

## Elektroencefalografska koherenca<sup>#</sup>

Simon Brežan<sup>1\*</sup>, Veronika Rutar<sup>1</sup>, Vito Logar<sup>2</sup>, Blaž Koritnik<sup>1</sup>, Gregorij Kurillo<sup>2</sup>, Aleš Belič<sup>2</sup>, Tadej Bajd<sup>2</sup>  
in Janez Zidar<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Inštitut za klinično nevrofiziologijo, SPS Nevrološka klinika, Klinični center Ljubljana, Ljubljana

<sup>2</sup>Univerza v Ljubljani, Fakulteta za elektrotehniko, Ljubljana

**Povzetek:** Obdelava posameznih vidikov informacij poteka v različnih področjih možganske skorje vzporedno in ločeno. Ni pa jasno, kakšen je mehanizem povezovanja oz. integracije teh različnih vidikov v celostno zaznavo ali dejanje. Problem povezovanja je eden ključnih problemov pri razumevanju delovanja možganov. Funkcijsko povezovanje med sodelujočimi možganskimi področji morda poteka prek sinhronizirane oscilirajoče aktivnosti nevronov. Takšno povezovanje je raziskano predvsem znotraj vidnega sistema, verjetno pa je podoben mehanizem lahko osnova vidno-motorične integracije in funkcijske sklopitve pri drugih možganskih procesih in vedenjskih kontekstih (npr. zaznavanje, kompleksni gibi, usmerjena pozornost, učenje, delovni spomin). Sinhroniziranost oscilirajoče nevrone aktivnosti lahko merimo z elektroencefalografsko (EEG) koherenco. V prispevku predstavljamo primer raziskave sprememb koherence pri vidno-motorični nalogi. Med izvajanjem te naloge smo ugotovili povečanje koherence med vidnimi in motoričnimi področji možganske skorje. Povečanje kaže na funkcijsko sodelovanje med vidnimi in motoričnimi področji, lahko pa nanj vplivajo tudi drugi kognitivni procesi, kot je usmerjena pozornost. Koherenčna analiza EEG signala je primerna za preučevanje integrativnih možganskih procesov. Ker z njo spremljamo le enega od možnih mehanizmov integracije, se zdi najbolj obetavna v povezavi z drugimi funkcijskimi in elektrofiziološkimi metodami preučevanja možganov.

**Ključne besede:** elektroencefalografija, koherenca, problem povezovanja, vidno-motorična integracija

## Electroencephalographic coherence

Simon Brežan<sup>1</sup>, Veronika Rutar<sup>1</sup>, Vito Logar<sup>2</sup>, Blaž Koritnik<sup>1</sup>, Gregorij Kurillo<sup>2</sup>, Aleš Belič<sup>2</sup>, Tadej Bajd<sup>2</sup>  
and Janez Zidar<sup>1</sup>

<sup>1</sup>University Medical Center Ljubljana, Neurological Clinic, Institute for Clinical Neurophysiology,  
Ljubljana, Slovenia

<sup>2</sup>University of Ljubljana, Faculty of Electrical Engineering, Ljubljana, Slovenia

**Abstract:** Different brain areas process various aspects of information in parallel as well as segregated way. It is not known, how is this information integrated into a unitary percept or action. The *binding* problem is one of the key problems in understanding brain function. Synchronized oscillatory activity of neurons is one possible mechanism of the functional integration of different communicating brain areas. The binding has been well-studied in the visual system, but it could also serve as a mechanism in

<sup>#</sup>Empirični podatki, prikazani v besedilu, so del študentske raziskovalne naloge "Elektroencefalografska koherenca med vidnimi in motoričnimi področji možganske skorje pri vidno-motorični nalogi", pripravljene na Medicinski fakulteti Univerze v Ljubljani leta 2003.

\*Naslov / address: dr. Simon Brežan, Inštitut za klinično nevrofiziologijo, SPS Nevrološka klinika, Klinični center Ljubljana, Zaloška 7, 1000 Ljubljana, Slovenija, e-mail: s\_brezan@yahoo.com

visuomotor integration or functional coupling present with other brain processes and behavioural modes (perception, complex motor behaviour, selective attention, learning, working memory, etc.). Interregional synchronization of the electroencephalographic (EEG) signal can be determined by EEG coherence analysis. In the article we present a research example of coherence changes in a visuomotor task. During this task, coherence between visual and motor brain areas increased. This might reflect functional coupling between those areas, but it could also be influenced by other cognitive processes (e.g. selective attention). Coherence analysis is suitable for studying integrative brain function. Because it measures only one of the possible mechanisms of integration, it offers promise especially when combined with other electrophysiological and functional imaging methods.

