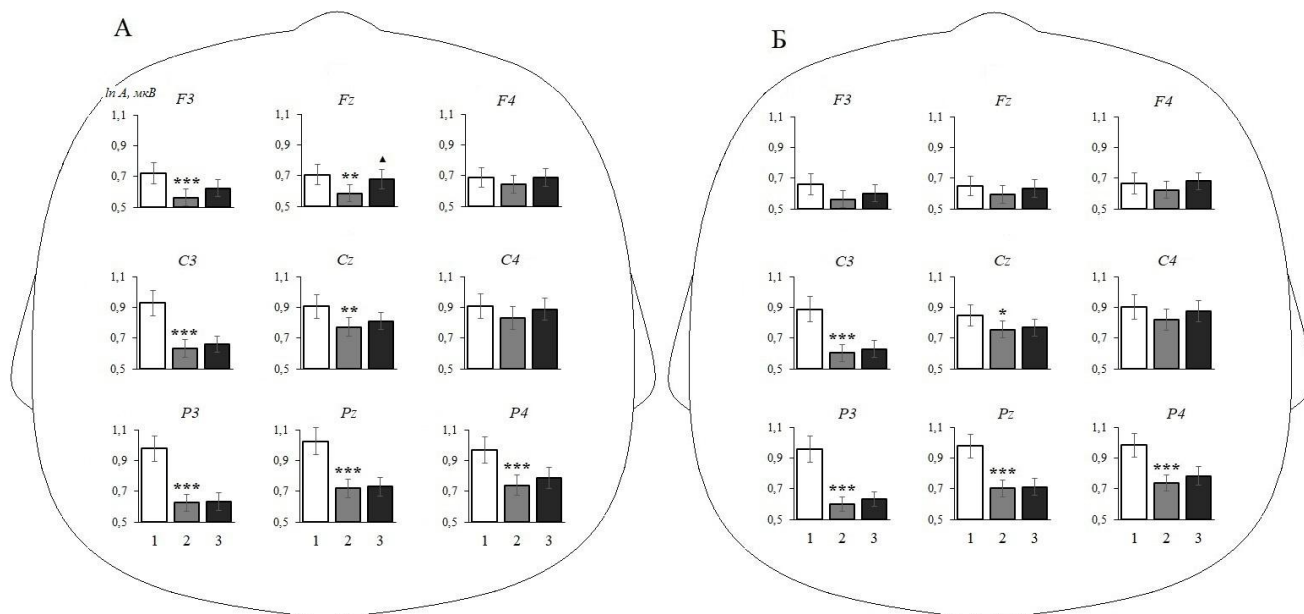


Рисунок 3.11. Амплитуда ($\ln A$, мкВ) мю-ритма ЭЭГ в группе детей 10-12 лет при имитации небιологического (А) и биологического (Б) движений. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.9.

В группе детей 13-15 лет снижение амплитуды мю-ритма при Дв.1 достигало уровня статистической значимости во всех исследуемых областях (F3, Fz, C3, Cz, C4, P3, Pz, P4: $p \leq 0,001$; F4: $p = 0,01$). При имитации небιологического движения, относительно Дв.1, в большинстве исследуемых областей была зарегистрирована значимая синхронизация сенсомоторного ритма (F3: $p = 0,004$; Fz, Cz: $p = 0,008$; C3: $p = 0,001$; C4, P3: $p = 0,02$) (рисунок 3.12, А). При Дв.3 значимая десинхронизация сенсомоторного ритма была обнаружена во всех исследуемых областях (F4, C4: $p = 0,03$; F3, Fz, C3, Cz, P3, Pz, P4: $p < 0,001$). В ситуации имитации биологического движения наблюдалась дополнительная к уже имеющейся значимая десинхронизация мю-ритма во всех отведениях (F3, F4: $p = 0,005$; Fz: $p = 0,002$; C4: $p = 0,02$; C3, Cz, P3, Pz, P4: $p \leq 0,001$) (рисунок 3.12, Б).

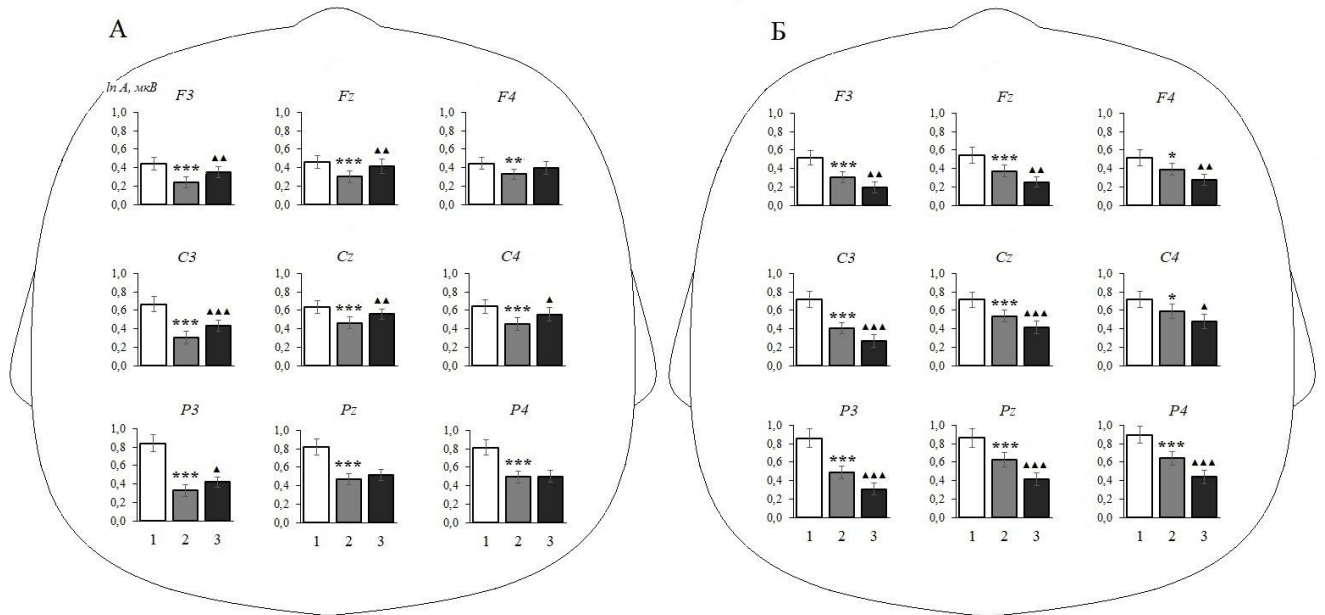


Рисунок 3.12. Амплитуда ($\ln A$, мкВ) мю-ритма ЭЭГ в группе детей 13-15 лет при имитации небιологического (А) и биологического (Б) движений. Различия амплитуд при выполнении самостоятельных движений и имитации: ▲▲▲ – $p \leq 0,001$. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.9.

В ситуации осуществления концентрических перемещений цветного круга с произвольной скоростью (Дв.1 относительно фон 1) анализ изменений амплитуды индивидуального альфа-ритма в затылочных локусах О1 и О2 показал значимое влияние факторов СИТ ($F(1;132) = 8,8$; $p = 0,004$; $\eta_p^2 = 0,06$), ВОЗР ($F(3;132) = 5,87$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,12$) и ЛОК ($F(1;132) = 9,29$; $p = 0,003$; $\eta_p^2 = 0,07$), а также взаимодействия факторов СИТ×ЛОК ($F(1;132) = 4,04$; $p = 0,046$; $\eta_p^2 = 0,03$) и ЛОК×ВОЗР ($F(3;132) = 4,17$; $p = 0,007$; $\eta_p^2 = 0,09$). В данной ситуации значимая десинхронизация альфа-ритма зарегистрирована у детей старшего возраста (10-12 лет: О1 ($p = 0,03$); 13-15 лет: О1 и О2 ($p = 0,002$)). При анализе изменений амплитуды альфа-ритма в затылочных локусах О1 и О2 в ситуации имитации движений цветного круга (ИмНБ относительно Дв.1) не обнаружено значимого влияния фактора СИТ и его взаимодействия с другими факторами ($F(1;132) = 0,29$; $p = 0,6$; $\eta_p^2 = 0,002$). В данной ситуации зарегистрировано влияние лишь

факторов ВОЗР ($F(3;132) = 17,81; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,29$) и ЛОК ($F(1;132) = 33,75; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,2$), а также взаимодействия факторов ЛОК×ВОЗР ($F(3;132) = 4,06; p = 0,01; \eta_p^2 = 0,08$).

В ситуации Дв.3, относительно фон.4, анализ изменений амплитуды альфа-ритма в затылочных локусах О1 и О2 показал значимое влияние факторов ВОЗР ($F(3;144) = 8,2; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,15$) и ЛОК ($F(1;144) = 17,93; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,11$), а также взаимодействия факторов СИТ×ЛОК ($F(1;144) = 4,78; p = 0,03; \eta_p^2 = 0,03$) и СИТ×ВОЗР ($F(3;144) = 4,2; p = 0,007; \eta_p^2 = 0,08$). В данной ситуации значимая десинхронизация альфа-ритма зарегистрирована у детей 10-12 лет (О1: $p = 0,046$) и 13-15 лет (О1: $p = 0,03$; О2: $p = 0,01$), а в группе детей 4-6 лет наблюдался значимый рост амплитуды индивидуального альфа-ритма в локусе О2 ($p = 0,009$). В ситуации имитации движений компьютерной мышью, выполняемых экспериментатором (ИмБ относительно Дв.3), анализ изменений амплитуды альфа-ритма в затылочных локусах О1 и О2 показал значимое влияние факторов СИТ ($F(1;144) = 21,74; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,13$), ВОЗР ($F(3;144) = 27,33; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,36$) и ЛОК ($F(1;144) = 31,0; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,18$), а также взаимодействия факторов СИТ×ВОЗР ($F(3;144) = 6,39; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,12$). При имитации движений биологического объекта значимая десинхронизация альфа-ритма выявлена в группе детей 4-6 лет в локусе О2 ($p = 0,02$), а также в группе подростков 13-15 лет в отведениях О1 и О2 ($p < 0,001$). У детей 7-9 и 10-12 лет амплитуда исследуемого ритма значимо не изменялась.

Амплитуда бета-ритма ЭЭГ в состоянии двигательного покоя, при выполнении и имитации действий.

Дисперсионный анализ различий в амплитуде бета-ритма в ситуации осуществления концентрических перемещений цветного круга с произвольной скоростью (Дв.1 относительно фон 1) показал значимое влияние ВОЗР ($F(3;132) = 8,13; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,16$) и ЛОК ($F(8;1056) = 99,47; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,43$), а также взаимодействия факторов СИТ×ЛОК ($F(8;1056) = 12,68; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,09$) и ЛОК×ВОЗР ($F(24;1056) = 3,55; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,07$). В ситуации имитации

движений другого цветного круга (ИмНБ относительно Дв.1) на изменения амплитуды бета-ритма значимо влияли факторы СИТ ($F(1;132) = 4,55; p = 0,03; \eta_p^2 = 0,03$), ВОЗР ($F(3;132) = 9,88; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,18$) и ЛОК ($F(8;1056) = 115,12; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,47$), а также взаимодействия факторов СИТ×ЛОК ($F(8;1056) = 2,34; p = 0,02; \eta_p^2 = 0,02$) и ЛОК×ВОЗР ($F(24;1056) = 3,22; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,07$).

Анализ различий в амплитуде бета-ритма в ситуации Дв.3, относительно фон 4, показал значимое влияние факторов ВОЗР ($F(3;144) = 6,4; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,12$) и ЛОК ($F(8;1152) = 73,81; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,34$), а также взаимодействия факторов СИТ×ЛОК ($F(8;1152) = 8,26; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,05$), СИТ×ВОЗР ($F(3;144) = 12,94; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,21$) и ЛОК×ВОЗР ($F(24;1152) = 3,65; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,07$). При оценке изменения амплитуды бета-ритма в ситуации имитации движений компьютерной мышью (ИмБ относительно Дв.3) было показано значимое влияние факторов ВОЗР ($F(3;144) = 15,19; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,24$) и ЛОК ($F(8;1152) = 113,82; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,44$), а также взаимодействия факторов ЛОК×ВОЗР ($F(24;1152) = 3,3; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,06$).

У детей 4-6 лет при осуществлении концентрических перемещений цветного круга (Дв.1 относительно фон 1) наблюдалась значимая синхронизация бета-ритма ЭЭГ во фронтальных локусах левого и правого полушарий (F3: $p = 0,004$; F4: $p \leq 0,001$). При имитации движений цветного круга (ИмНБ относительно Дв.1) изменения амплитуды бета-ритма не достигали уровня статистической значимости (рисунок 3.13, А). При выполнении самостоятельных движений компьютерной мышью (Дв.3 относительно фон 4) у детей данного возраста был зарегистрирован значимый рост амплитуды бета-ритма ЭЭГ во всех исследуемых областях ($p \leq 0,001$). При имитации движений экспериментатора (ИмБ относительно Дв.3) изменения амплитуды бета-ритма не достигали уровня статистической значимости (рисунок 3.13, Б).

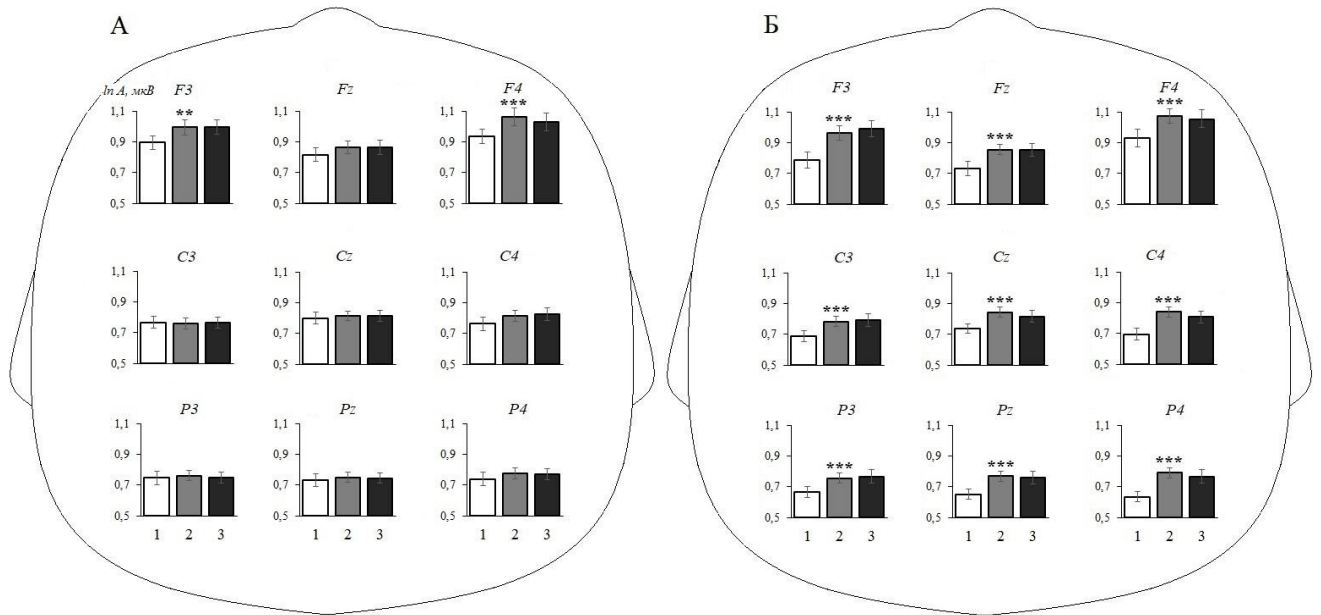


Рисунок 3.13. Амплитуда ($\ln A$, мкВ) бета-ритма ЭЭГ у детей 4-6 лет при имитации небιологического (А) и биологического (Б) движений. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.9.

В группе детей 7-9 лет в ситуации Дв.1 была обнаружена значимая синхронизация бета-ритма в локусе F4 ($p = 0,01$). При ИмНБ, относительно Дв.1, наблюдался дополнительный рост амплитуды бета-ритма во фронтальных отведениях (F3: $p = 0,01$; Fz: $p = 0,02$; F4: $p < 0,001$) (рисунок 3.14, А). При Дв.3, относительно фон.4, значимая синхронизация бета-ритма ЭЭГ была обнаружена во фронтальном локусе левого полушария (F3: $p = 0,03$). При ИмБ был зарегистрирован рост амплитуды бета-ритма во фронтальном отведении правого полушария (F4: $p = 0,03$) (рисунок 3.14, Б).

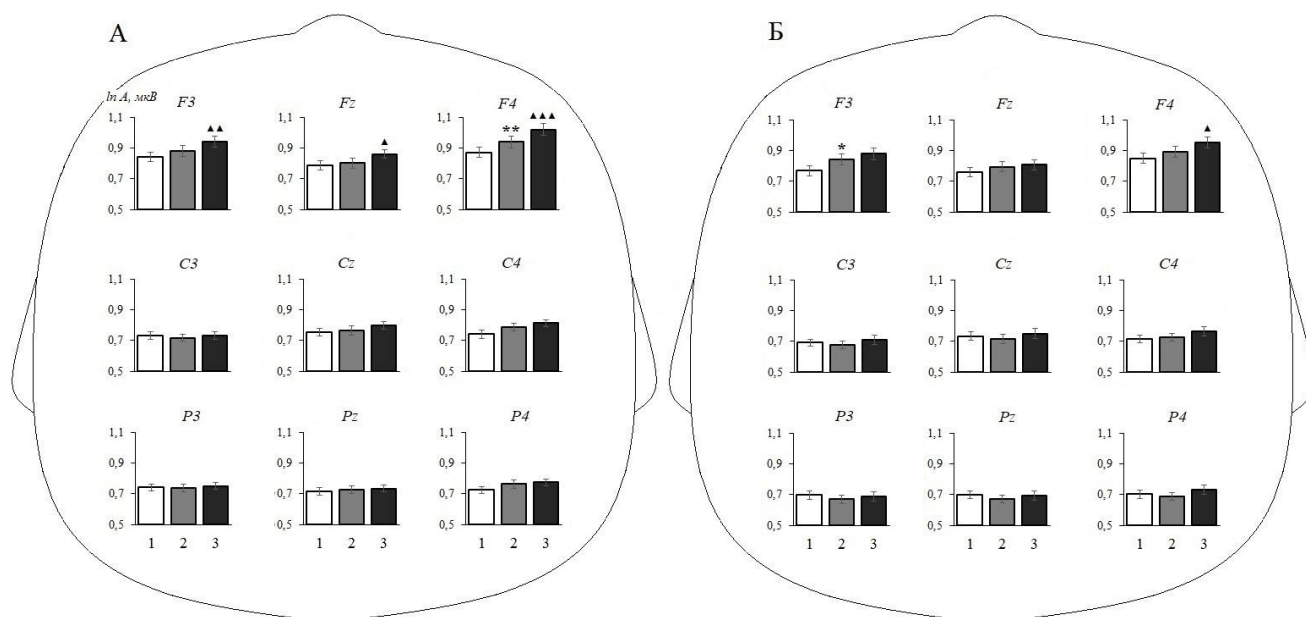


Рисунок 3.14. Амплитуда (ln A, мкВ) бета-ритма ЭЭГ у детей 7-9 лет при имитации небιологического (А) и биологического (Б) движений. Различия амплитуд при выполнении самостоятельных движений и имитации: ▲▲▲ – $p \leq 0,001$. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.9.

У детей 10-12 лет при Дв.1 значимое падение амплитуды бета-ритма было зарегистрировано в центральном локусе левого полушария (С3: $p = 0,04$). При ИмНБ изменения амплитуды данного ритма не достигали уровня статистической значимости (рисунок 3.15, А). При выполнении движений компьютерной мышью (Дв.3 относительно фон 4) и подражании биологическим движениям (ИмБ относительно Дв.3) изменения амплитуды бета-ритма не достигали уровня статистической значимости (рисунок 3.15, Б).

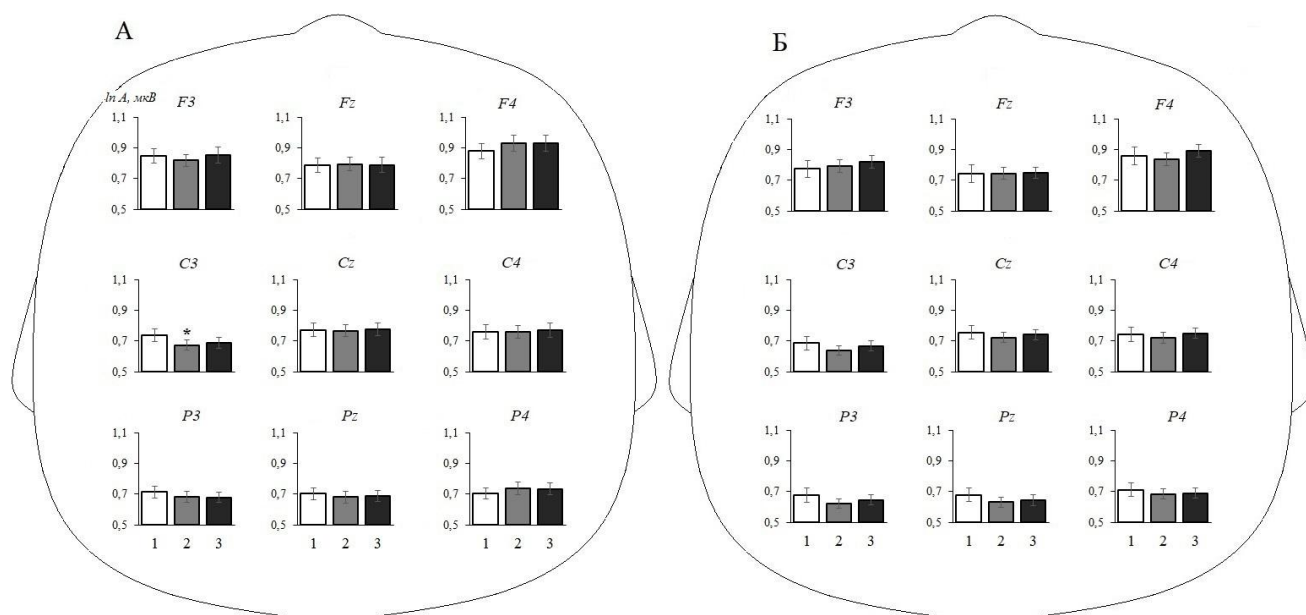


Рисунок 3.15. Амплитуда ($\ln A$, мкВ) бета-ритма ЭЭГ у детей 10-12 лет при имитации небιологического (А) и биологического (Б) движений. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.9.

В группе детей 13-15 лет снижение амплитуды бета-ритма при Дв.1, относительно фон.1, достигало уровня статистической значимости в центральном и париетальном локусах левого полушария (С3: $p = 0,007$; P3: $p = 0,03$). При имитации небιологического движения, относительно Дв.1, в большинстве исследуемых областей была зарегистрирована значимая синхронизация бета-ритма (F3, Fz, Cz, С4, P3: $p = 0,03$; С3: $p = 0,04$) (рисунок 3.16, А). При Дв.3 значимая десинхронизация бета-ритма была обнаружена в центральных и теменных областях (С3, Cz, P3, Pz: $p < 0,001$; С4: $p = 0,02$; P4: $p = 0,009$). В ситуации имитации биологического движения изменения амплитуды бета-ритма не достигали уровня статистической значимости (рисунок 3.16, Б).

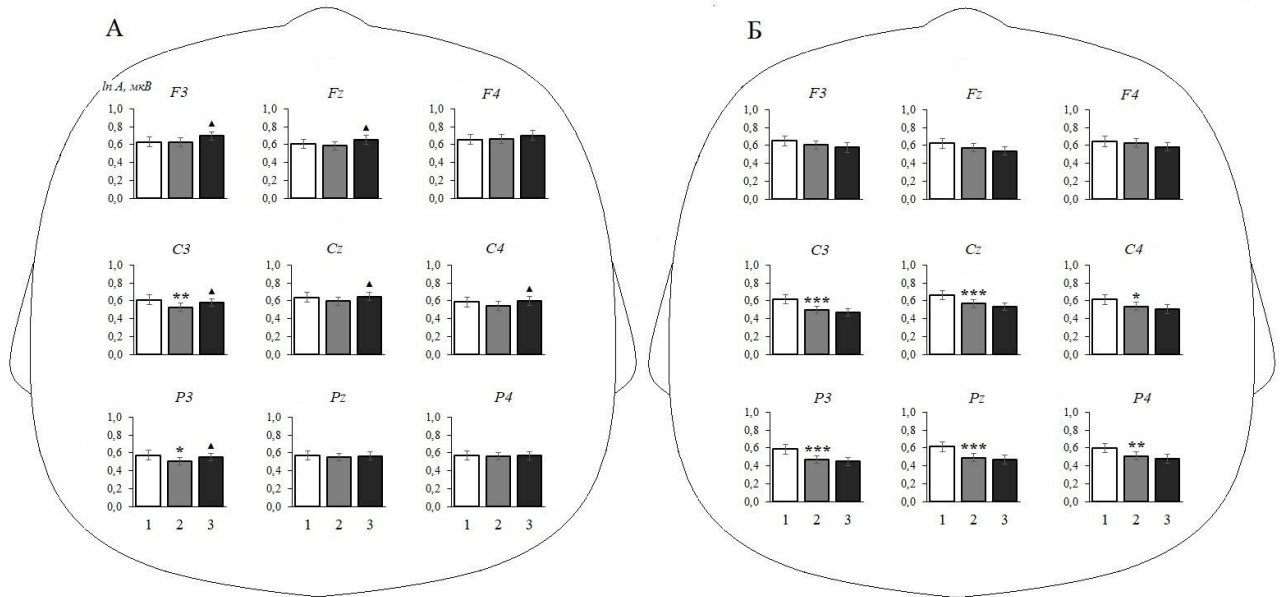


Рисунок 3.16. Амплитуда ($\ln A$, мкВ) бета-ритма ЭЭГ у детей 13-15 лет при имитации небиологического (А) и биологического (Б) движений. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.9.

