

УДК 612.825:612.76

ПОТЕНЦИАЛЫ МОЗГА, СВЯЗАННЫЕ С ДВИЖЕНИЕМ

© 2014 г. **Е. Ю. Синицкая, А. В. Грибанов**

Институт медико-биологических исследований Северного (Арктического) федерального университета имени М. В. Ломоносова, г. Архангельск

Потенциалы мозга, связанные с движением (movement-related cortical potentials, MRCP), представляют собой эндогенные вызванные потенциалы, выделяемые в связи с инициацией произвольного движения. Впервые MRCP описаны Kornhuber H. и Deecke L. в 1964 году [30]. С этого момента потенциалы, связанные с движением, являются предметом обсуждения в области изучения произвольного двигательного действия.

Потенциалы мозга, связанные с движением подразделяются на несколько субкомпонентов [48]. Самый ранний, называемый Bereitschaftspotential, BP, или потенциал готовности, возникает в среднем за 2 000 мс до начала движения. Эта медленно увеличивающаяся негативная волна наиболее выражена в срединной центрально-париетальной области и является билатерально-симметричной. Примерно за 400 мс до движения, определяемого по электромиограмме, градиент BP довольно резко повышается. Амплитуда этой волны максимальна в центральной и париетальной области, контралатеральной движению. В связи с различным распределением по скальпу описанные сегменты BP обозначают по разному: (1) ранний BP (early BP) и (2) поздний BP (late BP) или негативный склон (negative slope, NS).

Потенциал готовности завершается приблизительно за 150–50 мс до начала движения коротким позитивным колебанием (премоторная, или преддвигательная, позитивность, premotion positivity, PMP; P-50). Последующая негативность (моторный потенциал, motor potential, MP; N-10) совпадает по времени с началом движения и максимально выражена в центральной области, контралатеральной движущейся части тела.

После движения выделяют еще 4 компонента [47]: N+50 – негативный фронтальный пик; P+90 и N+160, преобладающие в контралатеральной теменной области. Четвертый компонент выражен примерно через 300 мс после движения, является позитивным потенциалом, широко распределенным в прецентральных и соматосенсорных областях, контралатеральных движению. Позитивная постдвигательная волна иногда обозначается как потенциал реафферентации (reafferent potential, response after potential, RAP).

Терминология, используемая для обозначения компонентов MRCP, отличается в интерпретации разных авторов (таблица)

Основные кортикальные источники генерации MRCP

Кортикальные источники предшествующей движению активности изучались 1) путем прямой оценки интрацеребральной активности у человека [43], 2) путем эпикортикальной записи у человека [23], 3) используя метод дипольной локализации источников вызванных потенциалов [11, 42], 4) при использовании функциональной магнитно-резонансной томографии (fMRI) [15], 5) при позитронно-эмиссионной томографии [25], 6) при магнитоэнцефалографии [32] и 7) с

Обзор научных работ посвящен изучению вызванной электрической активности мозга, связанной с выполнением произвольных движений. Обсуждаются основные корковые и подкорковые источники генерации потенциалов мозга, связанных с движением, их функциональное значение, компонентная представленность, возрастные особенности, характеристика при заболеваниях нервной системы.

Ключевые слова: вызванные потенциалы, мозг, движение

Терминология, используемая для обозначения потенциалов мозга, связанных с движением (по Shibasaki H., Hullett M. [48])

Авторы	Преддвигательные компоненты				Постдвигательные компоненты				
Kornhuber and Deecke (1965)		BP		PMP	MP				RAP
Vaughan et al. (1968)		N1		P1	N2 (?)	N2 (?)			P2
Shibasaki et al. (1980) a	BP		NS	P-50	N-10	N+50	P+90	N+160	P+300
Dick et al. (1989)	NS1		NS2						
Lang et al. (1991)	BP1		BP2						
Tarkka and Hallett (1991)	BP		NS	PMP	isMP	fpMP			
Kristeva et al. (1991) b		RF			ppMP MF	MEFI	MEFII	MEFIII	PMF
Cui and Deecke (1999)	BP1		BP2		MP		PMPP	MEPI	MEPII

Примечание. а – пик каждого компонента, за исключением BP и NS, измерен от пика усредненной ректифицированной электромиограммы; b – на основании связанных с движением магнитных полей.

использованием субдуральных или интракортикальных электродов у приматов с прямой записью BP [45].

Выявлено, что во время генерации BP активны следующие области коры: первичная двигательная кора (область 4; M1), первичная соматосенсорная кора (область 3; S1), латеральная премоторная кора (premotor cortex, PMC; область 6) и четыре двигательные области в медиальной лобной коре – pre-SMA, собственно SMA (supplementary motor area, SMA proper) и ростральная и каудальная поясные области, (cingular motor area, SMAg и SMAc соответственно).

Одна из функций pre-SMA определена как организация временной последовательности движений и формирование точного временного плана движений в рабочей памяти [50]. Ikeda A. с соавт. [22, 24] делают вывод, что pre-SMA играет более важную роль в «когнитивном» моторном контроле, который вовлекает сенсорное различие и принятие решения для двигательного действия после стимула в ситуации реакции выбора, в то время как собственно SMA является одним из наиболее важных генераторов BP, предшествующих самостоятельному произвольному движению. Ohara S. с соавт. [39] выявили, что подготовительная корковая активность в собственно SMA имеет особый временной паттерн по отношению к произвольным движениям и вовлечена в двигательную подготовку раньше, чем S1–M1 билатерально.

Таким образом, предшествуя самостоятельным движениям, во время раннего BP последовательно активируются следующие области мозга: pre-SMA и собственно SMA, PMC и M1 билатерально. Во время позднего BP (NS): активны M1 и PMC, преимущественно контралатерально стороне движения [48].

Функциональное происхождение PMP до сих пор является предметом дискуссий. С одной стороны, предполагается, что этот потенциал может отражать подавление движения противоположной конечности в произвольном одностороннем движении (подавление физиологических зеркальных движений). С другой стороны, эта позитивность может быть простым отклонением между двумя негативными потенциалами и не иметь физиологического значения. Отмечается, что этот пик не регистрируется при эпикортикальной записи [48].

Моторный потенциал наиболее вероятно отражает активность пирамидных нейронов в первичной двигательной коре (M1), которые входят в состав кортикоспинального тракта.

Реафферентный потенциал (RAP) отражает соматосенсорный вход, полученный в результате двигательного акта и обрабатываемый корой.

Следует отметить, что эквивалентами Bereitschaftspotential, BP, записываемых при магнитоэнцефалографических исследованиях, являются Bereitschaftsfield, BF, или поля готовности (readiness field, RF) [17].

Подкорковые источники

Несмотря на то, что до сих пор достаточно трудно точно определить степень участия субкортикальных генераторов MRCP, вполне очевидно, что эти структуры вовлечены в процесс. Субкортикальные и интракортикальные записи BP были выполнены у резистентных к терапии пациентов с эпилепсией, которым было необходимо удалить очаг патологической эпилептической активности. С целью точного определения локализации эпилептического очага использовались глубокие электроды [43, 40]. Генераторы BP были выявлены в области таламуса (возможно, заднелатеральные ядра) и базальных ганглиев (бледный шар, скорлупа и головка хвостатого ядра).

В течение последних лет использование глубокой стимуляции мозга в некоторых тяжелых случаях болезни Паркинсона или эссенциального тремора прояснило роль субталамического ядра Льюиса и вентрального промежуточного ядра таламуса, проекции которых достигают коры. Известно, что стриопаллидарнонигральная система играет ведущую роль в облегчении и торможении движений. При болезни Паркинсона выявлено значительное снижение амплитуды ранних потенциалов готовности, что связано со снижением активности допаминергических нейронов черной субстанции. Изучение клинических случаев заболевания подтвердило вклад стриопаллидарной системы в генерацию BP [14].