**Key words:** electroencephalography, coherence, binding problem, visuomotor integration

CC=2520

## Problem povezovanja v možganih

Ena od aktualnih tem v raziskovanju delovanja možganov je tudi tako imenovano povezovanje (angleško *binding*). Najlažje ga je razložiti s primerom zaznave vidnega dražljaja. Ugotovljeno je, da se različni vidiki tega dražljaja (npr. barva, oblika, gibanje, položaj v prostoru itd.) analizirajo v različnih, ločenih predelih možganske skorje (Singer in Gray, 1995). Prav tako poteka načrtovanje kompleksnih motoričnih programov, ki so potrebni za izvedbo določenega giba. Tako se v prostorsko in funkcijsko ločenih predelih osrednjega živčevja aktivirajo različni skupki živčnih celic, ki so specializirani za posamezne komponente giba. Možgani namreč obdelujejo informacije vzporedno, tako da so funkcijsko različna nevronska mrežja aktivna sočasno. Ena izmed možnih rešitev problema povezovanja bi bil hierarhično-nadzorni center, v katerem bi se vsi vidiki informacije združili v enotno zaznavo ali v končno izvršitev giba. Prepričljivih dokazov o obstoju takšnega hipotetičnega centra ni, povezovanje verjetno nastane na drugačen način. Do integracije bi lahko prišlo tako, da bi se vpleteni deli živčevja za določen čas funkcijsko povezali med seboj. Mehanizem takšnega povezovanja oz. kod združevanja vidikov informacij ni znan. Ena od hipotez je, da poteka prek sinhronizirane oscilirajoče aktivnosti nevronov (Von der Malsburg, 1985). Le-to je mogoče meriti z metodo elektroencefalografske (EEG) koherence.

Koncept povezovanja se zdi uporaben tudi pri teoretičnih razlagah mehanizmov kognitivnih funkcij, kot so prepoznavanje predmetov, usmerjena pozornost, spominske funkcije, jezikovno procesiranje, sensorimotorična integracija in logično reševanje problemov ter končno celo človeška zavest. Vsi našteti kognitivni procesi namreč zahtevajo specifično, od konteksta odvisno izbiro relevantnih informacij; le-ta pa prek dinamičnega povezovanja (kot mehanizma za izražanje specifičnih odnosov med nevronskimi signali) lahko vodi k nastanku senzoričnega ločevanja in zavestnih sintaktičnih struktur ter k smiselnemu cilju usmerjenega vedenja.

## Osnove elektroencefalografije

Elektroencefalografija (EEG) je neinvazivna metoda, s katero z elektrodami, nameščenimi na površini glave, merimo ponavljajoče se, periodične spremembe električnega potenciala, ki je seštevek električne aktivnosti večjega števila celic možganske skorje (Whittington, Traub, Kopell, Ermentrout in Buhl, 2000). Na ta potencial vplivajo intrinzične lastnosti nevronov in interakcije med nevronskimi mrežji. Intrinzične lastnosti celic so posledica njihovih membranskih značilnosti, zaradi katerih so nekatere celo sposobne samostojne ritmične aktivnosti (generatorji) (Lopes da Silva, 1991). Sodelovanje med nevronskimi mrežji pa se neprestano spreminja celo brez zunanjih dražljajev (Coenen, 1995). EEG signal je tako posledica spreminjajočega vzorca sinhronizacije in desinhronizacije med posameznimi nevronskimi skupinami. Spremembe stopnje sinhronizacije se v EEG signalu odražajo kot spremembe amplitud v različnih frekvenčnih pasovih. Ker so te spremembe prostorsko omejene, vplivajo le na posamezne elektrode. EEG nam zaradi opisanih značilnosti služi predvsem za raziskovanje dinamike dogajanj s hitro časovno, vendar slabšo prostorsko ločljivostjo (Von Stein in Sarthein, 2000). V EEG zapisu so vidni značilni vzorci aktivnosti (možganski ritmi), ki ustrezajo različnim stanjem budnosti in spanja ter drugi vzorci, ki so odraz različnih patoloških stanj (npr. epilepsije). Značilne vzorce možganske aktivnosti razdelimo v več frekvenčnih pasov: ritem alfa (8-13 Hz), ritem beta (13-30 Hz), ritem delta (0,5-4 Hz) in ritem theta (4-7 Hz) (Westbrook, 2000). Vsak od ritmov ima svoj značilni prostorski vzorec pojavljanja in vedenjski kontekst (npr. pozornost ali sproščenost, različne faze spanja, odprte ali zaprte oči), ki ga vzbudi. Glede izvora in pomena možganskih ritmov ni veliko znanega. Pojavlja se celo vprašanje, ali so oscilacije v nevronskih mrežah, ki se kažejo kot možganska električna valovanja, lahko zgolj naključen sopojav ali imajo v resnici kakšno funkcijo. Zdi se, da naj bi oscilacijski mehanizmi vendarle omogočali preklope med različnimi funkcijskimi stanji celic oz. področij možganske skorje. Možganski ritmi naj bi namreč imeli pomembno vlogo pri aktivaciji oz. inhibiciji odgovarjajočih nevronskih mrežij (Neuper in Pfurtscheller, 2001).