Сравнение реактивности мю-ритма ЭЭГ при имитации движений биологического и небиологического объектов.

Для анализа различий в реактивности мю-ритма при имитации биологического и небиологического движений, относительно условия выполнения самостоятельных движений с произвольной скоростью, был проведен дисперсионный анализ индексов реактивности с учетом возрастной группы и локуса отведения ЭЭГ. Выявлено значимое влияние факторов СИТ ($F(1;132) = 21,85; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,14$) и ЛОК ($F(8;1056) = 3,95; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,03$), а также взаимодействия факторов СИТ \times ВОЗР ($F(3;132) = 5,52; p = 0,001; \eta_p^2 = 0,11$).

В группе детей 4-6 лет различия в индексах реактивности мю-ритма ЭЭГ в анализируемых ситуациях достигали уровня статистической значимости в теменных отведениях Pz и P4 ($p = 0,03$) (рисунок 3.17).

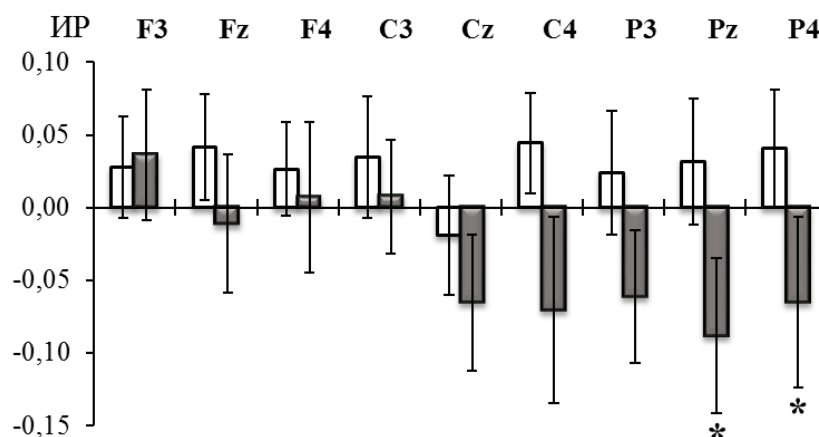


Рисунок 3.17. Индексы реактивности (ИР) мю-ритма ЭЭГ у детей 4-6 лет при имитации небологического (белые столбцы) и биологического (серые столбцы) движений. На графиках приведены средние значения \pm стандартная ошибка. Статистически значимые различия в индексах реактивности мю-ритма обозначены символом «*»: * – $p < 0,05$.

При ИмНБ у детей данного возраста происходила синхронизация исследуемого ритма, за исключением локуса Cz, в котором наблюдалась десинхронизация. При подражании биологическому движению в большинстве отведений происходило снижение амплитуды мю-ритма, за исключением локусов F3, F4 и C3, в которых был зарегистрирован рост амплитуды.

У детей 7-9 лет анализируемые различия были статистически значимыми для локуса Fz ($p = 0,04$) (рисунок 3.18). Синхронизация мю-активности наблюдалась в ситуации подражания движениям небологического объекта, тогда как десинхронизация – при подражании биологическим движениям.

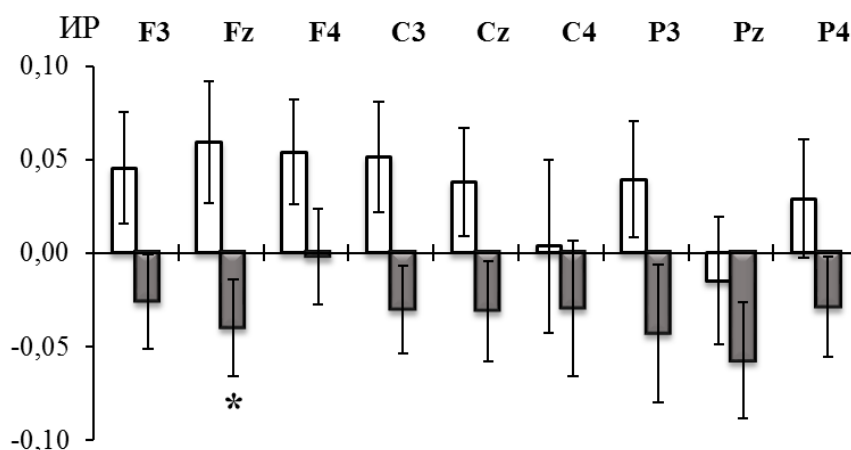


Рисунок 3.18. Индексы реактивности (ИР) мю-ритма ЭЭГ у детей 7-9 лет при имитации небιологического (белые столбцы) и биологического (серые столбцы) движений. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.17.

У детей 10-12 лет различия в индексах реактивности мю-ритма не достигали уровня статистической значимости. В группе подростков 13-15 лет анализируемые различия были статистически значимыми во всех исследуемых областях ($p \leq 0,001$) (рисунок 3.19).

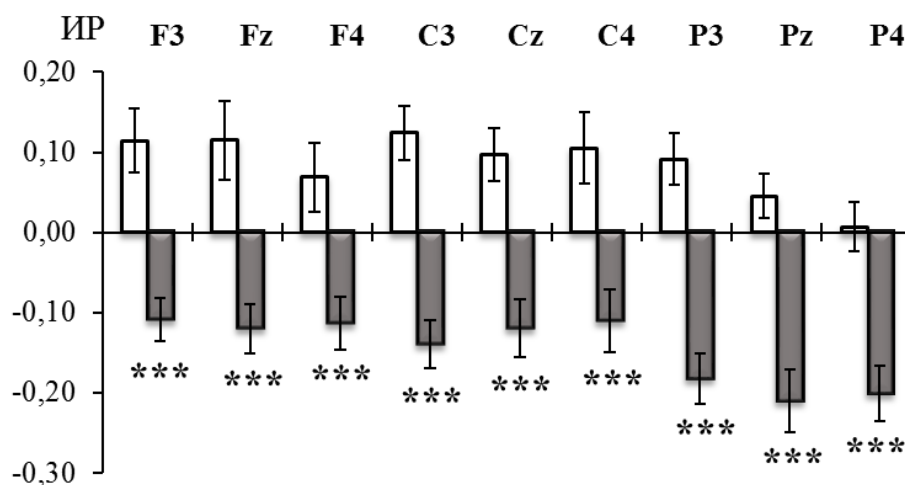


Рисунок 3.19. Индексы реактивности (ИР) мю-ритма ЭЭГ у детей 13-15 лет при имитации небιологического (белые столбцы) и биологического (серые столбцы) движений. Статистически значимые различия в индексах реактивности мю-ритма: *** – $p < 0,001$.

У детей данного возраста в ситуации подражания движениям небиологического объекта наблюдалась синхронизация мю-активности, тогда как при подражании движениям биологического объекта – десинхронизация.

Сравнение реактивности бета-ритма ЭЭГ при имитации движений биологического и небиологического объектов.

Дисперсионный анализ не обнаружил достоверных различий в индексах реактивности бета-ритма при имитации биологического и небиологического движений у детей четырёх возрастных групп. При визуальном анализе полученных результатов были отчетливо выражены различия в группе детей 13-15 лет.

Анализ различий в индексах реактивности бета-ритма при имитации биологического и небиологического движений исключительно в группе детей 13-15 лет показал значимое влияние фактора СИТ ($F(1;29) = 5,22; p = 0,03; \eta_p^2 = 0,15$). Различия в индексах реактивности бета-ритма ЭЭГ в анализируемых ситуациях у детей данного возраста были статистически значимыми во фронтальных, центральных областях, а также в теменном отведении левого полушария ($F3, C3: p = 0,02; Fz: p = 0,003; F4, C4: p = 0,03; Cz: p = 0,01; P3: p = 0,04$) (рисунок 3.20). Рост амплитуды бета-ритма наблюдался в ситуации подражания движениям небиологического объекта, а десинхронизация – при подражании биологическим движениям.

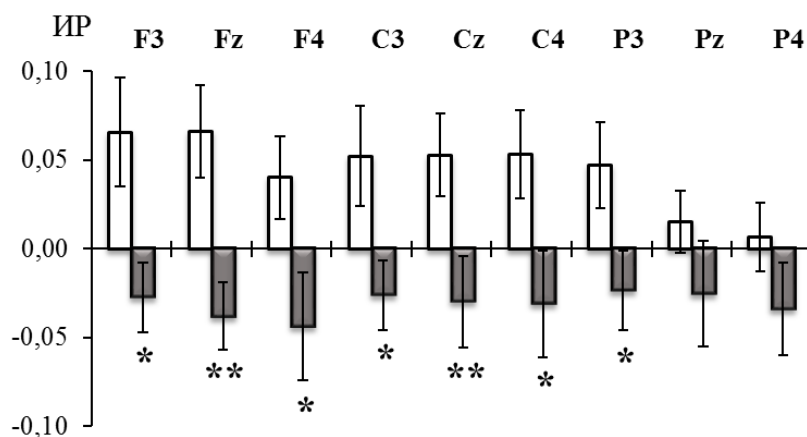


Рисунок 3.20. Индексы реактивности (ИР) мю-ритма ЭЭГ у детей 13-15 лет при имитации небιологического (белые столбцы) и биологического (серые столбцы) движений. Статистически значимые различия в индексах реактивности бета-ритма: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$.

Таким образом, ситуация подражания небιологическим движениям у детей всех возрастных групп сопровождалась синхронизацией сенсомоторных ритмов, тогда как ситуация подражания биологическому движению вызывала преимущественно десинхронизацию. Значимые различия в десинхронизации бета-ритма были обнаружены только у детей старшей возрастной группы.

3.4. Влияние пола на индекс реактивности сенсомоторных ритмов у детей

Дисперсионный анализ не продемонстрировал влияния фактора ПОЛ на реактивность сенсомоторных ритмов в большинстве экспериментальных ситуаций, за исключением ситуации наблюдения за движениями компьютерной мышью, совершаемыми экспериментатором. Так, анализ показал значимое взаимодействие факторов ЛОК×ПОЛ ($F(8;1168) = 2,08$; $p = 0,035$; $\eta_p^2 = 0,01$).

Различия в индексах реактивности мю-ритма ЭЭГ у мальчиков и девочек были статистически значимыми для срединного теменного локуса и теменного

отведения левого полушария (P3: $p = 0,04$; Pz: $p = 0,01$). Большие индексы реактивности в ситуации наблюдения были характерны для девочек (рисунок 3.21).

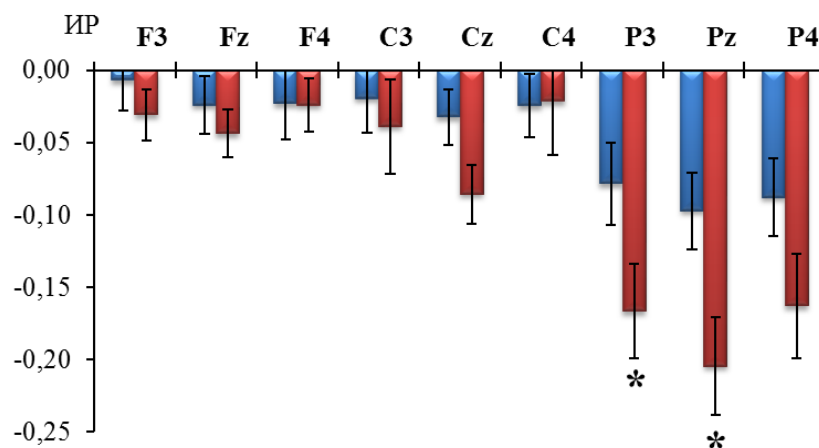


Рисунок 3.21. Индексы реактивности (ИР) мю-ритма ЭЭГ у мальчиков (синие столбцы) и девочек (красные столбцы) 4–15 лет при наблюдении движений, относительно условия фиксации взгляда. На графиках приведены средние значения \pm стандартная ошибка. Статистически значимые различия в индексах реактивности мю-ритма у мальчиков и девочек: * – $p < 0,05$.

Анализ различий в индексах реактивности бета-ритма при наблюдении движений показал значимое влияние фактора ПОЛ ($F(1;146) = 4,12$; $p = 0,04$; $\eta_p^2 = 0,03$). Данные различия достигали уровня статистической значимости для срединного центрального локуса, а также для центрального отведения левого полушария и париетального локуса правого полушария (C3: $p = 0,04$; Cz: $p = 0,02$; P4: $p = 0,01$) (рисунок 3.22).

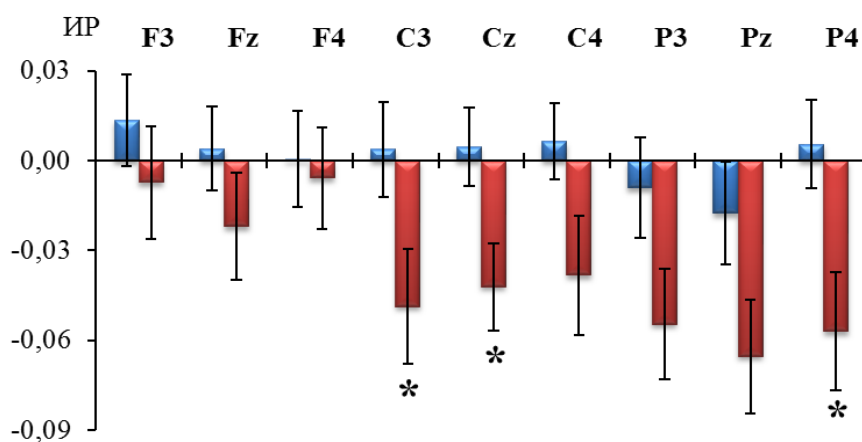


Рисунок 3.22. Индексы реактивности (ИР) бета-ритма ЭЭГ у мальчиков (синие столбцы) и девочек (красные столбцы) 4–15 лет при наблюдении движений, относительно условия фиксации взгляда. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.21.

Также было выявлено взаимодействие факторов ВОЗР×ПОЛ ($F(3;140) = 2,73$; $p = 0,04$; $\eta_p^2 = 0,06$) при наблюдении движений экспериментатора. Статистически значимые различия в индексах реактивности мю-ритма ЭЭГ у мальчиков и девочек были найдены в группах детей 7-9 и 10-12 лет. Так, среди детей 7-9 лет у девочек наблюдался рост амплитуды мю-ритма в центральных отведениях (C3: $p = 0,02$; C4: $p = 0,001$). В группе детей 10-12 лет, напротив, у девочек была зарегистрирована более выраженная десинхронизация в локусах левого полушария (F3: $p = 0,04$; C3: $p = 0,006$; P3: $p = 0,007$). Отличия в индексах реактивности не достигали уровня статистической значимости у детей 4-6 лет и подростков.

В ситуации подражания значимое влияние на реактивность мю-ритма оказывало взаимодействие факторов ВОЗР×ЛОК×ПОЛ ($F(24;1120) = 1,72$; $p = 0,02$; $\eta_p^2 = 0,04$). У девочек в группе дошкольников наблюдался рост амплитуды мю-ритма во фронтальном локусе правого полушария (F4: $F(1) = 4,53$; $p = 0,04$). В группе детей 10-12 лет, напротив, у девочек была зарегистрирована более выраженная десинхронизация во фронтальном отведении

левого полушария ($F_3: p = 0,04$). У мальчиков и девочек в группах 7-9 и 13-15 лет отличия в индексах реактивности не достигали уровня статистической значимости.

Влияние пола на реактивность бета-ритма в разных возрастных группах детей было обнаружено только в ситуации имитации движений. Так, достоверно влияло взаимодействие факторов ВОЗР×ЛОК×ПОЛ ($F(24;1120) = 1,92; p = 0,005; \eta_p^2 = 0,04$). Статистически значимые отличия были найдены только в группе детей 10-12 лет. Так, у девочек в данной группе наблюдалась более выраженная десинхронизация во фронтальной срединной области и теменном локусе правого полушария ($F_z: p = 0,03; P_4: p = 0,02$).

3.5. Особенности реактивности сенсомоторных ритмов у детей с разным уровнем интеллекта

Средние значения интеллекта в каждой возрастной группе представлены в таблице 3.1.

Таблица 3.1 – Усредненные показатели интеллекта в исследуемых группах

	Вербальный интеллект	Невербальный интеллект	Общий интеллект
4-6 лет	108,1±2,01	116,02±1,8	112,95±1,73
7-9 лет	113,74±1,81	113,51±1,95	114,91±1,72
10-12 лет	105±2,16	107,2±2,15	106,53±1,86
13-15 лет	109,9±2,49	106,5±2,09	109,13±2,16

На основании результатов тестирования каждая возрастная группа детей была разделена на 2 подгруппы по уровню вербального, невербального и общего интеллекта: $IQ \leq 109$ (нормальный и нормальный ниже среднего) и $IQ \geq 110$ (выше среднего) (таблица 3.2). Данный принцип деления использовался с целью выделения выборки индивидов с тенденцией к более высоким оценкам интеллекта для последующего сравнения их с группой среднего и ниже среднего

уровня интеллекта в рамках нормальных значений. Данное деление будет далее использоваться в качестве межсубъектного фактора: уровень вербального интеллекта (УВИ), уровень невербального интеллекта (УНИ) и уровень общего интеллекта (УОИ).

Таблица 3.2 – Подгруппы детей по уровню вербального, невербального и общего интеллекта

	Вербальный интеллект		Невербальный интеллект		Общий интеллект	
	Средний ≤ 109	Высокий ≥ 110	Средний ≤ 109	Высокий ≥ 110	Средний ≤ 109	Высокий ≥ 110
4-6 лет	21	20	11	30	16	25
7-9 лет	19	28	18	29	15	32
10-12 лет	18	12	16	14	16	14
13-15 лет	17	13	17	13	18	12

В связи с тем, что более высокие значения частоты пиковой амплитуды ЭЭГ в диапазоне альфа-ритма могут ассоциироваться с более высокими показателями когнитивного развития (Grandy et al., 2013), нами был введен дополнительный фактор – индивидуально рассчитанная частота мю-ритма, на которой десинхронизация была наиболее выражена. В зависимости от индивидуальной частоты мю-ритма каждая возрастная группа детей была разделена на 2 подгруппы: частота ≤ 10 Гц (низкая) и частота $\geq 10,5$ Гц (высокая) (таблица 3.3). Таким образом, в дальнейший анализ вводится новый фактор ЧАСТОТА. Также оценивалось влияние факторов ВОЗР и ИНТЕЛЛЕКТ по схеме $4 \times 2 \times 2$.

Таблица 3.3 – Количество детей в подгруппах с низкой и высокой частотой мю-ритма

	Частота мю-ритма	
	Низкая (≤ 10 Гц)	Высокая ($\geq 10,5$ Гц)
4-6 лет	26	15
7-9 лет	27	20
10-12 лет	14	16
13-15 лет	12	18

Фактор ВОЗР не оказывал влияния на изменения амплитуды мю-ритма у детей с разным уровнем общего интеллекта.

3.5.1. Реактивность мю-ритма у детей с разным уровнем интеллекта

Анализ ситуации наблюдения движений выявил значимое влияние на величину десинхронизации мю-ритма ЭЭГ взаимодействия факторов ЛОК×ЧАСТОТА×УОИ ($F(8;1056) = 2,49$; $p = 0,01$; $\eta_p^2 = 0,02$). Статистически значимые отличия были найдены только в группе детей с высоким уровнем общего интеллекта в локусах P3 ($p = 0,004$), Pz ($p = 0,005$) и P4 ($p = 0,02$). Так, при наблюдении движений дети всех возрастных групп с низкой индивидуальной частотой мю-ритма демонстрировали более выраженную десинхронизацию сенсомоторного ритма, чем дети с высокой частотой мю-ритма (рисунок 3.23).

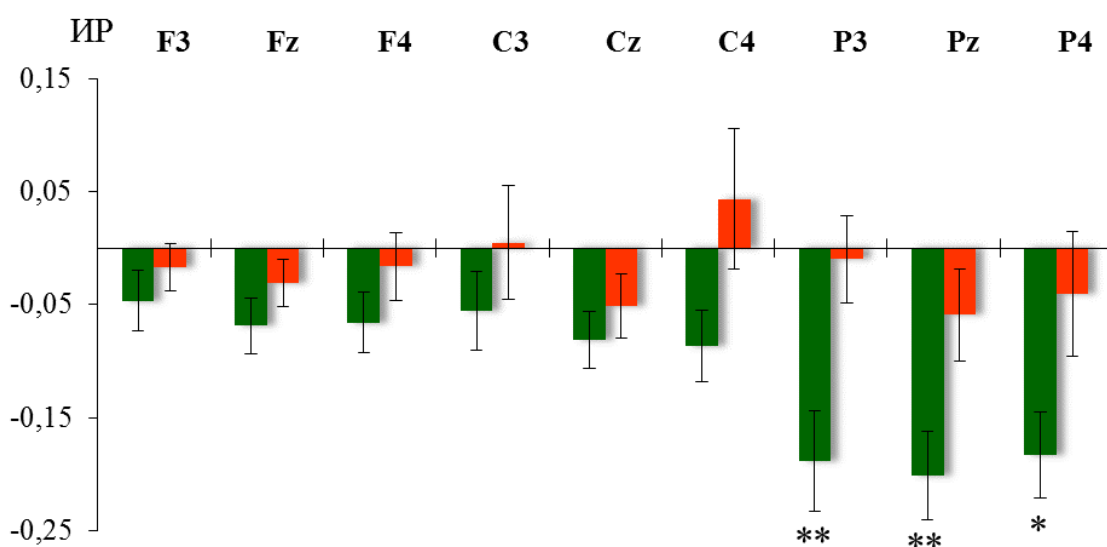


Рисунок 3.23. Индексы реактивности (ИР) мю-ритма ЭЭГ у детей с высоким уровнем общего интеллекта и низкой (зеленые столбцы) и высокой (оранжевые столбцы) индивидуальной частотой мю-ритма в ситуации наблюдения движений. На графиках приведены средние значения \pm стандартная ошибка. Статистически значимые различия в индексах реактивности мю-ритма обозначены символом «*»: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$.

В ситуации слухового восприятия движений было обнаружено значимое влияние на величину десинхронизации мю-ритма ЭЭГ взаимодействия факторов ЧАСТОТА×УОИ ($F(1;132) = 4,78; p = 0,03; \eta_p^2 = 0,03$), а также влияние взаимодействия факторов ЛОК×ЧАСТОТА×УОИ ($F(8;1056) = 1,78; p = 0,08; \eta_p^2 = 0,01$) на уровне тенденции. Статистически значимые отличия были найдены только в группе детей с высоким уровнем общего интеллекта в локусах Cz, C4 ($p = 0,04$), Pz ($p = 0,003$) и P4 ($p = 0,002$) (рисунок 3.24).

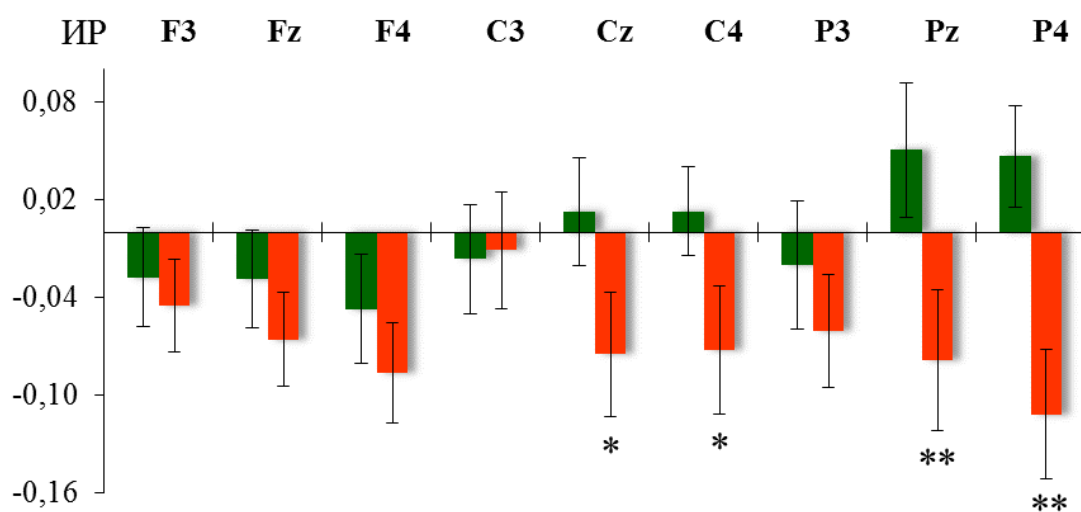


Рисунок 3.24. Индексы реактивности (ИР) мю-ритма ЭЭГ у детей с высоким уровнем общего интеллекта и низкой (зеленые столбцы) и высокой (оранжевые столбцы) индивидуальной частотой мю-ритма в ситуации слухового восприятия движений. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.23.

При слуховом восприятии движений у детей всех возрастных групп с низкой индивидуальной частотой мю-ритма десинхронизация наблюдалась во всех фронтальных отведениях, центральном и париетальном локусах левого полушария (F3, Fz, F4, C3, P3), а в отведениях Cz, C4, Pz и P4 зарегистрирован рост амплитуды мю-ритма. У детей с высокой индивидуальной частотой мю-ритма выявлена десинхронизация сенсомоторного ритма во всех исследуемых областях.