Участие глубоких латеральных мозжечковых ядер (зубчатые ядра) необходимо в планировании двигательной активности, в то время как другие ядра мозжечка участвуют в осуществлении двигательного контроля. Thach W. с соавт. [57] показали, что нейроны зубчатого ядра активизируются до начала произвольного движения и их инактивация приводит к откладыванию двигательного действия. Обсуждается наличие корреляционной связи между повреждением зубчатого ядра и отсутствием потенциалов готовности [14]. Вероятно, определяющую роль в возникновении BP играет дендратно-таламокортикальный путь [23].

Каков вклад корковых и подкорковых генераторов в формирование MRCP, до сих пор является предметом дискуссий, хотя можно утверждать, что участие коры в этом процессе является определяющим.

Функциональное значение

Произвольное движение является результатом сенсомоторной интеграции на всех уровнях центральной нервной системы. В основе любого двигательного акта лежит тесная связь интегративных систем мозга, обеспечивающих готовность к движению и отражающих события, предшествующие движению (внимание, мотивация, волевой контроль), со специфическими мозговыми системами, непосредственно обеспечивающими движение.

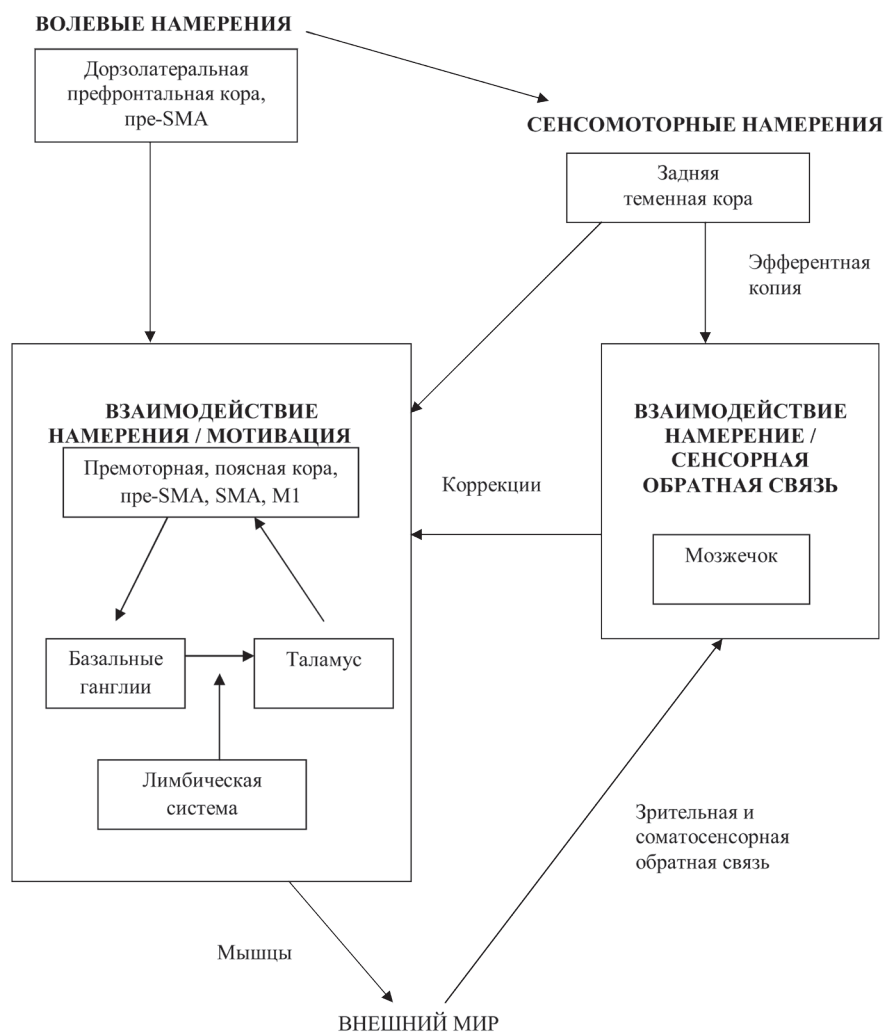
Модель двигательной системы, предложенная Rickett с соавт. [41], предполагает наличие двух интенциональных уровней. Волевое намерение формирует первый уровень: создается общий план, в котором определяются цели и типы движений. Кортикальными генераторами, участвующими в формировании волевого намерения являются дорзолатеральная префронтальная кора и ростральная область SMA. Уровень сенсомоторного намерения отвечает за интеграцию сенсорной информации для

формирования предварительного плана действия, адаптируя моторные команды к внешним событиям. Этот уровень образует задняя парietальная кора.

Возникшее намерение действовать формирует следующий этап в модели двигательной системы. Некоторые движения реализуются в ответ на внешние стимулы, тогда как другие являются результатом внутреннего побуждения. Такое разграничение обеспечивает параллельную активацию и взаимодействия различных областей мозга – задней парietальной коры, SMA, стриопаллидонигральной системы, лимбической системы и первичной двигательной коры (рисунок) [41].

Кроме того, для достижения цели необходимы непрерывное мониторингирование и корректировка действия. Этот постоянный контроль возможен при использовании соматосенсорной информации как подсознательной, так и сознательной модальности. Первая опосредована деятельностью мозжечка, вторая – активностью лобной коры.

Таким образом, произвольное активное движение является итогом сложного нейропсихологического процесса, который актуализирует последовательность информации о движении и соответствующих



Схематическое изображение модели двигательной системы по Rickett et al. [41]

внутренних инструкций для выполнения целенаправленного движения [44].

Изучение MRCP позволяет приблизиться к пониманию центральных механизмов организации произвольных движений, однако есть ограничения, обусловленные тем, что в исследовании могут использоваться достаточно простые произвольные движения, повторяющиеся многократно. Для выделения вызванного потенциала методом усреднения требуется подача достаточно большого числа стимулов (событий) [4]. В случае MRCP количество повторений, как правило, составляет около 100. Исследуемые могут выполнять движения рукой, различными пальцами (изолировано или последовательно), с большой или малой силой, быстро или медленно, но все эти манипуляции по своей природе базовые. Кроме того, имеется достаточно большая межиндивидуальная вариабельность ответов.

Преддвигательные компоненты

Установлено, что на параметры ранних и поздних ВР влияют разные факторы. Ранние ВР в большей степени подвержены влиянию когнитивных функций, таких как уровень мотивации и готовности к выполнению двигательного действия, исходное состояние испытуемого и возможность выбора движения [13]. На латентность ранних ВР влияет также скорость движения: чем быстрее выполняется движение, тем меньше латентность ВР [48]. По данным Jenkins H., Jahanshahi M., с соавт. [27], ранние ВР отсутствуют в случае движений, инициируемых внешними нерегулярными сигналами. При проведении позитронно-эмиссионной томографии с определением регионального мозгового кровотока показано, что в данных условиях, в отличие от произвольно инициируемых движений, не активируются ростральная SMA и дорзолатеральная префронтальная кора, которым приписывается роль в подготовке движений и временной организации движений соответственно.

Выше было показано, что нейронные цепи, включающие базальные ганглии, важны для генерации ранних ВР. Действительно, амплитуда ранних ВР снижена при болезни Паркинсона [51]. Тот факт, что у этих пациентов есть трудности с выбором ответа [58] и другие доказательства связи базальных ганглиев с процессом выбора и скрытой памятью, подтверждают предположение о том, что ранние ВР могут быть связаны с выбором подходящей двигательной стратегии из памяти. По мнению Brunia C. H. M. с соавт. [13], систему, генерирующую ранние ВР, можно назвать внутренней и она анатомически находится преимущественно в медиальных структурах мозга (базальные ганглии — pre-SMA — SMA).

Параметры поздних ВР в большей степени зависят от характеристик самого движения, таких как точность, дискретность, сложность [48].

