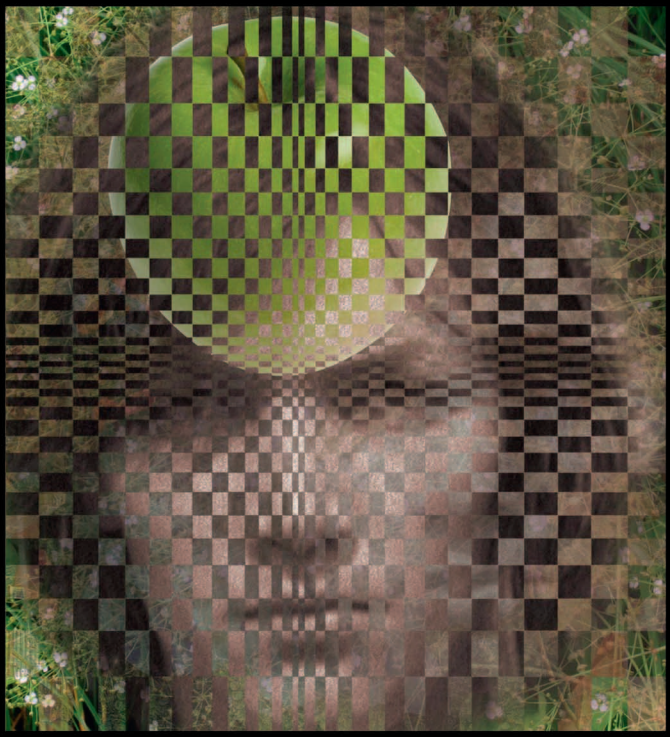
РАЗУМНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ЯЗЫК
LANGUAGE AND REASONING

ДЖАКОМО РИЦЦОЛАТТИ,
КОРРАДО СИНИГАЛЬЯ

ЗЕРКАЛА В МОЗГЕ

О МЕХАНИЗМАХ СОВМЕСТНОГО ДЕЙСТВИЯ И СОПЕРЕЖИВАНИЯ



РАЗУМНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ЯЗЫК

LANGUAGE AND REASONING

ДЖАКОМО РИЦЦОЛАТТИ,
КОРРАДО СИНИГАЛЬЯ

ЗЕРКАЛА В МОЗГЕ

О МЕХАНИЗМАХ СОВМЕСТНОГО ДЕЙСТВИЯ И СОПЕРЕЖИВАНИЯ

Перевод с английского
О. А. Кураковой и М. В. Фаликман

ЯЗЫКИ СЛАВЯНСКИХ КУЛЬТУР
МОСКВА
2012

УДК 159.9
ББК 88.4
Р 49

Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) проект № 10-06-07074

Риццолатти Джакомо, Синигалья Коррадо

Р 49 Зеркала в мозге: О механизмах совместного действия и сопереживания / Пер. с англ. О. А. Кураковой, М. В. Фаликман. — М.: Языки славянских культур, 2012. — 208 с. *(Вклейка в конце книги.)*

ISBN 978-5-9551-0561-1

Книга нейрофизиолога Джакомо Риццолатти, написанная им в соавторстве с философом Коррадо Синигальей, посвящена проблеме, в изучении которой Риццолатти по праву считается одним из ведущих мировых специалистов. Это проблема так называемых «зеркальных нейронов» в головном мозге человека, играющих особую роль как в реализации простейших подражательных двигательных актов, так и в социальном познании и поведении человека.

В книге читатель найдет сведения о новейших исследованиях мозговых механизмов, которые стоят за пониманием целенаправленных действий другого человека, освоением языка, распознаванием эмоций, сопереживанием и другими процессами, протекание которых неразрывно связано с работой системы зеркальных нейронов.

Книга адресована специалистам в разных областях когнитивной науки: нейробиологам, лингвистам, психологам, философам, антропологам, а также всем читателям, интересующимся современными когнитивными исследованиями, в том числе в рамках одной из новых исследовательских областей, получившей название «социальная нейронаука».

ББК 88.4

В оформлении обложки использована работа художника Александра Григорьева «Композиция № 17», 1999 г.

© Raffaello Cortina Editore, 2006
© Издательство «Языки славянских культур», перевод на русский язык, макет, оформление, 2012
© Р. И. Мачинская, М. В. Фаликман, вступительная статья, 2012

ISBN 978-5-9551-0561-1

Электронная версия данного издания является собственностью издательства, и ее распространение без согласия издательства запрещается.

Оглавление

Вступительная статья 7
Благодарности 15
Предисловие 17

1. Моторная система 21
2. Действующий мозг 35
3. Пространство вокруг нас 61
4. Понимание действий 83
5. Зеркальные нейроны у человека 109
6. Подражание и язык 125
7. Разделение эмоций 149

Литература 165
Указатель 191

Вступительная статья

Перед Вами книга знаменитого ученого-нейрокогнитивиста, профессора Пармского университета Джакомо Риццоллатти, открывшего в начале 1990-х годов «зеркальные» нейроны. Эта книга, адресованная междисциплинарной аудитории, написана им совместно с философом Коррадо Синигальей, специалистом в области философии нейронауки и проблем социального познания. Главная особенность зеркальных нейронов состоит в том, что они одинаковым образом активируются при выполнении определенных действий и при наблюдении за тем, как эти действия выполняет другой. Можем ли мы утверждать, перефразируя известное высказывание У. Джеймса о внимании, что «каждый знает, что такое зеркальные нейроны»? И да, и нет. Само словосочетание часто появляется и в профессиональной, и в популярной литературе и справедливо ассоциируется с механизмами понимания человека человеком и социального взаимодействия. В 2000-х зеркальными нейронами заинтересовались лингвисты, увидев в них возможный ответ на давний вопрос о том, как происходит освоение языка (напр., Hurford 2004; Théoret & Pascual-Leone 2002). Вместе с тем, довольно часто представление о зеркальных нейронах трактуется весьма упрощено и механистично, а сами зеркальные нейроны представляются неким изолированным от остальной части мозга универсальным механизмом эмпатии (сопереживания).

Книга Джакомо Риццоллати и Коррадо Синигальи дает возможность получить достоверное и полное знание о зеркальных нейронах «из первых рук»: именно в работах исследовательской группы Дж. Риццолатти 1980-х — 1990-х гг. с использованием метода регистрации ответов отдельных нервных клеток (Di Pellegrino et al. 1992; Rizzolatti et al. 1996) были заложены основы дальнейших исследований зеркальных нейронов, к настоящему времени ставших одним из наиболее популярных объектов исследования в нейронауке. Проблематика книги и ее теоретическая значимость для нейрокогнитивной науки далеко выходят за пределы анализа активности

зеркальных нейронов. Исследования автора содержат убедительные естественнонаучные доказательства активного характера психических процессов и их непосредственной зависимости от целенаправленной деятельности субъекта. Примечательно, что описание самих зеркальных нейронов мы встречаем только в начале четвертой главы. Первые три главы посвящены свойствам и функциям нейронов лобной и теменной коры головного мозга. В этих разделах книги представлены результаты исследований активности отдельных корковых нейронов у обезьян, которые, по мнению автора, не укладываются в классическую последовательную схему *восприятие → познание → движение*. Те зоны коры головного мозга, которые в классической нейрофизиологии до сих пор разделяются на сенсорные и моторные, на самом деле как морфологически, так и функционально неразрывно связаны между собой и с другими структурами мозга. Характер активности нейронов вентральной премоторной коры у обезьян (PMv, область F5) демонстрирует единство механизмов восприятия и действия. Эти нейроны активируются при выполнении определенных предметных действий (а не отдельных движений) и появлении в доступном для действий поле зрения предметов с определенными свойствами, причем реакция на предметы может наблюдаться как при действии с ними, так и в отсутствие действий. Это означает, что в мозге существуют системы нейронов, «кодирующие» собственные предметные действия индивида и «наделяющие» функциональным смыслом окружающее нас пространство. По словам авторов, *«эти нейроны [Дж. Риццолатти называет их «каноническими»] способны классифицировать поступающую сенсорную информацию на основе спектра потенциально доступных действий, вне зависимости от того, будут ли эти действия осуществлены в дальнейшем или нет»*. Таким образом, содержание первых трех глав подготавливает читателя к пониманию роли и происхождения системы «зеркальных» нейронов, активность которых опирается на существующий у каждого субъекта репертуар собственных действий.

Особенность зеркальных нейронов, впервые обнаруженных в вентральной премоторной коре обезьян во время свободного поведения, состоит в их реакции на сенсорные воздействия: в отличие от упомянутых выше канонических нейронов области F5, зеркальные нейроны у обезьян разряжаются не при восприятии трехмерных объектов, а при наблюдении за действиями с объектами, которые совершаются рукой или ртом. Так же как и каноническим нейронам, большинству

зеркальных нейронов свойственна избирательность: они отвечают только при наблюдении за одним каким-нибудь типом действий. Одно из важнейших свойств зеркальных нейронов — сходный тип реагирования на собственные действия субъекта и наблюдаемые им действия.

Представляя книгу Дж. Риццолатти и К. Синигальи, важно еще раз подчеркнуть, что в ней свойства зеркальных нейронов рассматриваются не изолированно, а как следствие функционирования сложной системы взаимодействующих областей коры головного мозга. Так, в четвертой главе приводятся данные о кодировании у обезьян наблюдаемых действий зрительными нейронами передней части верхней височной борозды (superior temporal sulcus, STS) и участии нейронов ростральной части нижней теменной коры в передаче этой информации зеркальным нейронам F5, а также о зеркальных свойствах самих теменных нейронов. Более того, зеркальные нейроны могут использовать не только зрительную, но и слуховую информацию о действиях, совершенных другими.

В одной из своих работ (Rizzolatti 2005) Дж. Риццолатти, отвечая на вопрос «В чем состоит функция зеркальных нейронов?», отмечает, что такой вопрос в принципе неправомерен. У зеркальных нейронов нет какой-то определенной функции. Посредством систем зеркальных нейронов мозг устанавливает соответствие между образом действия и действием. Они обеспечивают формирование в мозге наблюдателя репрезентации действия, производимого другим индивидом, и описание этого действия в терминах собственного моторного акта наблюдателя. По мнению Дж. Риццолатти, моторное знание о наших собственных действиях есть необходимое и достаточное условие незамедлительного понимания действий других. Этот механизм используется для реализации различных функций в зависимости от того, какой аспект наблюдаемого действия кодируется, о каком биологическом виде идет речь, в какие нейронные сети включены зеркальные нейроны и как эти нейронные сети связаны с другими структурами мозга.

В последние десятилетия бурно развивается направление естественнонаучных исследований, которое получило название *социальная нейронаука* (social neuroscience). Задача этого направления состоит в познании нейрофизиологических механизмов социального поведения. Можно с уверенностью утверждать, что Дж. Риццолатти является одним из основоположников социальной нейронауки, и все современные исследования мозговых механизмов социального познания и взаимодействия были бы невозможны без его

исследований «коммуникативных» свойств зеркальных нейронов. Обнаруженные в экспериментах на обезьянах коммуникативные нейроны отвечают не на действия с предметами (транзитивные), как другие зеркальные нейроны, а на действия без всяких предметов (нетранзитивные), но важные для общения (жесты, позы, движения губами). Еще в большей степени кодирование нетразитивных, важных для коммуникации, действий свойственно зеркальным нейронам человека, эти нейроны могут кодировать не только отдельные действия другого, но и последовательность действий. Анализируя данные о системах зеркальных нейронов у человека, Дж. Риццолатти подчеркивает, что, несмотря на более широкий спектр задач, которые эти системы могут выполнять у человека, главная их задача связана *«с пониманием значения действий других ... в терминах целенаправленных движений»,* т. е., *«зеркальный механизм фиксирует интенциональный аспект действий, общий для наблюдателя и исполнителя»*[1]. Важно отметить, что *«понимание действий других»* в данном контексте не предполагает какой-либо осмысленной рефлексии, но существенно зависит от «словаря действий» индивида, который, особенно в отношений коммуникативных действий, является видоспецифичным и, вместе с тем, в значительной степени определяется индивидуальным опытом. Тем не менее, подчеркивая именно социальный, коммуникативный аспект работы зеркальной системы, известный современный нейрофизиолог Вильянур Рамачандран в 2009 г. назвал свою лекцию, посвященную зеркальным нейронам, «Нейроны, создавшие цивилизацию»[2].

