

БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского

Биология, химия. Том 2 (68). 2016. № 2. С. 3–24.

УДК 612.825; 616:613.6

АМПЛИТУДНО-ЧАСТОТНЫЕ, ТОПОГРАФИЧЕСКИЕ, ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ СЕНСОМОТОРНОГО РИТМА ЭЭГ

Аликина М. А., Махин С. А., Павленко В. Б.

*Таврическая академия (структурное подразделение) ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского», Симферополь, Республика Крым, Россия
E-mail: alikina93@gmail.com*

В последние годы стала достаточно распространенной практика экспериментальных исследований с регистрацией характеристик сенсомоторного ритма ЭЭГ в контексте изучения психических показателей человека, ассоциирующихся с функционированием т. н. системы «зеркальных» нейронов. Множество работ посвящено анализу реактивности мю-ритма в процессе наблюдения за действиями других людей. При этом авторы основываются на гипотезе, согласно которой процесс имплицитного понимания интенциональности поведения окружающих реализуется за счет вовлечения «зеркальных» нейронных ансамблей. Этот процесс отражается, среди прочего, в активации сенсомоторной коры, следствием чего становится реакция десинхронизации ЭЭГ в диапазоне альфа- (и бета-) ритма в центральных отведениях. В связи с возрождением интереса к данному ритму ЭЭГ данная статья призвана сделать краткий обзор актуальной проблематики такого рода исследований в свете современных представлений об амплитудно-частотных и топографических характеристиках мю-ритма, возрастной динамике его развития и функциональных и психологических коррелятах его активности.

Ключевые слова: электроэнцефалограмма, сенсомоторный ритм, мю-ритм, «зеркальные» нейроны, амплитуда, частота, топография, возрастная динамика.

ВВЕДЕНИЕ

В 1924 году Ганс Бергер зарегистрировал ритмические веретенообразные электрические осцилляции с поверхности головы человека в состоянии спокойного бодрствования с закрытыми глазами, назвав их «волнами первого порядка», или «альфа-волнами» [1]. Бергер также показал, что альфа-ритмы блокируются при открывании глаз и некоторых видах умственной активности, при этом наблюдается появление «волн второго порядка», или «бета-волн», большей частоты. Результаты Г. Бергера были подтверждены многими исследованиями. Был предложен ряд концепций, согласно наиболее популярной, сенсорные области имеют собственные альфа-ритмы (ритмы «холостого хода»), характеризующие состояние «отдыха», отсутствия активной вовлеченности в процесс обработки информации. Таким образом, было дано определение альфа-ритма как компонента ЭЭГ с частотой

8–13 Гц, имеющего наибольшую амплитуду в затылочных областях, снижающуюся при открывании глаз и когнитивных нагрузках [2].

В 1966 году Грей Уолтер высказал предположение о существовании разновидностей альфа-ритмов, различающихся по месту локализации, амплитуде, наличию или отсутствию блокады амплитуды при открывании глаз или когнитивных нагрузках [3]. Постепенно стал входить в употребление термин «семейство альфа-ритмов», к которому относят:

а) классический затылочный «визуальный» альфа-ритм, блокирующийся при открывании глаз [2, 4];

б) ритм, чувствительный к проприоцептивным раздражениям, называемый либо сенсомоторным (по причине локализации над сенсомоторными участками коры) [5], либо роландическим (локализован над роландической бороздой) [6], либо мю-ритмом (по причине специфической формы колебаний – наличия острых отрицательных пиков, напоминающих греческую букву мю) [7, 8];

в) сонные веретенообразные волны, или сигма-ритм сна [9];

г) каппа-ритм – ритм ЭЭГ в полосе частот 8–12 Гц амплитудой 20–30 мкВ, регистрируемый в височной области. Каппа-ритм наблюдается при подавлении альфа-ритма в других областях в процессе умственной деятельности. Впервые описан Кеннеди в 1948 году [10].

В последние годы в связи с популяризацией концепции системы «зеркальных» нейронов особое внимание исследователей стал привлекать мю-ритм. Высказываются гипотезы о том, что его десинхронизация в задачах наблюдения за действиями других людей может отражать процессы активации «зеркальных» систем мозга, связанные с процессами внутренней «симуляции» аналогичных действий из собственного опыта. На текущий момент уже опубликовано значительное количество экспериментальных работ, посвященных освещению отдельных аспектов данной проблематики, в связи с чем представляется актуальным написание промежуточного обзора данных исследований в перспективе накопленных знаний об общих свойствах и функциональных особенностях данного ритма ЭЭГ.

1. АМПЛИТУДНО-ЧАСТОТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И РЕАКТИВНОСТЬ МЮ-РИТМА

В 1950-х годах был зарегистрирован и описан ритм над сенсомоторной зоной коры больших полушарий с частотой в альфа-диапазоне, который не блокируется при открывании глаз и других видах зрительной стимуляции [11–13]. Ритм наблюдался у небольшого процента людей [11, 12, 14, 15], однако позже, по мере совершенствования методов исследования, был обнаружен у преобладающего большинства здоровых взрослых [16]. При этом для мю-ритма характерна большая частота по сравнению с частотой затылочного альфа-ритма, зарегистрированного у того же человека (10,5 и 9,6 Гц соответственно) [17].

В ряде исследований выделяют не только альфа-, но и бета- компоненты сенсомоторного ритма [18–21]. Альфа-компонент (8-13 Гц), или собственно мю-

ритм, предположительно отражает уровень активации постцентральной соматосенсорной коры, в то время как бета-компонент (15–25 Гц) является индикатором активности прецентральной моторной коры [18, 22, 23]. Бета-компонент не является субгармоническим элементом мю-ритма ввиду различных источников генерации: постцентральная соматосенсорная кора и прецентральная моторная кора [24].

Авторы некоторых исследований выделяют подтипы мю-ритма. Так, отдельные реакции десинхронизации наблюдались в диапазонах 8–10 и 10–12 Гц во время самостоятельных самоиницируемых движений пальца руки и ступни. По мнению исследователей, это доказывает существование по меньшей мере двух различных подтипов мю-ритмов: низкочастотная составляющая демонстрирует «неспецифическую» связанную с событием десинхронизацию, регистрируемую во всех ситуациях движения, в то время как десинхронизация ритма в диапазоне частот 10–12 Гц более сфокусирована и специфически локализована, отчетливо различается при движениях пальцев руки и ступни [22]. Реакция десинхронизации мю-ритма ЭЭГ, возникающая в результате таламокортикальной стимуляции, считается признаком вовлеченности нейронных сетей и следствием активации соответствующих зон коры больших полушарий [25, 26], тогда как синхронизацию ритма ЭЭГ связывают с деактивацией участка коры [27].

Реакция десинхронизации мю-ритма характерна при выполнении движений [12, 28], а также при их представлении [12], при наблюдении за движением «биологического» объекта [8, 29], аудиальном восприятии движения [23, 30–32].

Десинхронизация мю-ритма более выражена при наблюдении движений человека, направленных на объект, по сравнению с восприятием движений, не имеющих отчетливой предметной направленности [7, 33]. Амплитуда ритма в большей степени уменьшается при восприятии действий, осуществляемых другими людьми, чем при восприятии движений неодушевленных предметов [29, 30, 34]. Максимальное падение мощности сенсомоторного альфа-ритма наблюдается при имитации движений другого человека [35]. Зрительно-слуховая презентация действий сопровождается большей десинхронизацией мю-ритма по сравнению с восприятием действий, представленных лишь в одной модальности [36, 37].

Записи ЭЭГ взрослых людей показывают, что десинхронизация мю-ритма начинается за 2 секунды до начала движения, а размер и степень эффекта отражают объем нейронной сети, которая задействована в выполнении задания. Это подтверждается тем наблюдением, что возрастание сложности задания повышает выраженность падения амплитуды ритма [38–41], предположительно, из-за увеличивающегося числа задействованных клеток. Блокирование мю-ритма, возникающее во время движения, может быть выражено в процентах падения пикового значения мощности во время спокойного бодрствования и обычно составляет около 61 % [42, 43]. Совершение движения является надежным механизмом блокирования мю-ритма, однако в некоторых работах отмечено, что внимание само по себе также способно вызывать подавление мю-ритма [44].

При совершении движений и наблюдении за таковыми происходит изменение амплитуды сенсомоторного ритма не только в альфа-, но и в бета1-диапазонах

частот [29]. Однако бета-ритм над прецентральной областью блокируется при воздействии тактильных стимулов и при совершении движений, в то время как изменений в его выраженности при открывании глаз, в отличие от альфа-активности, не наблюдается [45, 46].

Представляет интерес тот факт, что связанная с движениями десинхронизация ЭЭГ в бета1-диапазоне регистрировалась в областях, расположенных над сенсомоторными проекциями рук при совершении самостоятельных движений как с помощью указательного пальца, так и стопы [47]. В отдельных исследованиях [48] реактивности сенсомоторного ритма было отмечено, что десинхронизация ЭЭГ в бета1-диапазоне частот (пиковая частота около 21 Гц) может оказаться большей по сравнению с мю-ритмом (10 Гц) при выполнении самостоятельных движений рукой. Пфуртшеллер с коллегами показали сопряженность реакции блокирования сенсомоторного ритма как в альфа-, так и в бета1-частотном диапазоне при совершении собственных движений [49]. Обнаружено, что альфа- и бета-компоненты сенсомоторного ритма демонстрируют существенный рост амплитуды через 1–2 секунды после завершения движения, причем синхронизация в бета-диапазоне происходит на 300 мс раньше [24, 52].

Реакция синхронизации, в противоположность реакции десинхронизации, отражает деактивацию, естественное «холостое» состояние системы [27, 50]. При этом Кошидо и Нидермейер [15] обнаружили реакцию увеличения амплитуды мю-ритма во время просмотра узоров, а Пфуртшеллер и Климеш [51] сообщали об увеличении амплитуды мю-ритма во время чтения. Ученые объясняют данные эффекты отсутствием прямой вовлеченности сенсомоторных областей коры больших полушарий в визуальную обработку информации, в связи с чем соответствующие нейронные цепочки остаются незадействованными во время выполнения подобных заданий.

2. ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ МЮ-РИТМА

Еще Смит (1938, 1941) [53, 54] описал колебания с частотой 7 Гц в центральных отведениях, которые можно было увидеть в ЭЭГ бодрствующего 4-х месячного ребенка. Было выявлено, что средняя частота такого ритма, названного им «центральным альфа-ритмом», остается близкой к 7 Гц вплоть до 18 месяцев, позднее нарастая до 8 Гц. В отдельных работах [55] был выделен «центральный ритм» в ЭЭГ 6-месячного ребенка с пиковой амплитудой при частоте, равной 6 Гц. В ряде современных исследований показано, что у детей в центральных отведениях регистрируется ЭЭГ-ритм, не чувствительный к зрительной стимуляции, но блокирующийся при выполнении движений [56–58] и наблюдении за движениями [59–61], который обнаруживается уже в возрасте 11 недель и соответствует частоте 2,75 Гц [62]. Частота «центрального ритма» детей возрастает от 3 до 8 Гц на протяжении первого года жизни. В последующие годы рост частоты замедляется и стабилизируется в районе 10 Гц к взрослому возрасту [62]. При этом «центральный ритм» у детей демонстрирует большую амплитуду по сравнению с мю-ритмом взрослых, что обусловлено, вероятно, меньшей толщиной костей черепа и

сопротивления тканей [6, 63].

Функциональное значение «центрального альфа-ритма» детей продолжает исследоваться и интерпретироваться. Так, Нистрем с коллегами [64] демонстрировали взрослым и детям в возрасте 6 месяцев видеозапись человека, осуществляющего целенаправленные движения (движение по направлению и хватание предмета). У взрослых была выявлена значительная десинхронизация мю-ритма при наблюдении за действиями человека по сравнению с наблюдением движений неодушевленного объекта (движущейся точки), однако в ЭЭГ детей не было четких различий. Исследователями также отмечены более значительные индивидуальные различия в реактивности ритма у 6-месячных детей по сравнению с взрослыми испытуемыми. В других работах показаны различия в реактивности сенсомоторного ритма у маленьких детей в ответ на стимулы, изображенные на плоскости и в трехмерном пространстве [65, 66].

В результате анализа реактивности мю-ритма у 8-месячных детей [61] выявлена более значительная десинхронизация при наблюдении целенаправленных действий по сравнению с наблюдением за действиями, не направленными на определенную цель. Похожие результаты были получены в исследовании детей 9-месячного возраста [56, 57]. Десинхронизация мю-ритма ЭЭГ была более выражена в ходе наблюдения за рукой в жесте хватания по сравнению с наблюдением движения разжатой руки или развернутой ладонью вверх, даже при условии, когда завершающий этап движения руки не был виден. В частности, анализировались изменения в реакции ЭЭГ во время наблюдения младенцев за движением руки, которая тянулась за предметом и брала предмет, расположенный на специальной площадке [57]. Вокруг площадки располагались шторки, которые открывались перед началом движения руки и закрывались в момент хватания предмета. Десинхронизация начиналась, когда открывались шторки, то есть до наблюдения за движущейся рукой. Исследователи предполагают, что такая ранняя десинхронизация может отражать обучение детей предсказывать предстоящее действие, так как вслед за движением шторок каждый раз следует хватание предмета. Эта интерпретация подтверждается дополнительным анализом, который выявил отсутствие десинхронизации мю-ритма в момент открывания шторок в первых трех предъявлениях: она развивалась лишь со временем.

В другом исследовании [67] у детей в возрасте от 52 до 133 месяцев (средний возраст – 99,3 месяца) регистрировали ЭЭГ во время наблюдения движений, которые были как целенаправленными (хватание), так и не имеющими конкретной цели (движение разжатой рукой). Наблюдение за действием хватания у детей этого возраста также вызывало большую десинхронизацию мю-ритма в центральных областях по сравнению с наблюдением за движением разжатой руки. Запись ЭЭГ производилась также при самостоятельном выполнении детьми акта хватания. При этом имела место достоверная десинхронизация мю-ритма над центральными отведениями по сравнению с фоновой записью и двумя эпохами наблюдения (наблюдение хватания или наблюдение за движением разжатой рукой).

Детям в возрасте 14–16 месяцев демонстрировали видеозаписи других детей, когда они ползают или ходят [68]. Спектральная мощность ЭЭГ в диапазоне 7–9 Гц

уменьшалась в большей степени при наблюдении за ползанием, чем при наблюдении за ходьбой. Авторы предположили, что такой результат может быть связан с более значимым опытом ползания детей в данном возрасте. Последующий корреляционный анализ показал, что десинхронизация мю-ритма ЭЭГ при просмотре видеозаписи ползания тем больше, чем больший опыт ползания имеют испытуемые.

Однако в некоторых работах описываются несколько отличные результаты. Так, в одном из опубликованных исследований [60] изучалась реактивность ЭЭГ в альфа-диапазоне в ходе просмотра 12-месячными детьми видеозаписей двух типов. В первом случае наблюдаемые действия были привычными и знакомыми для детей: например, поднимание чашки ко рту; во втором же случае действия были неординарными: например, поднимание мобильного телефона ко рту, а не к уху. Мощность ЭЭГ в диапазоне частот 7,5–8,3 Гц оказалась значительно ниже над фронтально-центральной и срединно-фронтальной областями при наблюдении за нестандартными действиями по сравнению с обычными действиями. Авторами был сделан вывод, что действия, результат которых не соответствует ожиданиям и труднопредсказуем, вызывают большую десинхронизацию сенсомоторного ритма.

Следует отметить, что в подавляющем большинстве исследований динамика изменения ритмов ЭЭГ при наблюдении и выполнении движений фиксируется преимущественно в центральных и теменных отведениях, тогда как об остальных регионах коры информация отсутствует. Одним из исключений стало исследование Маршалла с коллегами [69], которые анализировали ЭЭГ младенцев во всех отведениях при наблюдении и выполнении ими действий. Действия были целенаправленными: например нажатие кнопки, вызывающее проигрывание короткой мелодии. Предварительно авторы показали, что дети в возрасте 14 месяцев могут демонстрировать устойчивое внимание к такому действию, а также имитировать его. У 14-месячных детей наблюдалась значительная десинхронизация над центральной областью (отведения С3, Сz, С4) при выполнении самостоятельных движений и при наблюдении за действием, которое выполняет взрослый. Также было выявлено снижение амплитуды ритмов в диапазоне 6–9 Гц во время наблюдения в лобной и теменной областях, однако изменения не были статистически значимыми. Был сделан вывод, что десинхронизация сенсомоторного ритма ЭЭГ в диапазоне 6–9 Гц является специфической при наблюдении и выполнении целенаправленных движений и соответствует десинхронизации мю-ритма взрослых, имеющей то же пространственное распределение [7].

При сопоставлении ЭЭГ детей разного возраста можно выделить некоторые признаки развития, отражаемые в величине десинхронизации мю-ритма. Исследования 9-месячных младенцев показали, что степень десинхронизации при выполнении хватания по сравнению с фоновой записью (участок записи, предшествующий хватанию) составляла около 10 % [57]. Маршалл с коллегами [58] в работе с 14-месячными детьми обнаружили уменьшение мощности около 12 % при выполнении ими действий по отношению к фоновой записи, в ходе которой дети смотрели на абстрактный рисунок. При изучении детей старшего возраста (в среднем 8 лет), Лепаж и Теоретт [67] показали, что в среднем величина

десинхронизации мю-ритма в центральных отведениях при сжатии руки по отношению к фоновой записи была около 60 %, что близко к аналогичным значениям у взрослых [7]. Подобные различия в степени десинхронизации мю-ритма были выявлены и при наблюдении за действиями других людей: падение амплитуды 5 % отмечалось у детей в возрасте 9 месяцев [57], 14 % – у детей в возрасте 14 месяцев [58], 25 % – у 8-летних детей [67] в сравнении с амплитудой мю-ритма фоновой записи.

Такая возрастная динамика изменения реактивности мю-ритма может быть результатом постепенного развития и усложнения специализированных нейронных сетей, участвующих в реализации выполнения и наблюдения действий. Однако следует помнить, что эти результаты были получены в контексте несколько отличающихся экспериментальных условий, а методы сбора, обработки и анализа данных могли существенно влиять на выводы о силе и выраженности наблюдаемых эффектов. Кроме того, исследование ЭЭГ детей раннего возраста почти всегда сопровождается рядом методических и технических трудностей, с которыми разные исследователи справляются зачастую по-разному.

3. ТОПОГРАФИЯ МЮ-РИТМА

Топографическая локализация мю-ритма остается недостаточно изученной в связи с тем, что нейронные популяции, демонстрирующие реакцию десинхронизации во время планирования и выполнения определенного двигательного акта, предположительно, могут значительно изменяться в ходе индивидуального развития. В своей обзорной статье Маршалл с коллегами [58] подчеркивали особую важность сопоставления ритмической активности в различных отведениях ЭЭГ при исследовании динамики и локализации мю-ритма. Несмотря на это в большинстве исследований мю-ритма не проводится сравнительный топографический анализ мю-подобной активности с использованием полного набора сенсоров ЭЭГ или МЭГ.

Реакция десинхронизации мю-ритма оказалась в некоторой мере специфичной для движений, осуществляемых различными частями тела, демонстрируя максимальную депрессию мю-ритма в зонах их непосредственных корковых проекций. Однако данная закономерность наблюдалась не всегда. В отдельных случаях десинхронизация мю-ритма наблюдалась в зонах сенсомоторной коры, не имеющих проекций от выполнявших движение частей тела. А иногда движение части тела не вызывало десинхронизацию мю-ритма в соответствующей области корковой проекции [70].

Предполагается, что сенсомоторная кора мозга генерирует значительное количество вариантов мю-ритма со специфическим топографическим распределением и различными функциональными свойствами. Действительно, обширные корковые представительства в человеческом мозге, задействованные при движениях ладоней, ступней и лица, имеют хорошо выраженные связи внутри каждой области. В меньшей степени представлены связи между зонами [71].

Благодаря этому они, по всей видимости, производят ряд мю-подобных ритмов, обладающих определенной спецификой [72, 73].