В обзоре Lang W. [34] обращается внимание на общность ранних компонентов ВР (1,5–0,5 с), записываемых при движениях различных частей тела (например, глотание, высывание языка, сгибание

пальцев руки и большого пальца ноги, движения глаз, вокализация). Разница появляется за 0,5 с до начала движения (поздний компонент ВР). При этом топографическое распределение ВР при движениях различными частями тела отличается незначительно. Это может свидетельствовать о наличии некоторых общих промежуточных механизмов, посредством которых реализуется замысел движения.

Jankelowitz S. K. и Colebatch J. G. [26] обнаружена более высокая амплитуда поздних ВР при произвольных движениях проксимальных сегментов верхней конечности по сравнению с дистальными. По данным Kitamura J. с соавт. [28], большая амплитуда позднего ВР выявлена при последовательных движениях указательного и среднего пальцев по сравнению с одновременным сгибанием. Обсуждается связь дискретного выполнения движений с дополнительной активностью двигательной коры для активного ингибирования отдельных компонентов действия.

Показано, что повышение амплитуды ВР, предшествующих развитию усилия (100–0 мс до движения), отражает функцию ожидания усилия, в то время как амплитуда потенциала, сопровождающего движение, отражает непосредственно уровень развиваемого усилия [53, 54]. Наибольшая корреляция между параметрами MRCP и усилием обнаружена для выполнения изометрических усилий указательным пальцем с наименьшим из тестируемых усилий (25 % максимального произвольного усилия).

Увеличение амплитуды ВР при небольшом физиологическом утомлении во время повторных сжиманий кисти руки с высокой силой (70 % максимального произвольного усилия) показано в исследовании Schillings M. L. с соавт. [46]. По мнению авторов, повышение амплитуды ВР во время выполнения многократно повторяющихся движений отражает особый вид центрального утомления у здоровых субъектов, относительно не связанный с периферическим утомлением. Вероятно, активность M1 и SMA компенсирует дополнительные, центральные, снижающие силу факторы. Тот факт, что одного периферического утомления недостаточно для объяснения повышения амплитуды ВР, подтверждается отсутствием корреляций между снижением процента максимального произвольного усилия и ростом амплитуды ВР, а также отсутствием значительных изменений в периферической электромиограмме.

При паркинсонизме амплитуда поздних ВР часто увеличена по сравнению с контролем [18]. Пациенты с болезнью Паркинсона в большей степени полагаются на внешние факторы для успешной инициации и выполнения движения, чем здоровые. Это свидетельствует о связи поздних ВР с влиянием внешних факторов. Предполагается, что поздние ВР отражают активность нейронной цепи, включающей зубчатое ядро мозжечка и первичную моторную кору, которые связаны с моторными и сенсорными ассоциативными зонами коры. Это согласуется с зависимостью поздних ВР от внешних (сенсорных) факторов [13].

По мнению Вгуниа С. Н. М. с соавт. [13], поздняя асимметричная часть ВР является внешней системой, и ее анатомический базис — это латеральные мозговые структуры (мозжечок — двигательная кора). Основная функция этой системы — спецификация параметров точных движений предстоящего двигательного акта в зависимости от текущего контекста обстановки.

Yin F. с соавт. [61] выявили, что при эксцентрическом мышечном сокращении амплитуда компонентов МРСР, связанных как с планированием и выполнением движения, так и с обратной афферентацией от периферических звеньев, была значительно выше, чем при концентрическом. Латентность потенциалов готовности в лобных и теменных отведениях была выше при эксцентрическом сокращении по сравнению с концентрическим. Авторы делают вывод, что выявленные особенности мозговой активности свидетельствуют о различиях в центральных процессах планирования и программирования этих видов мышечной активности.

Потенциалы готовности изучались также в связи с воображаемыми движениями. Двигательный образ определяется как «визуализация», внутреннее представление движения без его реального осуществления. Процесс двигательного воображения вовлекает часть нервных структур, которые необходимы для контроля, мониторинга и планирования реального движения. Jankelowitz S. K. [26], ссылаясь на исследования Gerardin et al., Deiber et al., Cunnington et al. [цит. по 26], описывает, что в процессе воображения двигательного действия активизируются SMA, теменные доли, поясная извилина, латеральная премоторная и префронтальная области. При этом активация в пределах двигательной коры весьма незначительна. В работе Jankelowitz S. K. [26] потенциалы мозга, связанные с воображением движения, были максимальны в области Cz (проекция SMA), симметричны, без выраженного компонента NS и сходные для движений плеча и указательного пальца. Автор предполагает возможное участие SMA в генерации этих потенциалов.

В большинстве исследований в качестве двигательной задачи использовались простые движения, которые отличаются от произвольных движений, используемых в естественных условиях. Wheaton L. A. с соавт. [60] сравнивали простые движения (приведение большого пальца руки) и движения, используемые в повседневной жизни (пракисы): испытуемых просили повторно воспроизводить движения, выполняемые при работе с инструментами (молотком, ножницами, отверткой). Негативная волна МРСР при сложных движениях появлялась уже за 3 с до начала электромиографического сигнала, тогда как при простых движениях — только за 1,7 с. При выполнении пракисов распределение потенциалов начиналось в левой задней теменной области, при простых движениях — билатерально над сомоторными областями.

Bozzacchi C. с соавт. [12] оценивали активность коры, предшествующую выполнению пракисов (воображаемое и реальное захватывание чашки). Авторы показали наличие парietальной активности примерно за 2 с до начала целенаправленного действия захватывания предмета. Выявленную префронтальную активность в ситуации ограничения действия (невозможность достижения цели) авторы связывают с осознанием невозможности выполнения требуемого действия.

Потенциалы готовности в изучении когнитивных процессов

Как было сказано выше, потенциалы готовности имеют асимметричное распределение непосредственно перед выполнением движения (поздние ВР). Считается, что начало латерализации ВР отражает момент принятия решения в ситуации выбора — например, нажатие на кнопку правой или левой рукой в зависимости от предъявленного стимула [33]. Это вызвано дифференцированной активацией двигательной коры левого и правого полушарий при подготовке и инициации одностороннего двигательного ответа.

Электрофизиологическим индикатором центральной активации двигательных ответов являются латерализованные потенциалы готовности, lateralized readiness potential (LRP), получаемые методом двойного вычитания (double subtraction method) амплитуд потенциалов, записанных отдельно над правым и левым полушарием с соответствующих электродов [19].

Латерализованные потенциалы готовности используют в психофизиологии и нейропсихологии для оценки центральных механизмов реакций выбора, особенностей временных интервалов времени реакции, при изучении механизмов научения [55, 56].

Постдвигательные компоненты

При оценке результатов субдуральной записи у пациентов с эпилепсией Lee B. I. с соавт. [35] предположили, что постдвигательная позитивная волна, возникающая через 18–32 мс после произвольных движений указательным пальцем, наиболее вероятно, появляется в результате коротколатентной кинестетической реафферентной активации постцентральной извилины и является эквивалентом потенциала Р2 соматосенсорных вызванных потенциалов.

Дипольный анализ эндогенных вызванных потенциалов, связанных с движением указательного пальца, и потенциалов, вызванных электрическим стимулом [11], также выявил, что источник их генерации общий — первичная соматосенсорная кора.

При субдуральной записи МРСР у пациентов с эпилепсией Ikeda A. с соавт. [21] показали, что источником генерации постдвигательных потенциалов при движении языком являются первичные сенсорные области 1 и 2.

Позитивный RAP, возникающий примерно через 300 мс после движения, вероятно, отражает не только процессы обратной афферентации, но и некоторую когнитивную оценку, являясь аналогом компонента Р300 сенсорных вызванных потенциалов [7].