3.5.2. Реактивность бета-ритма у детей с разным уровнем интеллекта

Влияние фактора Уровень общего интеллекта (УОИ) на различия в реактивности бета-ритма было обнаружено в ситуации выполнения самостоятельных движений (Дв.2) ($F(1;140) = 5,46; p = 0,02; \eta_p^2 = 0,04$). Различия в индексах реактивности бета-ритма ЭЭГ у детей 4-6 лет достигали уровня статистической значимости во всех анализируемых областях (F3, Fz: $p = 0,002$; F4: $p = 0,02$; C3, P3: $p = 0,04$; Cz: $p = 0,004$; C4: $p = 0,009$; Pz: $p = 0,007$; P4: $p = 0,01$). У детей данного возраста со средним уровнем общего интеллекта наблюдалась десинхронизация бета-ритма, а у детей с высоким уровнем – синхронизация (рисунок 3.25).

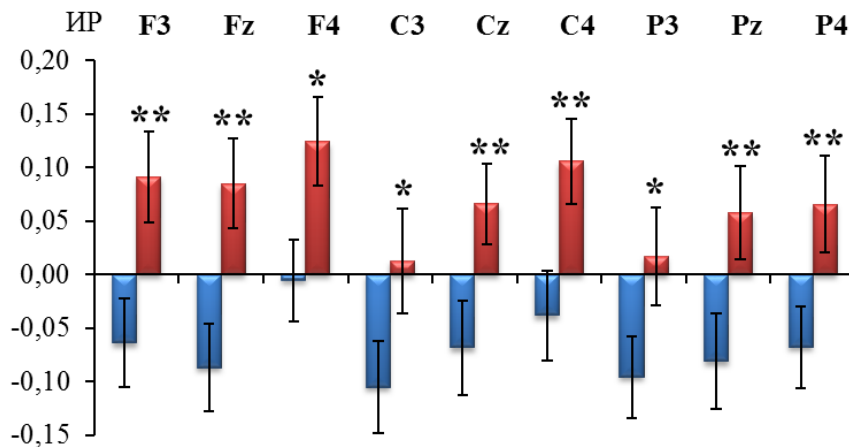


Рисунок 3.25. Индексы реактивности (ИР) бета-ритма ЭЭГ у детей 4-6 лет со средним (синие столбцы) и высоким (красные столбцы) уровнем общего интеллекта в ситуации выполнения самостоятельных движений. На графиках приведены средние значения \pm стандартная ошибка. Статистически значимые различия в индексах реактивности бета-ритма обозначены символом «*»: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$.

У детей 7-9 лет различия в индексах реактивности бета-ритма были значимыми в теменных локусах Pz ($p = 0,03$) и P4 ($p = 0,04$). Во фронтальных

областях наблюдалась синхронизация бета-активности, а в локусе С3 – десинхронизация у детей со средним и высоким общим интеллектом. Десинхронизация также была зарегистрирована у детей со средним интеллектом в центральных и теменных областях, тогда как у детей с высоким интеллектом бета-ритм в данных отведениях синхронизировался (рисунок 3.26).

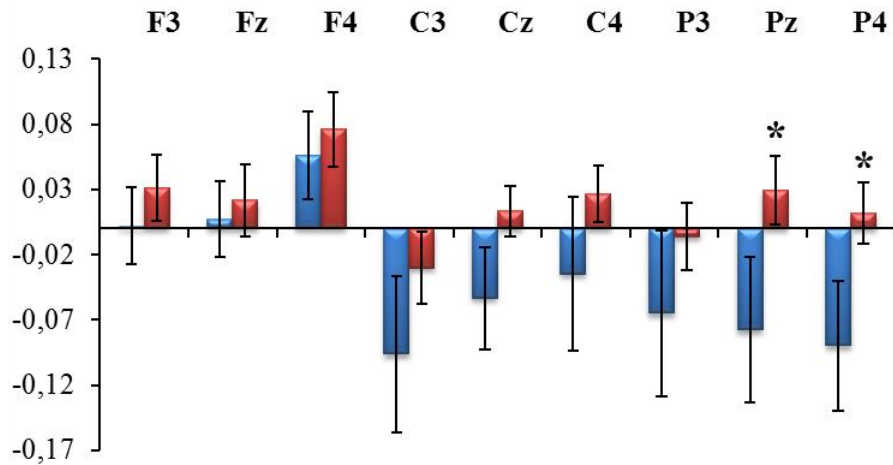


Рисунок 3.26. Индексы реактивности (ИР) бета-ритма ЭЭГ у детей 7-9 лет со средним (синие столбцы) и высоким (красные столбцы) уровнем общего интеллекта в ситуации выполнения самостоятельных движений. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.25.

Десинхронизация бета-ритма была обнаружена у всех детей 10-12 лет во всех областях, за исключением локуса F4. Различия в индексах реактивности бета-ритма ЭЭГ у детей не достигали уровня статистической значимости. У подростков 13-15 лет десинхронизация бета-ритма наблюдалась как у детей со средним, так и с высоким уровнем общего интеллекта во всех областях, за исключением локуса F4, в котором происходила синхронизация у детей с высоким общим интеллектом. Данные различия не достигали уровня статистической значимости.

В связи с тем, что различия в индексах реактивности бета-ритма ЭЭГ у детей 10-12 и 13-15 лет со средним и высоким уровнем общего интеллекта не

достигали уровня статистической значимости, был проведен анализ различий отдельно для вербального и невербального интеллекта.

Дисперсионный анализ не обнаружил достоверных различий в индексах реактивности бета-ритма у детей со средним и высоким уровнем вербального интеллекта во всех экспериментальных ситуациях у детей четырех возрастных групп.

Анализ различий в индексах реактивности бета-ритма у детей со средним и высоким уровнем невербального интеллекта обнаружил достоверные различия только в ситуации подражания движениям другого человека (ИмБ). Так, было выявлено значимое влияние на величину десинхронизации бета-ритма взаимодействия факторов ВОЗР×УНИ ($F(3;140) = 3,14; p = 0,03; \eta_p^2 = 0,06$).

Различия в индексах реактивности бета-ритма ЭЭГ у детей 4-6 лет достигали уровня статистической значимости в центральных отведениях Cz ($p = 0,03$) и C4 ($p = 0,008$). Так, у детей данного возраста со средним уровнем невербального интеллекта наблюдалась десинхронизация бета-ритма, а у детей с высоким уровнем – преимущественно синхронизация (рисунок 3.27).

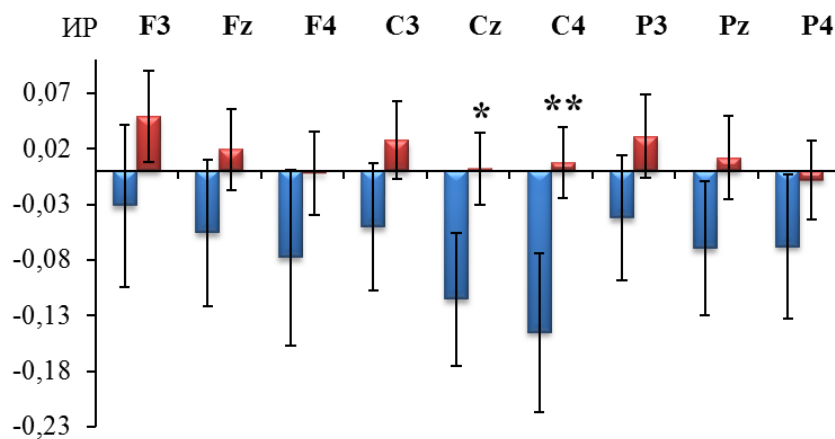


Рисунок 3.27. Индексы реактивности (ИР) бета-ритма ЭЭГ у детей 4-6 лет со средним (синие столбцы) и высоким (красные столбцы) уровнем невербального интеллекта в ситуации имитации движений экспериментатора. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.25.

У детей 7-9 лет различия в индексах реактивности бета-ритма не достигали уровня статистической значимости.

В данной экспериментальной ситуации различия в индексах реактивности бета-ритма ЭЭГ у детей 10-12 лет достигали уровня статистической значимости во фронтальном и центральном отведениях правого полушария (F4: $p = 0,04$; C4: $p = 0,03$). Десинхронизация бета-ритма обнаружена у детей с высоким уровнем невербального интеллекта и синхронизация – у детей со средним уровнем (рисунок 3.28).

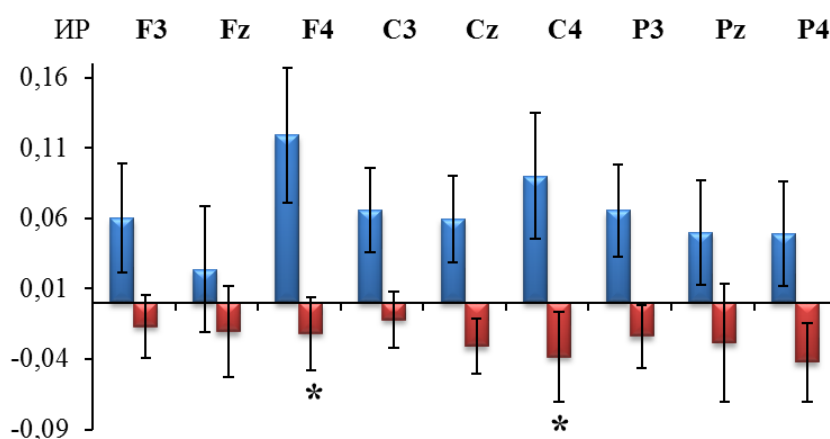


Рисунок 3.28. Индексы реактивности (ИР) бета-ритма ЭЭГ у детей 10-12 лет со средним (синие столбцы) и высоким (красные столбцы) уровнем невербального интеллекта в ситуации имитации движений экспериментатора. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.25.

У подростков 13-15 лет различия в индексах реактивности бета-ритма были значимыми в центральных отведениях C3 ($p = 0,02$) и C4 ($p = 0,04$). Десинхронизация бета-ритма во фронтальных отведениях наблюдалась у детей как со средним, так и с высоким уровнем невербального интеллекта, в остальных локусах была зарегистрирована десинхронизация у детей с высоким невербальным интеллектом и синхронизация – у детей со средним (рисунок 3.29).

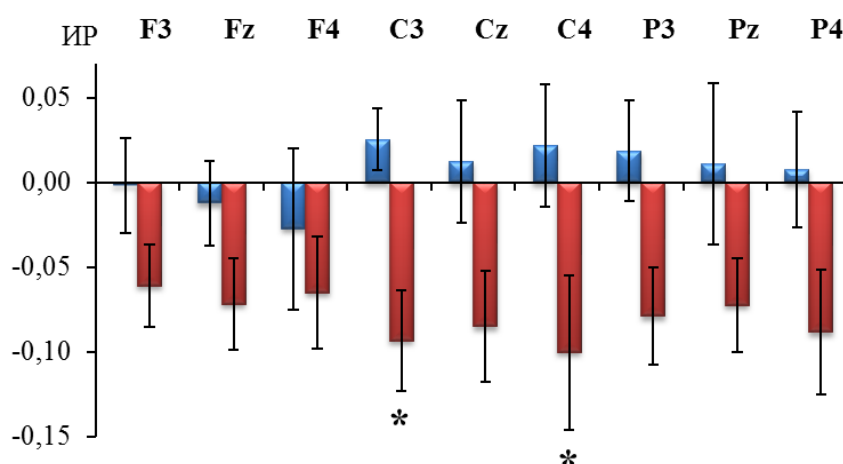


Рисунок 3.29. Индексы реактивности (ИР) бета-ритма ЭЭГ у детей 13-15 лет со средним (синие столбцы) и высоким (красные столбцы) уровнем невербального интеллекта в ситуации имитации движений экспериментатора. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.25.

3.6. Корреляции между индексами реактивности сенсомоторных ритмов и показателями внимания и состояния эмоциональной сферы детей

Результаты корреляционного анализа показали наличие статистически значимых связей между индексами реактивности сенсомоторных ритмов ЭЭГ в 9 отведениях и показателями психологических тестов у детей всех возрастных групп.

Корреляции между индексом реактивности СМР и показателями внимания и состояния эмоциональной сферы у детей 4-6 лет.

При наблюдении испытуемыми движений экспериментатора большему снижению амплитуды мю-ритма ЭЭГ соответствовало меньше число ошибочных нажатий в тесте go/no-go (F4: $r = 0,53$; $p = 0,04$) и более низкие показатели по шкале «Враждебность» теста ДДЧ (рисунок 3.30).

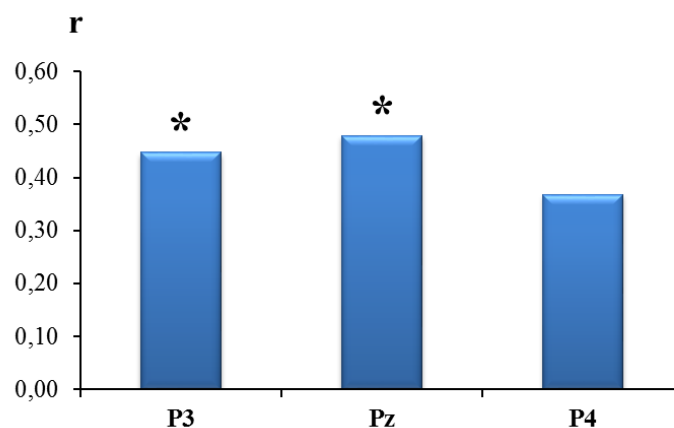


Рисунок 3.30. Значения коэффициентов корреляции (r) величины индекса реактивности мю-ритма при наблюдении детьми 4-6 лет движений экспериментатора с показателями по шкале «Враждебность» теста «Дом – Дерево – Человек». Звездочками отмечены случаи значимости корреляционной зависимости: * – $p < 0,05$.

В ситуации имитации движений экспериментатора (ИмБ) дети с большей десинхронизацией мю-ритма характеризовались меньшим количеством пропусков значимых стимулов в тесте go/no-go (рисунок 3.31).

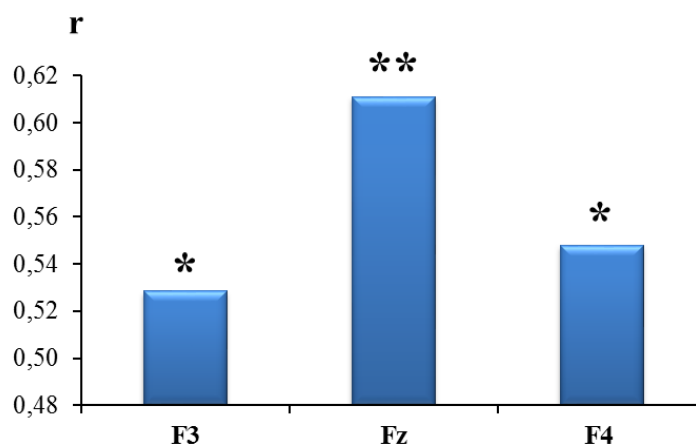


Рисунок 3.31. Значения коэффициентов корреляции (r) величины индекса реактивности мю-ритма при имитации детьми 4-6 лет движений экспериментатора с количеством пропусков значимых стимулов в тесте go/no-go. Звездочками отмечены случаи значимости корреляционной зависимости: ** – $p < 0,01$. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.30.

Большей десинхронизации бета-ритма в данной экспериментальной ситуации соответствовало меньшее среднее время реакции (P4: $r = 0,6$; $p = 0,01$) в тесте go/no-go.

Корреляции между индексом реактивности СМР и показателями внимания и состояния эмоциональной сферы у детей 7-9 лет.

При выполнении испытуемыми самостоятельных произвольных движений большему снижению амплитуды мю-ритма соответствовали более низкие показатели среднего времени реакции в тесте go/no-go (P4: $r = 0,41$; $p = 0,035$).

В ситуации наблюдения испытуемыми движений экспериментатора дети с большей десинхронизацией мю-ритма характеризовались более низкими показателями по шкале «Враждебность» теста ДДЧ (P4: $r = 0,45$; $p = 0,02$).

При слуховом восприятии движений меньшей синхронизации мю-ритма соответствовали более низкие показатели по шкале «Недоверие к себе» теста ДДЧ (P4: $r = 0,45$; $p = 0,03$).

Корреляции между индексом реактивности СМР и показателями внимания и состояния эмоциональной сферы у детей 10-12 лет.

В ситуации выполнения испытуемыми самостоятельных произвольных движений компьютерной мышью большему снижению амплитуды бета-ритма соответствовала более высокая точность внимания, определяемая с помощью Корректирующей пробы Бурдона–Анфимова (F3: $r = -0,55$; $p = 0,04$) и меньше среднее время реакции в тесте go/no-go (P4: $r = 0,71$; $p < 0,001$).

При наблюдении испытуемыми движений экспериментатора дети с большей десинхронизацией бета-ритма характеризовались более высокой явной тревожностью по шкале явной тревожности в методике Прихожан (C4: $r = -0,57$; $p = 0,03$).

В ситуации имитации биологических движений детям с большей десинхронизацией бета-ритма соответствовали более высокие показатели явной тревожностью по шкале явной тревожности в методике Прихожан (P4: $r = -0,57$; $p = 0,001$).

При слуховом восприятии испытуемыми движений экспериментатора большей десинхронизации мю-ритма ЭЭГ соответствовали более высокие показатели магической тревожности по тесту Прихожан (С4: $r = -0,57$; $p = 0,02$) и низкие показатели по шкале «Депрессивность» теста ДДЧ (рисунок 3.32).

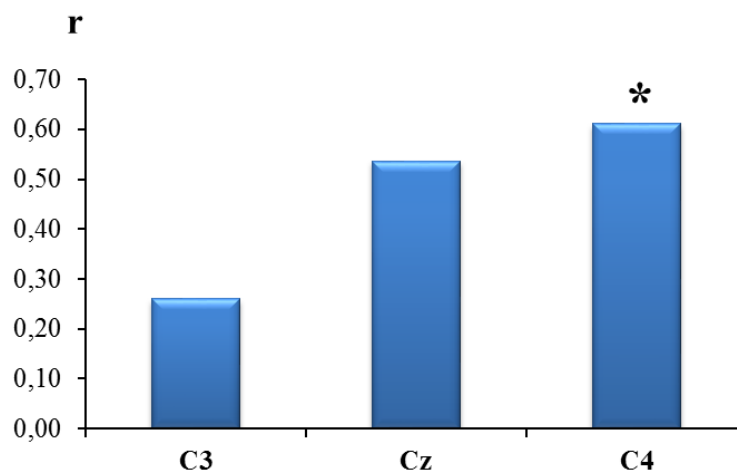


Рисунок 3.32. Значения коэффициентов корреляции (r) величины индекса реактивности мю-ритма при слуховом восприятии детьми 10-12 лет движений экспериментатора с показателями по шкале «Депрессивность» теста «Дом – Дерево – Человек». Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.30.

В данной экспериментальной ситуации дети с большей десинхронизацией бета-ритма характеризовались более высокой магической тревожностью по тесту Прихожан (С3: $r = -0,62$; $p = 0,005$).

Корреляции между индексом реактивности СМР и показателями внимания и состояния эмоциональной сферы у детей 13-15 лет.

При выполнении испытуемыми самостоятельных произвольных движений большему снижению амплитуды мю-ритма ЭЭГ в центральном локусе левого полушария (С3) соответствовали более высокие показатели личностной тревожности по методике Спилбергера ($r = -0,59$; $p = 0,007$).

В ситуации наблюдения испытуемыми движений экспериментатора чем больше была десинхронизация мю-ритма ЭЭГ, тем были хуже показатели

вработывания, определяемые с использованием методики «Таблицы Шульте» (СЗ: $r = -0,48$; $p = 0,007$; Cz: $r = -0,5$; $p = 0,04$).

3.7. Особенности реактивности сенсомоторных ритмов у левшей

Дисперсионный анализ различий в индексах реактивности мю-ритма при выполнении круговых движений компьютерной мышью (Дв.2) с учетом возрастной группы и локуса отведения ЭЭГ показал значимое влияние взаимодействия факторов ЛОК×Ведущая рука ($F(8;144) = 2,71$; $p = 0,008$; $\eta_p^2 = 0,13$).

Различия в индексах реактивности мю-ритма ЭЭГ у правшей и левшей находились на уровне тенденции ($p = 0,05$) в центральном отведении правого полушария. В данной экспериментальной ситуации у левшей происходила десинхронизация, за исключением локуса F4, в котором выявлен рост амплитуды мю-ритма. У правшей наблюдалась преимущественно десинхронизация, а рост амплитуды был зарегистрирован во фронтальном и центральном отведениях правого полушария (рисунок 3.33).

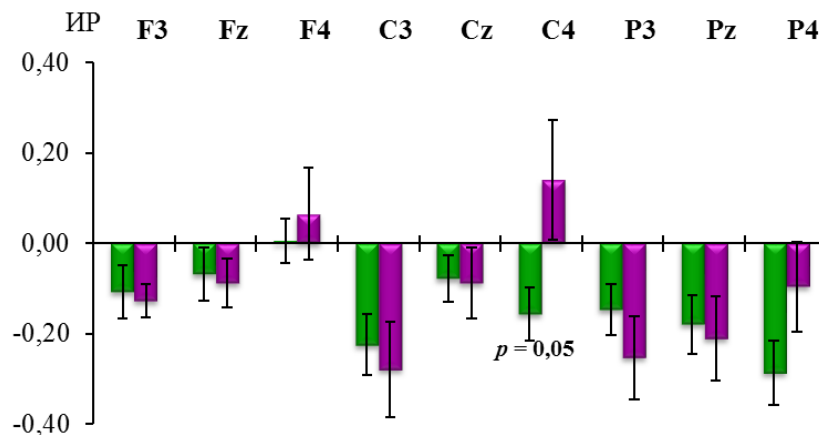


Рисунок 3.33. Индексы реактивности (ИР) мю-ритма ЭЭГ у левшей (зеленые столбцы) и правшей (фиолетовые столбцы) в ситуации выполнения самостоятельных движений. На графиках приведены средние значения \pm стандартная ошибка.

При слуховом восприятии звуков, сопровождающих движения компьютерной мышью, анализ продемонстрировал влияние на различия в индексах реактивности мю-ритма фактора Ведущая рука ($F(1;18) = 6,2; p = 0,02; \eta_p^2 = 0,26$). Различия в индексах реактивности мю-ритма ЭЭГ у правшей и левшей достигали уровня статистической значимости во фронтальном и центральном отведениях правого полушария ($F4: p = 0,01; C4: p = 0,03$) (рисунок 3.34).

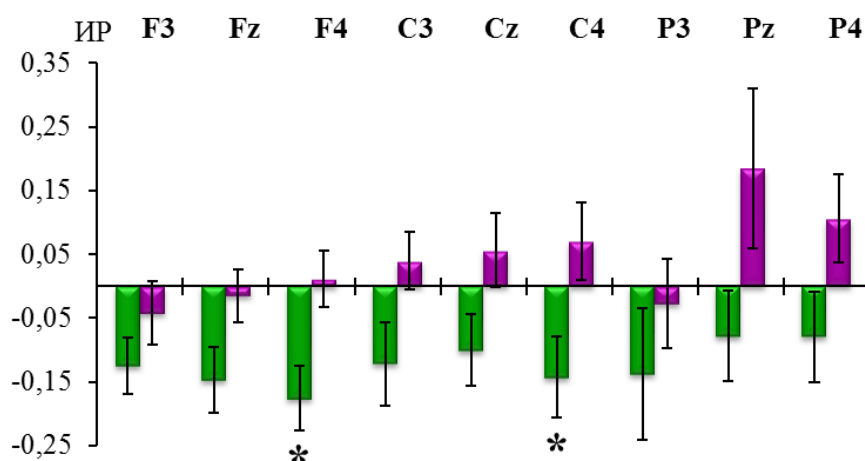


Рисунок 3.34. Индексы реактивности (ИР) мю-ритма ЭЭГ у левшей (зеленые столбцы) и правшей (фиолетовые столбцы) в ситуации слухового восприятия движений. На графиках приведены средние значения \pm стандартная ошибка. Статистически значимые различия в индексах реактивности мю-ритма обозначены символом «*»: * – $p < 0,05$.

В данной экспериментальной ситуации у левшей во всех локусах происходила десинхронизация. У правшей снижение амплитуды мю-ритма было зарегистрировано в отведениях F3, Fz и P3, а в остальных локусах наблюдался рост амплитуды.

3.8. Особенности реактивности сенсомоторных ритмов у детей с задержками психоречевого развития

Дисперсионный анализ выявил различия в индексах реактивности мю-ритма у детей с ЗПРР и нормально развивающихся детей в ситуации подражания движениям экспериментатора (ИмБ). Обнаружено влияние на различия в индексах реактивности мю-ритма фактора ГРУППА ($F(1;28) = 4,56$; $p = 0,04$; $\eta_p^2 = 0,14$). Различия в индексах реактивности мю-ритма ЭЭГ у двух групп детей достигали уровня статистической значимости в центральном и теменном срединных отведениях, а также центральном локусе левого полушария (С3: $p = 0,006$; Cz: $p = 0,04$; Pz: $p = 0,02$) (рисунок 3.35).