В ряде других исследований было показано, что ранняя, связанная с событием десинхронизация мю-ритма, как считается, являющаяся показателем подготовки к движению, наблюдается над центральной областью в контралатеральном полушарии и охватывает первичную двигательную кору. После этого, при выполнении движения, происходит двустороннее подавление сенсомоторного ритма в центральных областях. Таким образом, программирование движения вызывает раннюю активацию контралатеральных сенсомоторных зон, в то время как выполнение движения вызывает двустороннюю активацию в сенсомоторных зонах [18, 74, 75]. При этом мю-ритмы зачастую оказываются асимметричными по частоте и мощности и, в отличие от классических альфа-ритмов, демонстрировали низкий уровень когерентности [17].

Хотя многими исследователями было обнаружено билатеральное ослабление мю-ритма при совершении движений, в некоторых работах при наблюдении за движениями обнаружена большая десинхронизация в левом полушарии [57]. В этих экспериментах испытуемые наблюдали движения исключительно в правой части поля зрения, что и может приводить к более мощной активации сенсомоторных областей коры в полушарии, контралатеральном по отношению к области пространства, где происходило движение [76]. Интересно, что длительность контралатеральной десинхронизации мю-ритма практически одинакова при совершении «быстрых» и «медленных» движений пальцев рук, хотя эти движения по способу реализации существенно различаются: «быстрые» движения планируются предварительно и не требуют периферических сигналов обратной связи, тогда как «медленные» зависят от поступающей от соматосенсорных рецепторов информации [77]. При этом отмечается более дискретное и соматотопически специфическое распределение десинхронизации в бета1-диапазоне частот по сравнению с пространственным распределением десинхронизации в диапазоне альфа-частот [78].

4. ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ И ПСИХОЛОГИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯТЫ МЮ-РИТМА

Сегодня считается общепризнанным представление об альфа-ритмах как ритмах «холостого хода» корковых областей, ответственных за специфическую обработку информации, предложенное еще в 1950-х годах [2]. Наличие мю-ритма в ЭЭГ, соответственно, изначально связывали с отсутствием соматосенсорной стимуляции, в частности, отсутствием двигательной активности испытуемых.

Позже было показано падение мощности сенсомоторного ритма также при наблюдении движений, аудиальном восприятии инструкций к совершению действий [11]. В 1954 г. Cohen-Seat с коллегами отмечали блокирование мю-ритма просмотре видеозаписей, в которых актеры выполняли физические упражнения [28], аналогичная десинхронизация наблюдалась в последующих исследованиях [79–81]. Ученые сделали заключение, что наблюдатели отождествляли себя с

актерами, а открытый феномен был назван ими «поза-двигательной индукцией». Однако выраженность ритма лишь у небольшого количества испытуемых (доля таких испытуемых оценивалась от 3 % до 18 % для выборки взрослых и примерно 34 % среди здоровых детей [11, 12, 15, 82, 83]), создавала дополнительные сложности в установлении связи показателей ЭЭГ с процессами обработки сенсорной информации.

В связи с кажущейся «аномальностью» этой составляющей ЭЭГ некоторые исследователи пытались соотнести реактивность сенсомоторного ритма с патофизиологическими явлениями. Были обнаружены корреляции с преобладанием определенных личностных типов, неврозов и психосоматических расстройств [84–86], а также склонностью к эпилепсии [87]. Однако по мере совершенствования методов регистрации и анализа ЭЭГ мю-ритм регистрировался у все большей части здоровых взрослых испытуемых [17, 88, 89], в связи с чем первоначальные предположения о его связи с психопатологическими проявлениями были большинством исследователей отброшены как устаревшие.

Оказалось, что выполнение арифметических операций в уме [11], процесс решения проблемных ситуаций [90] и утомление также вызывают частичное подавление (супрессию) мю-ритма [11, 15, 91]. Некоторые исследователи [11, 82, 91] полагают, что кажущееся отсутствие мю-ритма у многих испытуемых частично объясняется высоким уровнем бдительности испытуемых, малейшие изменения в степени которой вызывают реактивность сенсомоторного ритма. Увеличение амплитуды мю-ритма связывают с визуальной стимуляцией, например, при просмотре узоров [15] или мерцающих огней [92, 93], в процессе чтения [51]. Данный феномен исследователи объясняют отсутствием прямой вовлеченности сенсомоторных областей коры больших полушарий в визуальную обработку информации, из-за чего соответствующие нейронные цепочки во время подобных заданий остаются незадействованными.

В настоящее время исследования мю-ритма ЭЭГ получили новый толчок, в первую очередь в связи с развитием концепции «зеркальных» нейронов, объективным электрофизиологическим показателем активации которых, предположительно, может выступать амплитуда указанного ритма. «Зеркальными» нейронами принято называть нервные клетки, первоначально обнаруженные в области F5 в премоторной коре у обезьян [94, 95], которые активируются при непосредственном выполнении определенных действий, а также при зрительном или аудиальном восприятии как аналогичных действий [96, 97], так и внешне различающихся, но совпадающих по цели выполнения [98].

Впервые идея о наличии связи между мю-ритмом и системой «зеркальных» нейронов (СЗН) была предположена Альтшуллером [34], а позже расширена и дополнена на основе результатов работ многих других исследователей [7, 8, 29, 30, 33, 99]. Рабочей гипотезой является предположение, что депрессия мю-ритма над моторными областями отражает активацию премоторной коры, некоторые нейроны которой обладают «зеркальными» свойствами, посредством развитых связей с другими корковыми областями. Опубликованы результаты исследований, согласно которым уровень оксигенации крови (измеренный методом фМРТ) в лобных и

теменных участках коррелирует с величиной десинхронизации как альфа-, так и бета-ритма в тех же участках коры [100, 101]. Также было показано, что подавление мозговой активности в области нижней лобной извилины (при помощи транскраниальной магнитной стимуляции) оказывает непосредственное влияние на сенсомоторный ритм [102]. В исследованиях динамики мю-ритма ЭЭГ подчеркивается, что десинхронизация ритма происходит именно при выполнении действий, имеющих определенную цель [7], что также обнаружено в исследованиях СЗН при помощи фМРТ [103]. Данные результаты могут служить дополнительными свидетельствами в пользу гипотезы о том, что реакция десинхронизации мю-ритма в ходе наблюдения за действиями других людей отражает влияния связанной с СЗН области нижней лобной извилины, участвующей в планировании действий, на моторные нейроны первичной моторной коры [31].

Накапливаются свидетельства об отличиях в реактивности мю-ритма у детей с расстройствами аутистического спектра (РАС) [8]. РАС в значительной степени характеризуется дефицитом способности к имитации, пониманию эмоций и сопереживанию, в связи с чем высказываются предположения о том, что отсутствие реакции десинхронизации мю-ритма при наблюдении за действиями других людей у аутистов может служить признаком дисфункционального развития системы «зеркальных» нейронов. В подтверждение этого в нашей лаборатории найдены корреляционные связи между отдельными компонентами эмоционального интеллекта (диагностируемыми с помощью опросника С. А. Беляева «Уровень эмоционального интеллекта») и реактивностью сенсомоторного мю-ритма: более высокие показатели некоторых компонентов эмоционального интеллекта сопровождались дополнительной синхронизацией сенсомоторного альфа-ритма при имитации движений другого человека [35].

Оберман с коллегами [99] обнаружили явление большей десинхронизации мю-ритма при наблюдении за действиями, связанными с социальной координацией в сравнении с действиями, не имеющими подобного содержания. По мнению авторов, результаты свидетельствуют о большей вовлеченности СЗН при восприятии явлений, содержащих «социальные» элементы. Исследователями отмечено также, что степень десинхронизации мю-ритма тем выше, чем в большей степени испытуемые идентифицируют себя с человеком на экране, выполняющим действие [99, 104]. Галлезе [105] высказал идею о том, что действия других воспроизводятся и понимаются с точки зрения собственных двигательных репрезентаций, этот же механизм, по мнению автора, позволяет делать предположения о психическом состоянии окружающих и является ключевым в формировании способности к формированию «модели психического».

Продолжая исследование особенностей динамики ЭЭГ в процессе социальной координации, Тогнолли с коллегами [106] разработали специальный экспериментальный комплекс, позволяющий двум испытуемым, совершающим вращательные движения указательным пальцем, синхронизировать свои действия в моменты, когда экран между ними становился прозрачным. В процессе регистрации ЭЭГ была отмечена десинхронизация как мю-, так и затылочного альфа-ритма в результате возникшего социального взаимодействия. При этом были обнаружены

два альфа-подобных осциляторных компонента центрально-теменной локализации в правом полушарии, которые оказались чувствительными к эффективности социальной координации. Увеличение амплитуды первого (фи-1) компонента наблюдалось при независимом совершении движений. Второй компонент (фи-2) увеличивал амплитуду, если испытуемые пытались синхронизировать свои движения. Исследователями было высказано предположение, что и мю-ритм, и фи-комплекс являются нейронными коррелятами вовлеченности СЗН: реактивность первого предположительно сопровождает процесс «соматосенсорного осознания» при наблюдении за действиями других [13], а фи-комплекс отражает работу механизма, позволяющего отличить социальное восприятие от индивидуального.

С активацией СЗН также связывают десинхронизацию ЭЭГ в центральных отведениях в полосе бета-частот. Исследователи указывают на чувствительность сенсомоторного ритма в бета1-диапазоне частот к фактору принадлежности в определенной социальной группе. Так, у людей при просмотре видеозаписи причинения болевого стимула (укол иглой) человеку, принадлежащему к собственной этнической группе, происходила десинхронизация ритма в большей степени, чем при наблюдении за аналогичными действиями по отношению к человеку иной этнической принадлежности. При этом в процессе наблюдения за видеозаписями, не содержащими «болевого» аспекта, различий в падении амплитуды бета1-ритма в центральных отведениях не наблюдалось [107].