Возрастные особенности МРСР

Организация движения является сложным процессом, который формируется в онтогенезе и зависит от степени зрелости мозговых структур. Параметры МРСР соответственно также меняются с возрастом. Ряд исследователей отмечают у детей сложную гетерогенную форму ВР [8, 31, 59]. Warren Ch. и Kagger R. [59] выделяют «детский», «взрослый» и «патологический» типы ВР. При «детском» типе регистрировались позитивные компоненты за 600 и 150 мс до движения и негативность в интервале 600–150 мс. Авторы предполагают, что позитивные компоненты в этом случае отражают усилие, необходимое для торможения посторонней моторной активности («ассоциированные», «зеркальные» движения). С возрастом частота ассоциированных движений уменьшается, ВР становится более негативным и приобретает «взрослую» форму. Kristeva-Feige R., Tchakaroff V. [32] отмечают, что позитивность волновой формы ВР у детей обратно пропорциональна возрасту.

По данным Кузнецовой И. В. [6], существует связь характеристик МРСР у детей 6–8 лет с уровнем интеллекта — МРСР детей с низким уровнем интеллекта сходны с МРСР, регистрируемыми в младшей возрастной группе.

Орехова Е. В. и Малых С. Б. [8] отмечают, что амплитуда ВР у детей 6–12 лет не достигает значений, наблюдаемых у взрослых, что, по мнению авторов, может являться следствием незрелости кортикальных механизмов контроля движений. Авторы предполагают, что возрастная динамика амплитудных параметров ВР отражает также степень участия в подготовке движения кортикальных структур, ответственных за произвольную концентрацию внимания.

При сравнении параметров МРСР у взрослых разных возрастных категорий Deesk L. [16] обнаружил, что амплитуда ВР и РМР начинает снижаться после 40 лет. Однако в других исследованиях такой закономерности не выявлено [36]. По данным Singh J. с соавт. [52], между молодыми (20–40 лет) и пожилыми (54–69 лет) испытуемыми также не обнаружено значимых различий по амплитудам, распределению по скальпу и латентностям пред- и постдвигательных компонентов МРСР при выполнении простых произвольных движений большим пальцем руки. У испытуемых старше 70 лет амплитуда компонентов МРСР была незначительно выше.

При определении времени реакции в ситуации выбора Yordanova J. с соавт. [62] с использованием метода высокоразрешающей электроэнцефалографии определили, что значительное снижение времени реакции у пожилых связано не с ранними процессами обработки стимула и выбора ответа, а с функциональной дисрегуляцией исполнительных функций двигательной коры во время сенсомоторных процессов. Это снижение наиболее заметно при увеличении сложности задачи.

Таким образом, несмотря на некоторые противоречия, связанные, вероятно, с различиями в методике

организации эксперимента (тип движения, характеристика групп), результаты исследований свидетельствуют об определенной возрастной динамике характеристик МРСР. Для выявления более четких закономерностей требуются дальнейшие исследования с учетом характеристик произвольных движений.

МРСР при заболеваниях нервной системы

Инсульты. Изучение МРСР у больных, перенесших острое нарушение мозгового кровообращения, позволило сделать выводы об особенностях участия структур мозга в формировании нарушений моторики. Показано, что амплитуда поздних ВР, предшествующих движению паретичной руки, выше над центральной областью ипсилатеральной повреждению, по сравнению с контралатеральной. Это может свидетельствовать о том, что двигательная кора интактного полушария оказывается ведущей в процессе двигательного восстановления [20].

В работах Вендровой М. И. с соавт. [3] выявлено снижение всех компонентов моторного потенциала над обоими полушариями при более выраженном их снижении над поврежденным полушарием мозга. При поражении левого полушария сохранялась направленность межполушарной асимметрии МРСР, свойственная здоровым, а степень снижения моторного потенциала была выше, чем при поражении правого полушария [2]. При поражении правого полушария выявлено преимущественное снижение потенциала готовности, при этом условно здоровое левое полушарие отличалось гиперактивностью по тем же параметрам. Выявленная гиперактивность, по мнению авторов, происходит, вероятно, за счет уменьшения транскаллозного тормозного влияния правого (пораженного) полушария и вызывает повышение активности систем, обеспечивающих не столько непосредственно двигательный акт, сколько предшествующие ему процессы организации и планирования действия [3, 5].

Болезнь Паркинсона. Исследования параметров ВР у пациентов с этим заболеванием проводились с учетом того, что некоторые составляющие записанных со скальпа ВР имеют свое происхождение из SMA, которая получает основной допаминергический вход из базальных ганглиев через таламус [51]. Общие особенности МРСР при болезни Паркинсона обсуждались в разделе «Функциональное значение».

Садеков Р. А., Вендрова М. И. [9] указывают на особенности межполушарных взаимоотношений при болезни Паркинсона. Выявлено, что поражение левополушарных структур приводит к нарушению моторного потенциала, а правополушарных — к нарушению процессов подготовки движения. При этом степень снижения параметров моторного потенциала определяется уровнем депрессии, тяжестью двигательных расстройств и степенью выраженности когнитивных нарушений. В некоторых работах показана нормализация ВР после назначения высоких доз L-DOPA [13].

По мнению Shibasaki H. [48], параметры ранних и поздних ВР в каком-либо отдельном случае болезни

Паркинсона не могут служить надежным ориентиром для постановки диагноза или оценки степени тяжести заболевания, так как они в значительной степени зависят от влияния мотивации, прилагаемого усилия и других характеристик движения, что определяет большую внутри- и межличностную вариабельность.

Повреждения мозжечка. У пациентов с очаговым поражением мозжечка потенциалы готовности значительно снижены или отсутствуют во время выполнения произвольных движений рукой, ипсилатеральной поврежденному полушарию мозжечка [29]. По мнению авторов, возможно, это является результатом дефицита облегчающих импульсов из мозжечка, которые проецируются в первую очередь в латеральную премоторную кору и М1.

Зеркальные движения. Некоторые зеркальные движения ассоциированы с билатеральной представленностью поздних ВР вместо контралатерального доминирования по отношению к стороне, вовлеченной в движение [49]. Если зеркальные движения являются результатом активации ипсилатеральной двигательной коры через неперекрещивающиеся пирамидные тракты, тогда можно предположить, что генераторы поздних ВР локализованы в центральной области, контралатеральной движению. Таким образом, билатеральная представленность поздних ВР, при подразумеваемых односторонних движениях, обозначает активацию двигательной коры в обоих полушариях, возможно, в результате отсутствия транскалозального торможения движения в противоположной руке.

Шизофрения. Приводятся данные о значительном снижении амплитуды или инверсии потенциала готовности у пациентов с шизофренией [1, 52]. Возможно, это связано с нарушением концентрации внимания при шизофрении. В исследовании Bender S. с соавт. [10] выявлено значительное снижение латерализованной сенсомоторной активности, непосредственно предшествующей движению. При этом активация реafferентной обратной связи была относительно не нарушена, то есть у пациентов с шизофренией отсутствовала корреляция между двигательными и реafferентными сенсорными процессами. Авторы делают вывод о том, что двигательно-сенсорные настройки, то есть специфическое улучшение сенсорной информации, необходимое для мониторинга движений, отсутствуют при шизофрении.

Эссенциальный тремор. Учитывая влияние мозжечково-дентато-таламокортикальных проекций на генерацию ВР, в исследовании Lu M. K. и соавт. [37] сравнивали МРСР в связи с произвольным сгибанием запястья в двух группах больных эссенциальным тремором: с наличием мозжечковых симптомов (интенционный тремор) и без них. Амплитуда ВР была повышена у больных без интенционного тремора (возможно, в результате компенсаторной активности), тогда как во второй группе было выражено снижение амплитуды ВР в центрально-париетальных областях, что подтверждает дисфункцию мозжечково-дентато-

таламокортикальных проекций при эссенциальном треморе.