## Metode analize EEG signala

### Močnostni spektri

S spektralno analizo dobimo močnostne spektre, ki odražajo zastopanost (moč) posameznih frekvenc v določenem frekvenčnem območju. Uporabimo jih lahko kot vhodne podatke za izračun EEG koherence. Pomensko so spremembe močnostnih spektrov odraz manjše ali večje aktivnosti oz. sinhronizacije določenih nevronskih skupin področij možganske skorje.

## EEG koherenca

Elektroencefalografska koherenca je metoda analize EEG, s katero lahko določamo, v kakšni meri so oscilacije električne aktivnosti posameznih področij možganov med seboj sinhronizirane. Koherenca nam pove, kako časovno usklajeno narašča in upada moč v določenih frekvenčnih spektrih med dvema področjema. Metoda je novejša in pri nas še ni uveljavljena. Njen fiziološki pomen ni povsem jasen.

Matematično je koherenca enaka normiranemu križno-korelacijskemu močnostnemu spektru med signaloma  $x$  in  $y$ :

$$C_{xy}(\omega) = \frac{|\Phi_{xy}(\omega)|^2}{\Phi_{xx}(\omega) \cdot \Phi_{yy}(\omega)} \quad (1)$$

$C_{xy}(\omega)$  – vrednost koherence med signaloma  $x(k)$  in  $y(k)$

$\Phi_{xy}(\omega)$  – vrednost križno-korelacijskega močnostnega spektra signalov  $x(k)$  in  $y(k)$

$\Phi_{xx}(\omega)$  – vrednost avto-korelacijskega močnostnega spektra signala  $x(k)$

$\Phi_{yy}(\omega)$  – vrednost avto-korelacijskega močnostnega spektra signala  $y(k)$

Vrednosti koherence med dvema področjema so lahko med 0 in 1, pri čemer 0 pomeni odsotnost usklajenosti, 1 pa popolno ujemanje. Kadar neko področje pošilja nadzorne signale drugemu področju, ki se odziva s podobnimi spremembami moči v določenih frekvenčnih območjih, lahko med EEG signaloma pride do faznega zamika. Koherenca v takem primeru ostaja visoka (Hallett, 2000).

Povečanje vrednosti koherence med dvema področjema lahko tolmačimo kot funkcijsko sklopitev med njima. Neposrednih dokazov, da tovrstna sklopitev med anatomsko ločenimi in funkcijsko povezanimi področji res poteka prek sinhronih oscilacij, ki jih lahko izračunamo z metodo koherence, še ni. Vendar pa nam za to govorijo izsledki različnih študij na živalskih modelih in človeku. Znotraj vidnega sistema so pri sesalcih zabeležili koherentne oscilacije med različnimi področji vidne skorje, kadar je bilo za zaznavo potrebno sodelovanje med omenjenimi področji (Engel, Kreiter, König in Singer, 1991). Spremljajoče povečanje koherence med sodelujočima področjema ustreza domnevi, da naj bi povezovanje potekalo prek sinhroniziranih oscilacij. Povečanje koherence zaradi začasnih, od konteksta odvisnih sinhroniziranih oscilacij bi lahko predstavljalo rešitev problema povezovanja.