В то время как большинство исследований нейронных механизмов мю-ритма сосредоточены на его роли в подготовке к движениям и их выполнению, некоторые исследователи указывают на функциональное значение указанного ритма, не связанное с контролем реальных физических движений. Например, все характеристики мю-ритма бодрствования, включая контралатеральное блокирование при совершении движения или при воздействии соматосенсорных раздражителей, присутствуют во время БДГ-сна, когда реальные движения существенно подавляются [108].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результатом предварительного анализа ряда современных работ, использующих регистрацию сенсомоторного ритма ЭЭГ в контексте различного рода исследований и рассмотренных в данном кратком обзоре, становится понимание того, что проблематика использования сенсомоторного ритма в качестве маркера активации системы «зеркальных» нейронов человека имеет множество нюансов и особенностей. Их следует тщательно учитывать для повышения аналитической эффективности и верифицируемости подобного рода исследований в дальнейшем. Реакция десинхронизации сенсомоторного ритма, по-видимому, может отражать целый комплекс различных нейрофизиологических и психодинамических показателей, и поэтому простая и однозначная интерпретация данного феномена при объяснении результатов не будет в достаточной мере соответствовать критерию научной истинности. Исследователям необходимо принимать во внимание множество варьирующихся параметров сенсомоторного ритма в контексте связанных с ними вопросов, касающихся проблемы корректного определения

реальных источников регистрируемой активности ЭЭГ в альфа- и бета-диапазонах частот, проблемы собственно выбора адекватных частотных диапазонов в аспекте отражаемых в них коррелятов мозговой активности, а также проблемы зависимости амплитудно-частотных и топографических характеристик сенсомоторного ритма от возраста испытуемых. Концепция «зеркальных» нейронов, в силу ее кажущейся эвристичности в решении сложнейшего круга проблем, связанных с возможностями трансляции психических процессов в физиологические и наоборот, вызывает к жизни множество спекулятивных гипотез и теоретических конструктов, которые опираются зачастую на излишне прямолинейное объяснение фиксируемых в частных экспериментах результатов и отдельных феноменов. Поэтому дополнительный акцент на сложности и комплексности подвергаемых изучению явлений на стыке наук о мозге и психологии всегда будет верным и уместным.

Нужно также отметить, что лишь незначительное число работ посвящено взаимосвязям между реактивностью сенсомоторных ритмов и индивидуальными особенностями восприятия, организации движений, интеллекта и эмоциональной сферы человека. Эти вопросы нуждаются в дальнейшем изучении.

Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках базовой части государственного задания № 2015/701 Минобрнауки России в сфере научной деятельности темы «Обоснование применения оздоровительно-превентивных технологий на основе действия низкоинтенсивных факторов различной природы».

Список литературы

1. Berger H. Uber das Elektrenkephalogramm des Menschen / H. Berger // Arch. Psychiat. Nervenkr. – 1929. – Vol. 87. – P. 527–570.
2. Adrian E. D. The Berger rhythm: potential changes from the occipital lobes in man / E. D. Adrian, B. H. Matthews // Brain. – 1934. – Vol. 57. – P. 355–385.
3. Уолтер Г. Живой мозг. / Уолтер Г. – М.: Мир, 1966. – 300 с.
4. Kirschfeld K. The physical basis of alpha waves in the electroencephalogram and the origin of the “Berger effect” // Biol. Cybern. – 2005. – Vol.92. – P. 177–185.
5. Sterman M. B. Physiological origins and functional correlates of EEG rhythmic activities: Implications for self-regulation // Biofeedback Self-Regul. –1996. – Vol. 21. – P. 3–33.
6. Зенков Л. Р. Клиническая электроэнцефалография (с элементами эпилептологии). Руководство для врачей / Л. Р. Зенков. – 4-е изд. – М.: МЕДпрессинформ, 2011. – 368 с.
7. Muthukumaraswamy S. D. Mu rhythm modulation during observation of an object-directed grasp / S. D. Muthukumaraswamy, B. W. Johnson, N. A. McNair // Cognitive Brain Research. – 2004. – Vol. 19. – P. 195–201.
8. Oberman L. M. EEG evidence for mirror neuron dysfunction in autism spectrum disorders / L. M. Oberman, E. M. Hubbard, J. P. McCleery // Cognitive Brain Research. – 2005. – Vol. 24. – P. 190–198.
9. Nunez P. Spatial-temporal structures of human alpha rhythms: theory, micro current sources, multi scale measurements, and global binding of networks / P. Nunez, B. Wingeier, R. Silberstein // Hum. BrainMapp. – 2001. – Vol. 13. – P. 125–164.
10. Kennedy J. L. A new electroencephalogram associated with thinking / J. L. Kennedy, R. M. Gottsdanker, J. C. Armington, R. E. Gray // Science. – 1948. – Vol. 108. – P. 527–529.
11. Chatrian G. E. The blocking of the rolandic wicket rhythm and some central changes related to movement / G. E. Chatrian, M. C. Petersen, J. A. Lazarte // Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Suppl. – 1959. – Vol. 11 – P. 497–510.

12. Gastaut H. J. EEG changes during cinematographic presentation / H. J. Gastaut, J. Bert // *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. – 1954. – Vol. 6, No 3. – P. 433–444.
13. Gastaut H. J. Electrocorticographic study of the reactivity of rolandic rhythm / H. J. Gastaut // *Rev. Neurol (Paris)*. – 1952. – Vol. 87. – P. 176–182.
14. Koshino Y. Familial occurrence of the mu rhythm / Y. Koshino, K. Isaki // *Clin. Electroencephalogr.* – 1986. – Vol. – P. 44–50.
15. Koshino Y. Enhancement of Rolandic mu-rhythm by pattern vision / Y. Koshino, E. Niedermeyer // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1975. – Vol. 38 – P. 535–538.
16. Makeig S. Dynamic brain sources of visual evoked responses / S. Makeig, M. Westerfield, T. P. Jung, S. Enghoff, J. Townsend, E. Courchesne, T. J. Sejnowski // *Science*. – 2002. – Vol. 295. – P. 690–694.
17. Storm van Leeuwen W. The use of computer analysis for diagnosis in routine electroencephalography / W. Storm van Leeuwen, A. Arntz, P. Spoelstra, G. H. Wieneke // *Rev. Electroencephalogr. Neurophysiol. Clin.* – 1976. – Vol. 6. – P. 318–327.
18. Hari R. Human cortical oscillations: a neuromagnetic view through the skull / R. Hari, R. Salmelin // *Trends Neurosci.* – 1997. – Vol. 20. – P. 44–49.
19. Hari R. Activation of human primary motor cortex during actionobservation: a neuromagnetic study / R. Hari, N. Forss, S. Avikainen, E. Kirveskari, S. Salenius, G. Rizzolatti // *Proc Natl AcadSci USA*. – 1998. – Vol. 95. – P. 15061–15065.
20. Pineda J. A. The effects of self-movement, observation, and imagination on mu rhythms and readinesspotentials (RP's): toward a brain-computer interface (BCI) / J. A. Pineda, B. Z. Allison, A. Vankov // *IEEE Trans RehabilEng.* – 2000. – Vol. 8. – P. 219–222.
21. Neuper C. ERD/ERS patterns reflecting sensorimotor activation and deactivation / C. Neuper, M. Wortz, G. Pfurtscheller // *Prog Brain Res.* – 2006. – Vol. 159. – P. 211–222.
22. Pfurtscheller G. Functional dissociation of lower and upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement / G. Pfurtscheller, C. Neuper, G. Krausz // *Clin. Neurophysiol.* – 2000. – Vol. 111 – P. 1873–1879.
23. 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? / J. A. Pineda // *Behav. Brain Funct.* – 2008. – Vol. 4. – P. 47.
24. Salmelin R. Spatiotemporal characteristics of sensorimotor neuromagnetic rhythms to thumb movement / R. Salmelin, R. Hari // *Neuroscience*. – 1994. – Vol. 60, No 2. – P. 537–550.
25. Goldman R. I. Simultaneous EEG and fMRI of the alpha rhythm / R. I. Goldman, J. M. Stern, J. Engel Jr., M. S. Cohen // *Neuro Report*. – 2002. – Vol. 13. – P. 2487–2492.
26. Steriade M. The functional states of the thalamus and the associated neuronal interplay / M. Steriade, R. R. Llinas // *Physiol Rev.* – 1988. – Vol. 68 – P. 649–742.
27. Pfurtscheller G. Event-related synchronization (ERS) in the alpha band – An electrophysiological correlate of cortical idling: a review / G. Pfurtscheller, A. Stancak, C. Neuper // *Int. J. Psychophysiol.* – 1966. – Vol. 24 – P. 39–46.
28. Cohen-Seat G. Etudes expérimentales de l'activité nerveuse pendant la projection cinématographique / G. Cohen-Seat, H. Gastaut, J. Faure, G. Heuyer // *Rev Int. Filmologie*. – 1954. – Vol. 5. – P. 7–64.
29. Cochin S. Perception of motion and qEEG activity in human adults / S. Cochin, C. Barthelemy, B. Lejeune, S. Roux, J. Martineau // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1998. – Vol. 107 – P. 287–295.
30. Cochin S. Observation and execution of movement: similarities demonstrated by quantified electroencephalography / S. Cochin, C. Barthelemy, S. Roux, J. Martineau // *Eur J. Neurosci.* – 1999. – Vol. 11. – P. 1839–1842.
31. Pineda J. A. The functional significance of mu rhythms: Translating «seeing» and «hearing» into «doing» / J. A. Pineda // *Brain Research Reviews*. – 2005. – Vol. 50. – P. 57–68.
32. Gazzola V. Empathy and the somatotopic auditory mirror system in humans / V. Gazzola, L. Aziz-Zadeh, C. Keysers // *Curr. Biol.* – 2006. – Vol. 16, No. 18. – P. 1824–1829.
33. Muthukumaraswamy S. D. Changes in rolandic mu rhythm during observation of a precision grip / S. D. Muthukumaraswamy, B. W. Johnson // *Psychophysiology*. – 2004. – Vol. 41. – P. 152–156.
34. Altschuler E. L. Person see, person do: human cortical electrophysiological correlates of monkey see monkey do cells / E. L. Altschuler, A. Vankov, V. Wang, V. S. Ramachandran, J. A. Pineda // *Abstr.-Soc. Neurosci.* – 1997. – Vol. 23, No 2. – P. 1848.