Таким образом, изучение природы произвольного движения, его физиологических и патологических аспектов подразумевает интерпретацию механизмов функционирования центральных и периферических компонентов системы движения и их взаимодействия на разных уровнях. Исследование потенциалов готовности позволяет прояснить скрытые, неосознанные процессы произвольной деятельности человека, является эффективным инструментом для изучения закономерностей мозговой активности, связанной с произвольным движением, и сложных нейрофизиологических процессов, лежащих в его основе.

Список литературы

1. Вейн А. М., Вендрова М. И., Табеева Г. Р. Моторный потенциал // Журнал неврологии и психиатрии. 1999. № 9. С. 56–61.
2. Вендрова М. И. Мозговые (полушарные) механизмы организации двигательного акта по данным моторного потенциала у больных с различными органическими и психогенными заболеваниями ЦНС : дис. ... д-ра мед. наук. М., 2004. С. 317.
3. Вендрова М. И., Табеева Г. Р., Давыдов О. С., Посохов С. И. Моторный потенциал и межполушарные взаимодействия у больных инсультом // Журнал неврологии и психиатрии. 1999. № 99 (1). С. 46–48.
4. Грибанов А. В., Кожевникова И. С., Джос Ю. С., Нехорошкова А. Н. Спонтанная и вызванная электрическая активность головного мозга при высоком уровне тревожности // Экология человека. 2013. № 1. С. 39–47.
5. Екушева Е. В., Вендрова М. И., Данилов А. Б., Вейн А. М. Вклад правого и левого полушарий головного мозга в полиморфизм и гетерогенность пирамидного синдрома // Журнал неврологии и психиатрии. 2004. № 3. С. 8–12.
6. Кузнецова И. В. Психофизиологические корреляты двигательного действия: структура фенотипической дисперсии и возрастная динамика : автореф. дис. ... канд. психол. наук. М., 1992. С. 23.
7. Малых С. Б. Генетические основы индивидуально-психологических различий (Развитие и структура психологических и психофизиологических признаков) : дис. ... д-ра. психол. наук. М., 2000. С. 375.
8. Орехова Е. В., Малых С. Б. Возрастные особенности потенциала готовности при выполнении простого произвольного движения // Физиология человека. 1997. Т. 23, № 4. С. 21–27.
9. Садеков Р. А., Вендрова М. И. Моторная асимметрия и межполушарные взаимоотношения при болезни Паркинсона // Журнал неврологии и психиатрии им. С. С. Корсакова. 2004. Т. 104 (1). С. 42–46.
10. Bender S., Schröder J., Freitag C., Roessner V., Resch F., Weisbrod M. Movement-related potentials point towards an impaired tuning of reafferent sensory feedback by preceding motor activation in schizophrenia // Psychiatry Research. 2012. Vol. 202 (1). P. 65–73.
11. Bötzel K., Ecker C., Schulze S. Topography and dipole analysis of reafferent electrical brain activity following the Bereitschaftspotential // Experimental Brain Research. 1997. Vol. 114 (2). P. 352–361.
12. Bozzacchi C., Giusti M., Pitzalis S., Spinelli D., Russo F. Awareness affects motor planning for goal-oriented actions // Biological Psychology. 2012. Vol. 89. P. 503–514.

13. *Brunia C. H. M., van Boxtel G. J. M., Bocker K. B. E.* Negative slow waves as indices of anticipation: the Bereitschaftspotential, the Contingent negative variation, and the stimulus-preceding negativity // *The Oxford Handbook of Event-Related Potential Components*. Oxford Library of Psychology. Steven J. Luck, Emily S. Kappenman. Oxford University Press, 2011. P. 189–208.
14. *Brunia C. H. M., van Boxtel G. J. M., Speelman J. D.* The bilateral origin of movement-related potentials preceding unilateral actions // *Journal of Psychophysiology*. 2004. Vol. 18. 140–148.
15. *Cunnington R., Windischberger C., Deecke L., Mosser E.* The preparation and readiness for voluntary movement: A High-field event-related fMRI study of the Bereitschafts-BOLD response // *Neuroimage*. 2003. Vol. 20. P. 404–412.
16. *Deecke L.* Influence of age on the human cerebral potentials associated with voluntary movements // D. G. Stein, editor, *The Psychology of aging*. Amsterdam: Elsevier, 1980. P. 411–423.
17. *Deeck L., Lang W., Beisteiner R., Uhl F., Lindinger G., Cui, R. Q.* Experiments in movement using DC-EEG, MEG, SPECT and fMRI. Current progress in functional brain mapping— Science and applications. London: Smith-Gordon & Co Ltd., 1998. P. 53–60.
18. *Dick J. P., Rothwell J. C., Day B. L., Cantello R., Buruma O., Gioux M. et al.* The Bereitschaftspotential is abnormal in Parkinson's disease // *Brain*. 1989. Feb; Vol. 112 (Pt 1). P. 233–244.
19. *Eimer M.* The lateralized readiness potential as an on-line measure of central response activation processes // *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*. 1998. Vol. 30 (1). P. 146–156.
20. *Honda M., Nagamine T., Fukuyama H., Yonekura Y., Kimura J., Shibasaki H.* Movement-related cortical potentials and regional cerebral blood flow change in patients with stroke after motor recovery // *Journal of Neurological Science*. 1997. Vol. 146. P. 117–126.
21. *Ikeda A., Lüders H. O., Burgess R. C., Sakamoto A., Klem G. H., Morris H. H., Shibasaki H.* Generator locations of movement-related potentials with tongue protrusions and vocalizations: subdural recording in human // *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 1995. Vol. 96 (4). P. 310–328.
22. *Ikeda A., Lüders H. O., Burgess R. C., Shibasaki H.* Movement-related potentials associated with single and repetitive movements recorded from human supplementary motor area // *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 1993. Vol. 89. P. 269–277.
23. *Ikeda A., Shibasaki H.* Generator mechanisms of Bereitschaftspotential as studied by epicortical recoding in patients with intractable partial epilepsy // *Jahanshahi M., Hallett M., editors. The Bereitschaftspotential. Movement-related cortical potentials*. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2003. P. 45–59.
24. *Ikeda A., Yazawa S., Kunieda T., Ohara S., Terada K., Mikuni N., Nagamine T., Taki W., Kimura J., Shibasaki H.* Cognitive motor control in human presupplementary motor area studied by subdural recording of discrimination/selection-related potentials // *Brain*. 1999. Vol. 122. P. 915–931
25. *Jahanshahi M., Jenkins I. H., Brown R. G., Marsden C. D., Passingham, R. E., Brooks D. J.* Self-initiated versus externally triggered movements. 1. An investigation using measurement of blood flow with PET and movement-related potentials in normal and Parkinsons disease subjects // *Brain*. 1995. Vol. 118. P. 913–933.
26. *Jankelowitz S. K., Colebatch J. G.* Movement-related potentials associated with self-paced, cued and imagined arm movements // *Experimental Brain Research*. 2002. Vol. 47 (1). P. 98–107.
27. *Jenkins H., Jahanshahi M., Jueptner M., Passingham R., Brooks D.* Self-initiated versus externally triggered movements II. The effect of movement predictability on regional cerebral blood flow // *Brain*. 2000. Vol. 123. P. 1216–1228.
28. *Kitamura J., Shibasaki H., Kondo T.* A cortical slow potential is larger before an isolated movement of a single finger than simultaneous movement of two fingers // *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 1993. Vol. 86. P. 252–258.
29. *Kitamura J., Shibasaki H., Terashi A., Tashima K.* Cortical potentials preceding voluntary finger movement in patients with focal cerebellarlesion // *Clinical Neurophysiology*. 1999. Vol. 110. P. 126–132.
30. *Kornhuber H.H., Deecke L.* Hirnpotentialänderungen beim Menschen vor und nach Willkurbewegungen, dargestellt mit Magnetband-Speicherung und Rückwärtsanalyse // *Pflügers Arch. ges Physiol*. 1964, vol. 281, p. 52.
31. *Kristeva G. R., Tchakaroff V.* Bereitschaftspotential in children // F. Klix, H. Hanendorf, editors. *Human memory and cognitive capabilities. Mechanisms and performances*. Amsterdam: Elsevier, 1986. P. 745.
32. *Kristeva-Feige R., Rossi S., Feige B., Mergner T., Lücking C., Rossini P.* The bereitchaftspotential paradigm in investigating voluntary movement organization in humans using magnetoencephalography (MEG) // *Brain Research Protocols*. 1997. Vol. 1 (1). P. 13–22.
33. *Kutas M., Donchin E.* Preparation to respond as manifested by movement-related brain potentials // *Brain Research*. 1980. Vol. 202. P. 95–115.
34. *Lang W.* Surface recordings of the Bereitschaftspotential in normals // *Jahanshahi M., Hallett M., editors. The Bereitschaftspotential. Movement-related cortical potentials*. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2003. P. 19–34.
35. *Lee B. I., Lüders H., Lesser R. P., Dinner D. S., Morris H. H.* Cortical potentials related to voluntary and passive finger movements recorded from subdural electrodes in humans // *Annals of Neurology*. 1986. Vol. 20 (1). P. 32–37.
36. *Loveless N. E.* Aging effects in simple RT and voluntary movement paradigms // H. H. Kornhuber, L. Deecke, editors. *Motivation, Motor and Sensory Processes of the brain*. Progr. Brain Res. Amsterdam: Elsevier, 1980. P. 547–551.
37. *Lu M. K., Jung P., Bliem B., Shih H. T., Hseu Y. T., Yang Y. W., Ziemann U., Tsai C. H.* The Bereitschaftspotential in essential tremor // *Clinical Neurophysiology*. 2010. Vol. 121 (4). P. 622–30.
38. *Luck S., Kappenman S.* Impaired response selection in schizophrenia: Evidence from the P3 wave and the lateralized readiness potential // *Psychophysiology*. 2009. Vol. 46 (4). P. 776–786.
39. *Ohara S., Ikeda A., Kunieda T., Yazawa S., Baba K., Nagamine T., Taki W., Hashimoto N., Mihara T., Shibasaki H.* Movement-related change of electrocorticographic activity in human supplementary motor area proper // *Brain*. 2000. Vol. 123. P. 1203–1215.
40. *Paradiso G., Cunic D., Saint-Cyr J., Hoque T., Lozano A., Lang A., Chen R.* Involvement of human thalamus in the preparation of self-paced movement // *Brain*. 2004. Vol. 127. P. 2717–2731.
41. *Pockett S., Banks W., Gallagher S.* Does Consciousness Cause Behavior? Cambridge, MA: Massachusetts Institute of Technology, 2006.