Različne študije koherence so preučevale pojav sinhronih oscilacij v različnih vedenjskih kontekstih, pri katerih je prišlo do začasnega povezovanja med različnimi področji. Glede na kontekst ločimo pojma z nalogo povezane koherence (task-related coherence, TRCoH) ter z dogodkom povezane koherence (event-related coherence, ERCoH). Razlikujeta se v tem, da s TRCoH določamo vrednost koherence v stacionarnih pogojih med nalogo (npr. izvajanje gibov s prsti), z ERCoH pa ugotavljamo odvisnost teh korelacij v časovnem obdobju posameznega dogodka (npr. pričetek

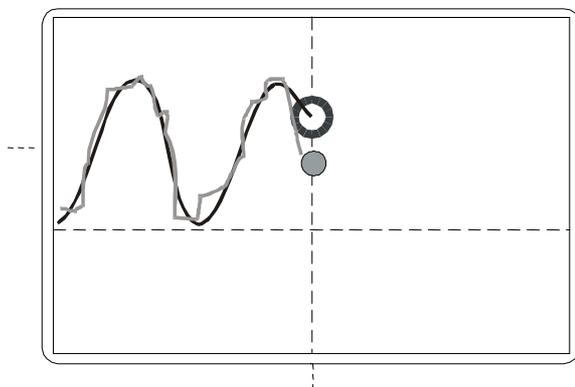
gibanja) z boljšo časovno ločljivostjo (Pfurtscheller in Andrew, 1999).

Znotraj motoričnega sistema je do začasnega povečanja koherence med obema poloblama prišlo pri učenju novih motoričnih spretnosti, predvsem obojeročnega učenja, ki zahteva usklajevanje in komunikacijo obeh možganskih polobel (Andres in Gerloff, 1999). Prav tako so spremembe koherence opazovali pri enostavnih in kompleksnih gibih ter pri različnih zaporedjih gibov (Stancák in Pfurtscheller, 1996). Pri nalogi za delovni spomin se je koherenca povečala med posteriornimi asociacijskimi področji, kjer se shranjujejo senzorične informacije, ter prefrontalnimi področji, kjer se obdelujejo trenutno pomembne informacije (Sarnthein, Petsche, Rappelsberger, Shaw in von Stein, 1997). Povečanje koherence so opisali tudi pri drugih kognitivnih nalogah, npr. v povezavi z usmerjeno pozornostjo (Aoki, Fetz, Shupe, Lettich in Ojemann, 2001).

### **EEG koherenca pri vidno-motorični nalogi**

Ob vpeljavi metode EEG koherence v naš laboratorij smo želeli pri zdravih prostovoljcih izmeriti spremembe koherence med vidnimi in motoričnimi področji možganske skorje pri vidno-motorični nalogi. Pri nalogah, ki zahtevajo vidno-motorično integracijo (uskaljeno sodelovanje med vidnimi in motoričnimi področji možganske skorje), sodeluje parieto-frontalno mrežje zank za vidno-motorični nadzor (Ito, 1986). Le-te prevedejo senzorične informacije o medsebojni legi subjekta in objekta v prostoru v zaporedje zahtevanih sprememb položajev sklepov, ki bodo omogočile izvedbo določenega giba. Tako je ena izmed glavnih nalog senzoričnega sistema, da s tvorbo notranjih reprezentacij telesa in zunanjega sveta ob pomoči že shranjenih izkušenj in spomina vodi ter usmerja gibanje – to je integracijska vloga osrednjega živčevja (Wolprent, Ghahramani in Jordan, 1995).

Kot primer funkcijske sklopitve med dvema področjema možganske skorje smo tako preučevali vidno-motorične integracijo na že uveljavljenemu modelu naloge vidno-motoričnega sledenja. Vidno-motorična naloga (VM) je bila zasnovana tako, da je preiskovanec s stiskanjem posebnega nastavka (Kurillo, Bajd in Mihelj, 2002) z desno roko sledil vidnemu tarčnemu signalu na zaslonu. S spreminjanjem sile stiskanje je skušal doseči, da sta se obroček (tarčni vidni signal) in krogec (prikaz preiskovančevega odziva) med seboj čimbolj prekrivala (slika 1). Predpostavljali smo, da se med takšno nalogo aktivirata tako vidna kot motorična možganska skorja in da pride tudi do funkcijske sklopitve med njima. Da bi lažje opredelili pričakovano povečanje koherence kot merilo funkcijske sklopitve, so preiskovanci izvajali še sledeče tri kontrolne naloge. Vidna in motorična naloga (V+M) je od preiskovanca zahtevala enako gibanje (stiskanje) ob prisotnosti motečega oz. neustreznega vidnega dražljaja v obliki utripajoče šahovnice, projicirane na zaslon. Pri tem sta bili aktivirani tako vidna kot tudi motorična skorja, vendar med seboj neodvisno. Pri vidni nalogi (V) je preiskovanec miroval in s pogledom sledil vidnemu tarčnemu signalu na zaslonu, ki je bil enak kot pri vidno-motorični nalogi. V tem primeru je bila aktivirana le vidna skorja.