35. Махин С. А. Взаимосвязь между индивидуальным уровнем эмоционального интеллекта и реактивностью сенсомоторного ритма при синхронной имитации движений другого человека / С. А. Махин, А. А. Макаричева, Н. В. Луцок, С. В. Черный, Л. С. Орехова // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2013. – Т. 26 (65). – С. 121–131.
36. Kaplan J. T. Multimodal action representation in human left ventral premotor cortex / J. T. Kaplan, M. Iacoboni // *Cogn Process.* – 2007. – Vol. 8, No 2. – P. 103–113.
37. McGarry L. M. Audio-visual facilitation of the mu rhythm / L. M. McGarry, F. A. Russo, M. D. Schalles, J. A. Pineda // *Exp Brain Res.* – 2012. – Vol. 218. – P. 527–538.
38. Boiten F. Event-related desynchronization: the effects of energetic and computational demands / F. Boiten, J. Sergeant, R. Geuze // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1992. – Vol. 82. – P. 302–309.
39. Dujardin K. Evaluation of event-related desynchronization (ERD) during a recognition task: effect of attention / K. Dujardin, P. Derambure, L. Defebvre, J. L. Bourriez, J. M. Jacquesson, J. D. Guieu // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1993. – Vol. 86. – P. 353–356.
40. Dujardin K. Event-related desynchronization (ERD) patterns during memory processes: effects of aging and task difficulty / K. Dujardin, J. L. Bourriez, J. D. Guieu // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1995. – Vol. 96. – P. 169–182.
41. W. van Winsum, The functional significance of event-related desynchronization of alpha rhythm in attentional and activating tasks / W. van Winsum, J. Sergeant, R. Geuze // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1984. – Vol. 58. – P. 519–524.
42. van Leeuwen W. S. Lack of bilateral coherence of mu rhythm / W. S. van Leeuwen, G. Wieneke, P. Spoelstra, H. Versteeg // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1978. – Vol. 44. P. 140–146.
43. Niedermeyer E. Alpha rhythms as physiological and abnormal phenomena / E. Niedermeyer // *Int. J. Psychophysiol.* – 1997. – Vol. 26. – P. 31–49.
44. Covello A. A telemetric study of central rhythms in children / A. Covello, M. de Barros-Ferreira, G. C. Lairy // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1975. – Vol. 38 – P. 307–319.
45. Jasper H. H. Electroencephalography. III. Normal differentiations of occipital and precentral regions in man / H. H. Jasper, H. L. Andrew // *Arch. Neurol. Psychiat.* – 1938. – Vol. 39. – P. 96–115.
46. Jasper H. H. Electroencephalograms in man: effect of voluntary movement upon the electrical activity of the precentral gyrus / H. H. Jasper, W. Penfield, // *Arch. Psychiat. Neurol.* – 1949. – Vol. 183. – P. 163–174.
47. Toro C. Event-related desynchronization and movement-related cortical potentials on the ECoG and EEG / C. Toro, G. Deuschl, R. Thatcher, S. Sato, C. Kufta, M. Hallett // *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* – 1994. – Vol. 93. – P. 380–389.
48. Tiihonen, J. Magnetic mu rhythm in man / J. Tiihonen, M. Kajola, R. Hari // *Neuroscience.* – 1989. – Vol. 32. – P. 793–800.
49. Pfurtscheller G. Central beta rhythm during sensorimotor activities in man / G. Pfurtscheller // *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* – 1981. – Vol. 5. – P. 253–264.
50. Neuper C. Event-related dynamics of cortical rhythms: frequency-specific features and functional correlates / C. Neuper, G. Pfurtscheller // *Int. J. Psychophysiol.* – 2001. – Vol. 43 – P. 41–58.
51. Pfurtscheller G. Simultaneous EEG 10 Hz desynchronization and 40 Hz synchronization during finger movements / G. Pfurtscheller, C. Neuper // *NeuroReport.* – 1992. – Vol. 3. – P. 1057–1060.
52. Pfurtscheller G. Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles / G. Pfurtscheller, F. H. Lopes da Silva // *Clinical Neurophysiology.* – 1999. – Vol. 110. – P. 1842–1857.
53. Smith J. R. The electroencephalogram during normal infancy and childhood: II. The nature and growth of the alpha waves / J. R. Smith // *J. Gen. Psy.* – 1938. – Vol. 53. – P. 455–469.
54. Smith J. R. The frequency growth of the human alpha rhythms during normal infancy and childhood / J. R. Smith // *J. Psychol.* – 1941. – Vol. 11. – P. 177–198.
55. Hagne I. Spectral analysis via fast fourier transform of waking EEG in normal infants / I. Hagne, J. Persson, R. Magnusson, I. Petersén // *Automation of clinical Electroencephalography.* – 1973. – P. 103–143.
56. Southgate V. Motor system activation reveals infants' on-line prediction of others' goals / V. Southgate, M. H. Johnson, I. Karoui, G. Csibra // *Psychol Sci.* – 2010. – Vol. 21. – P. 355–359.
57. Southgate V. Predictive motor activation during action observation in human infants / V. Southgate, M. H. Johnson, T. Osborne, G. Csibra // *Biol Lett.* – 2009. – Vol. 5. – P. 769–772.

58. Marshall P. J. Neural mirroring systems: exploring the EEG mu rhythm in human infancy / P. J. Marshall, A. N. Meltzoff // *Dev Cog Neurosci.* – 2011. – Vol. 1. – P. 110–123.
59. Van Elk M. You'll never crawl alone: neurophysiological evidence for experience-dependent motor resonance in infancy / M. Van Elk, H. T. van Schie, S. Hunnius, C. Vesper, H. Bekkering // *NeuroImage.* – 2008. – Vol. 43. – P. 808–814.
60. Stapel J. C. Motor activation during observation of unusual versus ordinary actions in infancy / J. C. Stapel, S. Hunnius, M. van Elk, H. Bekkering // *SocNeurosci.* – 2010. – Vol. 5. – P. 451–460.
61. Nyström P. Using mu rhythm desynchronization to measure mirror neuron activity in infants / P. Nyström, T. Ljunghammar, K. Rosander, C. von Hofsten // *Dev Sci.* – 2011. – Vol. 14. – P. 327–33.
62. Berchicci M. Development of mu rhythm in infants and preschool children / M. Berchicci, T. Zhang, L. Romero, A. Peters, R. Annett, U. Teuscher et al. // *Dev Neurosci.* – 2011. – Vol. 33. – P. 130–143.
63. Matousek M, Petersen I., Frequency analysis of the EEG in normal children and normal adolescents. In: Kellaway P., Petersen I., editors. *Automation of clinical electroencephalography*, New York: Raven Press. – 1973. – P. 75–102.
64. Nyström P. The infant mirror neuron system studied with high density EEG / P. Nyström // *Soc.Neurosci.* – 2008. – Vol. 3. – P. 334–347.
65. Shimada S. Infant's brain responses to live and televised action / S. Shimada, K. Hiraki // *NeuroImage.* – 2006. – Vol. 32. – P. 930–939.
66. Craver C. F. *Explaining the brain: Mechanisms and the mosaic unity of neuroscience* / C. F. Craver // Oxford University Press, New York. – 2007.
67. Lepage J. F. EEG evidence for the presence of an action observation-execution matching system in children / J. F. Lepage, H. Théoret // *Eur. J. Neurosci.* – 2006. – Vol. 23. – P. 2505–2510.
68. Van Elk M. You'll never crawl alone: neurophysiological evidence for experience-dependent motor resonance in infancy / M. Van Elk, H. T. van Schie, S. Hunnius, C. Vesper, H. Bekkering // *NeuroImage.* – 2008. – Vol. 43. – P. 808–814.
69. Meltzoff A. N. Infant imitation after a 1-week delay: Long-term memory for novel acts and multiple stimuli / A. N. Meltzoff // *Dev Psychol.* – 1988. – Vol. 24. – P. 470–476.
70. Arroyo S. Functional significance of the mu rhythm of human cortex: an electrophysiologic study with subdural electrodes / S. Arroyo, R. P. Lesser, B. Gordon, S. Uematsu, D. Jackson, R. Webber // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1993. – Vol. 87. – P. 76–87.
71. Donoghue J. P. Motor areas of the cerebral cortex / J. P. Donoghue, J. N. Sanes // *J. Clin. Neurophysiol.* – 1993. – Vol. 11 – P. 382–396.
72. Pfurtscheller G. Event-related synchronization of mu rhythm in the EEG over the cortical hand area in man / G. Pfurtscheller, C. Neuper, // *Neurosci.* – 1994. – Vol. 174. – P. 93–96.
73. Pfurtscheller G. Foot and hand area mu rhythms / G. Pfurtscheller, C. Neuper, C. Andrew, G. Edlinger // *Int. J. Psychophysiol.* – 1996. – Vol. 26. – P. 121–135.
74. Derambure P. Event-related desynchronization and synchronization. Reactivity of electrocortical rhythms in relation to the planning and execution of voluntary movement / P. Derambure, L. Defebvre, J. L. Bourriez, F. Cassim, J. D. Guieu // *Neurophysiol. Clin.* – 1999. – Vol. 29. – P. 53–70.
75. Szurhaj W. Event-related variations in the activity of EEG-rhythms. Application to the physiology and the pathology of movements / W. Szurhaj, E. Labyt, J. L. Bourriez, F. Cassim, L. Defebvre, J. J. Hauser, J. D. Guieu, P. Derambure // *Epileptic. Disord. Special Issue.* – 2001. – P. 59–66.
76. Kilner J. M. Relationship between activity in human primary motor cortex during action observation and the mirror neuron system / J. M. Kilner, J. L. Marchant, C. D. Frith // *PLoS ONE.* – 2009. – Vol. 4. – e4925.
77. Stancak A. The effects of handedness and type of movement on the contralateral preponderance of mu-rhythm desynchronization / A. Stancak Jr., G. Pfurtscheller // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1996. – Vol. 99. – P. 174–182.
78. Crone N. E. Functional mapping of human sensorimotor cortex with electrocorticographic spectral analysis. I. Alpha and beta event-related desynchronization / N. E. Crone, D. L. Miglioretti, B. Gordon, J. M. Sieracki, M. T. Wilson, S. Uematsu, R. P. Lesser // *Brain.* – 1998. – Vol. 121. – P. 2271–2299.
79. Cohen-Seat G. Conditions actuelles de l'utilisation de l'EEG dans la recherche filmologique. Principes et premières observations / G. Cohen-Seat, G. Lelord, M. Rebeillard // *Rev. Int. Filmol.* – 1956. – Vol. 27–28. – P. 157–176.