Выводы относительно особой роли зеркальной системы в социальном познании были подкреплены результатами исследований работы зеркальных нейронов у больных с расстройствами аутистического спектра. Начиная с самых первых исследований (напр., Dapretto et al. 2006), было неоднократно показано нарушение функционирования

[1] В плане постановки исследовательских вопросов описываемые Дж. Риццолатти и К. Синигальей исследования перекликаются с работами американского психолога М. Томаселло, посвященными изучению так называемой «совместной интенциональности» в поведении человека и ее эволюционных основ. Подробнее об исследованиях М. Томаселло можно прочитать в книге «Истоки человеческого общения», опубликованной на русском языке издательством «Языки славянских культур» в 2011 г.

[2] Запись лекции была осуществлена в рамках Интернет-проекта TED и размещена в свободном доступе в сети Интернет по адресу: http://www.ted.com/talks/vs_ramachandran_the_neurons_that_shaped_civilization.html

этой системы в мозге таких больных, у которых избирательно страдает система социальных навыков и коммуникативных способностей.

Именно изучение механизмов социального познания, понимания целей и намерений другого человека является ведущим в работах Дж. Риццолатти и К. Синигальи на сегодняшний день (напр., Rizzolatti, Sinigaglia 2010). Анализируя накопленные к настоящему времени данные о работе зеркальных нейронов лобной и теменной коры («фронто-париетальной сети» в терминологии авторов) как в норме, так и у особых групп пациентов (например, у людей, рожденных без рук), авторы настойчиво проводят предположение о том, что зеркальная сеть кодирует именно *цели* наблюдаемых двигательных актов, достижение которых возможно разными способами и с опорой на разные исполнительные органы. Использование транскраниальной магнитной стимуляции позволило показать, что система зеркальных нейронов способна к своего рода «обобщению» относительно органов, посредством которых может быть реализован один и тот же двигательный акт. Благодаря именно этим свойствам зеркальные нейроны активно задействованы в понимании действий и даже намерений других людей, а также, возможно, причин, повлекших за собой возникновение этих намерений, хотя, подчеркнем еще раз, не являются единственным механизмом понимания всего многообразия поведения другого человека.

Изучение нейрофизиологических механизмов социального поведения невозможно без исследования того, как мозг анализирует эмоциональное состояние другого. О том, какова роль системы зеркальных нейронов в распознавании эмоций — последняя глава книги. В этой главе приводятся данные клинических наблюдений и экспериментальных исследований с использованием неинвазивных технологий, которые свидетельствуют о существовании у человека системы «эмоциональных» зеркальных нейронов. Эти нейроны, расположенные в коре между лобной и височной долями мозга (кора островка) и в передней поясной коре, сходным образом реагируют при переживании определенных эмоций (отвращения) и при наблюдении за выражением отвращения на лице другого человека. В данном случае сенсорная информация кодируется не в терминах действий, как в случае «двигательных» зеркальных нейронов, а в терминах эмоциональных переживаний.

В заключение вернемся к вопросу о том, как же все-таки связаны эмпатия как одно из важных условий адекватного социального поведения и зеркальные нейроны. С точки зрения Дж. Риццолатти, основанной на реальных научных фактах, благодаря активности

«эмоциональных» зеркальных нейронов происходит мгновенное понимание эмоций других, примерно так же, как происходит мгновенное понимание действий других благодаря активности двигательных зеркальных нейронов. Такое мгновенное понимание эмоций другого является результатом *«разделения эмоционального состояния другого на уровне висцеромоторных реакций»* и, по мнению Дж. Риццолатти и К. Синигальи, существенно отличается от эмпатии (сопереживания). Наше сострадание зависит не только от распознавания боли другого человека, но и от наших отношений с этим человеком, нашей внутренней установки на сопереживание и многих других факторов. Сложные формы социального поведения, в том числе эмпатия, не могут быть сведены только к активности зеркальных нейронов, но это не умаляет роли зеркальных систем как необходимой составляющей мозговых механизмов социального взаимодействия. В новейших работах авторы настаивают на том, что не только понимание другого индивида, но и другая важнейшая составляющая социального поведения — понимание человеком собственного «я» как отдельного от других — невозможна без участия зеркальных нейронов (Sinigaglia & Rizzolatti 2011).

Часто, анализируя поведения человека, мы говорим, что оно обусловлено социальными факторами, но почти никогда не думаем о том, что даже такое социальное явление, как общение между людьми, может быть обусловлено биологическим факторами, связанными с работой мозга. Настало время узнать больше о биологической природе «социального» в человеке и прочитать эту книгу.

Литература

Dapretto, M., Davies, M. S., Pfeifer, J. H., Scott, A. A., Sigman, M., Bookheimer, S. Y., Iacoboni, M. Understanding emotions in others: mirror neuron dysfunction in children with autism spectrum disorders // Nature Neuroscience, 2006, vol. 9, pp. 28—30.

Di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Rizzolatti, G. Understanding motor events: a neurophysiological study // Experimental Brain Research, 1992, vol. 91, pp. 176—180.

Hurford, J. Language beyond our grasp: What mirror neurons can, and cannot, do for the evolution of language // D. Kimbrough Oller and Ulrike Griebel (Eds.). Evolution of Communication Systems: A Comparative Approach. MIT Press, Cambridge, MA, 2004, pp. 297—313.

Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., Fogassi, L. Premotor cortex and the recognition of motor actions // Cognitive Brain Research, 1996, vol. 3, pp. 131—141.

Rizzolatti, G. The mirror neuron system and its function in humans // Anatomy and Embryology, 2005, vol. 210, pp. 419—421.

Rizzolatti, G., Sinigaglia, C. The functional role of the parieto-frontal mirror circuit: Interpretations and misinterpretations // Nature Reviews Neuroscience, 2010, vol. 11, pp. 264—274.

Sinigaglia, C., Rizzolatti, G. Through the looking glass: Self and others // Consciousness and Cognition, 2011, vol. 20, pp. 64—74.

Théoret, H., Pascual-Leone, A. Language acquisition: Do as you hear // Current Biology, 2002, vol. 12 (21): R736—737.

Р. И. Мачинская
М. В. Фаликман

Благодарности

В первую очередь нам хотелось бы выразить благодарность Джулио Джорельо за то, что он верил в эту книгу — без его поддержки завершение этого проекта было бы невероятно сложным.

Большая часть исследований и открытий, описанных в этой книге, есть результат многолетней работы в Университете Пармы, в которой активно принимали участие наши друзья и коллеги. Массимо Мательи, Маурицио Гентилуччи и Джузеппе Люппино внесли огромный вклад в определение многочисленных корковых зон и в исследование их функций. Лучано Фадига, Леонардо Фогасси и Витторио Гальезе с самого начала активнейшим образом участвовали в открытии удивительных свойств зеркальных нейронов. Майкл Арбиб, Марк Жанро и Хидео Саката сыграли ключевые роли в создании теории, представленной в этой книге. Мы также выражаем огромную признательность Скотту Грэфтону, Марко Якобони, Джованни Буччино и Миланской группе томографических исследований мозга под руководством Ферручио Фацио за их помощь в проведении многочисленных экспериментов с использованием ПЭТ и фМРТ. Лайла Крайгеро, Пьер Франческо Феррари, Кристиан Кейсерс и Мария Алессандра Умильта внесли неоценимый вклад в экспериментальную работу. Мы благодарим их и всех остальных членов Пармской группы, бывших и нынешних.

Мы также благодарим Клаудио Барточчи, Джорджо Бертолотти, Антонио Чиллуфо, Габриэлу Моранди и Стефано Мориджи за чтение отдельных глав рукописи этой книги и важные замечания и предложения. Доменико Мальямо помог нам в подготовке иллюстраций и схем к книге.

И, наконец, мы хотим выразить глубочайшее признание Мариэлле Агостинелли за ее энергию и опыт, вложенные в каждый этап этого проекта, Раффаэлле Вои и Джорджо Каталано за их терпение и неоценимую помощь как редакторов, а также Фрэнсису Андерсону за его энтузиазм и усердие при подготовке перевода этой книги на английский язык.

Предисловие

Некоторое время тому назад выдающийся театральный режиссер Питер Брук заметил в одном из интервью, что с открытием зеркальных нейронов нейронаука сделала наконец шаг к пониманию того, что было давным-давно известно людям театра, а именно, что все усилия актера пошли бы прахом, если бы он не имел возможности преодолевать все языковые и культурные барьеры и разделять производимые им звуки и движения со зрителем, который тем самым становится активным соучастником события и вносит в него свой вклад. Именно это соучастие — средоточие театра и его развития, а зеркальные нейроны, которые возбуждаются и в том случае, когда мы выполняем некое действие, и тогда, когда лишь наблюдаем за его выполнением, дают пресловутому соучастию биологическое объяснение.

Упоминание Бруком зеркальных нейронов — свидетельство огромного интереса, который их неожиданные свойства вызвали за пределами физиологии. Артистов, психологов, педагогов, социологов, антропологов зеркальные нейроны буквально зачаровали, однако лишь немногим, вероятно, известна история их открытия, а также те экспериментальные исследования и теоретические допущения, благодаря которым это открытие состоялось, и лишь единицы осознают последствия сделанного учеными открытия для формирования наших представлений об архитектуре и работе мозга.

Именно об этом наша книга. Она начинается с анализа повседневных жестов — например, осуществляемых нами, когда мы тянемся к предмету, берем его в руку, подносим пищу ко рту; важность этих жестов мы склонны недооценивать лишь потому, что они слишком уж для нас привычны. Вот так и нейронаука (наряду с другими дисциплинами) много лет причисляла *моторную систему*, которая играет ведущую роль в осуществлении этих жестов, к разряду сугубо вторичных.

Десятилетиями господствовало представление о том, что моторные области коры головного мозга предназначены для обеспечения не более чем исполнительных функций; считалось, что никакой

воспринимающей, а тем более познавательной ценности они не имеют. Ввиду этого в объяснении нашего моторного поведения наибольшие трудности вызывал анализ всего многообразия поступающей сенсорной информации и выделение нервного субстрата когнитивных процессов, связанных с формированием намерений, убеждений и желаний. Как только было наверняка установлено, что мозг способен отбирать информацию, поступающую извне, и связывать ее с психическими репрезентациями, порождаемыми более или менее автоматически внутри него, проблематика движения была редуцирована к механизмам его выполнения — в соответствии с классической схемой: восприятие → познание → движение.

Этой схемы вполне хватало до тех пор, пока доминировали упрощенные представления о моторной системе. Однако в наши дни они претерпели существенное изменение. Нам теперь известно, что эта система не только представляет собой мозаику лобных и теменных участков коры, теснейшим образом связанных с зрительными, слуховыми и осязательными областями, но и наделена значительно более сложными функциональными свойствами, чем считалось прежде. В частности, было обнаружено, что в определенных областях коры есть нейроны, которые активируются в ответ на целенаправленные двигательные акты (хватание, удержание, манипулирование предметами и т. п.), а в ответ на простые движения не активируются; более того, они избирательно отвечают на предметы разной формы и размера, причем как в случае, когда мы вступаем с этими предметами во взаимодействие, так и в случае, когда мы всего лишь их наблюдаем. Судя по всему, эти нейроны способны классифицировать поступающую сенсорную информацию на основе спектра потенциально доступных действий, вне зависимости от того, будут ли эти действия осуществлены в дальнейшем или нет.