Slika 1: Prikaz zaslona, ki ga preiskovanec opazuje pri vidno-motorični nalogi. Obroček predstavlja tarčni vidni signal, krogec pa preiskovančev odziv, odvisen od sile stiskanja.

Pri motorični nalogi (M) je preiskovanec spet izvajal stiskanje nastavka, vendar v odsotnosti vidnih dražljajev. Zato je bila pri tej nalogi aktivirana le motorična skorja. Vse opisane naloge so bile sestavljene iz obdobj aktivnosti, med katerimi je preiskovanec izvajal nalogo, ter obdobj mirovanja, med katerimi je le gledal v točko na zaslonu.

Predpostavili smo, da se bo koherenca specifično povečala pri vidno-motorični nalogi v primerjavi s kontrolnimi nalogami, in sicer med ciljnimi elektrodami, ki ležijo nad sodelujočimi področji možganske skorje. To so elektrode nad okcipitalnimi področji, ki so vključena v vidno zaznavanje, ter nad frontocentralnimi (motoričnimi) področji. Meritve smo opravili pri šestih zdravih preiskovancih. Po namestitvi elastične kape z mednarodno standardno postavitvijo elektrod 10-20 in dodatnimi elektrodami nad motoričnimi področji smo med izvajanjem opisanih nalog odjemali EEG.

Na sliki 2 (str. 139) so predstavljene povprečne vrednosti z nalogo povezanih povečanj in zmanjšanj koherence pri nalogah VM, V+M, V in M v frekvenčnem pasu beta 1. Razlike med nalogami so bile v tem frekvenčnem pasu najbolj izražene, podobne, vendar slabše izražene pa so bile razlike v pasu alfa in beta 2. Pri nalogi VM je opazno največje povečanje z nalogo povezane koherence med frontocentralnimi in okcipitalnimi predeli. Hkrati s povečanjem z nalogo povezane koherence je prišlo do manjšega zmanjšanja med temporalnimi pari elektrod. Pri nalogi V+M je prišlo do povečanja TRCoH znotraj frontocentralnih in okcipitalnih področij. To povečanje je v primerjavi z nalogo VM manjše. Zmanjšanje z nalogo povezane koherence je bilo pri tej nalogi večje kot pri nalogi VM, tako temporalno, kot tudi prečno centralno. Pri nalogah V in M je prišlo do manjšega povečanja koherence centralno in zmanjšanja koherence periferno s podobnim vzorcem kot pri nalogi V+M.

Na sliki 3 (str. 139) so predstavljene povprečne vrednosti z nalogo povezanih sprememb močnostnih spektrov pri nalogah VM, V+M, V in M za frekvenčni pas alfa. Pri nalogah V in M so bile spremembe močnostnih spektrov izražene bolj lokalno.

Zmanjšanje moči pri nalogi V je bilo izraženo okcipitalno, pri nalogi M pa nad aktiviranimi centralnimi področji. Pri nalogah VM in V+M je bilo zmanjšanje moči bolj difuzno, in sicer v centralnih in okcipitalnih področjih. Pri teh dveh nalogah, ki sta vključevali tako vidni kot motorični del, je bilo zmanjšanje močnostnega spektra tudi večje. Topografski vzorec sprememb je bil podoben, vendar manj izražen, tudi v frekvenčnem pasu beta 1.