80. Lelord G. Various reaction modulation of 10 per second median and anterior waves. / G. Lelord // *Rev. Neurol.* – 1957. – Vol. 96. – P. 524–526.
81. Heuyer G. Etudes EEG d'enfants in adapte'ssoumis a` la stimulation filmique / Heuyer G., Cohen-Seat G., Lelord G., Rebeillard M. // *Rev. Neuropsychiat. Inf. Hyg. Ment. Enf.* – 1957. – Vol. 9–10. – P. 494–511.
82. Schoppenhorst M. The significance of coherence estimates in determining central alpha and mu activities / M. Schoppenhorst, F. Brauer, G. Freund, S. Kubicki // *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* – 1980. – Vol. 48. – P. 25–33.
83. Schnell R. G. Further observations on the Rolandic arc rhythm / R. G. Schnell, D. W. Klass // *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* – 1966. – Vol. 20. – P. 95.
84. Gastaut H. On the significance of 'wicket rhythms' in psychosomatic medicine / H. Gastaut // *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* – 1954. – Vol. 6. – P. 687.
85. Dongier M. Quelques aspects de l'electroencephalogramme des neuroses / M. Dongier, S. Dongier // *Evolut. Psychiat.* – 1958. – P. 1–18.
86. Bostem F. Discussion a propos du rythme mu / F. Bostem, M. Dongier, A. Demaret, J. P. Herzet // *Rev. neurol.* – 1964. – Vol. 111. – P. 335–337.
87. Niedermeyer, E. Focal and generalized seizure discharges in the electroencephalogram and their response to intravenous diazepam / E. Niedermeyer // *Int. med. Dig.* – 1972. – Vol. 7. – P. 49–61.
88. Schoppenhorst M. Identification of mu-rhythm by means of spectral analysis and coherence functions / M. Schoppenhorst, F. Brauer, G. Freund // *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* – 1977. – Vol. 43. – P. 131.
89. Kuhlman W. N. Functional topography of the human mu rhythm / W. N. Kuhlman // *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* – 1978. – Vol. 44. – P. 83–93.
90. Creutzfeldt O. Changes of the basic rhythms of the EEG during the performance of mental and visuomotor task / O. Creutzfeldt, G. Grfinewald, O. Simonova, H. Schmitz // *Attention in Neurophysiology.* Butterworths, London. – 1969. – P. 148–168.
91. Chatrian G. E. The mu-rhythm / G. E. Chatrian // *Handbook of Electroencephalography and clinical Neurophysiology.* – 1976. – Vol. 6, part A. – P. 46–49.
92. Brechet R. Sur la reactivite du rythme en arceaux a la S.L.I. / R. Brechet, R. Lecasble // *Rev. neurol.* – 1964. – Vol. 111. – P. 337–339.
93. Brechet R. Reactivity of mu rhythm to flicker / R. Brechet, R. Lecasble // *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* – 1965. – Vol. 18. – P. 721–722.
94. di Pellegrino G. Understanding motor events: A neurophysiological study / G di Pellegrino, L. Fadiga, L. Fogassi, V. Gallese, G. Rizzolatti // *Exp Brain Res.* – 1992. – Vol. 91. – P. 176–180.
95. Gallese V. Action recognition in the premotor cortex / V. Gallese, L. Fadiga, L. Fogassi, G. Rizzolatti // *Brain.* – 1996. – Vol. 119. – P. 593–609.
96. Fadiga L. Human motor cortex excitability during the perception of others' action / L. Fadiga, L. Craighero, E. Olivier // *Curr Opin Neurobiol.* – 2005. – Vol. 15, No 2. – P. 213–218.
97. Maeda F. Motor facilitation while observing hand actions: specificity of the effect and role of observer's orientation / F. Maeda, G. Kleiner-Fisman, A. Pascual-Leone // *J Neurophysiol.* – 2002. – Vol. 87. – P. 1329–1335.
98. Rizzolatti G. Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action / G. Rizzolatti, L. Fogassi, V. Gallese // *Nat Rev Neurosci.* – 2001. – Vol. 2. – P. 661–670.
99. Oberman L. M. The human mirror neuron system: A link between action observation and social skills / L. M. Oberman, J. A. Pineda, V. S. Ramachandran // *Social Cognitive and Affective Neuroscience.* – 2007. – Vol. 2, No 1. – P. 62–66.
100. Laufs H. EEG-correlated fMRI of human alpha activity / H. Laufs, A. Kleinschmidt, A. Beyerle, E. Eger, A. Salek-Haddadi, C. Preibisch // *Neuroimage.* – 2003. – Vol. 19, No 4. – P. 1463–1476.
101. Laufs H. Electroencephalographic signatures of attentional and cognitive default modes in spontaneous brain activity fluctuations at rest / Laufs H., Krakow K., Sterzer P., Eger E., Beyerle A., Salek-Haddadi A. // *Proc Natl Acad Sci USA.* – 2003. – Vol. 100, No 19. – P. 11053–8.
102. Keuken M. C. The role of the left inferior frontal gyrus in social perception: An rTMS study / M. C. Keuken, A. Hardie, B. T. Dorn, S. Dev, M. P. Paulus, K. J. Jonas // *Brain Res.* – 2011. – Vol. 1383, No 6. – P. 196–205.

103. Buccino G. Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study / G. Buccino, F. Binkofski, G. R. Fink, L. Fadiga, L. Fogassi, V. Gallese, R. J. Seitz, K. Zilles, G. Rizzolatti, H. J. Freund // *Eur. J. Neurosci.* – 2001. – Vol. 13. – P. 400–404.
104. Iacoboni M. Watching social interactions produces dorsomedial prefrontal and medial parietal BOLD fMRI signal increases compared to a resting baseline / M. Iacoboni, M. D. Lieberman, B. J. Knowlton // *Neuroimage.* – 2004. – Vol. 21. – P. 1167–73.
105. Gallese V. The roots of empathy: the shared manifold hypothesis and the neural basis of intersubjectivity / V. Gallese // *Psychopathology.* – 2003. – Vol. 36, No 4. – P. 171–80.
106. Tognoli E. The phi complex as a neuromarker of human social coordination / E. Tognoli, J. Lagarde, G. C. DeGuzman // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA.* – 2007. – Vol. 104. – P. 8190–8195.
107. Riečanský I. Beta oscillations reveal ethnicity in group bias in sensorimotor resonance to pain of others / I. Riečanský, N. Paul, S. Kölbl, S. Stieger, C. Lamm // *Social Cognitive and Affective Neuroscience.* – 2015. – Vol. 10, No 7. – P. 893–901.
108. Duntley S. P. Characterization of the mu rhythm during rapid eye movement sleep / S. P. Duntley, A. H. Kim, D. L. Silbergeld, J. W. Miller // *Clin. Neurophysiol.* – 2001. – Vol. 112. – P. 528–531.

EEG SENSORIMOTOR RHYTHM: AMPLITUDE, FREQUENCY, TOPOGRAPHY, AGE-DEPENDENCY AND FUNCTIONAL MEANING

Alikina M. A., Makhin S. A., Pavlenko V. B.

*V.I. Vernadsky Crimean Federal University, Simferopol, Crimea, Russian Federation
E-mail: alikina93@gmail.com*

During the last decade, one can observe a growing interest in doing experimental research involving the analysis of the EEG sensorimotor rhythm parameters in the context of studying various psychological characteristics broadly associated with the functionality of the so called “mirror” neuron system. A great deal of works address the issue of the mu-rhythm reactivity in the process of observing how other people perform certain actions, following the hypothesis according to which an implicit human capacity to understand intentions underlying other people’s behaviors relies upon the functionality of the mirror neuron network. This activity is thought to be at least partly reflected in the excitation of the sensorimotor cortex which can be registered by the EEG desynchronization reaction within alpha- and beta- frequency bands under the central electrodes. EEG sensorimotor rhythm is usually called mu-rhythm and its characteristics are very similar to those of the occipital alpha-rhythm, though its peak frequency is a notch higher while the amplitude is lower. Some researchers see the EEG registered under the central electrodes within the lower beta-frequency band (13-20 Hz) as also reflecting the sensorimotor cortex activity. Both alpha- and beta- components of the mu-rhythm when being desynchronized are thought to reflect the growing muscle and sensory activity. Its alpha-component is usually associated with the activity of the post-central sensory cortex and beta-component – with the activity of the pre-central motor cortex. The reaction of the mu-rhythm desynchronization is registered during people’s voluntary movements, movement imagining, action observation and even hearing other people act. There are however specific differences between alpha- and beta- patterns of desynchronization and resynchronization next to it. The number of modern studies

demonstrates the EEG rhythm under central electrodes which doesn't respond to visual stimulation but is suppressed by voluntary movements and observing others move, already in infants since the age of 11 weeks and having the peak frequency of 2.75 Hz. This rhythm's modal frequency rapidly rises from around 3 to 8 Hz by the end of the 1st year of life. During the following years the frequency growth is not that fast and is stabilized around 10 Hz by the adulthood. This "central" rhythm's amplitude in children is usually higher than that in adults. The functional characteristics of the children's "central" rhythm seems to be quite analogous to those attributed to the mu-rhythm in adults. The mu-rhythm's topographic properties are relatively poorly studied. It looks possible that there are plenty of mu-rhythms generated by different body projection regions and that they demonstrate specific functional properties. The capability of the mu-rhythm to reflect in its reactivity patterns various mental processes attract the variety of experimental studies implementing different research paradigms. The central interest lies in its hypothesized link to the functionality of the mirror neuron system. Still many researchers are prone to ignore the problem's complexity and gaps in our knowledge regarding the mu-rhythm's various properties and its functional role. That is why it is imperative to emphasize the importance of the very carefully planned experimental designs with fewer theoretical speculations to prevent the accumulation of sub-quality knowledge when we try to associate the mu-rhythm properties with the currently highly problematic concept of the mirror neuron system in humans.