Если мы обратимся к рассмотрению механизмов работы мозга, сразу же станет очевидно, сколь абстрактны те объяснения, которые мы традиционно даем нашему поведению, привычно отделяя намеренные действия от простых физических движений, необходимых для их осуществления. По правде сказать, они столь же абстрактны, как и многие из экспериментов, которые проводятся с целью регистрации активности нейронов и в которых животные — к примеру, обезьяны — рассматриваются как маленькие роботы, запрограммированные на выполнение строго определенных задач. Если же, напротив, нейронная активность регистрируется в контексте естественного поведения, когда животному дается возможность решать, брать или не брать

пищу и предметы, которые ему предлагают, становится очевидно, что на корковом уровне моторная система обеспечивает выполнение не отдельных движений, а действий. Если подумать, то все то же самое верно и в отношении человека: мы редко когда шевелим руками и губами без цели; обычно имеет место предмет, которых мы хотим достать, схватить или попробовать на вкус.

Эти действия, коль скоро они являются *целенаправленными*, а *не просто движениями*, ложатся в основу наших впечатлений об окружающей среде и наделяют для нас предметы непосредственными значениями. Строгое разделение перцептивных, когнитивных и моторных процессов носит в значительной степени искусственный характер: во-первых, восприятие, судя по всему, встроено в динамику действия, что делает его намного более сложным процессом, чем считалось прежде, а кроме того, *действующий мозг* — это также (и в первую очередь) *мозг понимающий*. Как мы увидим далее, это прагматическая, допонятийная и доязыковая форма понимания, что, однако, нисколько не убавляет ее значимости, потому что именно она лежит в основе многих наших хваленых познавательных способностей.

Этот тип понимания находит свое отражение и в активации зеркальных нейронов. Они были открыты в начале 1990-х годов и дают нам ответ на вопрос, как и почему распознавание действий и даже намерений других индивидов опирается прежде всего на наш собственный поведенческий репертуар. Для любого действия, начиная от элементарных актов типа хватания и заканчивая более сложными, требующими особых навыков — такими, например, как исполнение сонаты на фортепиано или определенных танцевальных па — зеркальные нейроны позволяют нашему мозгу установить соответствие между действием, которое мы наблюдаем, и действием, которое можем выполнить, и благодаря этому определить их значение. Без такого зеркального механизма у нас была бы сенсорная репрезентация, «наглядное» описание поведения других, однако мы бы не знали, что они на самом деле делают. Да, конечно, мы могли бы использовать свои более высокоуровневые когнитивные способности: поразмыслить о том, что мы увидели, и сделать вывод о намерениях, ожиданиях и побуждениях других людей, в результате чего их действия обрели бы для нас смысл, но на деле наш мозг способен извлекать этот смысл непосредственно, на основе только лишь наших моторных способностей и без каких бы то ни было рассуждений.

Отсюда следует, что система зеркальных нейронов, по всей видимости, совершенно необходима для возникновения тех форм совмест-

ного, или разделенного с другими, опыта, благодаря которым каждый из нас способен действовать не только как индивид, но и как член общества. Различные формы подражания, как простого, так и сложного, а также научения, вербальной и жестовой коммуникации предполагают активацию определенных систем зеркальных нейронов. Кроме того, коррелятом нашей способности понимать эмоциональные реакции других людей тоже оказалась группа мозговых зон, наделенных зеркальными свойствами. Мы делимся эмоциями с окружающими нас людьми столь же непосредственно, как и действиями: восприятие боли, горя или отвращения, переживаемых другим человеком, ведет к активации тех же самых участков коры головного мозга, которые активируются, когда мы сами переживаем эти эмоции.

Все это показывает, сколь сильны и прочны узы, которые связывают нас с другими — или, иначе говоря, сколь неправильно было бы пытаться постичь *Я* без *мы*. Как напомнил нам Питер Брук, актеры на сцене должны пробиться через все языковые и культурные барьеры, иначе им не удастся разделить со зрителями свои действия и переживания. Изучение зеркальных нейронов, судя по всему, впервые в истории дает нам единую экспериментальную и теоретическую базу, в рамках которой можно будет разгадать загадку этой сопричастности, создаваемой театром и, по сути своей, лежащей в основе нашего повседневного опыта.

1. Моторная система

Чашка кофе

Давайте начнем с конкретного примера. Что может быть проще, чем взять чашку кофе? Но чтобы совершить даже такое простое действие, требуется множество процессов, настолько тесно связанных друг с другом, что на первый взгляд их сложно разделить. Прежде всего, нам нужно опознать чашку кофе среди различных объектов, которые стараются завладеть нашим вниманием: для этого мы должны так повернуть голову и глаза, чтобы изображение чашки попало в фовеальную область сетчатки, где острота зрения максимальна, и изучить различные ее признаки (форму, сторону, с которой находится ручка, цвет и т. д.). Затем, чтобы взять чашку в руку, нужно точно оценить ее положение относительно нашего тела, и только когда все это проделано, можно уже протянуть руку в сторону чашки, одновременно, так сказать, примеряясь к ней, чтобы схватить ее наиболее удобным образом.

Чашка сама предоставляет нам информацию о ее *геометрических свойствах* и *способах, которыми ее можно схватить*, а далее уже в нашей власти решать, как этой информацией воспользоваться — выбрать тот способ захватывания чашки, который нам покажется наиболее удобным, или тот, к которому мы привыкли. Несмотря на то, что мы не всегда осознаем все эти приготовления, наши пальцы и ладонь начинают сгибаться и закругляться, принимая форму, соответствующую геометрическим свойствам той части чашки, на которую мы нацелились, еще до непосредственного контакта с ней. Как только мы дотрагиваемся до чашки, рука получает информацию от кожи, суставов и мышц, позволяющую довести до совершенства захват чашки и донести ее до рта.

Итак, за таким простым движением — взять чашку кофе — лежит сложное переплетение ощущений (зрительных, тактильных, обонятельных, проприоцептивных), мотивационных связей, координации

тела и выполнения самих движений, не говоря уже о подстройке позы, предвосхищающей каждый из этапов движения и их последовательность и обеспечивающей должный контроль динамического баланса тела, а также о роли процесса научения и усвоения общих навыков опознания, локализации в пространстве, вытягивания руки и захватывания объектов. Все эти факторы более или менее слаженно взаимодействуют между собой и с объектами, наполняющими окружающий мир.

Мы закончили описание, очень краткое, сложной системы процессов, вовлеченных в простой жест поднятия чашки кофе, но что происходит, если рассматривать это действие на уровне нейрофизиологии? Должны ли мы ожидать, что этим процессам соответствуют распределенные системы в мозге, значительно отличающиеся от анатомических или функциональных систем? Когда мы берем чашку кофе, какие системы включаются на корковом уровне? Как они взаимодействуют друг с другом?

Организация моторных зон в лобной коре

Многих читателей может удивить, что мы используем такой повседневный пример для обсуждения вопросов нейронауки, или даже когнитивной науки, но именно анализ нейронных механизмов таких элементарных действий, каким является захватывание предметов (и многих других простых действий, с которыми мы сталкиваемся каждый день), проведенный за последние двадцать лет, привел к пересмотру многих ключевых аспектов традиционной точки зрения на работу мозга, в особенности на то, что касается строения моторной системы и ее функциональных связей с другими системами (в частности, с сенсорной, но не только).

Долгое время считалось, что сенсорная, перцептивная и моторная системы расположены в четко отделенных друг от друг областях коры: с одной стороны, существуют *сенсорные области*, включающие зрительные зоны в затылочной коре, соматосенсорные зоны в постцентральной извилине, слуховые зоны в верхней височной извилине и т. д., а с другой — *моторные области*, которые следует искать в задней части лобной коры, также известной как агранулярная лобная кора. Согласно этой точке зрения, обширные области коры — часто называемые *ассоциативными зонами* — расположены между сенсорными и моторными. Считалось, что в таких областях, в особенности, в височно-затылочных зонах, сводится воедино информация

от различных сенсорных зон и формируются предметные, локализованные в пространстве образы, которые затем передаются в моторную кору и организуют движения (рис. 1.1, см. цв. вклейку).

Согласно такой модели, при хватании объекта с помощью рук в нашем мозге запускается организованная последовательность процессов передачи информации, приходящей от сенсорных зон к ассоциативным для интеграции и последующей передачи результирующего образа в моторную кору, где происходит запуск соответствующих движений.

Таким образом, моторной системе отводится периферическая и по большей части исполнительная роль, что можно увидеть на функциональных схемах, присутствующих практически в каждом учебнике по неврологии и нейронауке. Примерами являются классический *симиункулус* Клинтона Вулси и не менее классический *гомункулус* Уайлдера Пенфилда (рис. 1.2), полученные в двадцатом столетии при помощи электростимуляции через макроэлектроды, помещенные на поверхности моторной коры обезьян (*симиункулус*) и человека (*гомункулус*)[1]. В обоих случаях выделяются две моторные области: первичная моторная кора (M1) и дополнительная моторная зона (supplementary motor area, SMA, иногда также обозначаемая M2), характеризующиеся всеобъемлющей репрезентацией движений — более детальной в зоне M1, менее дифференцированной в зоне SMA.

Однако, эти схемы моторных зон не вполне соответствуют цитоархитектонической организации задних отделов лобной доли (моторной коры) у приматов, как она была описана Корбинианом Бродманом[2] в начале двадцатого века. Бродман разделил эту область в лобной доле на две отдельные зоны (зоны 4 и 6), основываясь на распределении пирамидных клеток в V слое коры (рис. 1.3). На самом деле, M1 включает зону 4 целиком и большую часть зоны 6, расположенную на латеральной поверхности полушарий, тогда как область SMA соответствует той части зоны 6, которая находится на медиальной поверхности. Пытаясь объяснить это несоответствие, Вулси предположил, что цитоархитектоническое различие между зонами 4 и 6 не предполагает функционального различия, а только является другим способом соматотопической репрезентации.

---

[1] Woolsey *et al.* (1952); Woolsey (1958); Penfield and Rasmussen (1950).

[2] Brodmann (1909).

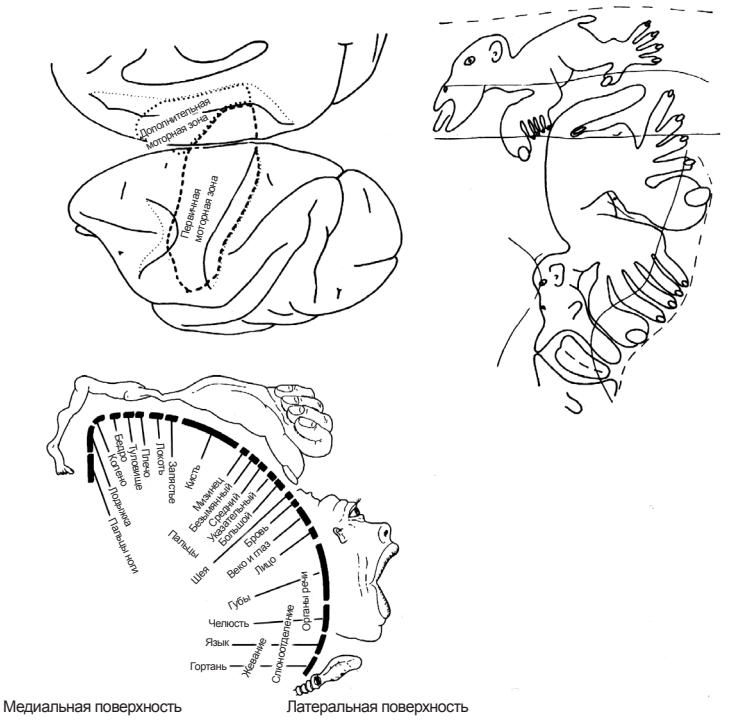


Рисунок 1.2. Сверху слева: медиальная и латеральная поверхности мозга обезьяны. Пунктирными линиями обозначены первичная и дополнительная моторные зоны, как они представлены в классической неврологии. Вверху справа: *симиункулус* Клинтона Вулси. Два *симиункулуса* схематично отображают репрезентации движений частей тела в первичной и дополнительной моторных зонах коры. Внизу слева: моторный *гомункулус* Уайлдера Пенфилда

Так, движения кистей рук, рта и ступней (дистальные движения) локализованы в зоне 4, а движения рук и ног в целом (проксимальные), а также туловища (аксиальные) — в зоне 6.