Naša rezultati so v skladu z ugotovitvami drugih avtorjev (Classen, Gerloff, Honda in Hallet, 1998). Tako smo potrdili ustreznost našega metodološkega pristopa, ki ga bomo lahko uporabili v nadaljnjih študijah. Vsebinsko pa si rezultate lahko razlagamo na sledeč način: naloga VM zahteva funkcijsko povezovanje vidnih in motoričnih predelov možganske skorje. Povečanje koherence med njenim izvajanjem ima lahko s povezovanjem vzročno zvezo. Za to nam govorijo naslednje ugotovitve. Prvič, povečanje frontocentro-okcipitalne koherence je bilo specifično za nalogo VM in se pri izvajanju nalog, med katerimi je bil aktiven samo motorični ali samo vidni sistem, ni pojavilo. Drugič, med nalogo V+M, ki je prav tako kot naloga VM aktivirala hkrati oba, vidni in motorični sistem možganske skorje, le da na funkcijsko nepovezan način, je prišlo do zmanjšanja koherence med tema področjema. Tretjič, prostorski vzorec sprememb koherence med posameznimi elektrodnimi pari se je med izvajanjem naloge VM ujema s področji, ki so vpletena v vidno-motorično in senzorično-motorično integracijo (Wolpert in dr., 1995). In četrtič, spremembe medpodročne koherence so bile do določene mere neodvisne od sprememb močnostnih spektrov nad istimi področji, kar je najbolj očitno v primeru nalog VM in V+M. Med izvajanjem prve se je koherenca zvečala, med izvajanjem druge pa zmanjšala, spremembe močnostnih spektrov pa so bile v obeh primerih podobne. Metodološko smo tako izključili tudi morebitno navidezno povečanje koherence na račun funkcijsko nepovezanega sočasnega zmanjšanja močnostnih spektrov nad opazovanimi področji in potrdili, da gre pri spremembah močnostnih spektrov in koherenc za dvojje ločenih in do določene mere neodvisnih procesov z različnimi mehanizmi nastanka (Andres, Mima, Schulman, Dichgans, Hallet in Gerloff, 1999). To pomeni, da je aktivnost nevronske mreže mogoče uravnati na vsaj dva načina. Prvi so lokalne sinhronizacije ali desinhronizacije nevronske aktivnosti (povečanja ali zmanjšanja močnostnih spektrov v posameznih frekvenčnih pasovih), drugi pa so povečanja ali zmanjšanja funkcijske sklopitve med različnimi nevronskimi mrežji (spremembe koherence) (Classen in dr., 1998).

Povečanje koherence pri določenem procesu, ki zahteva funkcijsko sklopitev, lahko nastane v širokem frekvenčnem območju, ali pa je povečanje koherence specifično za določen frekvenčni pas. Če naj bi medpodročno povečanje koherence predstavljalo osnovo za mehanizem povezovanja, bi moralo biti pri različnih procesih, vedenjskih kontekstih, ali ožje nalogah, prostorsko in frekvenčno specifično (König, Engel in Singer, 1994). Povečanje koherence v širokem frekvenčnem območju lahko tolmačimo na dva načina: ali gre za proces z multiplimi časovnimi skalami (Bressler, 1995), pri čemer gre za več vzporednih procesov povezovanja, ki jih zahteva določena naloga, ali pa gre za povečanje koherence v multiplih med seboj povezanih nevronskih mrežjih,

ki so tudi med dvema področjema lahko med seboj prostorsko ločena. Pri določenih nalogah je medpodročno povečanje koherence v širokem časovnem območju tako lahko odraz drugih motivacijskih, pozornostnih ali drugih kognitivnih procesov.

V naši raziskavi se je koherenca med vidnimi in motoričnimi področji specifično povečala v frekvenčnem pasu beta 1, kjer so bile tudi razlike med posameznimi nalogami najbolj izrazite. Pri drugih kognitivnih nalogah je bilo povečanje koherence med sodelujočimi področji specifično za druge frekvenčne pasove: pri nalogah, ki so zahtevale povečano pozornost predvsem za frekvenčni pas gama (Aoki in dr., 2001), pri nalogi, s katero so preučevali proces delovnega spomina, pa za frekvenčni pas theta (Sarnthein in dr., 1997); pri nekaterih nalogah pa povečanje koherence ni bilo specifično za določen frekvenčni pas.

## Zaključek

Medpodročno povečanje koherentne aktivnosti pri vidno-motorični nalogi je vzročno povezano s sodelovanjem področij možganske skorje, ki so vključena v izvršitev te naloge. Najverjetneje je to povečanje koherence odraz funkcijske sklopitve med področji. Verjetno pa pri izvajanju naloge sodelujejo še drugi mehanizmi in bi lahko povečanje koherence posredovali tudi procesi usmerjene pozornosti. Uporabnost metode koherence za preučevanje funkcije možganov je tako največja v povezavi z drugimi metodami za preučevanje delovanja možganov, z izborom različnih nalog oz. paradigem pa lahko preučujemo fiziološke in patofiziološke vidike motoričnih, senzoričnih in kognitivnih funkcij osrednjega živčnega sistema.