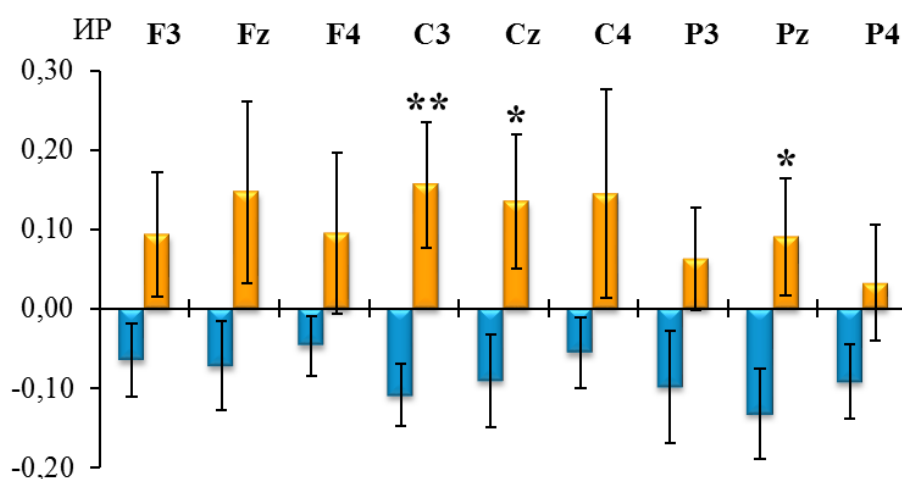


Рисунок 3.35. Индексы реактивности (ИР) мю-ритма ЭЭГ у нормально развивающихся детей (синие столбцы) и детей с ЗПРР (желтые столбцы) в ситуации имитации движений экспериментатора. На графиках приведены средние значения \pm стандартная ошибка. Статистически значимые различия в индексах реактивности мю-ритма обозначены символом «*»: * – $p < 0,05$; ** – $p \leq 0,01$.

Представленные диаграммы демонстрируют, что у детей с ЗПРР при подражании движения экспериментатора во всех отведениях наблюдается рост

амплитуды сенсомоторного мю-ритма, в отличие от нормально развивающихся сверстников, демонстрирующих исключительно десинхронизацию мю-ритма.

При слуховом восприятии звуков, сопровождающих движения компьютерной мышью также было обнаружено влияние фактора ГРУППА ($F(1;28) = 4,49$; $p = 0,04$; $\eta_p^2 = 0,14$). Различия в индексах реактивности мю-ритма ЭЭГ у двух групп детей достигали уровня статистической значимости во фронтальном и центральном срединных отведениях, а также фронтальном локусе правого полушария (Fz, F4: $p = 0,04$; Cz: $p = 0,01$) (рисунок 3.36).

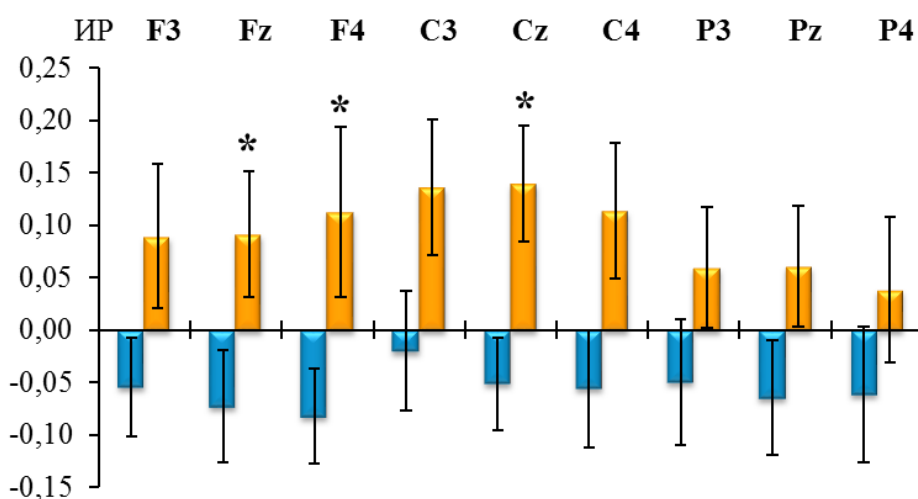


Рисунок 3.36. Индексы реактивности (ИР) мю-ритма ЭЭГ у нормально развивающихся детей (синие столбцы) и детей с ЗПРР (желтые столбцы) в ситуации слухового восприятия движений. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.35.

В данной экспериментальной ситуации у детей с ЗПРР во всех отведениях был зарегистрирован рост амплитуды мю-ритма, а у нормально развивающихся детей – десинхронизация исследуемого ритма.

В ситуации наблюдения движений дисперсионный анализ продемонстрировал значимое взаимодействие факторов ЛОК×ГРУППА ($F(8;224) = 3,0$; $p = 0,003$; $\eta_p^2 = 0,1$) на различия в индексах реактивности бета-ритма. Данные различия у двух групп детей достигали уровня статистической

значимости в центральном и теменном срединных отведениях и центральном и теменном локусах правого полушария (Cz: $p = 0,04$; C4: $p = 0,02$; Pz: $p = 0,01$; P4: $p = 0,002$) (рисунок 3.37).

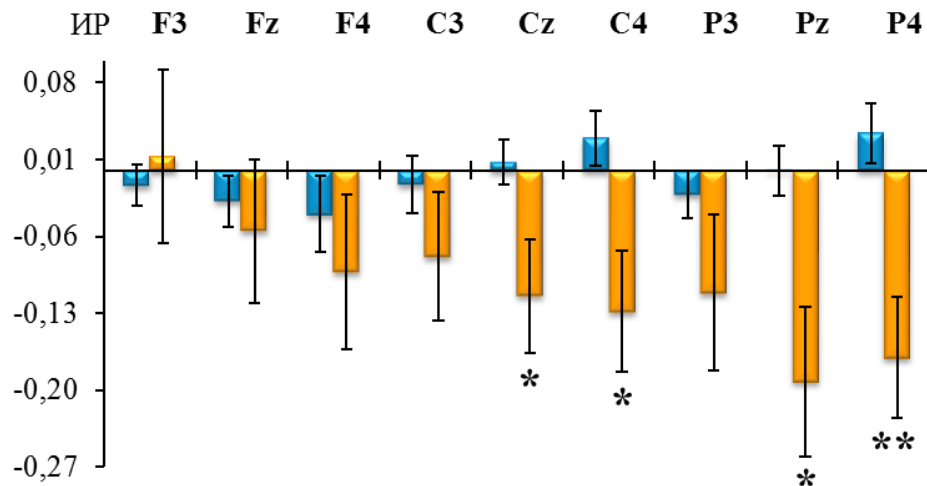


Рисунок 3.37. Индексы реактивности (ИР) бета-ритма ЭЭГ у нормально развивающихся детей (синие столбцы) и детей с ЗППР (желтые столбцы) в ситуации наблюдения движений. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.35.

У детей с ЗППР при наблюдении было преимущественно снижение амплитуды бета-ритма, за исключением локуса F3. Группа детей, развивающихся нормально, продемонстрировала десинхронизацию бета-ритма во фронтальных областях и в центральном и теменном локусах левого полушария, а в остальных отведениях наблюдался рост амплитуды исследуемого ритма.

При слуховом восприятии звуков, сопровождающих движения компьютерной мышью было обнаружено значимое влияние фактора ГРУППА ($F(1;28) = 6,67$; $p = 0,015$; $\eta_p^2 = 0,19$). Различия в индексах реактивности бета-ритма ЭЭГ у двух групп детей достигали уровня статистической значимости во всех срединных отведениях, во фронтальном локусе правого полушария, центральном и теменном отведениях левого полушария (Fz, F4: $p = 0,01$; Cz: $p = 0,02$; C3: $p = 0,04$; Pz: $p = 0,03$; P3: $p = 0,007$) (рисунок 3.38).

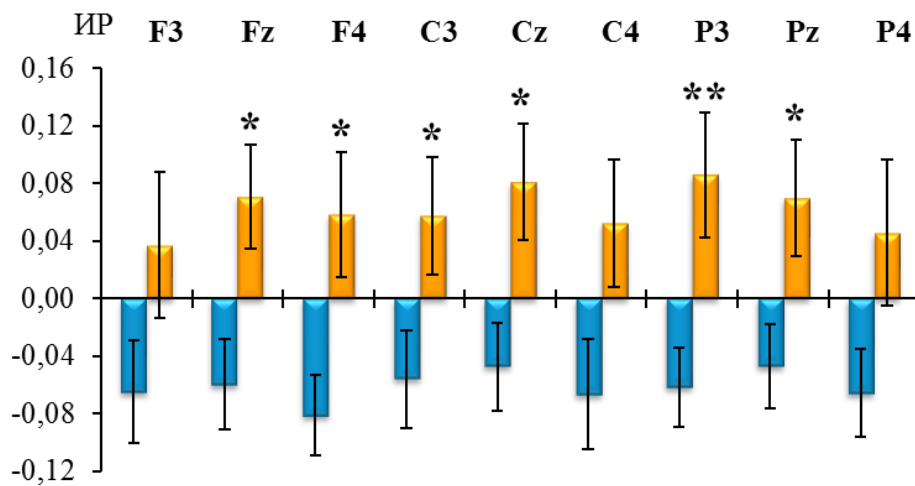


Рисунок 3.38. Индексы реактивности (ИР) бета-ритма ЭЭГ у нормально развивающихся детей (синие столбцы) и детей с ЗПРР (желтые столбцы) в ситуации слухового восприятия движений. Остальные обозначения те же, что на рисунке 3.35.

При слуховом восприятии движений у детей с ЗПРР во всех отведениях был зарегистрирован рост амплитуды бета-ритма, а у нормально развивающихся детей – десинхронизация исследуемого ритма.

Глава 4. Обсуждение результатов

4.1. Возрастные особенности амплитудно-частотных характеристик сенсомоторных ритмов ЭЭГ у детей

Анализ изменений амплитуды сенсомоторных ритмов с возрастом продемонстрировал значимое снижение амплитуды в группе детей 13-15 лет относительно детей других возрастных групп. Обнаруженное нами снижение амплитуды СМР ЭЭГ согласуется с результатами других исследований и может свидетельствовать о процессах утолщения костей черепа и увеличения сопротивления тканей по мере взросления детей (Segalowitz et al., 2010; Berchicci et al., 2011).

В результате анализа частотных границ индивидуально определенного диапазона мю-ритма установлено, что у детей 4-15 лет они широко варьируют. Средние величины частотных диапазонов значимо не отличаются у разных возрастных групп. В работе других авторов (Lepage, Théoret, 2006), посвященной анализу реактивности мю-ритма ЭЭГ в индивидуально определенном частотном диапазоне у детей 4-11 лет, полоса сенсомоторного ритма так же, как и в нашем исследовании, составляла в среднем 9-11 Гц, отмечалась высокая межиндивидуальная вариативность его параметров и отсутствие связи с возрастом детей. Можно сделать вывод о том, что частота сенсомоторного мю-ритма является более независимой от возраста характеристикой по сравнению с частотой альфа-ритма, которая имеет отчетливую тенденцию к увеличению по мере взросления (Clarke et al., 2001; Королёва и соавт., 2002; Gmehlin et al., 2011). Все это указывает на необходимость определения индивидуального частотного диапазона у детей при проведении исследований реактивности сенсомоторного ритма, а также перед проведением коррекционных мероприятий с использованием параметров мю-ритма (тренингов биологической обратной связи по ЭЭГ, применении интерфейсов мозг-компьютер).

4.2. Особенности реактивности сенсомоторных ритмов при выполнении, наблюдении и слуховом восприятии движений

Анализ особенностей реактивности сенсомоторного мю-ритма ЭЭГ при самостоятельном выполнении, наблюдении и слуховом восприятии движений у детей четырёх возрастных групп выявил (см. раздел 3.2) десинхронизацию мю-ритма, которая становилась более выраженной по мере взросления детей. В функциональном отношении мю-ритм отражает торможение области неокортекса, над которой он зарегистрирован, а снижение амплитуды данного ритма связывают с повышением нейрональной активности (Pfurtscheller et al., 1996). При выполнении собственных движений, по сравнению с ситуацией двигательного покоя, обнаружена левополушарная латерализация эффектов подавления мю-ритма во всех возрастных группах. Для фронтального и центрального локусов правого полушария (отведения F4 и C4) значимых изменений амплитуды мю-ритма обнаружено не было. Бóльшее подавление мю-ритма в левом полушарии у детей-правшей по мнению некоторых авторов (Stroganova et al., 2007; Orekhova et al., 2006) может быть связано с повышением нисходящего контроля сенсомоторных зон левого полушария, участвующих в координации движений доминирующей правой руки. У детей старшего возраста значимое падение амплитуды мю-ритма наблюдалось также во фронтальных (F3 и Fz) локусах. Установлено, что лобные зоны коры связаны с планированием и выполнением произвольных движений (Yousry et al., 1997; Dreher et al., 2008). В частности, отведения F3 и F4 (средняя лобная извилина) соответствуют областям планирования движений верхних конечностей (Diniz et al., 2012; Teixeira et al., 2011). Ранее было показано, что сенсорные и моторные области лобной и теменной коры мозга созревают раньше (4-8 лет), чем теменные области, вовлеченные в пространственную ориентацию и внимание (11-13 лет) (Mesulam, 1985). Также выявлено, что лобные регионы коры созревают одними из последних – к 18 годам, а, по некоторым сведениям, полная зрелость лобных

областей наблюдается к 30 годам (Paus et al., 1999; Sowell et al., 1999). Таким образом, более генерализованное снижение амплитуды мю-ритма (включая фронтальные локусы) у детей старшего возраста может быть связано с созреванием областей неокортекса, ответственных за планирование и осуществление инструментальных движений. Существенная и даже несколько бóльшая десинхронизация в теменных отведениях по сравнению с центральными подтверждает наблюдения других авторов (Thorpe et al., 2016) и может указывать на активность процессов реафферентации от кинестетических рецепторов, характерную для условия реализации относительно медленных движений, предполагающих наличие постоянной обратной связи (Stancok, Pfurtcheller, 1996).

В результате анализа обнаружен сходный паттерн реактивности альфа-ритма в индивидуальной полосе в затылочных областях и мю-ритма в париетальных локусах у детей 10-12 и 13-15 лет. В группах детей 4-6 и 7-9 лет реактивность альфа-ритма в затылочных областях отличалась от таковой мю-ритма в париетальных локусах. Известно, что для мю-ритма характерна бóльшая частота по сравнению с частотой альфа-ритма, зарегистрированного у того же человека (Storm van Leeuwen et al., 1976), а высокочастотный поддиапазон мю-ритма (10–13 Гц) более чувствителен к выполнению действия (Frenkel-Toledo et al., 2013). Также установлено, что частота альфа-ритма увеличивается по мере взросления (Clarke et al., 2001; Королёва и соавт., 2002; Gmehlin et al., 2011). Возможно, у детей старшего возраста происходит большее перекрытие частотных диапазонов мю- и альфа-ритмов и, как следствие, «смещение» их реактивности.

При наблюдении движений, выполняемых экспериментатором, значимое подавление мю-ритма проявлялось преимущественно в теменных отведениях ЭЭГ у детей всех возрастных групп. У детей старшего возраста, кроме этого, значимое падение амплитуды мю-ритма наблюдалось во фронтальных (Fz и F4) и центральных локусах (C3 и Cz). Менее распространённая десинхронизация при наблюдении, в сравнении с условием выполнения самостоятельных движений, может быть связана с активным торможением в коре, необходимым для избегания

движений в результате непроизвольного подражания (активность антизеркальной системы мозга (Rizzolatti, Sinigaglia, 2008)), и/или с реципрокным торможением несвязанных с движением мышечных представительства (Neuper, Pfurtscheller, 2001). В целом, картина модуляции сенсомоторного ритма при выполнении и наблюдении движений сходна, что свидетельствует о развитых механизмах сопряжения наблюдения и выполнения действия. Подобное сопряжение, как считают, является характерной функцией ЗСМ головного мозга (Rizzolatti et al., 2001; Pineda, 2005; Lepage, Théoret, 2006).

В ситуации наблюдения движений также обнаружена десинхронизация затылочного альфа-ритма в исследуемой индивидуальной полосе у детей всех возрастных групп. В работах других авторов выявлена десинхронизация не только мю-ритма в центральных локусах, но и альфа-ритма в затылочных отведениях при наблюдении (Hobson, Bishop, 2016; Karakale et al., 2019). Также известно, что низкочастотный поддиапазон мю-ритма (8–10 Гц) более чувствителен к наблюдению за действием (Frenkel-Toledo et al., 2013), что может обуславливать схожий паттерн реактивности в данной ситуации и у детей младшего возраста. В связи с перекрытием частотных диапазонов мю- и альфа-ритмов, они могут проявлять совместную активность, обеспечивая связь между областями коры (Pineda, 2005) и отражать тесную координацию между активностью зеркальных нейронов и вниманием (Debnath et al., 2019). Следовательно, можно заключить, что расчет индивидуального частотного диапазона мю-ритма, связанного с выполнением инструментальных движений, не позволяет целиком нивелировать влияние альфа-активности затылочных областей неокортекса в ситуации наблюдения движений.

В ситуации слухового восприятия звуков, сопровождающих выполнение круговых движений с помощью компьютерной мыши, не предполагалась никакая зрительная стимуляция, поэтому условие закрытых глаз являлось предпочтительным (в соответствии с рекомендацией Barry et al., 2007). Тем самым мы могли ограничить влияние связанных со зрительной модальностью

процессов привлечения внимания, активация которых, как правило, вызывает выраженную десинхронизацию затылочного альфа-ритма. Анализ изменения ЭЭГ в данной ситуации производился относительно исходного состояния также при условии закрытых глаз. Следует указать, что характерные звуки движения мыши воспринимались испытуемыми в каждой из ситуаций, но лишь в данном случае слуховой сенсорный канал являлся единственным. Данная экспериментальная ситуация продемонстрировала значимую десинхронизацию сенсомоторного ритма в большинстве исследуемых областей в группе подростков 13-15 лет. Можно предположить, что более успешное (относительно детей младших групп) владение навыками самостоятельного выполнения и имитации инструментальных движений вызывало у подростков формирование более отчетливого образа знакомого движения без необходимости полагаться на зрительный анализатор. У детей 4-6 лет десинхронизация мю-ритма выявлена во фронтальном локусе F4, у детей 10-12 лет – в отведении F3. Таким образом, в данной экспериментальной ситуации мы видим градиент десинхронизации, обратно направленный относительно уже рассмотренных ситуаций: вместо парието-фронтального (с преобладанием десинхронизации в задних отделах неокортекса) – фронто-париетальный (с преобладанием в передних отделах). По всей видимости, специфика экспериментальной ситуации позволяет более отчетливо выделить эффекты активации премоторной и дополнительной моторной коры, специфически связанные с явлением моторного резонанса при сосредоточении внимания на действиях других людей, и дает возможность исключить влияние генерализованной активации верхнетеменной коры, связанной с процессами зрительно-моторной интеграции (Culham, Valyear, 2006; Iacoboni, 2006).

Анализ затылочной альфа-активности в индивидуальной полосе не обнаружил изменений амплитуды данного ритма при слуховом узнавании действий у детей всех возрастных групп. Известно, что альфа-ритм преобладает в состоянии спокойного бодрствования с закрытыми глазами (Кропотов, 2010), а снижение альфа-активности или его амплитуды связывают с привлечением

внимания к внешним стимулам (Базанова, 2009; Cragg et al., 2011; Bazanova, Vernon, 2014). Отсутствие изменений амплитуды альфа-ритма в данной ситуации при закрытых глазах, в отличие от реакции десинхронизации в мю-диапазоне, свидетельствует в пользу методики определения индивидуальной частоты мю-ритма в качестве способа контроля наложения затылочной альфа-активности.

Особый интерес представляет также реактивность сенсомоторного бета-ритма, который, как предполагают, отражает изменение активации зеркальных нейронов, расположенных в моторной зоне коры (Babiloni et al., 2016). В ситуациях самостоятельного выполнения и наблюдения движений у детей 4-6 и 7-9 лет сенсомоторный бета-ритм продемонстрировал рост амплитуды во фронтальных локусах F3 и F4. У детей 10-12 и 13-15 лет наблюдалось снижение амплитуды бета-ритма преимущественно в центральных и теменных областях. Ранее, на меньшей выборке детей нами были найдены значимые корреляции между возрастом детей и индексом реактивности сенсомоторного бета-ритма в данных ситуациях, указывающие на переход от синхронизации указанного ритма к десинхронизации в возрастном периоде 8–11 лет (Галкин и соавт., 2016). Также в исследовании с регистрацией магнитоэнцефалограммы в группах детей одного года, четырех лет и взрослых при протягивании руки к предмету и его захвате выявлена десинхронизация сенсомоторного бета-ритма только у испытуемых последней группы (Thorpe et al., 2016). Авторы предположили, что подавление амплитуды бета-ритма наблюдается с развитием связей между сенсомоторными и премоторными областями неокортекса. Такие связи имеются у взрослых, но они еще не развиты у четырехлетних детей.

При восприятии движений на слух у детей 4-6 лет значимая десинхронизация бета-ритма наблюдалась лишь в двух отведениях: правополушарных фронтальном и париетальном. У детей 10-12 лет значимая десинхронизация бета-ритма выявлена в пяти из девяти анализируемых отведений, а у детей 13-15 лет во всех отведениях. Логично предположить, что возрастная динамика реактивности бета-ритма отражает развитие моторной

области коры, а также ЗСМ (Pineda, 2005; Pineda, 2008; Avanzini et al., 2012). Благодаря созреванию указанной системы дети старшего возраста гораздо легче овладевают сложными двигательными последовательностями, лежащими в основе многочисленных видов деятельности, чем дети младшего возраста, и лучше анализируют информацию о совершаемых другим индивидом движениях даже за счет одного сенсорного канала.

Обращает на себя внимание отсутствие значимых модуляций бета-ритма, как и мю-ритма, в группе детей 7-9 лет. На данный период приходится начало школьного обучения. Возможно, такая кардинальная смена ведущей деятельности (игровой на учебную) с активным развитием произвольных когнитивных процессов, влияет на процессы автоматической активации ЗСМ.

Таким образом, результаты нашего исследования свидетельствуют о том, что фокус наибольшей мощности сенсомоторных ритмов в условиях двигательного покоя находится над областями коры, соответствующими центральным локусам ЭЭГ (C3, Cz, C4), при этом максимальная реакция десинхронизации СМР может быть смещена в сторону фронтальных и теменных отведений. Аналогичный эффект был продемонстрирован и на взрослых волонтерах в работах других авторов (Frenkel-Toledo et al., 2013; Thorpe et al., 2016). Обращает на себя внимание также и тот факт, что более высокие индексы значимой десинхронизации СМР характерны детям старшего возраста. Вероятно, реакция десинхронизации сенсомоторных ритмов у детей усиливается по мере усвоения определенных двигательных навыков. Очевидно, что дети 4–6 лет, которые демонстрировали меньшую десинхронизацию мю-ритма и более выраженную синхронизацию бета-ритма ЭЭГ, гораздо реже пользуются манипулятором-мышью, чем старшие дети. Ряд авторов исследовал влияние опыта освоения движений на модуляцию сенсомоторных ритмов у детей (van Elk et al., 2008; Warreyn et al., 2013) и взрослых (Cannon et al., 2014). Ими было обнаружено, что десинхронизация СМР была более выражена у индивидов с бóльшим опытом выполнения действия. Можно заключить, что выявленные у

детей старшей возрастной группы особенности (десинхронизация СМР в большинстве или даже всех локусах) могут быть связаны с тем, что дети старшего возраста быстрее овладевали навыком манипуляций компьютерной мышью в предложенном задании, из-за чего в регуляцию движений, вовлекались большие области коры.

4.3. Особенности реактивности сенсомоторных ритмов при имитации движений биологического и небιологического объектов

Особый интерес в нашем исследовании представляет анализ реактивности сенсомоторных ритмов в задачах на синхронную имитацию движений живого и неживого объектов. В данном случае последовательно рассматривали изменения амплитуд сенсомоторных ритмов при выполнении самостоятельных движений относительно состояния двигательного покоя, и изменения амплитуд СМР при имитации относительно выполнения самостоятельных движений.

Анализ изменений амплитуды мю-ритма показал, что у детей 4-6 лет при выполнении произвольных перемещений цветного круга (Дв.1) относительно фона наблюдалась значимая десинхронизация мю-ритма ЭЭГ в локусах левого полушария и теменных областях. Полученные результаты согласуются с уже имеющимися в литературе данными о десинхронизации сенсомоторного ритма при осуществлении произвольных движений (Лебедева и соавт., 2018). При выполнении самостоятельных движений компьютерной мышью (Дв.3) падение амплитуды мю-ритма было зарегистрировано лишь в отведениях С3 и Р3, но оно не достигало уровня статистической значимости, в остальных отведениях наблюдался рост амплитуды, значимый в локусах Fz, Cz и С4. В данной экспериментальной ситуации (Дв.3) выявлена синхронизация бета-ритма во всех исследуемых областях. Отведения Fz и Cz условно соответствуют дополнительной моторной коре (Babiloni et al., 1999), которая играет значительную роль при обработке сложных движений (Shibasaki et al., 2004), а

также в подготовке и планировании движений (Cunnington et al., 2002). Возможно, для детей данного возраста задание на выполнение относительно простых круговых движений компьютерной мышью было легче, чем задание на захват и перемещение цветного круга при помощи левой кнопки компьютерной мыши, и не требовало особого двигательного контроля. Рост амплитуды мю-ритма в локусе С4 (правополушарная сенсомоторная кора) может быть связана с необходимостью торможения в ипсилатеральном, относительно задействованной руки, полушарии (Leocani et al., 2001; Hummel et al., 2002). При имитации небιологического движения изменений амплитуды мю-ритма не зарегистрировано. Ситуация имитации биологического движения у детей данного возраста сопровождалась снижением амплитуды мю-ритма в центральных (Сz, С4) и всех теменных локусах. Важно отметить, что обнаруженная модуляция мю-активности зарегистрирована относительно предшествующего возрастания амплитуды в этих же локусах при выполнении самостоятельных движений.