Несмотря на то, что такое разделение многими учеными считается решением *ad hoc* и, как следствие, получает значительный объем критики, общая идея о двух *симиункулусах* являлась одним из столпов неврологии на протяжении многих лет. На то есть по крайней мере две причины: во-первых, она позволяет наиболее просто решать проблему локализации движений в моторной коре, что удобно использовать в клинической практике, во-вторых, она напрямую следует из широко распространенной и сегодня, и в прошлом теории функционального

единства моторной коры, куда сенсорные сигналы приходят после их обработки в ассоциативных зонах, и где полностью отсутствуют какие-либо перцептивные или когнитивные функции.

Говоря словами Элвуда Хеннемана, такая система могла бы существовать в мозге только для «превращения мыслей и ощущений в движения»[3]. Разумеется, остается вопрос, *как* и *когда* происходит такое превращение. Другими словами, когда *мысли* и *ощущения* перестают быть таковыми и становятся *движениями*? Хеннеман добавляет, что «в настоящее время начальный этап этого процесса лежит за пределами нашего понимания»[4]. Однако, спустя всего несколько лет после этого «настоящего времени» (1984 года) стало понятно, что моторная кора не только анатомически связана с корковыми зонами, отвечающими за нейронные механизмы «*мыслей и ощущений*», но также выполняет массу функций, несовместимых с концепцией только одной исполнительной роли.

Корковая моторная система отнюдь не состоит только из двух областей, M1 и SMA, а образована целой плеядой различных зон[5]. Сравнение современной точки зрения на анатомо-функциональное выделение агранулярной коры, как оно представлено на рисунке 1.4, с картами зон коры на рисунках 1.2 и 1.3 позволяет увидеть, что, вопреки гипотезе Вулси, первичная моторная кора (M1, которую мы теперь будем называть F1) совпадает с зоной 4 по Бродману. Зона 6, напротив, делится на три основные области (*медиальную*, *дорзальную* и *вентральную*), которые, в свою очередь, имеют ростральные (передние) и каудальные (задние) части: *медиальная область* состоит из двух зон, F3 (SMA) и F6 (пре-SMA), *дорзальная область* (премоторная дорзальная кора) — из F2 (также называемой PMd) и F7 (пре-PMd), а *вентральная* (премоторная вентральная кора, PMv) — из зон F4 и F5.

При помощи более сложных электрофизиологических методов — вживления в кору микроэлектродов, позволяющих стимулировать небольшую группу проекционных нейронов (интракортикальной микростимуляции) — было показано, что в моторной коре можно выделить ряд проекционных зон, функционально отличных друг от друга и локализованных в перечисленных выше областях. В отношении

---

[3] Henneman (1984, p. 670).

[4] Ibid.

[5] Matelli *et al.* (1985; 1991); Petrides and Pandya (1997).

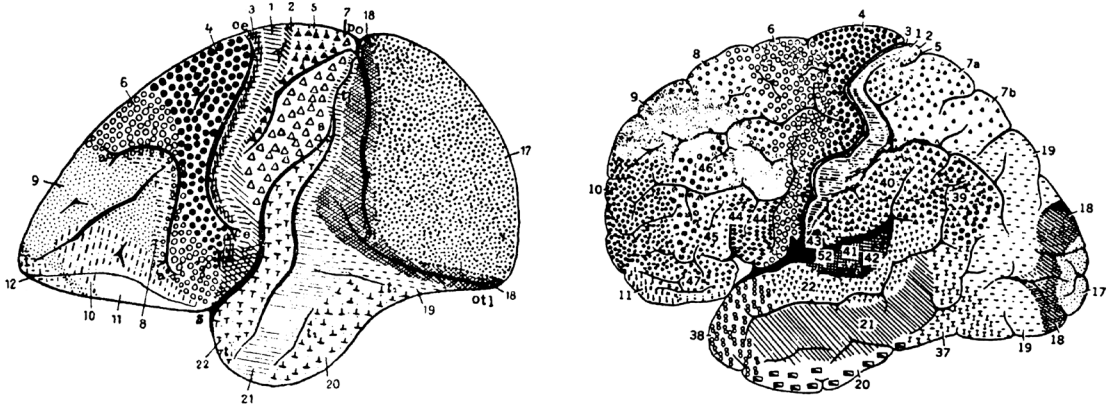


Рисунок 1.3. Цитоархитектонические карты коры головного мозга обезьяны (*Cercopithecus aethiops*) и человека (слева и справа, соответственно). Эти карты были разработаны Бродманом на основании гистологического метода окрашивания тел клеток (метод Ниссля). Он позволяет выделять области коры, различающиеся количеством (обычно 6) и толщиной слоев, числом находящихся в них нейронов и распределением основных типов клеток (пирамидных, звездчатых, или гранулярных, и веретеновидных нейронов). Данные карты демонстрируют, что кора обезьяны и человека содержит ряд принципиально сходных черт: обе имеют одни и те же главные борозды (центральная, латеральная, верхняя височная), и за небольшим исключением одни и те же цитоархитектонические зоны. Но имеется также и ряд важных отличий: к примеру, зона ТПО (область на границе височной, затылочной и теменной коры) гораздо более выражена у человека, чем у обезьян. Это послужило причиной смещения зрительных областей коры, которые у человека находятся на медиальной поверхности полушарий, а у обезьян занимают большую часть латеральной поверхности каудального полюса полушарий (зона 17). Кроме того, у человека значительно увеличены лобные доли. В свою очередь, у обезьян имеется борозда, которой нет у человека — аркообразная борозда (arcuate sulcus), разделяющая лобную долю на две части, различные и по цитоархитектоническому строению, и по функциям. Задняя половина, которую составляют зоны 4 и 6, характеризуется почти полным отсутствием гранулярных нейронов и четвертого, внутреннего гранулярного, слоя коры (отсюда название — агранулярная кора). Хотя на макроскопическом уровне у человека отсутствует такое четкое деление лобной доли, цитоархитектонический и функциональный анализ показывает, что у человека также возможно разделение лобной коры на заднюю и переднюю: первая (включающая зоны 4 и 6) в основном связана с моторной активностью, а вторая (часто называемая префронтальной корой) выполняет когнитивные функции

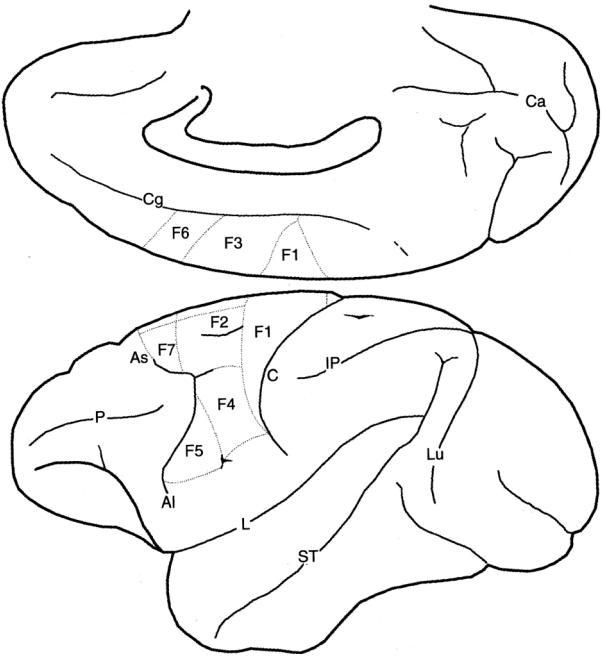


Рисунок 1.4. Медиальная и латеральная поверхности коры головного мозга обезьяны с выделением анатомо-функциональных зон лобной моторной коры. Буквой F с арабской цифрой обозначены зоны фронтальной агранулярной коры. Такой способ обозначения был разработан на основании классификации из работы фон Экономо и Коскинаса (von Economo, Coscinas, 1925), созданной для описания зон коры головного мозга человека. Другие сокращения: Ai — нижняя аркообразная борозда (inferior arcuate sulcus); C — центральная борозда (central sulcus); Ca — шпорная борозда (calcarine fissure); Cg — поясная борозда (cingulate sulcus); IP — межтеменная борозда (intraparietal sulcus); L — латеральная, или Сильвиева, борозда (lateral fissure); Lu — серповидная борозда (lunate sulcus); P — главная борозда (main sulcus); ST — верхняя височная борозда (superior temporal sulcus)

медиальной области зоны 6 было обнаружено, что зона F3 может быть стимулирована током слабой интенсивности и является проекционной для полного спектра движений, тогда как активация зоны F6 достигается только при использовании тока высокой интенсивности, вследствие чего воспроизводятся только медленные и комплексные движения, в частности, плечевого пояса. В дорзальной области зона F2 отвечает на электростимуляцию и имеет нечеткую соматотопическую организацию (при которой проекции ноги и руки расположены

дорзальнее и вентральнее верхней прецентральной впадины, соответственно), зона F7, напротив, не отвечает специфически на электростимуляцию, и о ее функциональных свойствах известно мало. Наконец, что касается вентральной области, обе зоны F4 и F5 отвечают на электростимуляцию, причем в первой выделяются проекционные зоны для рук, шеи и мышц лица, а во второй — в основном для кистей рук и рта.

Еще более значимыми с функциональной точки зрения являются данные, полученные при регистрации активности отдельных нейронов. Такие исследования показали, что различные области моторной коры по-разному отвечают при предъявлении сенсорных стимулов, а также при выполнении активных движений. Разделение моторной коры на две области, M1 и SMA, таким образом, оказывается слишком упрощенным, и если мы не хотим полностью отрицать теорию Вулси о двух *симиункулусах*, нам нужно как минимум слегка ее видоизменить, так, чтобы вместо классического представления о двух проекционных картах использовать множественные соматотопические проекции. Более того, открытие того факта, что анатомо-функциональная структура агранулярной лобной коры более сложна, чем представлялось ранее, помогает преодолеть кажущуюся очевидной дихотомию между моторной корой с одной стороны и сенсорными системами (зрительной, слуховой, обонятельной, соматосенсорной и т. д.) с другой.

Существует общепринятая точка зрения на то, что сетчатка и улитка внутреннего уха имеют множественные проекции в кору, то же самое верно и для различных цитоархитектонических зон, содержащих независимые соматосенсорные репрезентации. Почему тогда нас должно удивлять то, что и в моторной коре может быть найдено подобное разнообразие? Проблема, скорее, заключается в том, чтобы имея такое анатомическое и функциональное многообразие, установить, как координируются организация и контроль движения в различных зонах. Работают ли данные области параллельно или выстроены в иерархическую систему? Ограничивается ли сфера их деятельности функциями, которые им обычно приписывают, или помимо того, они выполняют также и те функции, которые традиционно находятся в ведении ассоциативных зон, играющих главную роль в преобразовании сенсорной информации в моторные команды?