42. Praamstra P., Stegeman D. F., Horstink M. W., Cools A. R. Dipole source analysis suggests selective modulation of the supplementary motor area contribution to the readiness potential // *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 1996. Vol. 98. P. 468–477.

43. Rektor I. Intracerebral recordings of the Bereitschaftspotential and related potentials in cortical and subcortical structures in human subjects // Jahanshahi M., Hallett M., editors. *The Bereitschaftspotential. Movement-related cortical potentials*. New York : Kluwer Academic / Plenum Publishers, 2003. P. 61–77.

44. Santucci E., Balconi M. The multicomponential nature of movement-related cortical potentials: functional generators and psychological factors // *Neuropsychological Trends*. 2009. Vol. 5. P. 59–84.

45. Sasaki K., Gemba H. Cortical field potentials preceding self-paced and visually initiated hand movements in one and the same monkey and influences of cerebellar hemispherectomy upon the potentials // *Neuroscience Letters*. 1981. Vol. 25. P. 287–292.

46. Schillings M. L., Kalkman J. S., van der Werf S. P., Bleijenberg G., van Engelen B. G., Zwarts M. J. Central adaptations during repetitive contractions assessed by the readiness potential // *European Journal of Applied Physiology*. 2006. Vol. 97 (5). P. 521–526.

47. Shibasaki H., Barrett G., Halliday E., Halliday A. M. Components of the movement-related cortical potential and their scalp topography // *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 1980. Vol. 49. P. 213–226.

48. Shibasaki H., Hallett M. What is the Bereitschaftspotential? // *Clinical Neurophysiology*. 2006. Vol. 117. P. 2341–2356.

49. Shibasaki H., Nagae K. Mirror movement : Application of movement-related cortical potentials // *Annals of Neurology*. 1984. Vol. 15. P. 299–302.

50. Shima K., Tanji J. Neuronal activity in the supplementary and presupplementary motor areas for temporal organization of multiple movements // *Journal of Neurophysiology*. 2000. Vol. 84. P. 2148–2160.

51. Simpson J., Khuraibet A. Readiness potential of cortical area 6 preceding self-paced movement in Parkinson's disease // *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 1987. Vol. 506. P. 1184–1191.

52. Singh J., Knight R. T., Rosenlicht N. // *Schizophrenia Research*. 1992. Vol. 8 (1). P. 31–41.

53. Slobounov S., Hallett M., Newell K. M. Perceived effort in force production as reflected in motor-related cortical potentials // *Clinical Neurophysiology*. 2004. Vol. 115 (10). P. 2391–402.

54. Slobounov S., Johnstona J., Chianga H., Rayb W. Movement-related EEG potentials are force or end-effector dependent: evidence from a multi-finger experiment // *Clinical Neurophysiology*. 2002. Vol. 113 (7). P. 1125–1135.

55. Suzuki K., Imanaka K. Relationships among visual awareness, reaction time, and lateralized readiness potential in a simple reaction time task under the backward masking paradigm // *Percept Motor Skills*. 2009. Vol. 109 (1). P. 187–207.

56. Szucs D., Soltész F., Bryce D., Whitebread D. Real-time tracking of motor response activation and response competition in a Stroop task in young children: a lateralized readiness potential study // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2009. Vol. 21 (11). P. 2195–2206.

57. Thach W., Goodkin H., Keating J. The cerebellum and the adaptive coordination of movement // *Annual Review of Neuroscience*, 1992. Vol. 150. P. 403–442.

58. Van der Widenberg W. P. M., van Boxtel G. J. M., van der Molen M. W., Bosch D. A., Speelman J. D., Brunia C. H. M. Stimulation of the subthalamic region facilitates the selection and inhibition of motor responses in Parkinson's disease // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2006. Vol. 18. P. 626–636.

59. Warren Ch., Karrer R. Movement-related cortical potentials in children. Replication of waveform, and their relationship to age, performance and cognitive development // R. Karrer et al., editors. *Brain and information: Event-related potentials*. Ann. N. Y. Acad. Sci. 1984. Vol. 425. P. 543.

60. Wheaton L. A., Yakota S., Hallett M. Posterior parietal negativity preceding self-paced praxis movements // *Experimental Brain Research*. 2005. Vol. 163. P. 535–539.

61. Yin F., Siemionow V., Sahgal V., Xiong F., Yue G. Greater movement-related cortical potential during human eccentric versus concentric muscle contractions // *Journal of Neurophysiology*. 2001. Vol. 86. P. 1764–1772.

62. Yordanova J., Kolev V., Hohnsbein J., Falkenstein M. Sensorimotor slowing with ageing is mediated by a functional dysregulation of motor-generation processes : evidence from high-resolution event-related potentials // *Brain*. 2004. Vol. 127. P. 351–362.