У детей 7-9 и 10-12 лет десинхронизация мю-ритма при выполнении самостоятельных движений была обнаружена в большинстве исследуемых областей. При этом, условие осуществления концентрических перемещений цветного круга (Дв.1), в отличие от условия выполнения движений мышью по кругу (Дв.3), сопровождалось десинхронизацией сенсомоторного ритма ещё и во фронтальных локусах (F3, Fz). Известно, что лобные области коры головного мозга осуществляют планирование и подготовку сложных движений (Brown, Staines, 2016). Также предполагается, что более сложные двигательные акты сопровождаются более широко распространенной десинхронизацией мю-активности (Thorpe et al., 2016). Можно предположить, что выполнение перемещений цветного круга у детей 7-12 лет, как и у младшей группы, требовало большего произвольного контроля, что и приводило к вовлечению фронтальных областей коры.

Ситуации имитации биологического и небιологического движений у детей 7-9 и 10-12 лет почти не сопровождались дополнительной модуляцией мю-ритма

относительно выполнения самостоятельных произвольных движений. Выявленный факт может свидетельствовать о том, что у детей данного возраста в условиях подражания дополнительные ресурсы неокортекса, требуемые для переработки разномодальной информации, вовлекаются недостаточно, чтобы успешно имитировать.

В группе подростков 13-15 лет значимая десинхронизация сенсомоторного ритма при выполнении самостоятельных движений была обнаружена во всех исследуемых областях. Снижение амплитуды мю-ритма над фронтальными, центральными и париетальными локусами у детей старшего возраста может быть обусловлено развитием связей между задействованными областями неокортекса. При имитации небιологического движения наблюдалось меньшее падение амплитуды сенсомоторного ритма, чем при выполнении произвольных движений (что особенно заметно во фронтальных и центральных локусах). Можно предположить, что необходимость подражать движениям другого объекта (цветного круга) привела к большей автоматизации движений по заданному паттерну и, как следствие, к ослаблению произвольного компонента моторного контроля собственных движений. У детей данного возраста в ситуации имитации биологического движения наблюдалась дополнительная, по сравнению с наблюдаемой при выполнении задания Дв.3, значимая десинхронизация мю-ритма во всех отведениях. Обращает на себя внимание наибольшая выраженность такой реакции в париетальных локусах. Известно, что париетальные области коры больше вовлечены в переработку информации при наблюдении движений, выполняемых человеком, в сравнении с наблюдением небιологических движений (Saygin, Stadler, 2012). Выявленная в настоящем исследовании модуляция сенсомоторного ритма в данных областях при подражании биологическим движениям может указывать на участие в данном случае находящихся в теменной коре компонентов ЗСМ, связанных с кодированием целей, лежащих в основе наблюдаемых действий (Bonini et al., 2010; Fogassi et al., 2005). Зеркальные нейроны обеспечивают когнитивную интеграцию визуальных, слуховых и

моторных стимулов в процессе социального взаимодействия у детей (Filippi et al., 2016) и взрослых (Schunke et al., 2016; Yin et al., 2017). В связи с этим, можно предположить, что дополнительная десинхронизация мю-ритма при имитации движений другого человека вызвана наличием социального контекста, к которому чувствительна ЗСМ.

При анализе амплитуды альфа-ритма в затылочных областях был выявлен сходный паттерн реактивности альфа-ритма в затылочных отведениях и мю-ритма в теменных локусах при выполнении самостоятельных движений (Дв.1 и Дв.3), а также при имитации движений руки экспериментатора (ИмБ) преимущественно у детей 10-12 и 13-15 лет, что может быть обусловлено большим совпадением частотных диапазонов мю- и альфа-ритмов у детей старшего возраста.

Анализ изменений амплитуды бета-ритма показал, что у детей 4-6 лет при выполнении произвольных перемещений цветного круга (Дв.1), относительно фона, наблюдался рост амплитуды во фронтальных локусах F3 и F4. Установлено, что изменения паттернов ЭЭГ активности в детском и подростковом возрасте обусловлены снижением объема серого вещества, что приводит к перераспределению относительной мощности ЭЭГ по мере взросления. Так, затылочные области созревают раньше, чем лобные, и, соответственно, медленная ЭЭГ активность заменяется более быстрой в затылочных областях раньше, чем в лобных (Dustman et al., 1999). Таким образом, выявленные у детей 4-6 лет эффекты могут быть связаны с ограниченной представленностью бета-ритма во фронтальных областях в данном возрасте. Ситуация имитации биологического и небологического движений у детей данного возраста не сопровождалась дополнительной модуляцией бета-ритма относительно выполнения произвольных движений.

У детей 7-9 лет при выполнении самостоятельных движений (Дв.1 и Дв.3) наблюдался рост амплитуды бета-ритма во фронтальных локусах. Ситуация имитации биологических и небологических движений сопровождалась дополнительным возрастанием амплитуды бета-ритма во фронтальных

отведениях. Известно (Кропотов, 2010), что синхронизация бета-ритма отражает активацию тормозящих ГАМК-эргических клеток и снижение уровня возбуждения данного коркового региона. Исходя из этих представлений и полученных нами данных, можно предположить, что выполнение и имитация действий у детей младшего возраста (4-6 и 7-9 лет) не сопровождалась повышением активности исследуемых областей неокортекса.

У детей 10-12 лет при выполнении произвольных перемещений цветного круга выявлена десинхронизация бета-ритма в локусе С3. Другие исследуемые ситуации не приводили к изменениям амплитуды бета-ритма.

В группе детей 13-15 лет при выполнении произвольных перемещений цветного круга (Дв.1) наблюдалась значимая десинхронизация бета-ритма ЭЭГ в локусах левого полушария С3 и Р3. При выполнении самостоятельных движений компьютерной мышью (Дв.3) падение амплитуды бета-ритма было еще более выраженным и широко представленным (центральные и теменные области). Ситуация подражания небιологическим движениям сопровождалась синхронизацией бета-ритма во фронтальных (F3, Fz) и всех центральных отведениях, а также в локусе Р3. Таким образом, в данной экспериментальной ситуации наблюдались почти идентичные паттерны реактивности как в мю-, так и в бета-диапазоне. В ситуации подражания биологическому движению амплитуда бета-ритма практически не изменялась относительно ситуации самостоятельных движений. Исследования, в которых применялась одновременная регистрация ЭЭГ и функциональная магнитно-резонансная томография (Ritter et al., 2009), привели их авторов к выводу, что десинхронизация роландического бета-ритма является индикатором активации основной массы нейронов соответствующего участка неокортекса. Полученные в результате настоящего исследования данные свидетельствуют о том, что отражение активации неокортекса в виде десинхронизации сенсомоторного бета-ритма характерно только для детей старшего возраста и лишь при выполнении самостоятельных движений, без дополнительных модуляций амплитуды бета-ритма при имитации.

При сравнении индексов реактивности сенсомоторных ритмов в ситуациях имитации действий было выявлено, что подражание биологическим движениям сопровождается у детей бóльшей десинхронизацией, в сравнении с ситуацией подражания небιологическим движениям. Можно предположить, что существуют разные нейронные механизмы обработки информации при восприятии небιологических и биологических движений, в пользу чего свидетельствуют и результаты других исследований. Так, было установлено, что у взрослых волонтеров во время наблюдения за биологическим движением происходит более выраженное снижение амплитуды сенсомоторных ритмов, чем при наблюдении небιологического движения (Ulloa, Pineda, 2007; Perry et al., 2010; Desy, Lepage, 2013; Frenkel-Toledo et al., 2013). В исследовании с использованием фМРТ было показано, что при восприятии движений человека на светодиодном дисплее, активируются префронтальные области коры головного мозга, которые являются частью ЗСМ, чего не наблюдается в ситуации восприятия движений световых точек в случайном порядке (Saygin et al., 2004).

Сравнительный анализ паттернов реактивности сенсомоторных мю- и бета-ритмов у детей разного возраста позволяет прийти к следующим заключениям. У детей младшей возрастной группы (4-6 лет) наибольшая активация фронтальных, центральных и парietальных регионов коры мозга, проявляющаяся в снижении амплитуды мю-ритма, наблюдается при движениях компьютерной мышью, ассоциированных с небιологическим объектом (цветной круг). Имитация биологического движения (движения руки другого человека) сопровождается дополнительной модуляцией только в бета-диапазоне. У детей более старших возрастных групп (7-9 и 10-12 лет) активацию неокортекса отражает только модуляция в диапазоне мю-ритма в ситуациях выполнения самостоятельных движений. Испытуемые 13-15 лет демонстрируют наибольшую активацию фронтальных, центральных и теменных областей коры обоих полушарий в виде десинхронизации мю-ритма не только при выполнении самостоятельных движений, но и при имитации движений другого человека.

Полученные результаты могут свидетельствовать в пользу того, что процессы восприятия и имитации движений других людей у детей младшей возрастной группы находятся на стадии становления, в то время как у подростков эти процессы уже достаточно развиты и сходны с таковыми у взрослых. Выраженная десинхронизация сенсомоторных мю- и бета-ритмов у подростков при совершении самостоятельных движений и мю-ритма при имитации биологического движения может быть обусловлена созреванием моторных, соматосенсорных и ассоциативных областей коры, вовлеченных в выполнение и имитацию действий (см. обзор Segalowitz et al., 2010). Выявленные в настоящем исследовании возрастные особенности реактивности сенсомоторных ритмов могут быть использованы при совершенствовании уже имеющихся коррекционных методик реабилитации детей с ДЦП на основе роботизированных устройств, управляемых по характеристикам ЭЭГ (Ларина и соавт., 2019). Результаты работы указывают на то, что при разработке программного обеспечения данных устройств в качестве зрительных стимулов при работе с детьми могут быть использованы элементы небιологических движений, но при этом учитывать, что чем старше дети, тем более эффективным для активации неокортекса может быть предъявление движущихся биологических объектов.

4.4. Влияние пола на реактивности сенсомоторных ритмов

Анализ особенностей реактивности сенсомоторных ритмов ЭЭГ не выявил различий между мальчиками и девочками в большинстве экспериментальных ситуаций. Пол детей оказывал влияние только в ситуации наблюдения за движениями руки экспериментатора. Так, обнаружена бoльшая десинхронизация мю-ритма в локусах P3, Pz и бета-ритма в отведениях C3, Cz у девочек. В исследованиях с участием взрослых испытуемых сообщалось о большей десинхронизации ЭЭГ в мю-диапазоне у женщин во время просмотра видео с рукой, совершающей действие, по сравнению с участниками мужского пола

(Cheng et al., 2008; Silas et al., 2010). Также в работе с использованием МЭГ было показано, что у женщин, в сравнении с мужчинами, более сильная активация в первичной моторной коре при наблюдении движений руки (Cheng et al., 2006). При этом, в ситуации наблюдения движений тела человека на светодиодном дисплее половых различий в активности мозга обнаружено не было (Perry et al., 2010). Выявленные половые различия в степени десинхронизации сенсомоторных ритмов могут быть связаны с отличиями в структурной организации мозга (Cheng et al., 2009). Известно, что мужчины и женщины различаются по объему мозга (Ruigrok et al., 2014), соотношению серого и белого вещества (Gur et al., 1999) и региональному церебральному кровотоку (Amen et al., 2017). Также существуют данные о том, что показатели произвольного внимания у девочек выше, чем у мальчиков (Смайлова, 2015; Молчанова, Корсунова, 2018). Кроме того, другими исследователями была установлена связь между степенью снижения амплитуды мю-ритма и уровнем эмпатии (Peled-Avron et al., 2016), а еще ранее показано, что женщины лучше справляются с распознаванием действий и эмоций собеседника (McClure, 2000) и имеют более высокий уровень эмпатии (Baron-Cohen et al., 2005). Возможно, выявленные различия в нашем исследовании обусловлены также и половыми различиями в развитии внимания и эмпатии.

Таким образом, большая десинхронизация СМР у девочек может быть обусловлена сочетанием использованных экспериментальных условий с более ранним развитием социальных и когнитивных навыков у девочек.

4.5. Анализ связей реактивности сенсомоторных ритмов с интеллектом, вниманием и состоянием эмоциональной сферы детей

Особенности реактивности мю-ритма у детей с разным уровнем интеллекта. Было исследовано влияние факторов интеллекта и частоты мю-ритма на его реактивность. Фактор возраста не оказывал влияния на изменения амплитуды мю-ритма у детей с разным уровнем общего интеллекта.

Статистически значимые отличия были найдены только в группе детей с высоким уровнем общего интеллекта в ситуациях наблюдения и слухового восприятия движений.

Ряд исследований с использованием фМРТ показал, что процессы передачи информации между теменными и лобными участками коры играют важную роль в интеллектуальном развитии у детей от 5 лет и старше (Karana et al., 2011; Lee et al., 2006; Shaw et al., 2006). Также известно, что области системы зеркальных нейронов человека располагаются в префронтальных и теменных участках коры (Риццолатти, Синигалья, 2012). Установлено, что мю-ритм модулируется различными когнитивными процессами, а его десинхронизация является маркером активации ЗСМ, обеспечивающей реализацию различных аспектов социального познания (Oberman et al., 2007).

Известно, что десинхронизация в альфа-диапазоне отражает активацию коры (Goldman et al., 2002), а люди с высоким IQ демонстрируют большую активацию неокортекса при решении когнитивных задач (Doppelmayr et al., 2005). Также, было обнаружено, что у людей с высоким уровнем невербального интеллекта десинхронизация мю-ритма сильнее и выше скорость моторной адаптации (Anwar et al., 2015). У детей 8-13 лет большая десинхронизация мю-ритма была связана с более высокими показателями интеллекта в тесте Векслера (Raemaekers et al., 2009). Однако, данные исследования не учитывали индивидуальный частотный диапазон мю-ритма.

В соответствии с классическими представлениями, мю-ритм имеет два поддиапазона, отличающиеся своими функциональными и топографическими свойствами. Низкочастотный (8-10 Гц) поддиапазон неспецифичен и демонстрирует широко распространенную десинхронизацию во всех ситуациях движения. Десинхронизация в высокочастотном поддиапазоне (10-13 Гц) более специфична и узко локализована, а также отражает избирательное привлечение внимания (Pfurtscheller et al., 2000). На основании этого мы разделили испытуемых на имеющих низко- (≤ 10 Гц) и высокочастотный (> 10 Гц) диапазон

реактивности. Далее эти две подгруппы рассматривались как характеризующиеся, соответственно, относительно низкой и относительно высокой сенсомоторной специфичностью произвольного контроля простых движений, осуществляемых с помощью компьютерной мыши. У детей, хорошо владеющих компьютерной мышью, мю-ритм десинхронизируется в более высоком частотном диапазоне, т.к. для них данный вид моторного контроля является более специфичным. Степень данной специфичности могла быть обусловлена как опытом использования инструмента в повседневной жизни, так и степенью сосредоточенности на выполнении экспериментальной задачи и, соответственно, более тонким произвольным контролем собственных движений.

При анализе особенностей реактивности мю-ритма была рассмотрена возможность выделения отдельных компонентов «сенсомоторного резонанса» (активация релевантных наблюдаемому действию участков сенсомоторной коры): низкоуровневого, связанного с активацией первичной сенсомоторной коры (отведения С3–С4) и высокоуровневого, связанного с активацией префронтальной (F3–F4) и верхнетеменной (P3–P4) коры. Активация префронтальной коры интерпретировалась нами как актуализация релевантных наблюдаемому движению схем моторного контроля, которую можно условно связать с имплицитным пониманием целей действия, а верхнетеменной – соответствующих зрительно-пространственных паттернов восприятия.

При наблюдении движений максимальная десинхронизация сенсомоторного ритма наблюдалась в теменных отведениях и была свойственна детям с высоким уровнем общего интеллекта и низкой индивидуальной частотой мю-ритма. В исследовании с участием взрослых была продемонстрирована связь между десинхронизацией альфа-ритма в процессе наблюдения за действиями других и уровнем общего интеллекта (Аликина и соавт., 2018). Так, десинхронизация низкочастотного альфа-ритма во фронтальных, центральных и теменных отведениях была максимальной в группе людей с высоким уровнем интеллекта и минимальной – с низким. В других работах также было показано, что в пределах

мю-ритма низкочастотный поддиапазон (8-10 Гц) более чувствителен к наблюдению за действием (Frenkel-Toledo et al., 2013). Таким образом, у детей с низкой сенсомоторной специфичностью и высоким интеллектом десинхронизация мю-ритма при наблюдении движений обусловлена усилением когнитивных процессов.

Дети с высокой сенсомоторной специфичностью и высоким интеллектом в ситуации наблюдения демонстрировали слабую десинхронизацию. Так как задача наблюдения повторяющихся инструментальных движений на протяжении полуминуты не предъявляет высоких требований к процессам восприятия, можно предположить, что дети с высоким интеллектом и высокой сенсомоторной специфичностью (возможно, связанной с навыком владения компьютерной мышью) могут более эффективно распределять когнитивные ресурсы при выполнении поставленных задач, произвольно тормозя активацию зон зрительно-пространственного восприятия теменных областей при наблюдении. Это согласуется с «гипотезой нервной эффективности», согласно которой индивиды с высоким уровнем интеллекта затрачивают меньше мозговых ресурсов при решении задач (Ahern, Beatty, 1979; Sternberg, 2000).

В ситуации слухового восприятия звуков, сопровождающих движения экспериментатора, у детей с высоким уровнем интеллекта степень десинхронизации мю-ритма в сенсомоторных областях зависела от сенсомоторной специфичности. Так, у детей с высокой специфичностью (т.е. самостоятельное выполнение движений сопровождалось десинхронизацией преимущественно высокочастотного мю-ритма) происходила отчетливая десинхронизация мю-ритма, свидетельствующая о высокой активации СМР областей, тогда как у детей с низкой специфичностью (т.е. самостоятельное выполнение движений сопровождалось десинхронизацией преимущественно в низкочастотном диапазоне) мю-ритм десинхронизировался слабо, указывая на малую степень активации сенсомоторных областей коры. Следовательно, можно сделать вывод о том, что у детей с высоким уровнем когнитивного развития

активация сенсомоторных областей при слуховом узнавании действий других людей зависит в большой степени от уровня развития конкретного моторного навыка.

Таким образом, результаты настоящего исследования указывают на то, что при изучении особенностей реактивности мю-ритма ЭЭГ в ситуации восприятия действий другого человека, необходимо предварительно оценивать специфичность реакций ЦНС индивида при самостоятельном осуществлении подобных действий. Дополнительно, необходимо принимать во внимание, какой перцептивный канал является в акте восприятия основным.

Анализ особенностей реактивности бета-ритма у детей с разным уровнем интеллекта. В результате исследования были обнаружены различия в реактивности бета-ритма у детей со средним и высоким уровнем невербального и общего интеллекта. В ситуации подражания движениям экспериментатора у детей 4-6 лет со средним уровнем невербального интеллекта наблюдалась десинхронизация бета-ритма, а у детей с высоким уровнем – преимущественно синхронизация. В группе детей 10-12 лет и подростков 13-15 лет напротив, десинхронизация бета-ритма выявлена у детей с высоким уровнем невербального интеллекта. Влияние общего интеллекта на различия в реактивности бета-ритма было обнаружено в ситуации выполнения самостоятельных движений. Так, у детей 4-6 и 7-9 лет с высоким уровнем общего интеллекта обнаружена синхронизация бета-активности, а у детей со средним интеллектом – десинхронизация. Снижение амплитуды бета-ритма рассматривают как показатель активации сети зеркальных нейронов моторной зоны коры (Babiloni et al., 2016; Rizzolatti, Sinigaglia, 2008). В нашем исследовании у детей младшего возраста (4-6 и 7-9 лет) с высоким уровнем интеллекта бета-ритм меньше десинхронизировался или даже усиливался. Возможно, обнаруженный феномен связан с функционированием антизеркальной системы мозга. Антизеркальные нейроны, активирующиеся при собственных движениях и тормозящиеся при наблюдении за движениями других, были обнаружены при микроэлектродном

исследовании мозга больных эпилепсией (Mukamel et al., 2010). Функциональная роль антизеркальной системы состоит в различении собственных действий от действий окружающих и предотвращении нежелательного их копирования (Rizzolatti, Sinigaglia, 2008). На уровне социального взаимодействия эта система может играть важную роль, уменьшая некритичное подражание чужим действиям. Оптимальное взаимодействие зеркальной и антизеркальной систем обеспечивает наилучшие способности к обучению, при одновременной активации самостоятельного мышления, что и отражается в высоких показателях когнитивного развития.

Вопрос об особенностях реактивности бета-ритма у детей с разным уровнем интеллекта требует дальнейшего изучения. Обсуждение полученных результатов с позиции гипотезы об антизеркальных нейронах может быть недостаточно убедительным, однако оно базируется на уникальном исследовании с имплантацией в мозг человека внутричерепных электродов.

У детей старшего возраста (10-12 и 13-15 лет) при подражании десинхронизация бета-ритма выявлена у детей с высоким уровнем невербального интеллекта. Известно, что чем в большей степени зеркальная система способна к активации (и чем сильнее десинхронизируется бета-ритм), тем успешнее должно протекать обучение ребенка при восприятии действий других людей и подражания им. Таким образом, в более старшем возрасте активация зеркальной системы мозга связана с более высоким уровнем интеллекта.

Анализ связи реактивности сенсомоторных ритмов с показателями внимания и состояния эмоциональной сферы детей. В результате корреляционного анализа были выявлены статистически значимые связи между индексами реактивности сенсомоторных ритмов ЭЭГ и показателями психологических тестов. Так, у детей 4-6, 7-9 и 10-12 лет большей десинхронизации мю- и бета-ритмов ЭЭГ соответствовали более высокие показатели внимания. Снижение амплитуды сенсомоторных ритмов связывают с процессами произвольного внимания (Jones et al., 2010; Anderson, Ding, 2011; Lee

et al., 2013; Weiss et al., 2018). Также, в недавнем исследовании было показано, что для детей с лучшими моторными навыками характерно более быстрое и точное выполнение когнитивных задач (Mierau et al., 2016). Колебания в бета-диапазоне частот отражают процессы выбора релевантной информации о задании (Babiloni et al., 2008; Dockstader et al., 2010; Chung et al., 2017). Результаты одного из исследований указывают на проблемы в адекватной модуляции мю-ритма у детей с синдромом дефицита внимания и гиперактивности (Ter Huurne et al., 2017). Также отмечено улучшение в показателях внимания у пациентов с СДВГ после сеансов БОС, направленных на подавление мю-ритма (Pineda et al., 2008). Если рассматривать реактивность СМР как индикатор активности ЗСМ, то полученные нами результаты свидетельствуют о том, что дети с большей активностью данной системы характеризуются более высокими показателями произвольного внимания, и как следствие могут лучше понимать действия окружающих и лучше обучаться путем подражания.

У детей 13-15 лет в ситуации наблюдения движений экспериментатора большей десинхронизацией мю-ритма ЭЭГ соответствовали более низкие показатели вработывания (определяемые с использованием методики «Таблицы Шульте»). Можно выдвинуть предположение, что для детей данного возраста с меньшей реактивностью ЗСМ характерна лучшая сосредоточенность на выполняемом задании. Также можно предположить, что более сильный эмоциональный резонанс одного лица с другим (что, как правило, отражается в большей реактивности сенсомоторных ритмов) может приводить к увеличению времени, затрачиваемому на выполнение заданий, требующих достаточно высокой концентрации произвольного внимания.

Результаты корреляционного анализа свидетельствуют о том, что большей десинхронизации СМР у детей разного возраста соответствуют меньшие значения по таким шкалам проективной методики ДДЧ, как «Враждебность», «Депрессивность» и «Недоверие к себе», а большей десинхронизации СМР у

детей 10-15 лет и подростков 13-15 лет соответствуют большие значения тревожности, определяемые с помощью опросников.

Известно, что мю-ритм чувствителен не только к когнитивным, но и к эмоциональным воздействиям и десинхронизируется при распознавании эмоций (Pineda, 2005; Moore, Franz, 2017). Можно предположить, что обнаруженное снижение амплитуды мю- и бета-ритмов отражает благоприятное состояние эмоциональной сферы детей. Но такие дети обладают повышенной социальной чувствительностью и, как следствие, тревожностью.

Ранее сообщалось о повышенной мощности бета-ритма ЭЭГ у людей в состоянии тревоги или характеризующихся повышенной личностной тревожностью (Гордеев, 2007; Павленко и соавт., 2009). В исследовании (Эйсмонт и соавт., 2011) было показано, что паттерн ЭЭГ детей 10-11 лет, имеющих повышенный уровень тревожности, характеризуется более высокими значениями спектральной мощности бета-ритма по сравнению с паттерном ЭЭГ детей с низким уровнем тревожности. Данные о связи тревожности с альфа-ритмом противоречивы. Так, было показано, что мощность альфа-ритма отрицательно коррелирует с показателями личностной и ситуативной тревожности (Siciliani et al., 1975; Джебраилова, 2003). В других работах сообщалось, что мощность альфа-ритма в условиях относительного покоя и при выполнении экспериментальных заданий положительно коррелирует с показателями тревожности (Knyazev et al., 2004). Можно предположить, что обнаруженная большая десинхронизация СМР обусловлена их высокой мощностью в состоянии двигательного покоя у более высокотревожных индивидов.

4.6. Реактивность сенсомоторных ритмов у левшей

В ситуации самостоятельного выполнения движений у правшей мю-ритм десинхронизировался во всех отведениях левого полушария, а в отведениях правого полушария (F4, C4) наблюдался рост амплитуды мю-ритма. У левшей в

данной ситуации наблюдалась десинхронизация в обоих полушариях, за исключением локуса F4, в котором выявлен рост амплитуды мю-ритма. Таким образом, максимальные различия в индексах реактивности мю-ритма у правшей и левшей были выявлены в центральном отведении правого полушария и находились на уровне тенденции.