Лобнотеменные связи

Для полного понимания природы и возможностей корковой моторной системы необходимо больше, чем просто идентификация отдельных ее частей, из которых складывается мозаика анатомически и функционально различающихся областей агранулярной коры. Нужно также учитывать ее связи с другими моторными отделами (*внутренние связи*), с другими областями коры за пределами агранулярных отделов (*внешние связи*) и организацию их проекций на подкорковые центры и в спинной мозг (*нисходящие связи*).

Теперь мы знаем, как велика разница между моторными зонами задней части агранулярной лобной коры (зоны F2—F5) и передними моторными зонами (F6—F7). Первые имеют непосредственные связи с зоной F1 и соматотопически связаны между собой, тогда как последние не имеют проекций в F1, но тесно связаны с другими моторными зонами[6]. Подобное разделение мы нашли и на уровне нисходящих связей. Зоны F1, F2, F3 и частично F4 и F5 дают начало кортикоспинальному тракту, но ни F6, ни F7 не связаны напрямую со спинным мозгом: их проекции ведут к другим отделам ствола мозга, а это означает, что, в отличие от задних областей, они могут управлять движениями только опосредованно, через переключения в подкорковых структурах[7].

Интересно отметить, что волокна, начинающиеся в зоне F1, оканчиваются в средней части спинного мозга и в покрышке, где находятся моторные нейроны, тогда как отходящие от других моторных зон коры (F2—F5) приходят практически полностью в среднюю часть спинного мозга. Такие анатомические различия определяют и разные их функции: проекции зон F2, F3, F4 и F5 активируют ранее сформированные системы в спинном мозге, определяющие общие очертания выполняемых движений, а проекции зоны F1, так как они оканчиваются непосредственно на моторных нейронах, модифицируют жесткие инстинктивные программы и ответственны за тонкую настройку движений.

Что касается *внешних связей*, агранулярная лобная кора получает афферентацию от трех основных корковых областей: префронтальной

---

[6] См. работы Matsumara and Kubota (1979); Muakkassa and Strick (1979); Matelli *et al.* (1986); Lupino *et al.* (1993).

[7] Подробнее см. в работах Keizer and Kuypers (1989); He *et al.* (1993; 1995); Galea and Darian-Smith (1994); Rizzolatti and Lupino (2001).

коры, поясной извилины и теменной коры (первичной соматосенсорной коры, или S1, и задней теменной коры).

Общепринята точка зрения, что *префронтальная кора* играет важную роль в так называемых функциях высшего порядка, таких как рабочая память и планирование действий. Ей также часто приписывают функцию планирования произвольных действий: хорошо известно, что у пациентов с повреждениями префронтальной коры наблюдаются трудности в выполнении целенаправленных действий, и они легко отвлекаются[8]. Эти данные способствовали формулированию гипотезы о том, что в префронтальной коре находится нейронный субстрат формирования намерений, предшествующих и направляющих наши действия.

О *поясной коре* известно немного, однако, считается, что эта область включена в обработку информации о мотивации и эмоциях, которые лежат в основе наших намерений и влияют на весь ход действия.

И наконец, необходимо дать более подробное анатомическое описание *задней теменной коры*, так как без этого невозможно полное понимание предполагаемых функций различных моторных систем в мозге.

У приматов задняя лобная кора разделена одной из наиболее старых в эволюционном плане борозд — межтеменной бороздой (IP) — на две основные части: верхнюю (SPL) и нижнюю (IPL) теменную кору (superior and inferior parietal lobules). Обе они состоят из значительного числа независимых зон, выполняющих функции обработки отдельных аспектов сенсорной информации и имеющих связи со специфическими эффекторами (рис. 1.5, см. цв. вклейку). Некоторые из этих зон связаны с соматосенсорной модальностью, другие — со зрительной, и третьи — с обеими[9].

Задняя теменная кора также разделена на значительное количество зон, аналогичных зонам в моторной коре. Важно отметить, что в заднетеменных областях, в течение длительного времени считавшихся *ассоциативными* зонами, была зарегистрирована нейронная активность, связанная с моторными актами[10]. Таким образом, если

---

[8] См. Fuster (1989).

[9] См. работы Colby *et al.* (1988); Colby and Duhamel (1991); Tanne *et al.* (1995); Lacquaniti *et al.* (1995); Caminiti *et al.* (1996); Rizzolatti *et al.* (1997); Wise *et al.* (1997).

[10] См. Mountcastle *et al.* (1975); Hyvärinen (1981); Andersen (1987); Sakata *et al.* (1995).

считать верным определение моторного нейрона как нейрона, связанного с выполнением движений, задняя теменная кора также должна рассматриваться как часть корковой моторной системы. Это подтверждается также и тем фактом, что с анатомической точки зрения лобнотеменные связи имеют высокую специфичность, следствием чего является наличие ряда анатомически разделенных нейронных систем. С функциональной точки зрения эти системы включены в определенные сенсомоторные преобразования, или «превращения» сенсорных стимулов в моторные действия.

Вернемся теперь к лобным моторным зонам. Мы увидели, что они разделяются на задние (F1—F5) и передние (F6—F7). На рисунках 1.6 и 1.7 (см. цв. вклейку) показано, что такое разделение также можно наблюдать и в их *внешних связях*. Задние лобные моторные зоны получают основную корковую афферентацию от теменной коры (рис. 1.6), а передние зоны — от префронтальной и поясной коры (рис. 1.7).

Таким образом, из этого неизбежно следует вывод о том, что два типа моторной коры выполняют различные функции. Задние моторные зоны получают сенсорную информацию в основном от теменных отделов, далее она используется для организации и контроля движений. Эта информация проходит параллельную обработку в разных системах, включенных в специфические преобразования сенсорного сигнала в моторные команды: к примеру, в одних происходит анализ соматосенсорной информации для определения частей тела, контролирующих движения конечности, в других зрительная информация используется для ориентации в окружающем нас пространстве, для того, чтобы дотянуться до предмета или выполнить соответствующее движение кистью. Передние области, напротив, получают меньше сенсорных сигналов, поэтому крайне маловероятно, что они играют значительную роль в процессе преобразования сигнала из сенсорного в моторный. Однако, они получают информацию от когнитивных процессов высшего уровня, связанную с долговременным планированием действий или с мотивами. Это увеличивает вероятность гипотезы о преимущественно контролирующей функции этих областей, которые определяют, когда и при каких обстоятельствах потенциальные двигательные акты, отобранные задними моторными зонами, преобразуются в эфферентное действие[11].

[11] Подробнее см. Rizzolatti *et al.* (1998).

Предварительное заключение

Это короткое введение в особенности организации корковых зон и их связей показывает, насколько значительно экспериментальные данные за последние двадцать лет изменили традиционный взгляд на моторную кору, главенствовавший в физиологии и нейронауке многие годы. Агранулярная моторная кора и задняя теменная кора составлены из отдельных областей, тесно связанных между собой, но различающихся анатомически и функционально, которые работают параллельно и в которых происходит интеграция сенсорной и моторной информации, поступающей к определенным органам-эффекторам. То же верно и для систем, включающих префронтальные и поясные отделы, которые отвечают за формирование намерений, долгосрочное планирование и принятие решения о начале действия.

В свете этих данных многие старые теории оказываются неадекватными, и среди них не только классические схемы Вулси и Пенфилда. К примеру, широко распространенное в прошлом предположение, иногда цитируемое и сегодня, о том, что сенсорные, перцептивные и моторные функции выполняются различными, отделенными друг от друга областями, представляется чересчур упрощенным. На самом деле, обнаруженная связь значительного количества структур и функций с моторной системой делает очевидным то, что ее роль не может ограничиваться пассивным выполнением команд, посланных какими-то другими структурами.

Кроме того, если считать ролью моторной системы только выполнение движений, невозможно понять протекание начальных стадий этого процесса, то есть, *как* и *где* сенсорная информация, намерения, мотивы и т. д. преобразуются в соответствующие моторные события. С этой точки зрения обращение к анализу работы ассоциативных зон скорее ставит проблему, чем позволяет найти ее решение. Одним из первых на ум приходит вопрос о том, каков же механизм преобразования сигнала из ассоциативных зон в моторный ответ?

Значительные изменения традиционной точки зрения были вызваны обнаружением того, что области задней теменной коры (традиционно рассматриваемые как «ассоциативные») не только получают мощную афферентацию от сенсорных зон, но также и обладают моторными свойствами, аналогичными свойствам агранулярной моторной коры, и даже образуют единую высокоспецифичную кортикальную систему. Это свидетельствует о том, что моторная система далеко не является периферической и изолированной от основной

активности в коре, а напротив, складывается из сложной системы корковых зон, различных по строению и функциям и участвующих в процессе передачи, а точнее, преобразования сенсорного сигнала в моторные команды, необходимого для опознания и локализации объектов и выполнения движений, составляющих наши повседневные действия. Более того, тот факт, что сенсорная и моторная информация имеют сходное строение, характеризующееся специфическими лобнотеменными связями, позволяет предположить, что моторная система выполняет целый ряд других функций, помимо и сверх организации наших моторных актов. Сюда включаются те процессы, которые обычно считались функциями высшего порядка и, следовательно, приписывались когнитивным системам: к примеру, восприятие и распознавание действий, производимых другими, подражание, а также жестовая и голосовая коммуникация. Может оказаться и так, что основным нейронным субстратом для этих функций является моторная кора.

В последующих главах мы обсудим эти темы гораздо более подробно, а теперь пришло время выпить нашу чашку кофе.

2. Действующий мозг

Движения и моторные акты

В первой главе мы увидели, что действие по подниманию объекта, к примеру, нашей чашки кофе, складывается из двух независимых, но скоординированных между собой процессов: *вытягивания руки* и *хватания чашки*. Обычно считается, что первый предшествует второму, но это не так. Регистрация движений руки и кисти показывает, что эти процессы происходят параллельно. Рука двигается по направлению к чашке, и одновременно с этим кисть принимает форму, необходимую для захвата.

Давайте более подробно рассмотрим последний процесс. Чтобы рука могла действительно *схватить* объект, мозгу необходимо: (1) обладать механизмом трансформации сенсорной информации о геометрических свойствах объекта («внутренние свойства»), которые позволяют пальцам принять соответствующую форму для того, чтобы взять его; (2) иметь возможность контролировать движения руки, в частности, пальцев, для выполнения самого хватательного движения.

Некоторое время назад стало известно, что эта последняя функция требует вовлечения первичной моторной коры (F1), которая, благодаря своим прямым связям с моторными нейронами в спинном мозге, является единственной зоной, контролирующей изолированные движения пальцев (то есть, движения, не связанные с другими в единую жестко сформированную программу). Повреждения зоны F1 приводят к слабости, потере силы пальцев, и разрушают способность независимо двигать ими[1].

---

[1] См., напр., работы Schieber and Polyakov (1998); Fogassi *et al.* (2001); обзор ранних исследований по данной теме см. в работе Porter and Lemon (1993).

Однако, у зоны F1 нет прямого доступа к зрительной информации; более того, нейроны этой области, которые не отвечают на зрительные стимулы (а таковых здесь чрезвычайно мало), неспособны трансформировать геометрические свойства объектов в соответствующие моторные паттерны. Подобные трансформации необходимы для таких движений, как хватание, и теперь нам известно, что за это отвечает зона F5.