References

1. Vein A. M., Vendrova M. I., Tabeeva G. R. *Zhurnal neurologii i psikiatrii* [Journal of Neurology and Psychiatry]. 1999, 9, pp. 56-61. [in Russian]

2. Vendrova M. I. *Mozgovye (polusharnye) mekhanizmy organizatsii dvigatel'nogo akta po dannym motornogo potentsiala u bol'nykh s razlichnymi organicheskimi i psikhogennymi zabolovaniyami TsNS (dok. dis.)* [Brain (hemispheric) mechanisms of organization of motor act according to data of motor potential in patients with different CNS organic and psychogenic diseases (Doctoral Thesis)]. Moscow, 2004, pp. 317. [in Russian]

3. Vendrova M. I., Tabeeva G. R., Davydov O. S., Posokhov S. I. *Zhurnal neurologii i psikiatrii* [Journal of Neurology and Psychiatry]. 1999, 99 (1), pp. 46-48. [in Russian]

4. Gribanov A. V., Kozhevnikova I. S., Dzhos Yu. S., Nekhoroshkova A. N. *Ekologiya cheloveka* [Human Ecology]. 2013, 1, pp. 39-47. [in Russian]

5. Ekusheva E. V., Vendrova M. I., Danilov A. B., Vein A. M. *Zhurnal neurologii i psikiatrii* [Journal of Neurology and Psychiatry]. 2004, 3, pp. 8-12. [in Russian]

6. Kuznetsova I. V. *Psikhofiziologicheskie korrelyaty dvigatel'nogo deistviya: struktura fenotipicheskoi dispersii i vozrastnaya dinamika (avoref. kand. dis.)* [Psychophysiological correlates of motor actions: structure of phenotypic variance and age dynamics (Author's Abstract of Candidate Thesis)]. Moscow, 1992, pp. 23. [in Russian]

7. Malykh S. B. *Geneticheskie osnovy individual'no-psikhologicheskikh razlichii: Razvitie i struktura psikhologicheskikh i psikhofiziologicheskikh priznakov (dok. dis.)* [Genetic basis of individual psychological differences: Development and structure of psychological and psychophysiological characteristics (Doctoral Thesis)]. Moscow, 2000, p. 375. [in Russian]

8. Orekhova E. V., Malykh S. B. *Fiziologiya cheloveka* [Human Physiology]. 1997, 23 (4), pp. 21-27. [in Russian]

9. Sadekov R. A., Vendrova M. I. *Zhurnal neurologii i psikiatrii* [Journal of Neurology and Psychiatry]. 2004, 104 (1), pp. 42-46. [in Russian]

10. Bender S., Schröder J., Freitag C., Roessner V., Resch F., Weisbrod M. Movement-related potentials point

towards an impaired tuning of reafferent sensory feedback by preceding motor activation in schizophrenia. *Psychiatry Research*. 2012, 202 (1), pp. 65-73.

11. Bötzel K., Ecker C., Schulze S. Topography and dipole analysis of reafferent electrical brain activity following the Bereitschaftspotential. *Experimental Brain Research*. 1997, 114 (2), pp. 352-361.

12. Bozzacchi C., Giusti M., Pitzalis S., Spinelli D., Russo F. Awareness affects motor planning for goal-oriented actions. *Biological Psychology*. 2012, 89, pp. 503-514.

13. Brunia C. H. M., van Boxtel G. J. M., Bocker K. B. E. Negative slow waves as indices of anticipation: the Bereitschaftspotential, the Contingent negative variation, and the stimulus-preceding negativity. In: *The Oxford Handbook of Event-Related Potential Components*. Oxford Library of Psychology. Steven J. Luck, Emily S. Kappenman. Oxford University Press, 2011, pp. 189-208.

14. Brunia C. H. M., van Boxtel G. J. M., Speelman J. D. The bilateral origin of movement-related potentials preceding unilateral actions. *Journal of Psychophysiology*. 2004, 18, pp. 140-148.

15. Cunnington R., Windischberger C., Deecke L., Moser E. The preparation and readiness for voluntary movement: A High-field event-related fMRI study of the Bereitschafts-BOLD response. *Neuroimage*. 2003, 20, pp. 404-412.

16. Deeck L. Influence of age on the human cerebral potentials associated with voluntary movements. In: D. G. Stein, editor. *The Psychology of aging*. Amsterdam, Elsevier, 1980, pp. 411-423.

17. Deeck L., Lang W., Beisteiner R., Uhl F., Lindinger G., Cui, R. Q. *Experiments in movement using DC-EEG, MEG, SPECT and fMRI. Current progress in functional brain mapping - Science and applications*. London, Smith-Gordon & Co Ltd., 1998, pp. 53-60.

18. Dick J. P., Rothwell J. C., Day B. L., Cantello R., Buruma O., Gioux M. et al. The Bereitschaftspotential is abnormal in Parkinson's disease. *Brain*. 1989, Feb; 112 (Pt 1), pp. 233-244.

19. Eimer M. The lateralized readiness potential as an on-line measure of central response activation processes. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*. 1998, 30 (1), pp. 146-156.

20. Honda M., Nagamine T., Fukuyama H., Yonekura Y., Kimura J., Shibasaki H. Movement-related cortical potentials and regional cerebral blood flow change in patients with stroke after motor recovery. *Journal of Neurological Science*. 1997, 146, pp. 117-126.

21. Ikeda A., Lüders H. O., Burgess R. C., Sakamoto A., Klem G. H., Morris H. H., Shibasaki H. Generator locations of movement-related potentials with tongue protrusions and vocalizations: subdural recording in human. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 1995, 96 (4), pp. 310-328.

22. Ikeda A., Lüders H. O., Burgess R. C., Shibasaki H. Movement-related potentials associated with single and repetitive movements recorded from human supplementary motor area. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 1993, 89, pp. 269-277.

23. Ikeda A., Shibasaki H. Generator mechanisms of Bereitschaftspotential as studied by epicortical recoding in patients with intractable partial epilepsy. In: Jahanshahi M., Hallett M., editors. *The Bereitschaftspotential. Movement-related cortical potentials*. New York, Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2003, pp. 45-59.

24. Ikeda A., Yazawa S., Kunieda T., Ohara S., Terada K., Mikuni N., Nagamine T., Taki W., Kimura J., Shibasaki H.

Cognitive motor control in human presupplementary motor area studied by subdural recording of discrimination/selection-related potentials. *Brain*. 1999, 122, pp. 915-931

25. Jahanshahi M., Jenkins I. H., Brown R. G., Marsden C. D., Passingham, R. E., Brooks D. J. Self-initiated versus externally triggered movements. I. An investigation using measurement of blood flow with PET and movement-related potentials in normal and Parkinson's disease subject. *Brain*. 1995, 118, pp. 913-933.

26. Jankelowitz S. K., Colebatch J. G. Movement-related potentials associated with self-paced, cued and imagined arm movements. *Experimental Brain Research*. 2002, 47 (1), pp. 98-107.

27. Jenkins H., Jahanshahi M., Jueptner M., Passingham R., Brooks D. Self-initiated versus externally triggered movements II. The effect of movement predictability on regional cerebral blood flow. *Brain*. 2000, 123, pp. 1216-1228.

28. Kitamura J., Shibasaki H., Kondo T. A cortical slow potential is larger before an isolated movement of a single finger than simultaneous movement of two fingers. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 1993, 86, pp. 252-258.

29. Kitamura J., Shibasaki H., Terashi A., Tashima K. Cortical potentials preceding voluntary finger movement in patients with focal cerebellar lesion. *Clinical Neurophysiology*. 1999, 110, pp. 126-132.

30. Kornhuber H. H., Deecke L. Hirnpotentialänderungen beim Menschen vor und nach Willkurbewegungen, dargestellt mit Magnetband-Speicherung und Rückwärtsanalyse. *Pflugers Arch. ges Physiol*. 1964, 281, p. 52.

31. Kristeva G. R., Tchakaroff V. Bereitschaftspotential in children. In: F. Klix, H. Hanendorf, editors. *Human memory and cognitive capabilities. Mechanisms and performances*. Amsterdam, Elsevier, 1986, pp. 745.