При восприятии на слух движений экспериментатора у правшей десинхронизация мю-ритма наблюдалась только в отведениях F3 и Fz, а в остальных отведениях был зарегистрирован рост амплитуды, тогда как у левшей во всех локусах происходила десинхронизация мю-ритма. Статистической значимости различия в индексах реактивности у правшей и левшей достигали в отведениях F4 и C4.

Явление синхронизации мю-ритма в правом полушарии при совершении движений правшами объяснялось нами ранее как компенсаторное торможение ипсилатерального полушария (см. раздел 4.2). Десинхронизация в обоих полушариях при выполнении левшами движений правой рукой свидетельствует о том, что данная ситуация приводит у левшей к большей когнитивной нагрузке, чем у правшей. В исследовании мю-ритма при движениях пальцем была выявлена бóльшая десинхронизация мю-ритма у правшей в левом полушарии, контралатеральном выполняющей движение руке. Этот эффект авторы объясняют более высокой чувствительностью (специализацией) левой соматосенсорной области у правшей. Левши в этом исследовании проявляли меньшую функциональную асимметрию, чем правши (Stancák, Pfurtscheller, 1996). Известно, что у левшей мозолистое тело больше, чем у правшей, что потенциально способствует активации обоих полушарий (Wittelsohn, 1985). Также обнаружена бóльшая десинхронизация мю-ритма у левшей, в сравнении с правшами (Kourtis et al., 2014).

Левши, участвовавшие в нашем исследовании, во время эксперимента манипулировали компьютерной мышью, держа ее в правой руке, т.к., с их слов и слов их родителей, в повседневной жизни тоже пользуются мышью с помощью

правой руки. Возможно, эта особенность также обусловила десинхронизацию мю-ритма у левшей в обоих полушариях.

4.7. Особенности реактивности сенсомоторных ритмов у детей с задержками психоречевого развития

У детей с ЗПРР в ситуациях подражания движениям другого человека и восприятия звуков, сопровождающих движения, наблюдалась синхронизация сенсомоторных ритмов, в отличие от реакции десинхронизации у нормально развивающихся сверстников.

Было установлено участие ЗСМ (активация которой отражается в десинхронизации сенсомоторных ритмов) в понимании и освоении речи и языка (Buccino et al., 2005). Много фактов свидетельствуют о том, что движения и речь имеют частично перекрывающиеся нейронные субстраты (обзор см. (Willems, Nagoort, 2007)). Показано, что речь оказывает существенное влияние на планирование и выполнение действий (Scorolli, Borghi, 2007; Klepp et al., 2015). В ряде исследований с использованием метода независимых компонент для выявления сенсомоторных мю- и бета-ритмов обнаружили снижение их амплитуд при реализации речевых функций (Bowers et al., 2013; Jenson et al., 2015; Thornton et al., 2018). Предполагают, что десинхронизация в бета-диапазоне отражает процессы внутреннего моделирования при производстве и восприятии речи, а снижение амплитуды мю-ритма связано с сенсорной обратной связью (Jenson et al., 2014). Таким образом, отсутствие десинхронизации сенсомоторных ритмов у детей с ЗПРР является следствием нарушения функционирования нервной системы, в частности ЗСМ, что обуславливает трудности в процессах подражания, обучения, освоения языка и речи.

Кроме синхронизации СМР в ситуациях имитации движений и слухового восприятия движений у детей с ЗПРР также наблюдалась нетипичная для нормально развивающихся детей десинхронизация бета-ритма в правом

полушарии и на срединной линии в ситуации наблюдения действий экспериментатора. Можно предположить, что дети с ЗПРР в данной ситуации затрачивали больше когнитивных ресурсов для обработки поступающей информации, что сопровождалось бóльшим снижением амплитуды в бета-диапазоне. Также данный феномен может быть связан с функционированием антизеркальных нейронов, которые активируются при выполнении движений и тормозятся при наблюдении за движениями других (Mukamel et al., 2010). Известно, что торможение нейронов коры отражается в ЭЭГ в виде синхронизации бета-ритма (Кропотов, 2010). Таким образом, десинхронизации бета-ритма при наблюдении действий у детей с ЗПРР может свидетельствовать о нарушении функционирования антизеркальной системы мозга.

Заключение

Проведенное исследование позволило получить ряд новых и интересных фактов об особенностях реактивности сенсомоторных ритмов у детей 4-15 лет. Анализ индивидуальных параметров мю-ритма позволил установить, что частотный диапазон мю-ритма в каждой возрастной группе детей широко варьирует, и поэтому средняя частота мю-ритма значимо не различается у детей разного возраста. Можно сделать вывод о том, что частота сенсомоторного мю-ритма является более независимой от возраста характеристикой по сравнению с частотой альфа-ритма, которая имеет отчетливую тенденцию к увеличению по мере взросления. Полученный результат также указывает на то, что определение индивидуальных границ сенсомоторного ритма является необходимым условием для проведения исследований его реактивности.

Выявлена десинхронизация СМР при выполнении, наблюдении и слуховом восприятии движений, которая становилась более выраженной по мере взросления детей, что указывает на то, что реакция десинхронизации сенсомоторных ритмов у детей усиливается по мере развития ЦНС и усвоения определенных двигательных навыков.

При имитации движений небиологического объекта наблюдалась преимущественно синхронизация сенсомоторных ритмов. При подражании движениям биологического объекта выявлена десинхронизация СМР, что может указывать на активацию ЗСМ, ответственной за понимание действий, выполняемых другими индивидами.

В ситуации наблюдения движений активация сенсомоторных областей, проявляющаяся в десинхронизации мю-ритма, была более выражена у детей всех возрастных групп с высоким уровнем общего интеллекта и низкой сенсомоторной специфичностью при манипуляциях с компьютерной мышью. В ситуации слухового восприятия движений бо́льшая активация сенсомоторных областей происходила у детей с высоким уровнем когнитивного развития и высокой

сенсомоторной специфичностью при манипуляциях с компьютерной мышью. Данный результат указывает на то, что при изучении особенностей реактивности мю-ритма ЭЭГ в ситуации восприятия действий другого человека, необходимо предварительно оценивать специфичность реакций ЦНС индивида при самостоятельном осуществлении подобных действий.

Выявлена десинхронизация бета-ритма при имитации биологического движения у детей 4-6 со средним уровнем интеллекта, а в группах детей 10-12 и 13-15 лет – с высоким интеллектом, что может быть обусловлено возрастными особенностями взаимодействия зеркальной и антизеркальной систем мозга.

В результате корреляционного анализа было обнаружено, что большей десинхронизации СМР соответствовали более высокие показатели внимания, низкие показатели по шкалам методики «Дом-Дерево-Человек», но и более высокие показатели тревожности.

У детей с задержками психоречевого развития в различных экспериментальных ситуациях наблюдался преимущественно рост амплитуды СМР, в отличие от типично развивающихся сверстников, демонстрирующих снижение амплитуды. Отсутствие десинхронизации сенсомоторных ритмов у детей с ЗПРР может быть следствием нарушения функционирования нервной системы, в частности зеркальной системы мозга, что обуславливает трудности в процессах подражания, обучения, освоения языка и речи.

Полученные в настоящей работе данные указывают на перспективность проведения дальнейших исследований реактивности сенсомоторных ритмов ЭЭГ у детей и открывают возможности разработки новых методов оценки когнитивного развития и коррекции психоречевых и двигательных нарушений у детей с использованием современных нейро- и психофизиологических технологий.

Выводы

1. В результате исследования выявлены статистически значимые изменения амплитуды сенсомоторных ритмов (СМР) ЭЭГ в различных экспериментальных ситуациях, а также статистически значимые связи между параметрами СМР и психологическими показателями у детей в возрасте 4-15 лет.

2. В группе детей 13-15 лет зарегистрированы значимо более низкие амплитуды СМР относительно детей более младших возрастных групп (4-6, 7-9 и 10-12 лет). Частотные границы индивидуально определенного мю-ритма у детей 4-15 лет широко варьируют, и средние величины частоты мю-ритма значимо не отличаются у разных возрастных групп.

3. При выполнении, наблюдении и слуховом восприятии движений обнаружена десинхронизация мю-ритма, которая становится более выраженной по мере взросления детей. Бета-ритм демонстрирует снижение амплитуды в ситуациях выполнения и наблюдения движений у детей старшего возраста (10-12 и 13-15 лет), а при слуховом восприятии движений десинхронизация происходит у детей 4-6, 10-12 и 13-15 лет.

4. В ситуации имитации движений небиологического объекта (цветной круг) наблюдается синхронизация сенсомоторных мю- и бета-ритмов ЭЭГ, а при имитации движений биологического объекта (рука экспериментатора) – десинхронизация только мю-ритма.

5. На реактивность мю-ритма сопряженное влияние оказывают факторы частоты мю-ритма и интеллекта. В ситуации наблюдения движений дети всех возрастных групп с высоким уровнем интеллекта и низкой индивидуальной частотой мю-ритма демонстрируют более выраженную десинхронизацию сенсомоторного ритма, чем дети с высокой частотой мю-ритма. При слуховом восприятии движений более выраженная десинхронизация сенсомоторного ритма характерна детям с высоким уровнем интеллекта и высокой индивидуальной частотой мю-ритма.

6. Десинхронизация бета-ритма в ситуациях самостоятельного выполнения и имитации движений другого человека наблюдается у детей 4-6 и 7-9 лет со средним уровнем интеллекта, а в группах детей 10-12 и 13-15 лет – у детей с высоким интеллектом.

7. Больше десинхронизации СМР у детей разного возраста соответствуют более высокие показатели внимания, меньшие значения по шкалам теста «Дом – Дерево – Человек», но и большие значения тревожности.

Список сокращений

БОС – биологическая обратная связь

ДДЧ – методика «Дом – Дерево – Человек»

ДЦП – детский церебральный паралич

ЗПРР – задержка психоречевого развития

ЗСМ – зеркальная система мозга

МЭГ – магнитоэнцефалография

РАС – расстройства аутистического спектра

СДВГ – синдром дефицита внимания и гиперактивности

СМР – сенсомоторные ритмы

ТМС – транскраниальная магнитная стимуляция

ЦНС – центральная нервная система

ЭЭГ – электроэнцефалограмма

Список литературы

1. Аликина М.А., Махин С.А., Павленко В.Б. Люди с высоким уровнем общего интеллекта демонстрируют более выраженную десинхронизацию мю-ритма при наблюдении за действиями других // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия. – 2018. – Т. 4 (70), № 3. – С. 26-34.
2. Базанова О.М., Афтанас Л.И. Использование индивидуальных характеристик ЭЭГ для повышения эффективности нейробиоуправления // Журнал неврологии и психиатрии имени С.С. Корсакова. – 2006. – Т. 106, № 2. – С. 31-36.
3. Базанова О.М. Современная интерпретация альфа-активности электроэнцефалограммы // Успехи физиологических наук. – 2009. – Т. 10, № 3. – С. 32-53.
4. Безруких М.М., Крещенко О.Ю. Особенности речевого развития и трудности обучения письму и чтению у школьников 1-х и 3-х классов // Нов. исследования. – 2003. – № 1. – С. 68-77.
5. Беляускайте Р.Ф. Рисуночные пробы как средство диагностики развития личности ребенка // Психологическое обследование детей дошкольного – младшего школьного возраста: Тексты и методические материалы / Ред.-сост. Г. В. Бурменская. – М.: УМК «Психология», 2003. – С. 220-231.
6. Галкин Д.В., Эйсмонт Е.В., Кайда А.И., Павленко В.Б. Реактивность сенсомоторного бета-ритма ЭЭГ у детей четырех-четырнадцати лет // Ученые записки КФУ им. В.И. Вернадского. Биология. Химия. – 2016. – Т. 2 (68), № 4. – С.8-20.
7. Гордеев С.А. Особенности биоэлектрической активности мозга при высоком уровне тревожности человека // Физиология человека. – 2007. – Т. 33, № 4. – С. 11-17.

8. Джебраилова Т.Г. Спектральные характеристики ЭЭГ у студентов с различной личностной тревожностью в ситуации экзаменационного стресса // Журн. высш. нерв. деятельности. – 2003. – Т. 53, № 4. – С. 495-502.
9. Елисеев О.П. Практикум по психологии личности. – СПб.: Питер, 2001. – 560 с.
10. Заваденко Н.Н., Суворинова Н.Ю., Румянцева М.В. Трудности школьного обучения: гиперактивное расстройство с дефицитом внимания и дислексия // Педиатрия (приложение к Consilium medicum). – 2006. – Т. 8, № 2. – С.47-52.
11. Зайцева Ю.С. Зеркальные клетки и социальная когниция в норме и при шизофрении // Социальная и клиническая психиатрия. – 2013. – Т. 23, № 2. – С. 96-105.
12. Зенков Л.Р. Клиническая эпилептология (с элементами нейрофизиологии). Руководство для врачей. 2-е изд., испр. и доп. – М.: МИА, 2010. – 405 с.
13. Ильина М.Н. Психологическая оценка интеллекта у детей. – П.: Питер, 2006. – 368 с.
14. Королёва Н.В., Небера С.А., Гутник И.Н. Ведущие показатели зрелости биоэлектрической активности головного мозга у детей в возрасте от 1 до 7 лет // Физиология человека. – 2002. – Т.28, № 6. – С. 57-63.
15. Косоногов В. Зеркальные нейроны: краткий научный обзор. Ростов-на-Дону.: Антей, 2009. – 24 с.
16. Костина Л.М. Методы диагностики тревожности. – СПб.: Речь, 2006. – 198 с.
17. Кропотов Ю.Д. Количественная ЭЭГ, когнитивные вызванные потенциалы мозга человека и нейротерапия. – Донецк: Издатель Заславский Ю.А., 2010. – 506 с.
18. Ларина Н.В., Корсунская Л.Л., Власенко С.В. Комплекс «Экзокисть-2» в реабилитации верхней конечности при детском церебральном параличе с использованием неинвазивного интерфейса «мозг-компьютер» // Нервно-мышечные болезни. – 2019. – Т. 9, № 4. – С. 44-50.

19. Лебедева Н.Н., Буркитбаев С.Е., Каримова Е.Д. Активация зеркальной системы мозга зависит от способа предъявления стимулов: непосредственно экспериментатором или как видеоролик // Журнал высшей нервной деятельности. – 2020. – Т. 70, № 4. – С. 460-472.
20. Лебедева Н.Н., Зуфман А.И., Мальцев В.Ю. Система зеркальных нейронов мозга: ключ к обучению, формированию личности и пониманию чужого сознания // Успехи физиологических наук. – 2017. – Т. 48, № 4. – С. 16-28.
21. Лебедева Н.Н., Каримова Е.Д., Карпычев В.В., Мальцев В.Ю. Зеркальная система мозга при наблюдении, выполнении и представлении моторных задач – нейрофизиологическое отражение восприятия чужого сознания // Журнал высшей нервной деятельности. – 2018. – Т. 68, № 2. – С. 204-215.
22. Молчанова Л.Н., Корсунова Е.Д. Гендерные особенности структурной организации внимания у детей дошкольного возраста // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Гуманитарные науки. – 2018. – Т. 37, № 2. – С. 336-347.
23. Мухин К.Ю., Петрухин А.С., Глухова Л.Ю. Эпилепсия. Атлас электроклинической диагностики. – М.: Альварес Пабблишинг, 2004. – 439 с.
24. Павленко В.Б., Черный С.В., Губкина Д.Г. ЭЭГ-корреляты тревоги, тревожности и эмоциональной стабильности у взрослых здоровых испытуемых // Нейрофизиология. – 2009. – Т. 41, № 5. – С. 400-408.
25. Прихожан А.М. Тревожность у детей и подростков: психологическая природа и возрастная динамика. – М.: Московский психолого-социальный институт: НПО «МОДЭК», 2000. – 304 с.
26. Прихожан А.М., Толстых Н.Н. Психология сиротства. – СПб.: Питер, 2005. – 400 с.
27. Риццолатти Дж., Синигалья К. Зеркала в мозге: О механизмах совместного действия и сопереживания. – М: Языки славянских культур, 2012. – 208 с.
28. Рогов Е.И. Настольная книга практического психолога в образовании. – М: ВЛАДОС, 1995. – 529 с.

29. Смайлова С.А. Гендерные особенности внимания младших школьников // Проблемы современного педагогического образования. – 2015. – № 46-2. – С. 423-429.
30. Умрюхин Е.А., Джебраилова Т.Д., Коробейникова И.И. Индивидуальные особенности достижения результатов целенаправленной деятельности и спектральные характеристики ЭЭГ студентов в предэкзаменационной ситуации // Психологический журнал. – 2005. – Т. 26, № 4. – С. 57-65.
31. Фролов А.А., Бобров П.Д. Интерфейс мозг-компьютер: нейрофизиологические предпосылки и клиническое применение // Журнал высшей нервной деятельности. – 2017. – Т. 67, № 4. – С. 365-376.
32. Эйсмонт Е.В., Луцюк Н.В., Павленко В.Б. Оценка и коррекция тревожности у детей и подростков: ЭЭГ-исследование и нейротерапия. – Saarbrücken (Germany): LAP Lambert Academic Publishing, 2011. – 144 с.
33. Adhikari B.M., Epstein C.M., Dhamala M. Enhanced brain network activity in complex movement rhythms: A simultaneous functional magnetic resonance imaging and electroencephalography study // Brain Connect. – 2018. – V. 8, № 2. – P. 68-81.
34. Ahern S., Beatty J. Pupillary responses during information processing vary with Scholastic Aptitude Test scores // Science. – 1979. – V. 205 (4412). – P. 1289-1292.
35. Alayrangues J., Torrecillos F., Jahani A., Malfait N. Error-related modulations of the sensorimotor post-movement and foreperiod beta-band activities arise from distinct neural substrates and do not reflect efferent signal processing // Neuroimage. – 2019. – V. 184. – P. 10-24.
36. Alegre M., Imirizaldu L., Valencia M., Iriarte J., Arcocha J., Artieda J. Alpha and beta changes in cortical oscillatory activity in a go/no go randomly-delayed response choice reaction time paradigm // Clin. Neurophysiol. – 2006. – V. 117, № 1. – P. 16–25.
37. Amen D.G., Trujillo M., Keator D., Taylor D.V., Willeumier K., Meysami S., Raji C.A. Gender-Based cerebral perfusion differences in 46,034 functional neuroimaging scans // J. Alzheimers Dis. – 2017. – V. 60, № 2. – P. 605-614.

38. Anderson K.L., Ding M. Attentional modulation of the somatosensory mu rhythm // *Neuroscience*. 2011. – V. 180. – P. 165-80.
39. Andrew C., Pfurtscheller G. On the existence of different alpha band rhythms in the hand area of man // *Neurosci Lett*. – 1997. – V. 222, № 2. – P. 103-106.
40. Angelini M., Fabbri-Destro M., Lopomo N.F., Gobbo M., Rizzolatti G., Avanzini P. Perspective-dependent reactivity of sensorimotor mu rhythm in alpha and beta ranges during action observation: an EEG study // *Sci Rep*. – 2018. – V. 8(1). – P. 124-129.
41. Antognini K., Daum M.M. Toddlers show sensorimotor activity during auditory verb processing // *Neuropsychologia*. – 2019. – V. 126. – P. 82-91.
42. Anwar M.N., Navid M.S., Khan M., Kitajo K. A possible correlation between performance IQ, visuomotor adaptation ability and mu suppression // *Brain Res*. – 2015. – V. 1603. – P. 84-93.
43. Arnett K., Roach A., Elzy M., Jelsone-Swain L. Childhood emotional invalidation and right hemispheric mu suppression during a pain empathy task: An EEG study // *Soc Neurosci*. – 2019. – V. 14, № 2. – P. 236-250.
44. Arnstein D., Cui F., Keysers C., Maurits N.M., Gazzola V. μ -suppression during action observation and execution correlates with BOLD in dorsal premotor, inferior parietal, and SI cortices // *J Neurosci*. – 2011. – V. 31. – P. 14243-14249.
45. Asadi-Pooya A.A., Dlugos D., Skidmore C., Sperling M.R. Atlas of Electroencephalography, 3rd Edition // *Epileptic Disord*. – 2017. – V. 19, № 3. – P. 384.
46. Avanzini P., Fabbri-Destro M., Dalla Volta R., Daprati E., Rizzolatti G., Cantalupo G. The dynamics of sensorimotor cortical oscillations during the observation of hand movements: an EEG study // *PLoS One*. – 2012. – V. 7, № 5: 37534.
47. Babiloni C., Capotosto P., Brancucci A., Del Percio C., Petrini L., Buttiglione M., Cibelli G., Romani G.L., Rossini P.M., Arendt-Nielsen L. Cortical alpha rhythms are related to the anticipation of sensorimotor interaction between painful stimuli and movements: a high-resolution EEG study // *J Pain*. – 2008. – V. 9. – P. 902-911.

48. Babiloni C., Carducci F., Cincotti F., Rossini P.M., Neuper C., Pfurtscheller G., Babiloni F. Human movement-related potentials vs desynchronization of EEG alpha rhythm: a high-resolution EEG study // *Neuroimage*. – 1999. – V. 10. – P. 658-665.
49. Babiloni C., Percio C.D., Vecchio F., Sebastiano F., Di Gennaro G., Quarato P.P., Morace R., Pavone L., Soricelli A., Noce G., Esposito V., Rossini P.M., Gallese V., Mirabella G. Alpha, beta and gamma electrocorticographic rhythms in somatosensory, motor, premotor and prefrontal cortical areas differ in movement execution and observation in humans // *Clin. Neurophysiol.* – 2016. – V. 127, № 1. – P. 641-654.
50. Barger B.D., Campbell J.M., McDonough J.D. Prevalence and onset of regression within autism spectrum disorders: a meta-analytic review // *J Autism Dev Disord.* – 2013. – V. 43. – P. 817-828.
51. Baron-Cohen S., Knickmeyer R., Belmonte M.K. Sex differences in the brain: implications for explaining autism // *Science*. – 2005. – V. 310. – P. 819-823.
52. Baron-Cohen S., Scott F.J., Allison C., Williams J., Bolton P., Matthews F.E., Brayne C. Prevalence of autism-spectrum conditions: UK school-based population study // *Br J Psychiatry*. – 2009. – V. 194, № 6. – P. 500-509.
53. Barry R.J., Clarke A.R., Johnstone S.J., Brown C.R. EEG differences between eyes-closed and eyes-open resting conditions // *Clinical Neurophysiology*. – 2007. – V. 118. P. 2765-2773.
54. Basar E. Brain function and oscillations. I. Brain oscillations. Principles and approaches. – Berlin: Springer, 1998. – 380 p.
55. Bazanova O.M., Vernon D. Interpreting EEG alpha activity // *Neurosci Biobehav Rev.* – 2014. – V. 44. – P. 94-110.
56. Bechtold L., Ghio M., Lange J., Bellebaum C. Event-related desynchronization of mu and beta oscillations during the processing of novel tool names // *Brain Lang.* – 2018. – V. 177-178. – P. 44-55.
57. Berchicci M., Zhang T., Romero L., Peters A., Annett R., Teuscher U., Bertollo M., Okada Y., Stephen J., Comani S. Development of mu rhythm in infants and preschool children // *Dev Neurosci*. – 2011. – V. 33, № 2. – P. 130-143.

58. Bernier R., Dawson G., Webb S., Murias M. EEG Mu Rhythm and Imitation Impairments in Individuals with Autism Spectrum Disorder // *Brain Cogn.* – 2007. – V. 64, № 3. – P. 228-237.
59. Bimbi M., Festante F., Coudé G., Vanderwert R.E., Fox N.A., Ferrari P.F. Simultaneous scalp recorded EEG and local field potentials from monkey ventral premotor cortex during action observation and execution reveals the contribution of mirror and motor neurons to the mu-rhythm // *Neuroimage.* – 2018. – V. 175. P. 22-31.
60. Binder E., Dovern A., Hesse M.D., Ebke M., Karbe H., Saliger J., Fink G.R., Weiss P.H. Lesion evidence for a human mirror neuron system // *Cortex.* – 2017. – V. 90. –P. 125-137.
61. Bonini L., Rozzi S., Serventi F.U., Simone L., Ferrari P.F., Fogassi L. Ventral premotor and inferior parietal cortices make distinct contribution to action organization and intention understanding // *Cereb. Cortex.* – 2010. – № 20. – P. 1372-1385.
62. Bowers A., Saltuklaroglu T., Harkrider A., Cuellar M. Suppression of the μ -rhythm during speech and non-speech discrimination revealed by independent component analysis: implications for sensorimotor integration in speech processing // *PLoS One.* – 2013. – V. 8, № 8: 72024.
63. Braadbaart L., Williams J.H., Waiter G.D. Do mirror neuron areas mediate mu rhythm suppression during imitation and action observation? // *Int J Psychophysiol.* – 2013. – V. 89. – P. 99-105.
64. Brovelli A., Ding M., Ledberg A., Chen Y., Nakamura R., Bressler S.L. Beta oscillations in a large-scale sensorimotor cortical network: directional influences revealed by Granger causality // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* – 2004. – V. 101. – P. 9849-9854.
65. Brown E.C., Wiersema J.R., Pourtois G., Brune M. Modulation of motor cortex activity when observing rewarding and punishing actions // *Neuropsychologia.* – 2013. – V. 51, №1. – P. 52-58.