Мы уж упоминали, что зона F5 содержит моторные репрезентации кисти руки и рта, частично перекрывающие друг друга. Один из наиболее часто использующихся методов различения функций нейронов как в этой области, так и в других зонах коры, заключается в регистрации активности отдельных клеток и корреляции ее с двигательным поведением животных. Существует два возможных способа сделать это: нейронная активность регистрируется либо во время экспериментов, в которых животное выполняет только те движения, которым оно было обучено[2], и выполнение которых было заранее проконтролировано экспериментатором, либо во время выполнения широкого круга спонтанных движений в как можно более естественном контексте.

Несмотря на то, что второй подход может показаться несколько субъективным, у него есть ряд значительных преимуществ. Когда нейроны изучаются при выполнении фиксированных стереотипных движений, могут быть выявлены только свойства моторной активности, априори заданной экспериментатором, вследствие чего исчезает возможность открытия неожиданных аспектов нейронной организации движений. Напротив, если регистрация происходит во время движений в более естественной среде, в которой, к примеру, обезьяна может подбирать различные типы объектов, результаты будут меньше отражать заранее предсказанные паттерны активации, часто рискующие быть сведенными к общепринятым заблуждениям. И, в конце концов, всегда есть вероятность открытия новых и не предсказанных заранее функций.

Поэтому неудивительно, что как раз в эксперименте второго типа были обнаружены новые свойства зоны F5: большая часть находящихся в ней нейронов кодирует *моторные акты* (то есть, целенаправленные действия), а не *обособленные движения*[3]. На самом деле,

---

[2] См., напр., работы Evarts *et al.* (1984); Poliakov (1984); Weunrich and Wise (2001).

[3] Rizzolatti and Gentilucci (1988); Rizzolatti *et al.* (1988).

многие нейроны зоны F5 разряжаются в тот момент, когда обезьяна выполняет моторный акт, например, когда она хватает кусок пищи, независимо от того, использует ли она для этого правую или левую руку, или даже рот. Также во многих случаях наблюдалось, что определенное движение, активирующее нейрон во время моторного акта, не делает этого при выполнении других похожих с виду действий. Например, сгибание указательного пальца запускает активацию нейрона во время акта хватания, но не чесания. Поэтому активность таких нейронов не может быть адекватно описана в терминах отдельных движений, но если в качестве критерия для классификации принять эффективность моторного акта, можно выделить несколько специфических категорий, таких как «хватание рукой и ртом», «хватание рукой», «удержание», «разрывание», «манипулирование» и так далее.

На рисунке 2.1 показана активность типичного нейрона, специфически активирующегося при акте «хватания рукой и ртом», зарегистрированная во время того, как обезьяна хватала кусочек пищи при помощи рта (А), контралатеральной (Б) или ипсилатеральной (В) руки. Нейрон никак не отвечал ни на открывания и закрывания рта, вызванные иными стимулами, нежели пища (например, эмоционально окрашенными), ни когда животное протягивало руку без хватания пищи или затем, чтобы просто оттолкнуть мешающие предметы. В подтверждение этих результатов, активность нейрона не увеличивалась при движениях рта или руки во время моторных актов, отличных от захватывания, хотя при этом были задействованы те же мышцы. И наоборот, нейрон «молчал», когда обезьяна производила другие движения с той же целью, то есть, для получения пищи.

Большинство нейронов зоны F5, независимо от их типа, также кодируют форму руки, необходимую для выполнения описываемого действия. Так, мы нашли нейроны, активирующиеся, когда обезьяна использует жест точного захвата (характеризующийся противопоставлением большого и указательного пальцев и особенно удобный для захвата небольших предметов), другие разряжаются при использовании обезьяной всех пальцев при захвате предметов (обычно для хватания предметов среднего размера), а третьи, встречающиеся довольно редко, — при захвате всей рукой, также называемом силовым захватом, для того, чтобы ухватить крупные предметы. К примеру, нейроны, кодирующие захват шара, для чего требуется движение всей руки (и сжатие предмета всеми пальцами), отличаются от тех, что

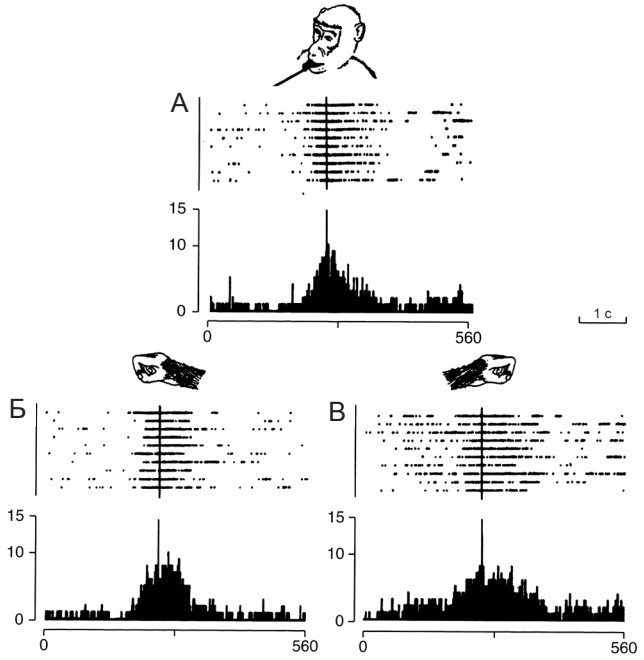


Рисунок 2.1. Нейрон зоны F5, специфически активирующийся при акте «хватания рукой и ртом». На графиках показана активность нейрона во время хватания обезьяной куска пищи ртом (А), контралатеральной рукой (Б) и ипсилатеральной рукой (В). Горизонтальные линии, показывающие распределение спайков в каждой из проб, и вертикальные гистограммы выровнены относительно момента, в который обезьяна дотрагивалась до пищи. На гистограммах показано усредненное количество спайков по всем десяти пробам. По абсциссе — время в десятках миллисекунд, по ординате — количество спайков на десять миллисекунд

кодируют захват цилиндра, при котором необязательно удерживание предмета большим пальцем[4].

Нейроны зоны F5 не только являются специфичными по отношению к определенным типам захвата, помимо этого, они разряжаются на разных фазах моторного акта. К примеру, в случае с хватанием рукой примерно одна треть нейронов начинает разряжаться в момент, когда пальцы сгибаются, а остальные две трети разряжаются до начала сгибания и продолжают быть активными практически до конца акта хватания. Из этих последних нейронов примерно 50 % разряжаются, когда

[4] Jeannerod *et al.* (1995).

пальцы тянутся к предмету, а вторая половина — до начала какого-либо видимого движения конечностей. Это еще одно доказательство в пользу того, что нейроны зоны F5 селективно отвечают на совершение целостных моторных актов, а не на отдельные движения. На самом деле, за исключением нейронов, разряжающихся лишь во время финальной фазы акта схватывания, остальные нейроны зоны F5 (составляющие примерно 70 % от общего числа) активны и когда пальцы дотягиваются до предмета (и заранее принимают форму захвата), и когда они сгибаются (собственно, захват). Поэтому достаточно сложно соотнести их активацию с каким-либо конкретным движением, будь это вытягивание или складывание пальцев[5].

Зрительно-моторные свойства

Моторные свойства, описанные выше, являются типичными для нейронов зоны F5. Однако, начиная с самых ранних исследований этого вопроса, было замечено, что часть этих нейронов селективно отвечает и на зрительные стимулы[6]. Поэтому для дальнейшего исследования зрительно-моторных функций нейронов зоны F5 была разработана экспериментальная парадигма, позволяющая разделить ответы на зрительные и моторные стимулы и изучить их свойства.

В эксперименте, который провели Акира Мурата с коллегами[7], обезьяна сидела перед ящиком, где находились шесть твердых предметов различной формы и размера (пластина, кольцо, кубик, цилиндр, конус и шар). Они по одному предъявлялись обезьяне, всегда в одной и той же центральной позиции. Экспериментальных условий было три: (А) хватание предмета на свету; (Б) хватание предмета в темноте; (В) зрительная фиксация предмета без хватания. В первом условии на предмет, находящийся в темноте, проецировался точечный красный свет от красно-зеленого светодиода. Обезьяне нужно было смотреть на красную точку, и затем нажать рычаг, освещающий ящик с его содержимым. Диод переключался на зеленый свет, и в этот момент обезьяна должна была отпустить рычаг и схватить предмет. Во втором условии обезьяна сначала видела предмет и хватала его при включенном свете, затем свет выключался, и дальнейшие пробы проходили в темноте. В этом условии, таким образом, обезьяна больше не могла

---

[5] Rizzolatti and Gentilucci (1988).

[6] См. например, работу Rizzolatti *et al.* (1988).

[7] Murata *et al.* (1997). См. также Rizzolatti *et al.* (2000); Gallese (2000).

полагаться на зрение, а должна была опираться на предыдущие знания о расположении и характеристиках предмета. Третье условие полностью воспроизводило первое, за исключением того, что когда красный свет менялся на зеленый и обезьяна отпускала рычаг, она должна была просто фиксировать предмет зрительно, без хватания его рукой.

Результаты показали, что из всех нейронов, активность которых регистрировалась в эксперименте, 50 % разряжались только во время движений, связанных с хватанием (*моторные нейроны*), тогда как оставшаяся половина нейронов значимо отвечала при рассматривании предметов как в условии, в котором рассматривание заканчивалось хватанием, так и в том, где обезьяна пассивно фиксировала предмет (*зрительно-моторные нейроны*). Две трети нейронов обоих типов избирательно кодировали конкретный способ захвата.

Однако, наиболее важно то, что все зрительно-моторные нейроны, избирательные к моторным стимулам, были также и зрительно селективны. Они не только более часто разряжались во время зрительной фиксации определенных предметов по сравнению с другими, но кроме того, избирательная активация в ответ на конкретный стимул, возникающая в условии В (пассивная фиксация), была такой же, как и в условии А, когда обезьяне нужно было схватить предъявленный предмет. Это еще более удивительно потому, что в условии В, в отличие от условия А, форма предмета не была важна для выполнения двигательной задачи — поднятия руки с рычага. Более того, при сравнении избирательных ответов зрительно-моторных нейронов во всех трех экспериментальных условиях было выявлено, что большинство из них отвечают одинаковым образом, сходным с тем, который показан на рисунке 2.2. Это говорит о высокой согласованности между моторной селективностью к определенному типу захвата и зрительной селективностью к тем предметам, которые, отличаясь по форме и размеру, все равно на моторном уровне требуют одинакового типа захвата.

Сходные результаты были получены и на человеке при помощи метода фМРТ[8]: у здоровых испытуемых рассматривание предметов, которые можно схватить, активирует нейроны той зоны премоторной коры, которая считается гомологом зоны F5 у человека. Это происходило и в тех условиях, когда предмет нужно было хватать, и когда этого не требовалось.

---

[8] См. работы Perani *et al.* (1995); Martin *et al.* (1996); Grafton *et al.* (1997); Chao and Martin (2000); Binkofski *et al.* (1999); Ehrsson *et al.* (2000).