Keywords: electroencephalogram, sensorimotor rhythm, mu-rhythm, "mirror" neurons, amplitude, frequency, topography, age-related dynamics.

References

1. Berger H., Uber das Elektrenkephalogramm des Menschen, *Arch. Psychiat. Nervenkr.*, **87**, 527 (1929).
2. Adrian E. D., Matthews B. H., The Berger rhythm: potential changes from the occipital lobes in man, *Brain*, **57**, 335 (1934).
3. Uolter G. Zhivoy mozg, 300 p. (Moscow, 1966).
4. Kirschfeld K., The physical basis of alpha waves in the electroencephalogram and the origin of the "Berger effect", *Biol. Cybern.*, **92**, 117 (2005).
5. Sterman M. B. Physiological origins and functional correlates of EEG rhythmic activities: Implications for self-regulation, *Biofeedback and Self-Regul.*, **21**, 3 (1996).
6. Zenkov L. R. Klinicheskaya elektroentsefalografiya (s elementami epileptologii). Rukovodstvo dlya vrachey, 368 p. (Moscow, 2011).
7. Muthukumaraswamy S. D., Johnson B. W. and McNair N. A., Mu rhythm modulation during observation of an object-directed grasp, *Cognitive Brain Research.*, **19**, 195 (2004).
8. Oberman L. M., Hubbard E. M. and McCleery J. P., EEG evidence for mirror neuron dysfunction in autism spectrum disorders, *Cognitive Brain Research.*, **24**, 190 (2005).
9. Nunez P., Wingeier B. and Silberstein R., Spatial-temporal structures of human alpha rhythms: theory, microcurrent sources, multiscale measurements, and global binding of networks, *Hum. Brain Mapp.*, **13**, 125 (2001).
10. Kennedy J. L., Gottsdanker R. M., Armington J. C. and Gray R. E., A new electroencephalogram associated with thinking., *Science.*, **108**, 527 (1948).
11. Chatrian G. E., Petersen M. C., Lazarte J. A. The blocking of the rolandic wicket rhythm and some central changes related to movement, *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Suppl.*, **11**, 497 (1959).
12. Gastaut H. J. Bert J., EEG changes during cinematographic presentation, *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology.*, **6**, 433, (1954).

13. Gastaut H. J. Electroencephalographic study of the reactivity of rolandic rhythm, *Rev Neurol (Paris)*, **87**, 176 (1952).
14. Koshino Y., Isaki K., Familial occurrence of the mu rhythm, *Clin. Electroencephalogr.*, **17**, 44 (1986).
15. Koshino Y., Niedermeyer E., Enhancement of Rolandic mu-rhythm by pattern vision, *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, **38**, 535 (1975).
16. Makeig S., Westerfield M., Jung T. P., Enghoff S., Townsend J., Courchesne E. and Sejnowski T. J., Dynamic brain sources of visual evoked responses, *Science*, **295**, 690 (2002).
17. Storm van Leeuwen W., Arntz A., Spoelstra P. and Wieneke G. H., The use of computer analysis for diagnosis in routine electroencephalography, *Rev. Electroencephalogr. Neurophysiol. Clin.*, **6**, 318 (1976).
18. Hari R., Salmelin R., Human cortical oscillations: a neuromagnetic view through the skull, *Trends Neurosci.*, **20**, 44 (1997).
19. Hari R., Forss N., Avikainen S., Kirveskari E., Salenius S. and Rizzolatti G., Activation of human primary motor cortex during action observation: a neuromagnetic study. *Proc Natl Acad Sci USA*, **95**, 15061 (1998).
20. Pineda J. A., Allison B. Z. and Vankov A., The effects of self-movement, observation, and imagination on mu rhythms and readiness potentials (RP's): toward a brain-computer interface (BCI), *IEEE Trans RehabilEng*, **8**, 219 (2000).
21. Neuper C., Wortz M. and Pfurtscheller G., ERD/ERS patterns reflecting sensorimotor activation and deactivation. *Prog Brain Res*, **159**, 211 (2006).
22. Pfurtscheller G., Neuper C. and Krausz G., Functional dissociation of lower and upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement, *Clin. Neurophysiol.*, **111**, 1873 (2000).
23. Pineda J. A., Sensorimotor cortex as a critical component of an 'extended' mirror neuron system: does it solve the development correspondence and control problems in mirroring?, *Behav Brain Funct*, **4**(1), 47 (2008).
24. Salmelin R., Hari R. Spatiotemporal characteristics of sensorimotor neuromagnetic rhythms to thumb movement, *Neuroscience*, **60**(2), 537 (1994).
25. Goldman R. I., Stern J. M., Engel J. and Cohen M. S., Simultaneous EEG and fMRI of the alpha rhythm, *NeuroReport*, **13**, 2487 (2002).
26. Steriade M., Llinas R. R., The functional states of the thalamus and the associated neuronal interplay, *Physiol Rev.*, **68**, 649 (1988).
27. Pfurtscheller G., Stancak A. and Neuper C., Event-related synchronization (ERS) in the alpha band – An electrophysiological correlate of cortical idling: a review, *Int. J. Psychophysiol.*, **24**, 39 (1996).
28. Cohen-Seat G., Gastaut H., Faure J. and Heuyer G. (1954) Etudes expérimentales de l'activité nerveuse pendant la projection cinématographique, *Rev Int Filmologie*, **5**, 7 (1954).
29. Cochin S., Barthelemy C., Lejeune B., Roux S. and Martineau J., Perception of motion and qEEG activity in human adults, *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, **107**, 287 (1998).
30. Cochin S., Barthelemy C., Roux S. and Martineau J., Observation and execution of movement: similarities demonstrated by quantified electroencephalography, *Eur J Neurosci.*, **11**, 1839 (1999).
31. Pineda J.A., The functional significance of mu rhythms: Translating "seeing" and "hearing" into "doing", *Brain Research Reviews*, **50**, 57 (2005).
32. Gazzola V., Aziz-Zadeh L. and Keysers C., (2006) Empathy and the somatotopic auditory mirror system in humans, *Curr Biol.*, **16**(18), 1824 (2006).
33. Muthukumaraswamy S. D., Johnson B. W., Changes in rolandic mu rhythm during observation of a precision grip, *Psychophysiology*, **41**, 152 (2004).
34. Altschuler E. L., Vankov A., Wang V., Ramachandran V. S. and Pineda J. A., Person see, person do: human cortical electrophysiological correlates of monkey see monkey do cells, *Abstr.-Soc. Neurosci.*, **23**(2), 1848 (1997).
35. Makhin S. A., Makaricheva A. A., Lutsyuk N. V., Cherny S. V. and Orekhova L. S., Interrelation between individual level of emotional intelligence and EEG sensorimotor rhythm reactivity at the time of synchronized imitation of another person's movement, *Scientific Notes of V.I. Vernadsky Crimean Federal University*, **26**(65), 121 (2013).
36. Kaplan J. T., Iacoboni M., Multimodal action representation in human left ventral premotor cortex, *Cogn. Proces*, **8**(2), 103 (2007).

37. McGarry L. M., Russo F. A., Schalles M. D. and Pineda J. A., Audio-visual facilitation of the mu rhythm, *Exp. Brain Res.*, **218**, 527 (2012).
38. Boiten F., Sergeant J. and Geuze R., Event-related desynchronization: the effects of energetic and computational demands, *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, **82**, 302 (1992).
39. Dujardin K., Derambure P., Defebvre L., Bourriez J. L., Jacquesson J. M. and Guieu J. D., Evaluation of event-related desynchronization (ERD) during a recognition task: effect of attention, *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, **86**, 353 (1993).
40. Dujardin K., Bourriez J. L., Guieu J. D., Event-related desynchronization (ERD) patterns during memory processes: effects of aging and task difficulty, *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, **96**, 169 (1995).
41. van Winsum W., Sergeant J. and Geuze R., The functional significance of event-related desynchronization of alpha rhythm in attentional and activating tasks, *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, **58**, 519 (1984).
42. van Leeuwen W. S., Wieneke G., Spoelstra P. and Versteeg H., Lack of bilateral coherence of mu rhythm, *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, **44**, 140 (1978).
43. Niedermeyer E., Alpha rhythms as physiological and abnormal phenomena, *Int. J. Psychophysiol.* **26**, 31 (1997).
44. A. Covello, M. de Barros-Ferreira, G.C. Lairy, A telemetric study of central rhythms in children, *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* **38** (1975) 307–319.
45. Jasper H. H., Andrew, H. L., Electroencephalography. III. Normal differentiations of occipital and precentral regions in man. *Arch. Neurol.Psychiat.*, **39**, 96 (1938).
46. Jasper H. H., Penfield W., Electrocorticograms in man: effect of voluntary movement upon the electrical activity of the precentral gyrus, *Arch.Psychiat. Neurol.*, **183**, 163 (1949).
47. Toro C., Deuschl G., Thatcher R., Sato S., Kufta C. and Hallett M. Event-related desynchronization and movement-related cortical potentials on the ECoG and EEG, *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **93**, 380 (1994).
48. Tiihonen J., Kajola M. and Hari R., Magnetic mu rhythm in man. *Neuroscience*, **32**, 793 (1989).
49. Pfurtscheller G., Central beta rhythm during sensorimotor activities in man, *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **51**, 253 (1981).
50. Neuper C., Pfurtscheller G., Event-related dynamics of cortical rhythms: frequency-specific features and functional correlates, *Int. J. Psychophysiol.*, **43**, 41 (2001).
51. Pfurtscheller G., Neuper C., Simultaneous EEG 10 Hz desynchronization and 40 Hz synchronization during finger movements, *NeuroReport.*, **3**, 1057 (1992).
52. Pfurtscheller G., Lopes da Silva F. H., Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles, *Clinical Neurophysiology*, **110**, 1842 (1999).
53. Smith J. R., The electroencephalogram during normal infancy and childhood: II. The nature and growth of the alpha waves, *J. Gen Psy.*, **53**, 455 (1938).
54. Smith J.R., The frequency growth of the human alpha rhythms during normal infancy and childhood, *J Psychol.*, **11**, 177 (1941).
55. Hagne I., Persson J., Magnusson R. and Petersén I., Spectral analysis via fast fourier transform of waking EEG in normal infants, Abstracts of Automation of clinical Electroencephalography (New York, 1973), p. 103.
56. Southgate V., Johnson M. H., Karoui, I. and Csibra G., Motor system activation reveals infants' on-line prediction of others' goals, *Psychol. Sci.*, **21**, 335 (2010).
57. Southgate V., Johnson M. H., Osborne T. and Csibra G., Predictive motor activation during action observation in human infants, *Biol Lett.*, **5**, 769 (2009).
58. Marshall P. J., Meltzoff A. N., Neural mirroring systems: exploring the EEG mu rhythm in human infancy, *Dev Cog Neurosci.*, **1**, 110 (2011).
59. Van Elk M., van Schie H. T., Hunnius, S., Vesper C. and Bekkering H., You'll never crawl alone: neurophysiological evidence for experience-dependent motor resonance in infancy, *NeuroImage*, **43**, 808 (2008).
60. Stapel J. C., Hunnius S., van Elk M. and Bekkering H., Motor activation during observation of unusual versus ordinary actions in infancy, *SocNeurosci.*, **5**, 451 (2010).
61. Nyström P., Ljunghammar T., Rosander K. and von Hofsten C., Using mu rhythm desynchronization to measure mirror neuron activity in infants, *Dev Sci.*, **14**, 327 (2011).