32. Kristeva-Feige R., Rossi S., Feige B., Mergner T., Lücking C., Rossini P. The Bereitschaftspotential paradigm in investigating voluntary movement organization in humans using magnetoencephalography (MEG). *Brain Research Protocols*. 1997, 1 (1), pp. 13-22.

33. Kutas M., Donchin E. Preparation to respond as manifested by movement-related brain potentials. *Brain Research*. 1980, 202, pp. 95-115.

34. Lang W. Surface recordings of the Bereitschaftspotential in normals. In: Jahanshahi M., Hallett M., editors. *The Bereitschaftspotential. Movement-related cortical potentials*. New York, Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2003, pp. 19-34.

35. Lee B. I., Lüders H., Lesser R. P., Dinner D. S., Morris H. H. Cortical potentials related to voluntary and passive finger movements recorded from subdural electrodes in humans. *Annals of Neurology*. 1986, 20 (1), pp. 32-37.

36. Loveless N. E. Aging effects in simple RT and voluntary movement paradigms. In: H. H. Kornhuber, L. Deecke, editors. *Motivation, Motor and Sensory Processes of the brain*. Progr. Brain Res. Amsterdam, Elsevier, 1980, pp. 547-551.

37. Lu M. K., Jung P., Bliem B., Shih H. T., Hseu Y. T., Yang Y. W., Ziemann U., Tsai C. H. The Bereitschaftspotential in essential tremor. *Clinical Neurophysiology*. 2010, 121 (4), pp. 622-30.

38. Luck S., Kappenman S. Impaired response selection in schizophrenia: Evidence from the P3 wave and the lateralized readiness potential. *Psychophysiology*. 2009, 46 (4), pp. 776-786.

39. Ohara S., Ikeda A., Kunieda T., Yazawa S., Baba K., Nagamine T., Taki W., Hashimoto N., Mihara T., Shibasaki H.

Movement-related change of electrocorticographic activity in human supplementary motor area proper. *Brain*. 2000, 123, pp. 1203-1215.

40. Paradiso G., Cunic D., Saint-Cyr J., Hoque T., Lozano A., Lang A., Chen R. Involvement of human thalamus in the preparation of self-paced movement. *Brain*. 2004, 127, pp. 2717-2731.

41. Pockett S., Banks W., Gallagher S. Does Consciousness Cause Behavior? Cambridge, MA, Massachusetts Institute of Technology, 2006.

42. Praamstra P., Stegeman D. F., Horstink M. W., Cools A. R. Dipole source analysis suggests selective modulation of the supplementary motor area contribution to the readiness potential. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 1996, 98, pp. 468-477.

43. Rektor I. Intracerebral recordings of the Bereitschaftspotential and related potentials in cortical and subcortical structures in human subjects. In: Jahanshahi M., Hallett M., editors. The Bereitschaftspotential. Movement-related cortical potentials. New York, Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2003, pp. 61-77.

44. Santucci E., Balconi M. The multicomponential nature of movement-related cortical potentials: functional generators and psychological factors. *Neuropsychological Trends*. 2009, 5, pp. 59-84.

45. Sasaki K., Gemba H. Cortical field potentials preceding self-paced and visually initiated hand movements in one and the same monkey and influences of cerebellar hemispherectomy upon the potentials. *Neuroscience Letters*. 1981, 25, pp. 287-292.

46. Schillings M. L., Kalkman J. S., van der Werf S. P., Bleijenberg G., van Engelen B. G., Zwarts M. J. Central adaptations during repetitive contractions assessed by the readiness potential. *European Journal of Applied Physiology*. 2006, 97 (5), pp. 521-526.

47. Shibasaki H., Barrett G., Halliday E., Halliday A. M. Components of the movement-related cortical potential and their scalp topography. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 1980, 49, pp. 213-226.

48. Shibasaki H., Hallett M. What is the Bereitschaftspotential? *Clinical Neurophysiology*. 2006, vol. 117, pp. 2341-2356.

49. Shibasaki H., Nagae K. Mirror movement: Application of movement-related cortical potentials. *Annals of Neurology*. 1984, 15, pp. 299-302.

50. Shima K., Tanji J. Neuronal activity in the supplementary and presupplementary motor areas for temporal organization of multiple movements. *Journal of Neurophysiology*. 2000, 84, pp. 2148-2160.

51. Simpson J., Khurabet A. Readiness potential of cortical area 6 preceding self-paced movement in Parkinson's disease. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 1987, 506, pp. 1184-1191.

52. Singh J., Knight R. T., Rosenlicht N. *Schizophrenia Research*. 1992, 8 (1), pp. 31-41.

53. Slobounov S., Hallett M., Newell K. M. Perceived effort in force production as reflected in motor-related cortical potentials. *Clinical Neurophysiology*. 2004, 115 (10), pp. 2391-402.

54. Slobounov S., Johnston J., Chianga H., Rayb W. Movement-related EEG potentials are force or end-effector dependent: evidence from a multi-finger experiment. *Clinical Neurophysiology*. 2002, 113 (7), pp. 1125-1135.

55. Suzuki K., Imanaka K. Relationships among visual

awareness, reaction time, and lateralized readiness potential in a simple reaction time task under the backward masking paradigm. *Percept Motor Skills*. 2009, 109 (1), pp. 187-207.

56. Szucs D., Soltész F., Bryce D., Whitebread D. Real-time tracking of motor response activation and response competition in a Stroop task in young children: a lateralized readiness potential study. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2009, 21 (11), pp. 2195-2206.

57. Thach W., Goodkin H., Keating J. The cerebellum and the adaptive coordination of movement. *Annual Review of Neuroscience*. 1992, 150, pp. 403-442.

58. Van der Widenberg W. P. M., van Bostel G. J. M., van der Molen M. W., Bosch D. A., Speelman J. D., Brunia C. H. M. Stimulation of the subthalamic region facilitates the selection and inhibition of motor responses in Parkinson's disease. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2006, 18, pp. 626-636.

59. Warren Ch., Karrer R. Movement-related cortical potentials in children. Replication of waveform, and their relationship to age, performance and cognitive development. In: R. Karrer et al., editors. Brain and information: Event-related potentials. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1984, 425, pp. 543.

60. Wheaton L. A., Yakota S., Hallett M. Posterior parietal negativity preceding self-paced praxis movements. *Experimental Brain Research*. 2005, 163, pp. 535-539.

61. Yin F., Siemionow V., Sahgal V., Xiong F., Yue G. Greater movement-related cortical potential during human eccentric versus concentric muscle contractions. *Journal of Neurophysiology*. 2001, 86, pp. 1764-1772.

62. Yordanova J., Kolev V., Hohnsbein J., Falkenstein M. Sensorimotor slowing with ageing is mediated by a functional dysregulation of motor-generation processes: evidence from high-resolution event-related potentials. *Brain*. 2004, 127, pp. 351-362

MOVEMENT-RELATED BRAIN POTENTIALS

E. Yu. Sinitskaya, A. V. Gribov

Institute of Biomedical Research, Northern (Arctic) Federal University named after M. V. Lomonosov, Arkhangelsk, Russia

The article has presented a review of scientific studies of evoked electrical activity of the brain related to voluntary movements. There have been discussed the main cortical and subcortical sources of the brain potentials associated with movement, their functional value, component representation, age characteristics, features in diseases of the nervous system.

Keywords: evoked potentials, brain, movement

Контактная информация:

Синицкая Елена Юрьевна — кандидат биологических наук, зав. лабораторией двигательной системы Института медико-биологических исследований ФГАОУ ВПО «Северный (Арктический) федеральный университет имени М. В. Ломоносова» Министерства образования и науки Российской Федерации, доцент кафедры адаптивной физической культуры и физиологии спорта Института физической культуры, спорта и здоровья САФУ

Адрес: 163045, г. Архангельск, проезд Бадигина, д. 3

Тел. (8182) 24-09-06

E-mail: e.sinickaya@narfu.ru