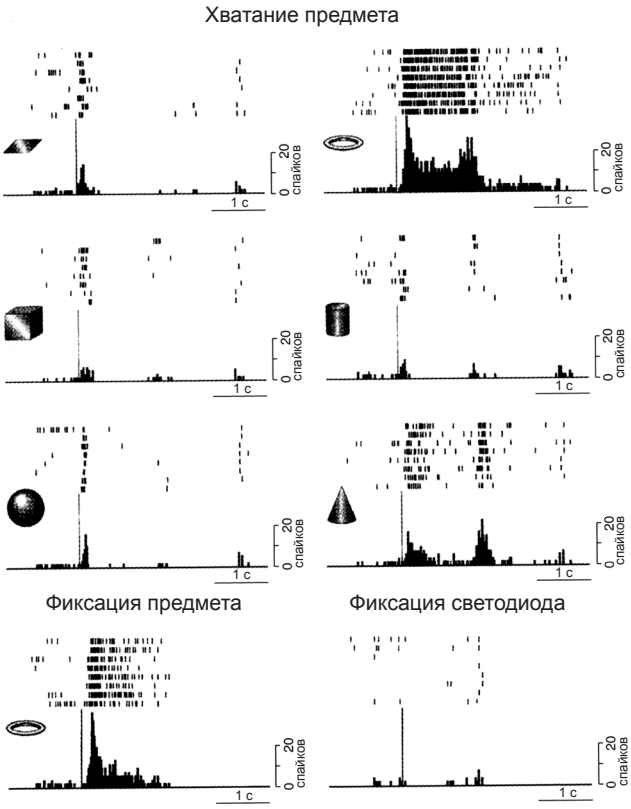


Рисунок 2.2. Пример работы зрительно-моторного нейрона зоны F5. Верхняя часть рисунка иллюстрирует активность нейрона, когда обезьяна рассматривает и хватает различные предметы. Горизонтальные линии, показывающие распределение спайков в каждой из проб, и вертикальные гистограммы выровнены относительно момента, в который обезьяна нажимала на рычаг для освещения предмета. Данный нейрон избирательно отвечал на действия с кольцом: первый из пиков активации — ответ на зрительный стимул, второй — на движение хватания. Зрительный ответ на предъявление кольца также присутствует в условии, где обезьяна должна была пассивно фиксировать объект без хватания его (нижний левый график). Наконец, нижний правый график показывает работу нейрона в условии, где не было никаких предметов, и обезьяна должна была фиксировать светящуюся точку (Адаптировано из работ Murata et al. 1997; 1988)

Как можно интерпретировать полученные результаты? Как согласовать классификацию нейронов зоны F5 как *моторных* с тем фактом, что часть из них активируется при *зрительном* предъявлении предмета? Как объяснить эту активацию? Может ли она быть связана с намерением обезьяны, или даже с ее желанием схватить предмет? Или здесь сыграли свою роль факторы внимания? Ни одна из гипотез не кажется нам удовлетворительной, так как нейроны не должны были в таком случае избирательно отвечать на предъявление предметов, что наблюдалось в этом эксперименте. Факторы внимания и намерения оставались одинаковыми во всех условиях и независимо от особенностей конкретных предметов. Остаются две возможные гипотезы: нейроны являются либо моторными, либо зрительными. Однако, если верно то, что они моторные, то как же объяснить их активацию при отсутствии самого движения?

Прежде чем рассматривать подробнее этот вопрос, который может поставить под сомнение классические для нейронауки объяснения механизмов восприятия и движения, нужно продолжить наш анализ сенсомоторных преобразований, включенных в акты хватания, удержания, бросания и т. д. Необходимо помнить, что зона F5 тесно взаимосвязана анатомически с передней межтеменной зоной (anterior intraparietal area, AIP), нейроны которой разряжаются при совершении движений рукой.

Хидео Саката и его коллеги[9] при помощи экспериментальной парадигмы, сходной с той, что была использована для изучения нейронов зоны F5, показали, что на основании регистрации активности нейронов в трех условиях — (А) хватание при свете; (Б) хватание в темноте; (В) пассивная фиксация — можно разделить нейроны области AIP на три группы: *моторно доминантные*, *зрительно-моторные*, *зрительно доминантные*. Свойства нейронов первых двух групп сходны со свойствами моторных и зрительно-моторных нейронов зоны F5: моторно доминантные нейроны разряжаются в условиях А и Б, но в молчат в условии В. Зрительно-моторные нейроны более активны в условии А, чем в условии Б, и разряжаются также в условии В. Зрительно доминантные нейроны, которые не присутствуют в зоне F5, напротив, разряжаются в условиях А и В, но молчат в условии Б.

Результаты этого эксперимента были воспроизведены в другом исследовании. Мурата и коллеги[10] изучали работу нейронов зоны AIP,

[9] Sakata *et al.* (1995).

[10] Murata *et al.* (2000).

активирующихся в условиях А, Б и В при использовании трехмерных объектов различной формы, размера и ориентации в пространстве. Они обнаружили, что почти 70 % зарегистрированных нейронов избирательно отвечали на зрительные стимулы, причем большая часть из них преимущественно кодировала один определенный предмет либо ограниченное число предметов (рис. 2.3).

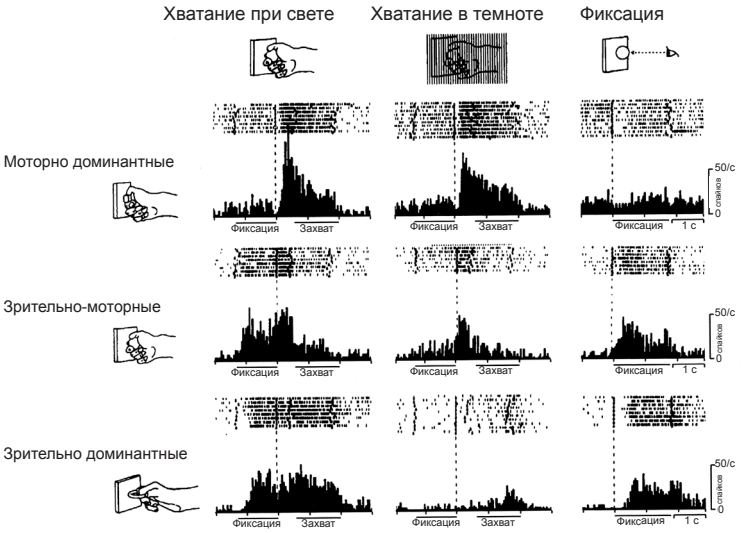


Рисунок 2.3. Примеры различных типов нейронов зоны AIP. Экспериментальные условия хватания при свете и фиксации взглядом аналогичны описанным на рисунке 2.2. В условии хватания в темноте до начала основной серии проводилась предварительная проба, в которой обезьяна могла видеть предмет внутри освещенного ящика, затем свет выключался, а все последующие пробы проходили в темноте. Пробы были организованы отдельными сериями. Активность в отдельных пробах и общая гистограмма выровнены по времени подачи сигнала к действию в условиях с хватанием и по началу фиксации в соответствующем условии (Адаптировано из работы Murata et al. 2000)

Функциональные свойства нейронов показали, что система AIP—F5 включена в зрительно-моторные преобразования, необходимые для хватания предмета. Однако, наличие в агранулярной коре представительств других движений руки оставляет некоторую вероятность того, что роль этой системы не так критична, как может показаться. Это привело к исследованиям эффекта обратимой инактивации отдельных частей зон F5 и AIP, которая достигалась микроинъекциями мусцимола,

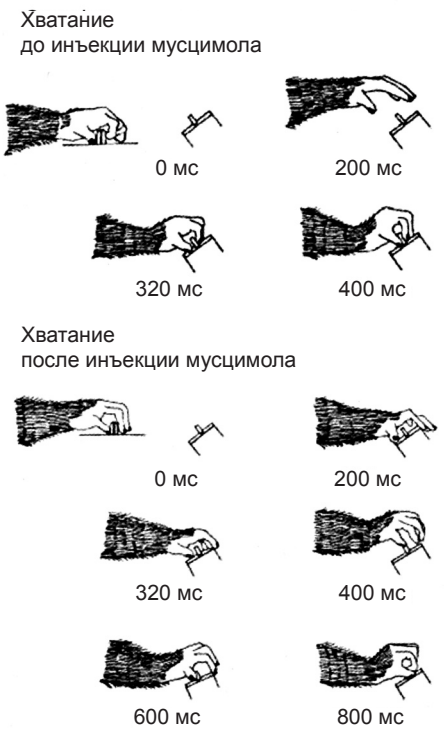


Рисунок 2.4. Схематичные изображения отдельных кадров из видеоклипа, снятого до и после временной инактивации части зоны F5, показывающие отдельные фазы сгибания руки и хватания маленького предмета. В этом эксперименте обезьяна сидела перед ящиком, содержащим набор предметов различной формы и размера, а стенка ящика, повернутая к обезьяне, могла становиться прозрачной. Каждая проба начиналась с нажатия животным на рычаг. Спустя 200 мс передняя стенка ящика становилась прозрачной, так что животное могло видеть содержимое ящика. После временной задержки в 1.2—1.8 с передняя стенка опускалась, и обезьяна могла дотянуться до предмета и схватить его. Под каждым рисунком показано время от начала движения руки (Адаптировано из работы Fogassi et al. 2001)

ускоряющего действие гамма-аминомасляной кислоты (ГАМК), одного из наиболее распространенных тормозных нейротрансмиттеров в ЦНС.

После инактивации зоны AIP обезьяна, обученная хватать предметы разной формы, размера и ориентации, испытывала значитель-

ные трудности в придании необходимой для захвата формы руке, контралатеральной к инактивированному полушарию, особенно если требовался точный захват. Время от времени у животных получалось справиться с заданием, но это происходило только после многократных коррекций формы пальцев, основанных на ощупывании поверхности предмета[11].

Результаты инактивации части зоны F5 оказались аналогичными. Хотя в этом случае также наблюдалось значительное ухудшение принятия формы ипсилатеральной рукой, оно не вызывало никаких нарушений моторного компонента действия (рис. 2.4). Это не только демонстрирует то, что зона F5 участвует в контроле движений обеих рук, но также и то, что зрительно-моторные преобразования, нарушенные с помощью временной инактивации зоны F5, не сводятся к чисто моторным нарушениям[12].

Гипотеза о том, что зрительно-моторные преобразования, связанные с актом хватания, зависят в первую очередь от работы системы AIP—F5, подтверждается рядом исследований на людях, в которых было показано, что пациенты с повреждениями передней части латеральной поверхности межтеменной борозды испытывают значительные трудности в придании руке необходимой формы[13]. Это та область коры, которая у здоровых испытуемых активируется при манипуляции предметами или их хватании[14].

Система, обеспечивающая акт хватания

Так как же именно взаимодействуют зоны AIP и F5? Какую роль нейроны этих зон играют в преобразовании зрительной информации в моторную, необходимую для выполнения целостного действия?

Нам известно, что одно из важнейших свойств зрительно доминантных и зрительно-моторных нейронов зоны AIP заключается в том, что они избирательно отвечают на определенные трехмерные стимулы. Некоторые активируются при предъявлении сферических объектов, другие — в ответ на форму куба, третьи — на плоские объекты, и так далее. Много лет назад Джеймсом Джеромом Гибсо-

[11] См. Gallese *et al.* (1994).
[12] См. Fogassi *et al.* (2001).
[13] Binkofski *et al.* (1998).
[14] Binkofski *et al.* (1999).

ном[15] было введено понятие *возможностей (affordances)*, которые предоставляет окружающая среда. Оно может помочь прояснить функциональную значимость такого типа ответов. Хорошо известно, что Гибсон придерживался того взгляда, что зрительное восприятие объекта предполагает непосредственный автоматический выбор тех присущих ему свойств, которые облегчают наше взаимодействие с ним. Они включают «не просто абстрактные физические [или геометрические] свойства», но и содержат в себе *возможности для действий с объектом*, которые он *предоставляет* воспринимающему[16]. Возвращаясь к нашей чашке кофе, зрительные возможности, предоставленные моторной системе, в данном случае связаны с ручкой чашки, ее объемом, верхним краем, через который можно пить и т. д. Как только мы видим чашку, эти возможности избирательно активируют группы нейронов зоны AIP. Затем зрительная информация передается в зону F5 к зрительно-моторным нейронам, которые теперь уже кодируют не отдельные *возможности*, а целостные *моторные акты*, соответствующие им. Таким образом, зрительная информация преобразуется в моторную и в таком виде посылается в зону F1 и к другим корковым центрам для дальнейшего выполнения действия.