62. Berchicci M., Zhang T., Romero L., Peters A., Annett R. and Teuscher, U., Development of mu rhythm in infants and preschool children, *Dev Neurosci.*, **33**, 130 (2011).
63. Matousek M., Petersen I., Frequency analysis of the EEG in normal children and normal adolescents. Abstracts of Automation of clinical electroencephalography (Raven Press, New York 1973), p. 75.
64. Nyström P., The infant mirror neuron system studied with high density EEG, *SocNeurosci.*, **3**, 334 (2008).
65. Shimada S., Hiraki K., Infant's brain responses to live and televised action, *NeuroImage*, **32**, 930 (2006).
66. Craver C. F., Explaining the brain: Mechanisms and the mosaic unity of neuroscience, (Oxford University Press, New York, 2007).
67. Lepage J. F., Théoret H., EEG evidence for the presence of an action observation-execution matching system in children, *Eur J Neurosci.*, **23**, 2505 (2006).
68. Van Elk M., van Schie H. T., Hunnius S., Vesper C. and Bekkering H., You'll never crawl alone: neurophysiological evidence for experience-dependent motor resonance in infancy, *NeuroImage*, **43**, 808 (2008).
69. Meltzoff A. N., Infant imitation after a 1-week delay: Long-term memory for novel acts and multiple stimuli, *Dev Psychol.*, **24**, 470 (1988).
70. Arroyo S., Lesser R. P., Gordon B., Uematsu S., Jackson D. and Webber R., Functional significance of the mu rhythm of human cortex: an electrophysiologic study with subdural electrodes, *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, **87**, 76 (1993).
71. Donoghue J. P., Sanes J. N., Motor areas of the cerebral cortex, *J. Clin. Neurophysiol.*, **11**, 382 (1994).
72. Pfurtscheller G., Neuper C., Event-related synchronization of mu rhythm in the EEG over the cortical hand area in man, *Neurosci. Lett.*, **174**, 93 (1994).
73. Pfurtscheller G., Neuper C., Andrew C. and Edlinger G., Foot and handarea mu rhythms, *Int. J. Psychophysiol.*, **26**, 121 (1997).
74. Derambure P., Defebvre L., Bourriez J. L., Cassim F. and Guieu J. D., Event-related desynchronization and synchronization. Reactivity of electrocortical rhythms in relation to the planning and execution of voluntary movement, *Neurophysiol. Clin.*, **29**, 53 (1999).
75. Szurhaj W., Labyt E., Bourriez J. L., Cassim F., Defebvre L., Hauser J. J., Guieu J. D. and Derambure P., Event-related variations in the activity of EEG-rhythms. Application to the physiology and the pathology of movements, *Epileptic. Disord. Special Issue*, **59** (2001).
76. Kilner J. M., Relationship between activity in human primary motor cortex during action observation and the mirror neuron system, *PLoS ONE*, **4**, e4925 (2009).
77. Stancak A., Pfurtscheller G., The effects of handedness and type of movement on the contralateral preponderance of mu-rhythm desynchronization, *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, **99**, 174 (1996).
78. Crone N. E., Miglioretti D. L., Gordon B., Sieracki J. M., Wilson M. T., Uematsu S. and Lesser R. P., Functional mapping of human sensorimotor cortex with electrocorticographic spectral analysis. I. Alpha and beta event-related desynchronization, *Brain*, **121**, 2271 (1998).
79. Cohen-Seat G., Lelord G. and Rebeillard M., Conditions actuelles d'utilisation de l'EEG dans la recherche filmologique. Principes et premières observations, *Rev. Int. Filmol.*, **27-28**, 157 (1956).
80. Lelord G. Various reaction modulation of 10 per second median and anterior waves, *Rev. Neurol.*, **96**, 524 (1957).
81. Heuyer G., Cohen-Seat G., Lelord G. and Rebeillard M., Etudes EEG d'enfants in adaptés soumis à la stimulation filmique, *Rev. Neuropsychiat. Inf. Hyg. Ment. Enf.*, **9-10**, 494 (1957).
82. Schoppenhorst M., Brauer F., Freund G. and Kubicki S., The significance of coherence estimates in determining central alpha and mu activities, *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **48**, 25 (1980).
83. Schnell R. G., Klass D. W., Further observations on the Rolandic arcuate rhythm, *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **20**, 95 (1966).
84. Gastaut H., Dongier M. and Courtois C., On the significance of 'wicket rhythms' ('rythmes en arceau') in psychosomatic medicine, *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **6**, 687 (1954).
85. Dongier M., Dongier S., Quelques aspects de l'électroencephalogramme des neuroses, *Evolut. Psychiat.*, **1**, 1 (1958).
86. Bostem F., Dongier M., Demaret A. and Herzet J. P. Discussion a propos du rythme mu, *Rev. neurol.*, **111**, 335 (1964).

87. Niedermeyer E. Focal and generalized seizure discharges in the electroencephalogram and their response to intravenous diazepam, *Int. med. Dig.*, **7**, 49 (1972).
88. Schoppenhorst M., Brauer F. and Freund G., Identification of mu-rhythm by means of spectral analysis and coherence functions, *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **43**, 131 (1977).
89. Kuhlman W. N., Functional topography of the human mu rhythm, *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **44**, 83 (1978).
90. Creutzfeldt O., Grfinewald G., Simonova O. and Schmitz H., Changes of the basic rhythms of the EEG during the performance of mental and visuomotor task. Abstracts of Attention in Neurophysiology (Butterworths, London, 1969), p. 148.
91. Chatrian G. E. The mu-rhythm, Handbook of Electroencephalography and clinical Neurophysiology, edited by Remond A. (The EEG of the Waking Adult. Elsevier, Amsterdam, 1976), p. 46.
92. Brechet R., Lecasble R., Sur la reactivite du rythme en arceaux la S.L.I., *Rev. neurol.*, **111**, 337 (1964).
93. Brechet R., Lecasble R., Reactivity of mu rhythm to flicker, *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **18**, 721 (1965).
94. di Pellegrino G., Fadiga L., Fogassi L., Gallese V. and Rizzolatti G., Understanding motor events: A neurophysiological study, *Exp Brain Res.*, **91**, 176 (1992).
95. Gallese V., Fadiga L., Fogassi L. and Rizzolatti G., Action recognition in the premotor cortex, *Brain*, **119**, 593 (1996).
96. Fadiga L., Craighero L. and Olivier E., Human motor cortex excitability during the perception of others' action, *Curr Opin Neurobiol.*, **15**(2), 213 (2005).
97. Maeda F., Kleiner-Fisman G. and Pascual-Leone A., Motor facilitation while observing hand actions: specificity of the effect and role of observer's orientation, *J Neurophysiol.*, **87**, 1329 (2002).
98. Rizzolatti G., Fogassi L. and Gallese V., Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action, *Nat Rev Neurosci.*, **2**, 661 (2001).
99. Oberman L.M., The human mirror neuron system: A link between action observation and social skills, *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, **2**(1), 62 (2007).
100. Laufs H., Kleinschmidt A., Beyerle A., Eger E., Salek-Haddadi A. and Preibisch C., EEG-correlated fMRI of human alpha activity, *Neuroimage*, **19**(4), 1463 (2003).
101. Laufs H., Krakow K., Sterzer P., Eger E., Beyerle A. and Salek-Haddadi A., Electroencephalographic signatures of attentional and cognitive default modes in spontaneous brain activity fluctuations at rest, *Proc Natl Acad Sci USA*, **100**(19), 11053 (2003).
102. Keuken M.C., Hardie A., Dorn B.T., Dev S., Paulus M.P. and Jonas K.J., The role of the left inferior frontal gyrus in social perception: An rTMS study, *Brain Res.*, **1383**(6), 196 (2011).
103. Buccino G., Binkofski F., Fink G.R., Fadiga L., Fogassi L., Gallese V., Seitz R.J., Zilles K., Rizzolatti G. and Freund H.J., Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study, *Eur. J. Neurosci.*, **13**, 400 (2001).
104. Iacoboni M., Lieberman M. D. and Knowlton B. J., Watching social interactions produces dorsomedial prefrontal and medial parietal BOLD fMRI signal increases compared to a resting baseline, *Neuroimage*, **21**, 1167 (2004).
105. Gallese V., The roots of empathy: the shared manifold hypothesis and the neural basis of intersubjectivity, *Psychopathology*, **36**(4), 171 (2003).
106. Tognoli E., Lagarde J., DeGuzman G.C. and Kelso J. A., The phi complex as a neuromarker of human social coordination, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **104**, 8190 (2007).
107. Riečanský I., Paul N., Kölbl S., Stieger S. and Lamm C., Beta oscillations reveal ethnicity ingroup bias in sensorimotor resonance to pain of others, *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, **10**(7), 893 (2015).
108. Duntley S. P., Kim A. H., Silbergeld D. L. and Miller J. W., Characterization of the mu rhythm during rapid eye movement sleep, *Clin. Neurophysiol.*, **112**, 528 (2001).