66. Brown M.N., Staines W.R. Differential effects of continuous theta burst stimulation over left premotor cortex and right prefrontal cortex on modulating upper limb somatosensory input // *Neuroimage*. – 2016. – V. 127. – P. 97-109.
67. Brugha T.S., McManus S., Bankart J., Scott F., Purdon S., Smith J., Bebbington P., Jenkins R., Meltzer H. Epidemiology of autism spectrum disorders in adults in the community in England // *Arch Gen Psychiatry*. – 2011. – V. 68. – P. 459-465.
68. Brunsdon V.E.A., Bradford E.E.F., Ferguson H.J. Sensorimotor mu rhythm during action observation changes across the lifespan independently from social cognitive processes // *Dev Cogn Neurosci*. – 2019. – V. 38. – P. 100659.
69. Bryant L.J., Cuevas K. Effects of active and observational experience on EEG activity during early childhood // *Psychophysiology*. – 2019. – V. 56, № 7. – P. 13360.
70. Buccino G., Riggio L., Melli G., Binkofski F., Gallese V., Rizzolatti G. Listening to action-related sentences modulates the activity of the motor system: a combined TMS and behavioral study // *Brain Res Cogn Brain Res*. – 2005. – V. 24, № 3. – P. 355-363.
71. Buneo C.A., Jarvis M.R., Batista A.P., Andersen R.A. Direct visuomotor transformations for reaching // *Nature*. – 2002. – V. 416. – P. 632-636.
72. Buxton R.B. Dynamic models of BOLD contrast // *Neuroimage*. – 2012. – V. 62, № 2. – P. 953-961.
73. Cacace A.T., McFarland D.J. Spectral dynamics of electroencephalographic activity during auditory information processing // *Hearing Research*. – 2003. – V. 176, № 1-2. – P. 25-41.
74. Cannon E.N., Yoo K.H., Vanderwert R.E., Ferrari P.F., Woodward A.L., Fox N.A. Action experience, more than observation, influence mu rhythm desynchronization. *PLoS One*. – 2014. – V. 9, № 3: 92002.
75. Carr L., Iacoboni M., Dubeau M.C., Mazziotta J.C., Lenzi G.L. Neural mechanisms of empathy in humans: a relay from neural systems for imitation to limbic areas // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2003. – V. 100. – P. 5497-5502.
76. Cerri G., Cabinio M., Blasi V., Borroni P., Iadanza A., Fava E., Fonia L., Ferpozzi V., Riva M., Casarotti A., Martinelli Boneschi F., Falini A., Bello L. The

mirror neuron system and the strange case of Broca's area // *Hum Brain Mapp.* – 2015. – V. 36. – P. 1010-1027.

77. Chatrian G.E., Petersen M.C., Lazarte A. The blocking of the rolandic wicket rhythm and some central changes related to movement // *Electroenceph Clin Neurophysiol.* – 1959. – V. 11. – P. 497-510.

78. Cheng Y., Chen C., Decety J. An EEG/ERP investigation of the development of empathy in early and middle childhood // *Developmental Cognitive Neuroscience.* – 2014. – V. 10. – P. 160-169.

79. Cheng Y., Chou K.H., Decety J., Chen I.Y., Hung D., Tzeng O.J., Lin C.P. Sex differences in the neuroanatomy of human mirror-neuron system: A voxel based morphometric investigation // *Neuroscience.* – 2009. – V. 158, № 2. – P. 713-720.

80. Cheng Y., Lee P.-L., Yang C.-Y., Lin C.-P., Hung D., Decety J. Gender differences in the mu rhythm of the human mirror neuron system // *PLoSone.* – 2008. – V. 3, № 5: 2113.

81. Cheng Y., Tzeng O.J.L., Decety J., Imada T., Hsieh J.C. Gender differences in the human mirror system: a magnetoencephalography study // *Neuroreport.* – 2006. – V. 17. – P. 1115-1119.

82. Cheyne D.O. MEG studies of sensorimotor rhythms: a review // *Exp Neurol.* – 2013. – V. 245. – P. 27-39.

83. Chu C.J., Leahy J., Pathmanathan J., Kramer M.A., Cash S.S. The maturation of cortical sleep rhythms and networks over early development // *Clin Neurophysiol.* – 2014. – V. 125, № 7. – P. 1360-1370.

84. Chung J.W., Ofori E., Misra G., Hess C.W., Vaillancourt D.E. Beta-band activity and connectivity in sensorimotor and parietal cortex are important for accurate motor performance // *Neuroimage.* – 2017. – V. 144(Pt A). – P. 164-173.

85. Clarke A.R., Barry R.J., McCarthy R., Selikowitz M. Age and sex effects in the EEG: development of the normal child // *Clin Neurophysiol.* – 2001. – V. 112, № 5. – P. 806-814.

86. Cochin S., Barthelemy C., Roux S., Martineau J. Observation and execution of movement: similarities demonstrated by quantified electroencephalography // *Eur. J. Neurosci.* – 1999. – № 11. – P. 1839-1842.
87. Coll M.P., Bird G., Catmur C., Press C. Cross-modal repetition effects in the mu rhythm indicate tactile mirroring during action observation // *Cortex.* – 2015. – V. 63. – P. 121-131.
88. Connolly J.D., Andersen R.A., Goodale M.A. FMRI evidence for a “parietal reach region” in the human brain // *Exp Brain Res.* – 2003. – V. 153. – P. 140-145.
89. Courtemanche R., Lamarre Y. Localfield potential oscillations in primate cerebellar cortex: synchronization with cerebral cortex during active and passive expectancy // *J. Neurophysiol.* – 2005. – V. 93. – P. 2039-2052.
90. Cragg L., Kovacevic N., McIntosh A. R., Poulsen C., Martinu K., Leonard G., Paus T. Maturation of EEG power spectra in early adolescence: a longitudinal study // *Dev Sci.* – 2011. – V. 14, № 5. – P. 935-943.
91. Culham J.C., Valyear K.F. Human parietal cortex in action // *Curr. Opin. Neurobiol.* – 2006. – V. 16. – P. 205-212.
92. Cunnington R., Windischberger C., Deecke L., Moser E. The preparation and execution of self-initiated and externally-triggered movement: a study of event-related fMRI // *Neuroimage.* – 2002. – V. 15. – P. 373-385.
93. Dapretto M., Davies M.S., Pfeifer J.H., Scott A., Sigman M., Bookheimer S.Y., Iacoboni M. Understanding emotions in others: mirror neuron dysfunction in children with autism spectrum disorders // *Nature neuroscience.* – 2006. – V. 9. – P. 28-30.
94. Datko M., Pineda J.A., Muller R.A. Positive effects of neurofeedback on autism symptoms correlate with brain activation during imitation and observation // *Eur J Neurosci.* – 2018. – V. 47, № 6. – P. 579-591.
95. Debnath R., Salo V.C., Buzzell G.A., Yoo K.H., Fox N.A. Mu rhythm desynchronization is specific to action execution and observation: Evidence from time-frequency and connectivity analysis // *Neuroimage.* – 2019. – V. 184. – P. 496-507.

96. Decety J., Jackson P.L. The functional architecture of human empathy // Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews. – 2004. – V. 3. – P. 71-100.
97. Denis D., Rowe R., Williams A.M., Milne E. The role of cortical sensorimotor oscillations in action anticipation // Neuroimage. – 2017. – V. 146. – P. 1102-1114.
98. Desy M.C., Lepage J.F. Skin color has no impact on motor resonance: evidence from mu rhythm suppression and imitation // Neurosci Res. – 2013. – V. 77, № 1-2. – P. 58-63.
99. de Waal F.B.M. The antiquity of empathy // Science. – 2012. – V. 336. – P. 874-876.
100. Diniz C., Velasques B., Bittencourt J., Peressutti C., Machado S., Teixeira S., Santos J.L., Salles J.I., Basile L.F., Anghinah R., Cheniaux E., Nardi A.E., Cagy M., Piedade R., Arias-Carrión O., Ribeiro P. Cognitive mechanisms and motor control during a saccadic eye movement task: evidence from quantitative electroencephalography // Arq Neuropsiquiatr. – 2012. – V. 70, № 7. – P. 506-513.
101. Di Rienzo F., Barlaam F., Daligault S., Delpuech C., Roy A.C., Bertrand O., Jerbi K., Schmitz C. Tracking the acquisition of anticipatory postural adjustments during a bimanual load-lifting task: A MEG study // Hum Brain Mapp. – 2019. – V. 40, № 10. – P. 2955-2966.
102. Dockstader C., Cheyne D., Tannock R. Cortical dynamics of selective attention to somatosensory events // Neuroimage. – 2010. – V. 49. – P. 1777-1785.
103. Doppelmayr M., Klimesch W., Hödlmoser K., Sauseng P., Gruber W. Intelligence related upper alpha desynchronization in a semantic memory task // Brain Res. Bull. – 2005. – V. 66, № 2. – P. 171-177.
104. Dreher J.C., Koechlin E., Tierney M., Grafman J. Damage to the frontopolar cortex is associated with impaired multitasking // PLoSOne. – 2008. – V. 3, № 9: e3227.
105. Drew A.R., Meltzoff A.N., Marshall P.J. Interpersonal influences on body representations in the infant brain // Front Psychol. – 2018. – V. 9. – P. 2601.

106. Dustman R.E., Shearer D.E., Emmerson R.Y. Life-span changes in EEG spectral amplitude, amplitude variability and mean frequency // *Clinical Neurophysiology*. – 1999. – V. 110, № 8. – P. 1399-1409.
107. Fecteau S., Carmant L., Tremblay C., Robert M., Bouthiller A., Theoret H: A motor resonance mechanism in children? Evidence from subdural electrodes in a 36-month-old child // *NeuroReport*. – 2004. – V. 15. – P. 2625-2627.
108. Ferrari P.F., Gerbella M., Coude G., Rozzi S. Two different mirror neuron networks: The sensorimotor (hand) and limbic (face) pathways // *Neuroscience*. – 2017. – V. 358. – P. 300-315.
109. Filgueiras A., Conde E.F.Q., Hall C.R. The neural basis of kinesthetic and visual imagery in sports: an ALE meta-analysis // *Brain Imaging Behav.* – 2018. – V. 12. – P. 1513-1523.
110. Fitzpatrick P., Mitchell T., Schmidt R.C., Kennedy D., Frazier J.A. Alpha band signatures of social synchrony // *Neurosci Lett.* – 2019. – V. 699. – P. 24-30.
111. Filippi C.A., Cannon E.N., Fox N.A., Thorpe S.G., Ferrari P.F., Woodward A.L. Motor system activation predicts goal imitation in 7-month-old infants // *Psychol. Sci.* – 2016. – V. 27. – P. 675-684.
112. Fogassi L., Ferrari P.F., Gesierich B., Rozzi S., Chersi F., Rizzolatti G. Parietal lobe, from action organization to intention understanding // *Science*. – 2005. – V. 308. – P. 662-667.
113. Fombonne E., Quirke S., Hagen A. Epidemiology of pervasive developmental disorders. Autism spectrum disorders. – NY: Oxford University Press, 2011. – P. 90-111.
114. Forschack N., Nierhaus T., Muller M.M., Villringer A. Alpha-band brain oscillations shape the processing of perceptible as well as imperceptible somatosensory stimuli during selective attention // *J Neurosci.* – 2017. – V. 37, № 29. – P. 6983-6994.
115. Fox N.A., Bakermans-Kranenburg M.J., Yoo K.H., Bowman L.C., Cannon E.N., Vanderwert R.E., Ferrari P.F., van IJzendoorn M.H. Assessing human mirror activity

with EEG mu rhythm: A meta-analysis // *Psychol Bull.* – 2016. – V. 142, №3. – P. 291-313.

116. Foxe J.J., Snyder A.C. The role of alpha-band brain oscillations as a sensory suppression mechanism during selective attention // *Frontiers in Psychology.* – 2011. – V. 2. – P. 154.

117. Frenkel-Toledo S., Bentin S., Perry A., Liebermann D.G., Soroker N. Dynamics of the EEG power in the frequency and spatial domains during observation and execution of manual movements // *Brain Res.* – 2013. – V. 1509. – P. 43-57.

118. Friedrich E.V.C., Sivanathan A., Lim T., Suttie N., Louchart S., Pillen S., Pineda J.A. An effective neurofeedback intervention to improve social interactions in children with autism spectrum disorder // *J. Autism Dev. Disord.* – 2015. – V. 45. – P. 4084-4100.

119. Fu Y., Chen J., Xiong X. Calculation and analysis of microstate related to variation in executed and imagined movement of force of hand clenching // *Comput Intell Neurosci.* – 2018. – V. 2018.

120. Fu Y., Franz E.A. Viewer perspective in the mirroring of actions // *Exp Brain Res.* – 2014. – V. 232, № 11. – P. 3665-3674.

121. Gallese V. Before and below ‘theory of mind’: embodied simulation and the neural correlates of social cognition // *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* – 2007. – V. 362. – P. 659-669.

122. Gardony A.L., Eddy M.D., Brunyé T.T., Taylor H.A. Cognitive strategies in the mental rotation task revealed by EEG spectral power // *Brain Cogn.* – 2017. – V. 118. – P. 1-18.

123. Gastaut H., Terzian H., Gastaut Y. Etude d’une activité électroencephalographique méconnue: “Le rythme rolandique en arceau” // *Mars Med.* – 1952. – V. 89. – P. 296-310.

124. Giertuga K., Zakrzewska M.Z., Bielecki M., Racicka-Pawlukiewicz E., Kossut M., Cybulska-Klosowicz A. Age-related changes in resting-state EEG activity in

Attention Deficit/Hyperactivity Disorder: A Cross-Sectional Study // *Front Hum Neurosci.* – 2017. – V. 11. – P. 285.

125. Gilbertson T., Lalo E., Doyle L., Di Lazzaro V., Cioni B., Brown P. Existing motor state is favored at the expense of new movement during 13-35 Hz oscillatory synchrony in the human corticospinal system // *J. Neurosci.* – 2005. – V. 25. – P. 7771-7779.

126. Gmehlin D., Thomas C., Weisbrod M., Walther S., Pfüller U., Resch F., Oelkers-Ax R. Individual analysis of EEG background-activity within school age: impact of age and sex within a longitudinal data set // *Int J Dev Neurosci.* – 2011. – V. 29, № 2. – P. 163-170.

127. Goldman R.I., Stern J.M., Engel J.Jr., Cohen M.S. Simultaneous EEG and fMRI of the alpha rhythm // *Neuroreport.* – 2002. – V. 13, № 18. – P. 2487-2492.

128. Grandy T.H., Werkle-Bergner M., Chicherio C., Lovden M., Schmeidek F., Lindenberger U. Individual alpha peak frequency is related to latent factors of general cognitive abilities // *Neuroimage.* – 2013. – V. 79. P. 10-18.

129. Gruzelier J.H. EEG-neurofeedback for optimising performance. III: a review of methodological and theoretical considerations // *Neurosci Biobehav Rev.* – 2014. – V. 44. – P. 159-182.

130. Gundlach C., Muller M.M., Nierhaus T., Villringer A., Sehm B. Modulation of somatosensory alpha rhythm by transcranial alternating current stimulation at mu-frequency // *Front Hum Neurosci.* – 2017. – V. 11. – P. 432.

131. Gur R.C., Turetsky B.I., Matsui M., Yan M., Bilker W., Hughett P., Gur R.E. Sex differences in brain gray and white matter in healthy young adults: correlations with cognitive performance // *J. Neurosci.* – 1999. – V. 19, № 10. – P. 4065-4072.

132. Haegens S., Luther L., Jensen O. Somatosensory anticipatory alpha activity increases to suppress distracting input // *Journal of Cognitive and Neuroscience.* – 2012. – V. 24, № 3. – P. 677-685.

133. Haegens S., Osipova D., Oostenveld R., Jensen O. Somatosensory working memory performance in humans depends on both engagement and disengagement of regions in a distributed network // *Hum Brain Mapp.* – 2010. – V. 31, № 1. – P. 26-35.
134. Hager B.M., Yang A.C., Gutsell J.N. Measuring brain complexity during neural motor resonance // *Front Neurosci.* – 2018. – V. 12. – P. 758.
135. Hagne I. Development of the EEG in normal infants during the first year of life. A longitudinal study // *Acta Paediatr Suppl.* – 1972. – V. 232. – P. 1-53.
136. Hanslmayr S., Spitzer B., Bäuml K.H. Brain oscillations dissociate between semantic and nonsemantic encoding of episodic memories // *Cereb Cortex.* – 2009. – V. 19, № 7. – P. 1631-1640.
137. Hari R. Action-perception connection and the cortical mu rhythm // *Prog Brain Res.* – 2006. – V. 159. – P. 253-260.
138. Heim S., Keil A., Choudhury N., Thomas Friedman J., Benasich A. Early gamma oscillations during rapid auditory processing in children with a language-learning impairment: changes in neural mass activity after training // *Neuropsychologia.* – 2013. – V. 51, № 5. – P. 990-1001.
139. Heimann K., Uithol S., Calbi M., Umilta M.A., Guerra M., Fingerhut J., Gallese V. Embodying the camera: An EEG study on the effect of camera movements on film spectators' sensorimotor cortex activation // *PLoS One.* – 2019. – V. 14, № 3.
140. Hennenlotter A., Schroeder U., Erhard P., Castrop F., Haslinger B., Stoecker D., Lange K.W., Ceballos-Baumann A.O. A common neural basis for receptive and expressive communication of pleasant facial affect // *Neuroimage.* – 2005. – V. 26, № 2. – P. 581-591.
141. Hobson H.M., Bishop D.V.M. Mu suppression – a good measure of the human mirror neuron system? // *Cortex.* – 2016. – V. 82. – P. 290-310.
142. Hobson H.M., Bishop D.V.M. Reply to Bowman et al: building the foundations for moving mu suppression research forward // *Cortex.* – 2017. – V. 96. – P. 126-128.

143. Hummel F., Andres F., Altenmüller E., Dichgans J., Gerloff C. Inhibitory control of acquired motor programmes in the human brain // *Brain*. – 2002. – V. 125, № 2. – P. 404-420.
144. Iacoboni M. Visuo-motor integration and control in the human posterior parietal cortex: evidence from TMS and fMRI // *Neuropsychologia*. – 2006. – V. 44. – P. 2691-1699.
145. Jabbi M., Swart M., Keysers C. Empathy for positive and negative emotions in the gustatory cortex // *NeuroImage*. – 2007. – V. 34, № 4. – P. 1744-1753.
146. Jensen O., Goel P., Kopell N., Pohja M., Hari R., Ermentrout B. On the human sensorimotor-cortex beta rhythm: sources and modeling // *NeuroImage*. – 2005. – V. 26. – P. 347-355.
147. Jenson D., Bowers A.L., Harkrider A.W., Thornton D., Cuellar M., Saltuklaroglu T. Temporal dynamics of sensorimotor integration in speech perception and production: independent component analysis of EEG data // *Front Psychol*. – 2014. – V. 5: 656.
148. Jenson D., Harkrider A.W., Thornton D., Bowers A.L., Saltuklaroglu T. Auditory cortical deactivation during speech production and following speech perception: an EEG investigation of the temporal dynamics of the auditory alpha rhythm // *Front Hum Neurosci*. – 2015. – V. 9: 534.
149. Jiang Z., Waters A.C., Liu Y., Li W., Yang L. Event-related theta oscillatory substrates for facilitation and interference effects of negative emotion on children's cognition // *Int J Psychophysiol*. – 2017. – V. 116. – P. 26-31.
150. Jones S.R., Kerr C.E., Wan Q., Pritchett D.L., Hamalainen M., Moore C.I. Cued spatial attention drives functionally relevant modulation of the mu rhythm in primary somatosensory cortex // *J Neurosci*. – 2010. – V. 30, № 41. – P. 13760-13765.
151. Kadam S.T., Dhaimodker V.M.N., Patil M.M., Reddy Edla D., Kuppli V. EIQ: EEG based IQ test using wavelet packet transform and hierarchical extreme learning machine // *J Neurosci Methods*. – 2019. – V. 322. – P. 71-82.

152. Karakale O., Moore M.R., Kirk I.J. Mental simulation of facial expressions: mu suppression to the viewing of dynamic neutral face videos // *Front Hum Neurosci.* – 2019. – V. 13. – P. 34.
153. Karama S., Colom R., Johnson W., Deary I.J., Haier R., Waber D.P., Lepage C., Ganjavi H., Jung R., Evans A.C. Cortical thickness correlates of specific cognitive performance accounted for by the general factor of intelligence in healthy children aged 6 to 18 // *NeuroImage.* – 2011. – V. 55. – P. 1443-1453.
154. Ketenci S., Kayikcioglu T. Investigation of theta rhythm effect in detection of finger movement // *J Exp Neurosci.* – 2019. – V. 13. – P. 1-5.
155. Keysers C., Gazzola V. Expanding the mirror: vicarious activity for actions, emotions, and sensations // *Current opinion in neurobiology.* – 2009. – V. 19, №6. – P. 666-671.
156. Kilavik B.E., Zaepffel M., Brovelli A., MacKay W.A., Riehle A. The ups and downs of β oscillations in sensorimotor cortex // *Exp Neurol.* – 2013. – V. 245. – P. 15-26.
157. Kilner J.M., Lemon R.N. What we know currently about mirror neurons // *Current Biology.* – 2013. – V. 23, № 23. – P. 1057-1062.
158. Kim Y.S., Leventhal B.L., Koh Y.J., Fombonne E., Laska E., Lim E.C., Cheon K.A., Kim S.J., Kim Y.K., Lee H., Song D.H., Grinker R.R. Prevalence of autism spectrum disorders in a total population sample // *Am J Psychiatry.* – 2011. – V. 168. – P. 904-912.
159. Klepp A., Niccolai V., Buccino G., Schnitzler A., Biermann-Ruben K. Language–motor interference reflected in MEG beta oscillations // *Neuroimage.* – 2015. – V. 109. – P. 438-448.
160. Klimesch W. Alpha-band oscillations, attention, and controlled access to stored information // *Trends in Cognitive Science.* – 2012. – V. 16, № 12. – P. 606-617.
161. Knyazev G.G. Motivation, emotion, and their inhibitory control mirrored in brain oscillations // *Neurosci. Biobehav. Rev.* – 2007. – V. 31, № 3. – P. 377-395.

162. Knyazev G.G., Savostyanov A.N., Levin E.A. Alpha oscillations as a correlate of trait anxiety // *Int. J. Psychophysiol.* – 2004. – V. 53, № 2. – P. 147-160.
163. Kober S.E., Schweiger D., Witte M., Reichert J.L., Grieshofer P., Neuper C., Wood G. Specific effects of EEG based neurofeedback training on memory functions in post-stroke victims // *J Neuroeng Rehabil.* – 2015. – V. 12. – P. 107.
164. Kober S.E., Witte M., Neuper C., Wood G. Specific or nonspecific? Evaluation of band, baseline, and cognitive specificity of sensorimotor rhythm- and gamma-based neurofeedback // *Int J Psychophysiol.* – 2017. – V. 120. – P. 1-13.
165. Korik A., Sosnik R., Siddique N., Coyle D. Decoding imagined 3D hand movement trajectories from EEG: evidence to support the use of mu, beta, and low gamma oscillations // *Front Neurosci.* – 2018. – V. 12. – P. 130.
166. Kourtis D., De Saedeleer L., Vingerhoets G. Handedness consistency influences bimanual coordination: a behavioural and electrophysiological investigation // *Neuropsychologia.* – 2014. – V. 58. – P. 81-87.
167. Lai M.C., Lombardo M.V., Baron-Cohen S. Autism. // *Lancet.* – 2014. – V 383, № 9920. – P. 896-910.
168. Lamm C., Majdandzic J. The role of shared neural activations, mirror neurons, and morality in empathy – a critical comment // *Neurosci Res.* – 2015. – V. 90. – P. 15-24.
169. Lee J.H., Whittington M.A., Kopell N.J. Top-down beta rhythms support selective attention via interlaminar interaction: a model // *PLoS Comput Biol.* – 2013. – V. 9, № 8.
170. Lee K.H., Choi Y.Y., Gray J.R., Cho S.H., Chae J.H., Lee S., Kim K. Neural correlates of superior intelligence: stronger recruitment of posterior parietal cortex // *NeuroImage.* – 2006. – V. 29. – P. 578-586.
171. Leocani L., Toro C., Zhuang P., Gerloff C., Hallett M. Event-related desynchronization in reaction time paradigms: A comparison with event-related potentials and corticospinal excitability // *Clinical Neurophysiology.* – 2001. – V. 112. – P. 923-930.

172. Lepage J.F., Théoret H. EEG evidence for the presence of an action observation-execution matching system in children // *European Journal of Neuroscience*. – 2006. – V. 23. – P. 2505-2510.
173. Lewis A.G., Schoffelen J.M., Schriefers H., Bastiaansen M. A predictive coding perspective on beta oscillations during sentence-level language comprehension // *Frontiers in Human Neuroscience*. – 2016. – V. 10. – P. 85.
174. Li H., Huang G., Lin Q., Zhao J.L., Lo W.A., Mao Y.R., Chen L., Zhang Z.G., Huang D.F., Li L. Combining movement-related cortical potentials and event-related desynchronization to study movement preparation and execution // *Front Neurol*. – 2018. – V. 9. – P. 822.
175. Li X., Meng X., Li H., Yang J., Yuan J. The impact of mood on empathy for pain: Evidence from an EEG study // *Psychophysiology*. – 2017. – V. 54, № 9. – P. 1311-1322.
176. Liu Z.X., Woltering S., Lewis M.D. Developmental change in EEG theta activity in the medial prefrontal cortex during response control // *Neuroimage*. – 2014. – V. 85 (Pt 2). – P. 873-887.
177. Marshall P.J., Bar-Haim Y., Fox N.A. Development of the EEG from 5 months to 4 years of age // *Clinical Neurophysiology*. – 2002. – V. 113. – P. 1199-1208.
178. Marshall P.J., Meltzoff A.N. Neural mirroring mechanisms and imitation in human infants // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol.* – 2014. – V. 369. – P. 1-11.
179. Marshall P.J., Meltzoff A.N. Neural mirroring systems: Exploring the EEG mu rhythm in human infancy // *Developmental Cognitive Neuroscience*. – 2011. – V. 1, № 2. – P. 110-123.
180. Marshall P.J., Young T., Meltzoff A.N. Neural correlates of action observation and execution in 14-month-old infants: An event-related EEG desynchronization study // *Developmental Science*. – 2011. – V. 14. – P. 474-480.
181. Marty B., Bourguignon M., Jousmaki V., Wens V., Goldman S., De Tiege X. Movement kinematics dynamically modulates the rolandic ~20-Hz rhythm during goal-

directed executed and observed hand actions // *Brain Topogr.* – 2018. – V. 31, № 4. – P. 566-576.