## Literatura

- Andres, F.G. in Gerloff, C. (1999). Coherence of sequential movements and motor learning. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 16, 520-527.
- Andres, F.G., Mima, T., Schulman, A.E., Dichgans, J., Hallett, M. in Gerloff, C. (1999). Functional coupling of human cortical sensorimotor areas during bimanual skill acquisition. *Brain*, 122, 855-870.
- Aoki, F., Fetz, E.E., Shupe, L., Lettich, E. in Ojeman, G.A. (2001). Changes in power and coherence of brain activity in human sensorimotor cortex during performance of visuomotor task. *Bio Systems*, 63, 89-99.
- Bressler, S.L. (1995). Large-scale networks and cognition. *Brain Research*, 20, 288-304.
- Classen, J., Gerloff, C., Honda, M. in Hallett, M. (1998). Integrative visuomotor behavior is associated with interregionally coherent oscillations in the human brain. *Journal of Neurophysiology*, 79, 1567-1573.
- Coenen, A.M.L. (1995). Neuronal Activities Underlying the Electroencephalogram and Evoked Potentials of Sleeping and Waking: Implications for Information Processing. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 19, 447-463.
- Engel, A.K., Kreiter, A.K., König, P. in Singer, W. (1991). Synchronization of oscillatory

- responses between striate and extrastriate visual cortical areas of the cat. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 88, 6048-52.
- Hallett, M. (2000). The Adrian Lecture. Can EEG coherence help solve the binding problem? *Supplements to Clinical Neurophysiology*, 53, 19-26.
- Ito, M. (1986). Neural systems controlling movement. *Trends in Neurosciences*, 9, 515-518.
- Kurillo, G., Bajd, T. in Mihelj, M. (2002). Force tracking in two-oppositional grips. V H. Hutten in P. Krösl (ur), *Proceedings of the 2nd European Medical and Biological Engineering Conference - EMBEC'02, vol. 2* (str. 1712-1713). Vienna: Druckerei Agath.
- Lopes da Silva, F. (1991). Neural mechanisms underlying brain waves: from neural membranes to networks. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 79, 81-93.
- Neuper, C. in Pfurtscheller, G. (2001). Event-related dynamics of cortical rhythms: frequency specific features and functional correlates. *International Journal of Psychophysiology*, 43, 41-58.
- Pfurtscheller, G. in Andrew, C. (1999). Event-related changes of band power and coherence: methodology and interpretation. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 16, 512-519.
- Sarnthein, J., Petsche, H., Rappelsberger, P., Shaw, G.L. in von Stein A. (1998). Synchronization between prefrontal and posterior association cortex during human working memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 95, 7092-7096.
- Singer, W. in Gray, C.M. (1995). Visual feature integration and temporal correlation hypothesis. *Annual Review of Neuroscience*, 18, 555-586.
- Stancák Jr., A. in Pfurtscheller G. (1996). Event-related desynchronization of central beta-rhythms during brisk and slow self-paced finger movements of dominant and nondominant hand. *Brain Research Cognitive Brain Research*, 4, 171-183.
- Von der Malsburg, C. (1985). Nervous structures with dynamical links. *Berichte der Bunsengesellschaft für Physikalische Chemie*, 89, 703-710.
- Von Stein, A. in Sarthein, J. (2000). Different frequencies for different scales of cortical integration: from local gamma to long range alpha/theta synchronization. *International Journal of Psychophysiology*, 38, 301-313.
- Westbrook, G.L. (2000). Seizures and epilepsy. V E.R. Kandel, J.H. Schwartz in T.M. Jessell (ur.), *Principles of neural science* (str. 913-917). New York: McGraw-Hill.
- Whittington, M.A., Traub, R.D., Kopell, N., Ermentrout, B. in Buhl, E.H. (2000). Inhibition-based rhythms: experimental and mathematical observations on network dynamics. *International Journal of Psychophysiology*, 38, 315-336.
- Wolpert, D.M., Ghahramani, Z. in Jordan, M.I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science*, 269, 1880-1882.