182. Matsuura M., Okubo Y., Toru M., Kojima T., He Y., Hou T., Shen Y., Lee C.K. A cross-national EEG study of children with emotional and behavioral problems: a WHO collaborative study in the Western Pacific region // *Biol. Psychiatry.* – 1993. – V. 34. – P. 59-65.

183. McClure E.B. A meta-analytic review of sex differences in facial expression processing and their development in infants, children, and adolescents // *Psychol Bull.* – 2000. – V. 126. – P. 424-453.

184. McGarry L.M., Russo F.A., Schalles M.D., Pineda J.A. Audio-visual facilitation of the mu rhythm // *Exp Brain Res.* – 2012. – V. 218. – P. 527-538.

185. Mesulam M.M. Principles of behavioral and cognitive neurology. – Oxford: Oxford University Press, 1985. – 432 p.

186. Mierau A., Felsch M., Hulsdunker T., Mierau J., Bullermann P., Weib B., Struder H.K. The interrelation between sensorimotor abilities, cognitive performance and individual EEG alpha peak frequency in young children // *Clin Neurophysiol.* – 2016. – V. 127, № 1. – P. 270-276.

187. Molenberghs P., Cunnington R., Mattingley J.B. Brain regions with mirror properties: a meta-analysis of 125 human fMRI studies // *Neurosci Biobehav Rev.* – 2012. – V. 36. – P. 341-349.

188. Moore M.R., Franz E.A. Mu rhythm suppression is associated with the classification of emotion in faces // *Cogn Affect Behav Neurosci.* – 2017. – V. 17, № 1. – P. 224-234.

189. Moreno I., de Vega M., Leon I. Understanding action language modulates oscillatory mu and beta rhythms in the same way as observing actions // *Brain and Cognition.* – 2013. – V. 82, № 3. – P. 236-242.

190. Mukamel R., Ekstrom A.D., Kaplan J., Iacoboni M., Fried I. Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions // *Current Biology.* – 2010. – V. 20, № 8. – P. 750-756.

191. Murphy J.W., Foxe J.J., Molholm S. Neuro-oscillatory mechanisms of intersensory selective attention and task switching in school-aged children, adolescents and young adults // *Dev Sci.* – 2016. – V. 19, № 3. – P. 469-487.
192. Muthukumaraswamy S.D., Johnson B.W., McNair N.A. Mu rhythm modulation during observation of an object-directed grasp // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* – 2004. – V. 19. – P. 195-201.
193. Muthukumaraswamy S.D., Singh K.D. Modulation of the human mirror neuron system during cognitive activity // *Psychophysiology.* – 2008. – V. 45, № 6. – P. 896-905.
194. Naeem M., Prasad G., Watson D.R., Kelso J.A.S. Electrophysiological signatures of intentional social coordination in the 10–12 Hz range // *NeuroImage.* – 2012. – V. 59, № 2. – P. 1795-1803.
195. Najjar R., Brooker R.J. Delta-beta coupling is associated with paternal caregiving behaviors during preschool // *Int J Psychophysiol.* – 2017. – V. 112. – P. 31-39.
196. Natraj N., Poole V., Mizelle J.C., Flumini A., Borghi A.M., Wheaton L.A. Context and hand posture modulate the neural dynamics of tool-object perception // *Neuropsychologia.* – 2013. – V. 51, № 3. – P. 506-519.
197. Neufeld E., Brown E.C., Lee-Grimm S.I., Newen A., Brune M. Intentional action processing results from automatic bottom-up attention: An EEG-investigation into the Social Relevance Hypothesis using hypnosis // *Conscious Cogn.* – 2016. – V. 42. – P. 101-112.
198. Neuper C., Pfurtscheller G. Event-related dynamics of cortical rhythms: frequency-specific features and functional correlates // *Int J Psychophysiol.* – 2001. – V. 43, № 1. – P. 41-58.
199. Neuper C., Wortz M., Pfurtscheller G. ERD/ERS patterns reflecting sensorimotor activation and deactivation // *Prog Brain Res.* – 2006. – V. 159. – P. 211-222.
200. Nigro S.E. The efficacy of neurofeedback for pediatric epilepsy // *Appl Psychophysiol Biofeedback.* – 2019. – V. 44, № 4. – P. 285-290.

201. Nishimura Y., Ikeda Y., Suematsu A., Higuchi S. Effect of visual orientation on mu suppression in children: a comparative EEG study with adults // *Journal of physiological anthropology*. – 2018. – V. 37, № 1. – P. 16.
202. Norouzi E., Hossieni F., Solymani M. Effects of neurofeedback training on performing bimanual coordination in-phase and anti-phase patterns in children with ADHD // *Appl Psychophysiol Biofeedback*. – 2018. – V. 43, № 4. – P. 283-292.
203. Nyhus E., Curran T. Functional role of gamma and theta oscillations in episodic memory // *Neurosci. Biobehav. Rev.* – 2010. – V. 34, № 7. – P. 1023-1035.
204. Nystrom P., Ljunghammar T., Rosander K., von Hofsten C. Using mu rhythm desynchronization to measure mirror neuron activity in infants // *Developmental Science*. – 2011. – V. 14, № 2. – P. 327.
205. Oberman L.M., Hubbard E.M., McCleery J.P., Altschuler E.L., Ramachandran V.S., Pineda J.A. EEG evidence for mirror neuron dysfunction in autism spectrum disorders // *Cognitive Brain Research*. – 2005. – V. 24, № 2. – P. 190-198.
206. Oberman L.M., Ramachandran V.S., Pineda J.A. Modulation of mu suppression in children with autism spectrum disorders in response to familiar or unfamiliar stimuli: The mirror neuron hypothesis // *Neuropsychologia*. – 2008. – V. 46, № 5. – P. 1558-1565.
207. Oberman L.M., Pineda J.A., Ramachandran V.S. The human mirror neuron system: A link between action observation and social skill // *Soc Cogn Affect Neurosci*. – 2007. – V. 2, № 1. – P. 62-66.
208. Orekhova E.V., Stroganova T.A., Posikera I.N., Elam M. EEG theta rhythm in infants and preschool children // *Clin Neurophysiol*. – 2006. – V. 117, № 5. – P. 1047-1062.
209. Paus T., Zijdenbos A., Worsley K., Collins D.L., Blumenthal J., Giedd J.N., Rapoport J.L., Evans A.C. Structural maturation of neural pathways in children and adolescents: In vivo study // *Science*. – 1999. – V. 283. P. 1908-1911.

210. Peled-Avron L., Goldstein P., Yellinek S., Weissman-Fogel I., Shamay-Tsoory S.G. Empathy during consoling touch is modulated by mu-rhythm: An EEG study // *Neuropsychologia*. – 2018. – V. 116 (Pt A). – P. 68-74.
211. Peled-Avron L., Levy-Gigi E., Richter-Levin G., Korem N., Shamay-Tsoory S.G. The role of empathy in the neural responses to observed human social touch // *Cogn Affect Behav Neurosci*. – 2016. – V. 16, № 5. – P. 802-813.
212. Perry A., Troje N.F., Bentin S. Exploring motor system contributions to the perception of social information: Evidence from EEG activity in the mu/alpha frequency range // *Soc Neurosci*. – 2010. – V. 5, № 3. – P. 272-284.
213. 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.
214. Pfurtscheller G., Neuper C. Motor imagery activates primary sensorimotor area in humans // *Neurosci. Lett*. – 1997. – V. 239. – P. 65-68.
215. Pfurtscheller G., Neuper C., Krausz G. Functional dissociation of lower and upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement // *Clin Neurophysiol*. – 2000. – V. 111. – P. 1873-1879.
216. Pfurtscheller G., Stancak A.Jr., Neuper C. Event-related synchronization (ERS) in the alpha band – an electrophysiological correlate of cortical idling: a review // *Int J Psychophysiol*. – 1996. – V. 24, № 1-2. – P. 39-46.
217. Philippens I.H., Wubben J.A., Vanwersch R.A.P., Estevao D.L., Tass P.A. Sensorimotor rhythm neurofeedback as adjunct therapy for Parkinson's disease // *Ann Clin Transl Neurol*. – 2017. – V. 4, № 8. – P. 585-590.
218. Pineda J.A., Branga D., Hechta E., Edwardsa L., Careya S., Bacona M., Futagakia C., Suka D., Toma J., Birnbauma C., Rorka A. Positive behavioral and electrophysiological changes following neurofeedback training in children with autism // *Res. Autism Spectrum Disord*. – 2008. – V. 2, № 3. – P. 557-581.

219. Pineda J.A. Sensorimotor cortex as a critical component of an 'extended' mirror neuron system: does it solve the development correspondence and control problems in mirroring? // Behavioral and Brain Functions. – 2008. – V. 4: 47.
220. Pineda J.A. The functional significance of mu rhythms: translating “seeing” and “hearing” into “doing” // Brain Res. Rev. – 2005. – V. 50. – P. 57-68.
221. Pineda J.O., Oberman L.M. What goads cigarette smokers to smoke? Neural adaptation and the mirror neuron system // Brain Res. – 2006. – V. 1121, № 1. – P. 128-135.
222. Preston S.D., de Waal F.B. Empathy: Its ultimate and proximate bases // Behav Brain Sci. – 2002. – V. 25, № 1. – P. 1-20.
223. Rajan V., Bell M.A. Developmental changes in fact and source recall: contributions from executive function and brain electrical activity // Dev Cogn Neurosci. – 2015. – V. 12. – P. 1-11.
224. Ramachandran V.S., Oberman L.M. Broken mirrors: a theory of autism // Scientific American. – 2006. – V. 295. – P. 62-69.
225. Raymaekers R., Wiersema J.R., Roeyers H. EEG study of the mirror neuron system in children with high functioning autism // Brain Res. – 2009. – V. 1304. – P. 113-121.
226. Ritter P., Moosmann M., Villringer A. Rolandic alpha and beta EEG rhythms' strengths are inversely related to fMRI BOLD signal in primary somatosensory and motor cortex // Human Brain Mapping. – 2009. – V. 30, № 4. – P. 1168-1187.
227. Rizzolatti G., Fadiga L., Gallese V., Fogassi L. Premotor cortex and the recognition of motor actions // Brain Res Cogn Brain Res. – 1996. – V. 3, № 2. – P. 131-141.
228. Rizzolatti G., Fogassi L., Gallese V. Neurophysiological mechanisms underlying action understanding and imitation // Nature Rev. Neurosci. – 2001. – V. 2, № 9. – P. 661-670.
229. Rizzolatti G., Sinigaglia C. Mirrors in the brain: how our minds share actions and emotions. – Oxford University Press, 2008. – 242 p.

230. Ruigrok A.N., Salimi-Khorshidi G., Lai M.C., Baron-Cohen S., Lombardo M.V., Tait R.J., Suckling J. A meta-analysis of sex differences in human brain structure // *Neurosci. Biobehav. Rev.* – 2014. – V. 39. – P. 34-50.
231. Saemundsen E., Magnusson P., Georgsdottir I., Egilsson E., Rafnsson V. Prevalence of autism spectrum disorders in an Icelandic birth cohort // *BMJ Open.* – 2013. – V. 3, № 6.
232. Saffin J.M., Tohid H. Walk like me, talk like me. The connection between mirror neurons and autism spectrum disorder // *Neurosciences (Riyadh).* – 2016. – V. 21, № 2. – P. 108-119.
233. Salmelin R., Hamaalainen M., Kajola M., Hari R. Functional segregation of movement-related rhythmic activity in the human brain // *NeuroImage.* – 1995. – V. 2, № 4. – P. 237-243.
234. Salmelin R., Hari R. Spatiotemporal characteristics of sensorimotor neuromagnetic rhythms related to thumb movement // *Neuroscience.* – 1994. – V. 60. – P. 537-550.
235. Saltuklaroglu T., Bowers A., Harkrider A.W., Casenhiser D., Reilly K.J., Jenson D.E., Thornton D. EEG mu rhythms: Rich sources of sensorimotor information in speech processing // *Brain Lang.* – 2018. – V. 187. – P. 41-61.
236. Sartori L., Begliomini C., Panozzo G., Garolla A., Castiello U. The left side of motor resonance // *Front Hum Neurosci.* – 2014. – V. 8: – P. 702.
237. Saygin A.P., Stadler W. The role of appearance and motion in action prediction // *Psychol. Res.* – 2012. – V. 76. – P. 388-394.
238. Saygin A.P., Wilson S.M., Hagler Jr D.J., Bates E., Sereno M.I. Point-light biological motion perception activates human premotor cortex // *J Neurosci.* – 2004. – V. 24. – P. 6181-6188.
239. Schabus M., Heib D.P., Lechinger J., Griessenberger H., Klimesch W., Pawlizki A., Kunz A.B., Sterman B.M., Hoedlmoser K. Enhancing sleep quality and memory in insomnia using instrumental sensorimotor rhythm conditioning // *Biol Psychol.* – 2014. – V. 95. – P. 126-134.

240. Schmiedt-Fehr C., Mathes B., Kedilaya S., Krauss J., Basar-Eroglu C. Aging differentially affects alpha and beta sensorimotor rhythms in a go/nogo task // *Clin. Neurophysiol.* – 2016. – V. 127. – P. 3234-3242.
241. Schneider J.M., Abel A.D., Ogiela D.A., Middleton A.E., Maguire M.J. Developmental differences in beta and theta power during sentence processing // *Dev Cogn Neurosci.* – 2016. – V. 19. – P. 19-30.
242. Schunke O., Schottle D., Vettorazzi E., Brandt V., Kahl U., Baumer T., Ganos C., David N., Peiker I., Engel A.K., Brass M., Munchau A. Mirror me: Imitative responses in adults with autism // *Autism.* – 2016. – V. 20. – P. 134-144.
243. Scorolli C., Borghi A.M. Sentence comprehension and action: Effector specific modulation of the motor system // *Brain Res.* – 2007. – V. 1130. – P. 119-124.
244. Segalowitz S.J., Santesso D.L., Jetha M.K. Electrophysiological changes during adolescence: a review // *Brain Cogn.* – 2010. – V. 72. – P. 86-100.
245. Sestito M., Harel A., Nador J., Flach J. Investigating neural sensorimotor mechanisms underlying flight expertise in pilots: Preliminary data from an EEG study // *Front Hum Neurosci.* – 2018. – V. 12. – P. 489.
246. Shaw P., Greenstein D., Lerch J., Clasen L., Lenroot R., Gogtay N., Evans A., Rapoport J., Giedd J. Intellectual ability and cortical development in children and adolescents // *Nature.* – 2006. – V. 440. – P. 676-679.
247. Sherman M.A., Lee S., Law R., Haegens S., Thorn C.A., Hamalainen M.S., Moore C.I., Jones S.R. Neural mechanisms of transient neocortical beta rhythms: Converging evidence from humans, computational modeling, monkeys, and mice // *Proc Natl Acad Sci USA.* – 2016. – V. 113, № 33. – P. 4885-4894.
248. Shibasaki H., Fukuyama H., Hanakawa T. Neural control mechanisms for normal versus parkinsonian gait // *Prog Brain Res.* – 2004. – V. 143. – P. 199-205.
249. Shibuya S., Unenaka S., Zama T., Shimada S., Ohki Y. Spontaneous imitative movements induced by an illusory embodied fake hand // *Neuropsychologia.* – 2018. – V. 111. – P. 77-84.

250. Siciliani O., Schiavon M., Tansella M. Anxiety and EEG alpha activity in neurotic patients // *Acta Psychiat. Scand.* – 1975. – V. 52, № 8. – P. 116-131.
251. Silas J., Levy J.P., Nielsen M.K., Slade L., Holmes A. Sex and individual differences in induced and evoked EEG measures of action observation // *Neuropsychologia.* – 2010. – V. 48, № 9. – P. 2417-2426.
252. Simon S., Mukamel R. Power modulation of electroencephalogram mu and beta frequency depends on perceived level of observed actions // *Brain Behav.* – 2016. – V. 6, № 8.
253. Singer T., Seymour B., O'Doherty J., Kaube H., Dolan R.J., Frith C.D. Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pain // *Science.* – 2004. – V. 303, № 5661. – P. 1157-1162.
254. Smulders F.T.Y., Ten Oever S., Donkers F.C.L., Quaedflieg C.W.E.M., van de Ven V. Single-trial log transformation is optimal in frequency analysis of resting EEG alpha // *Eur J Neurosci.* – 2018. – V. 48, № 7. – P. 2585-2598.
255. Smyk N.J., Weiss S.M., Marshall P.J. Sensorimotor oscillations during a reciprocal touch paradigm with a human or robot partner // *Front Psychol.* – 2018. – V. 9. – P. 2280.
256. Sowell E.R., Thompson P.M., Holmes C.J., Jernigan T.L., Toga A.W. In vivo evidence for post-adolescent brain maturation in frontal and striatal regions // *Nature Neuroscience.* – 1999. – V. 2, № 10. P. 859-861.
257. Stancak A., Feige B., Lucking C.H., Kristeva-Feige R. Oscillatory cortical activity and movement-related potentials in proximal and distal movements // *Clin. Neurophysiol.* – 2000. – V. 111. – P. 636-650.
258. Stancak A.Jr., Pfurtscheller G. The effects of handedness and type of movement on the contralateral preponderance of mu-rhythm desynchronization // *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* – 1996. – V. 99, № 2. – P. 174-182.
259. Stancok A., Pfurtcheller G. Event-related desynchronisation of central beta-rhythms during brisk and slow self-paced finger movements of dominant and non-dominant hand // *Cogn. Brain Res.* – 1996. – № 3. – P. 171-183.

260. Sternberg R.J. Handbook of intelligence. – New York, NY: Cambridge University Press, 2000. – 677 p.
261. Stevens M.C. The developmental cognitive neuroscience of functional connectivity // *Brain Cognit.* – 2009. – V. 70, № 1. – P. 1-12.
262. Storm van Leeuwen W., Arntz A., Spoelstra P., Wieneke G.H. The use of computer analysis for diagnosis in routine electroencephalography // *Rev. Electroencephalogr. Neurophysiol. Clin.* – 1976. – V. 6, № 2. – P. 318-327.
263. Stroganova T.A., Nygren G., Tsetlin M.M., Posikera I.N., Gillberg C., Elam M., Orekhova E.V. Abnormal EEG lateralization in boys with autism // *Clin. Neurophysiol.* – 2007. – V. 118, № 8. – P. 1842-1854.
264. 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.
265. Taylor S.J., Barker L.A., Heavey L., McHale S. The longitudinal development of social and executive functions in late adolescence and early adulthood // *Frontiers in Behavioral Neuroscience.* – 2015. – V. 9, № 252. – P. 1-12.
266. Teixeira S., Velasques B., Machado S., Paes F., Cunha M., Budde H., Anghinah R., Basile L.F.H., Piedade M., Cagy R., Ribeiro P. Gamma band oscillations in parieto-occipital areas during performance of a sensorimotor integration task: a qEEG coherence study // *Arq Neuropsiquiatr.* – 2011. – V. 69(2B). – P. 304-309.
267. Ter Huurne N., Lozano-Soldevilla D., Onnink M., Kan C., Buitelaar J., Jensen O. Diminished modulation of preparatory sensorimotor mu rhythm predicts attention-deficit/hyperactivity disorder severity // *Psychol Med.* – 2017. – V. 47, № 11. – P. 1947-1956.
268. Tong S., Thankor N.V. Quantitative EEG analysis methods and applications. – Boston: Artech House, 2009. – 421 p.
269. Trevarrow M.P., Kurz M.J., McDermott T.J., Wiesman A.I., Mills M.S., Wang Y.P., Calhoun V.D., Stephen J.M., Wilson T.W. The developmental trajectory of sensorimotor cortical oscillations // *Neuroimage.* – 2019. – V. 184. – P. 455-461.

270. Tsuchimoto S., Shibusawa S., Mizuguchi N., Kato K., Ebata H., Liu M., Hanakawa T., Ushiba J. Resting-state fluctuations of eeg sensorimotor rhythm reflect BOLD activities in the pericentral areas: A simultaneous EEG-fMRI study // *Front Hum Neurosci.* – 2017. – V. 11. – P. 356.
271. Thornton D., Harkrider A.W., Jenson D., Saltuklaroglu T. Sensorimotor activity measured via oscillations of EEG mu rhythms in speech and non-speech discrimination tasks with and without segmentation demands // *Brain Lang.* – 2018. – V. 187. – P. 62-73.
272. Thorpe S.G., Cannon E.N., Fox N.A. Spectral and source structural development of mu and alpha rhythms from infancy through adulthood // *Clin Neurophysiol.* – 2016. – V. 127, № 1. – P. 254-269.
273. Ulloa E.R., Pineda J.A. Recognition of point-light biological motion: mu rhythms and mirror neuron activity // *Behav Brain Res.* – 2007. – V. 183, № 2. – P. 188-194.
274. van Ede F., de Lange F., Jensen O., Maris E. Orienting attention to an upcoming tactile event involves a spatially and temporally specific modulation of sensorimotor alpha- and beta-band oscillations // *Journal of Neuroscience.* – 2011. – V. 31, № 6. – P. 2016-2024.
275. van Elk M., van Schie H.T., Hunnius S., Vesper C., Bekkering H. You'll never crawl alone: neuropsychological evidence for experience-dependent motor resonance in infancy // *Neuroimage.* – 2008. – V. 43. – P. 808-814.
276. van Elk M., van Schie H.T., van den Heuvel R., Bekkering H. Semantics in the motor system: motor-cortical Beta oscillations reflect semantic knowledge of endpostures for object use // *Frontiers in Human Neuroscience.* – 2010. – V. 4. – P. 8.
277. Virji-Babul N., Moiseev A., Cheung T., Weeks D., Cheyne D., Ribary U. Changes in mu rhythm during action observation and execution in adults with Down syndrome: implications for action representation // *Neurosci. Lett.* – 2008. – V. 436. – P. 177-180.

278. Vollebregt M.A., Zumer J.M., Ter Huurne N., Castricum J., Buitelaar J.K., Jensen O. Lateralized modulation of posterior alpha oscillations in children // *Neuroimage*. – 2015. – V. 123. – P. 245-252.
279. Wamain Y., Gabrielli F., Coello Y. EEG mu rhythm in virtual reality reveals that motor coding of visual objects in peripersonal space is task dependent // *Cortex*. – 2016. – V. 74. – P. 20-30.
280. Warreyn P., Ruyschaert L., Wiersema J.R., Handl A., Pattyn G., Roeyers H. Infants' mu suppression during the observation of real and mimicked goal-directed actions // *Dev Sci*. – 2013. – V. 16, № 2. – P. 173-185.
281. Weiss S.M., Meltzoff A.N., Marshall P.J. Neural measures of anticipatory bodily attention in children: Relations with executive function // *Dev Cogn Neurosci*. – 2018. – V. 34. – P. 148-158.
282. Willems R.M., Hagoort P. Neural evidence for the interplay between language, gesture, and action: a review // *Brain Lang*. – 2007. – V. 101. – P. 278-289.
283. Williams J.H., Whiten A., Suddendorf T., Perrett D.I. Imitation, mirror neurons and autism // *Neurosci. Biobehav. Rev.* – 2001. – V. 25. – P. 287-295.
284. Wittelson S.F. The brain connection: the corpus callosum is larger in left-handers // *Science*. – 1985. – V. 229. – P. 665-668.
285. Wood A., Rychlowska M., Korb S., Niedenthal P. Fashioning the face: sensorimotor simulation contributes to facial expression recognition // *Trends Cogn. Sci.* – 2016. – V. 20. – P. 227-240.
286. Yin J., Ding X., Xu H., Zhang F., Shen M. Social coordination information in dynamic chase modulates EEG mu rhythm // *Sci Rep*. – 2017. – V. 7, № 1. – P. 4782.
287. Yin S., Liu Y., Ding M. Amplitude of sensorimotor mu rhythm is correlated with BOLD from multiple brain regions: A simultaneous EEG-fMRI study // *Front Hum Neurosci*. – 2016. – V. 10. – P. 364.
288. Yousry T.A., Schmid U.D., Alkadhi H., Schmidt D., Peraud A., Buettner A., Winkler P. Localization of the motor hand area to a knob on the precentral gyrus: a new landmark // *Brain*. – 1997. – V. 120 (Pt 1). – P. 141-157.

289. Zabielska-Mendyk E., Francuz P., Jaskiewicz M., Augustynowicz P. The effects of motor expertise on sensorimotor rhythm desynchronization during execution and imagery of sequential movements // *Neuroscience*. – 2018. – V. 384. – P. 101-110.
290. Zhang Y., Chen Y., Bressler S.L., Ding M. Response preparation and inhibition: the role of the cortical sensorimotor beta rhythm // *Neuroscience*. – 2008. – V. 156, № 1. – P. 238-246.