На сегодняшний день не существует экспериментальных данных, объясняющих то, каким образом моторные действия, направленные на успешный захват предметов, манипуляции с ними и т. д., постепенно соотносятся с воспринимаемыми зрительно характеристиками предметов. Возможно, однако, что начиная с очень раннего возраста, мы ассоциируем определенные свойства объектов с теми моторными актами, которые позволяют нам наиболее эффективно с ними взаимодействовать. Действительно, зрительная информация, поступающая в зону F5, может выглядеть несколько разобщенной, но с течением времени и вовлечением систем обратной связи остается только та, которая позволяет нам формировать адекватное поведение по отношению к данным объектам. Как только мы обнаруживаем, каким образом можно сопоставить различные виды моторных актов со специфическими зрительно воспринимаемыми аспектами предметов, которые с этого момента становятся их *возможностями*, наша моторная система становится способной обеспечивать все преобразования зрительного сигнала в моторный, необходимые

[15] Gibson (1979).

[16] Ibid., p. 206. Цит. по: Гибсон (1988, с. 189).

для выполнения любого действия, включая и манипуляции с нашей кофейной чашкой.

Однако, еще один вопрос до сих пор требует прояснения. Многие объекты, включая нашу чашку, предоставляют сразу несколько возможностей. Следовательно, когда мы видим такого рода объекты, одновременно активируются несколько популяций нейронов в AIP, каждая из которых кодирует определенную возможность. Можно предположить, что информация об этих *возможных действиях* будет передана в зону F5, вызывая то, что может быть определено как *потенциальный моторный акт*. Теперь выбор того, как именно действовать, зависит не только от присущих объекту свойств (форма, размер, ориентация в пространстве), но также и от того, что мы собираемся с ним делать, от его функций, и так далее. И снова возвращаясь к нашей чашке, мы можем брать ее разными способами, которые зависят от того, собираемся ли мы пить из нее, мыть ее или просто переставлять с места на место. Более того, наш способ захвата чашки меняется в зависимости от обстоятельств — мы можем бояться обжечь пальцы, чашка может быть окружена другими предметами, на это также могут влиять культурные обычаи, наши личные привычки или желание придерживаться определенных правил поведения за столом, и так далее.

При анализе корковых механизмов, обеспечивающих такие акты как хватание, необходимо учитывать, что процессы, лежащие за обработкой такого рода информации, которая по своей природе скорее обладает свойствами мотивации или принятия решений, связаны не только с системой AIP—F5, но и с другими областями в префронтальной, нижней височной и поясной коре. В частности, считается, что фронтальная кора и отдельные зоны в поясной коре играют значимую роль в принятии решений об использовании конкретного способа захвата в зависимости от того, что нужно сделать и почему (например, нужно ли взять чашку для того, чтобы пить из нее или передвигать на другое место).

По поводу того, где именно принимается это решение, существуют две точки зрения. Согласно одной части авторов, это происходит в зоне F5[17], в которой необходимая моторная программа выбирается из ряда потенциальных программ в зависимости от информации, поступающей из зоны AIP (рис. 2.5, см. цв. вклейку). Однако, другие авторы указывают на то, что прямые связи между лобной корой и

[17] См., напр., Fagg and Arbib (1998).

зоной F5 недостаточно сильны[18], несмотря на то, что довольно давно общепринятым считается наличие мощной связи между префронтальной и нижней височной корой, включающей и зону AIP[19]. Таким образом, может оказаться, что решение принимается отнюдь не в зоне F5, а в зоне AIP, так как возможности не являются моторными актами. Другими словами, в зависимости от того, какой объем информации получен о каждой из возможностей, в зоне F5 принимается решение, какой моторный акт является наиболее подходящим для ее реализации.

Мотивационный выбор дополняется и интегрируется в наше распознавание объекта. К примеру, карандаш и указка предоставляют сходные возможности, но карандаш, когда мы им пишем, мы держим иначе, чем указку. Это означает, что мы распознаем карандаш и можем отличить его от указки. Как будет видно в дальнейшем, процесс кодирования свойств, необходимых для распознавания объектов, происходит в нижней височной коре. Поэтому весьма вероятно, что информация, которая передается из этого участка коры в зону AIP, является дополнительным фактором, помимо и сверх мотивационных аспектов влияющим на выбор и использование того или иного способа захвата.

Зрительные потоки

Идея о том, что задняя теменная кора играет важнейшую роль в сенсомоторных преобразованиях, необходимых для выполнения, сопровождающихся зрительным контролем действий, является основным предположением в модели двух зрительных систем, предложенной в начале 1990-х Мелвином Гудэйлом и Дэвидом Милнером[20].

Еще десятью годами ранее Лесли Унгерлейдер и Мортимер Мишкин[21] предложили модель двух зрительных систем, основываясь на важнейшем открытии свойств зрительной организации, подготовленном работами Дэвида Ингла[22], Колвина Б. Тревартена[23] и Джеральда Шнейдера[24], а также на новых результатах, полученных

[18] См., напр., Rizzolatti and Luppino (2001).
[19] Petrides and Pandya (1984).
[20] Goodale and Milner (1992).
[21] Ungerleider and Mishkin (1982).
[22] Ingle (1967; 1973).
[23] Trevarthen (1968).
[24] Schneider (1969).

ими самими при изучении повреждений мозга у обезьян. Они подтвердили, что существуют два потока передачи информации от первичной зрительной коры (зоны 17 или V1) в вышележащие центры (рис. 2.6 и 2.7). Первый из них, расположенный дорзально (*дорзальный поток*), оканчивается в теменной коре и связан с локализацией объектов в пространстве. Он также называется *путем «где»*. Второй, расположенный вентрально (*вентральный поток*), оканчивается в височной коре и отвечает за распознавание характеристик объектов. Второе его название — *путь «что»*.

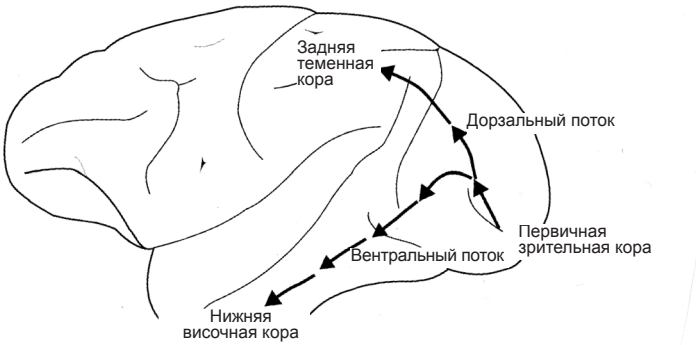


Рисунок 2.6. Схематичное изображение анатомической организации двух зрительных потоков, согласно модели Лесли Унгерлейдера и Мортимера Мишкина. Вентральный поток (система *«что»*) проходит через зону V4 и соединяет зону V1 с нижней височной корой (inferior temporal cortex, IT); дорзальный поток (система *«где»*) проходит через средневисочную кору (medio-temporal area, MT) и соединяет первичную зрительную кору (V1) и области заднетеменной коры. Модель, предложенная Дэвидом Милнером и Мелвином Гудэйлом, совпадает с моделью Унгерлейдера и Мишкина в той части, которая касается функций вентрального потока, но дорзальный поток в ней рассматривается как отвечающий за функцию *«как»* (то есть, за информацию, обеспечивающую контроль действий), а не за функцию *«где»* (восприятие пространства)

Милнер и Гудэйл[25] приняли теорию о двух функционально различных потоках в зрительной системе, но предположили, что они выполняют другие функции, нежели приписываемые им ранее. В серии тщательно проведенных исследований на пациентке DF, имевшей обширные поражения в затылочно-височной коре, было показано, что зрительная функция как таковая у данной пациентки была

[25] Milner and Goodale (1995).

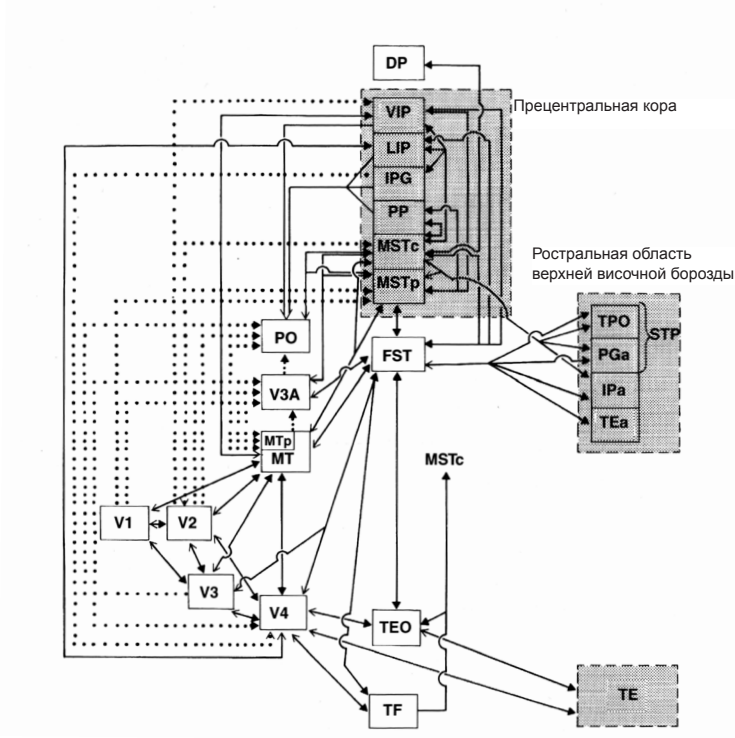


Рисунок 2.7. Диаграмма, детально показывающая связи зрительных зон в двух зрительных потоках (Адаптировано из работы Ungerleider, Mishkin 1982)

относительно сохранна, за исключением некоторой потери остроты зрения, однако она полностью потеряла способность различать объекты по форме.

Интересной особенностью этого случая является то, что несмотря на сильное нарушение, связанное с восприятием формы, пациентка DF достаточно успешно взаимодействовала с объектами. Она прекрасно могла обращаться с предметами вокруг нее — например, могла поймать мяч или даже трость, несмотря на то, что акт хватания трости требует возможности экстраполирования очень сложного движения.

Основываясь на этих наблюдениях, а также на результатах исследований со здоровыми испытуемыми, которые при определенных условиях могли действовать, не отдавая себе отчета о своих действиях, Милнер и Гудэйл предположили, что фундаментальное различие

между двумя зрительными потоками заключается не в типе воспринимаемой информации (о пространстве или объекте), как считали Унгерлейдер и Мишкин, но в том, как поступающую через них информацию обрабатывают высшие центры. Вентральный поток передает информацию, необходимую для восприятия стимулов, а дорзальный — для контроля действий. Марк Жанро[26] сформулировал сходную теорию в тот же период времени, говоря о том, что обработка информации может быть «семантической» или «прагматической». Первая, присущая вентральному потоку, приводит к осознанию и пониманию окружающего мира, тогда как вторая, типичная для дорзального потока, связана с программированием моторных актов.

Несомненно, заслуга Гудэйла и Милнера в том, что они первыми разрушили концепцию монолитной зрительной коры и наделили ее функциями как перцептивными, так и моторными, однако, предложенная ими дихотомия недостаточно гибка для того, чтобы объяснять как функциональную сложность теменной коры, так и клиническую картину последствий ее повреждения. Также необходимо отметить, что основное предположение новой теории — что восприятие и действие отчетливо отделяются друг от друга — сводит первое к простой иконической репрезентации зрительных свойств объектов, а второе — к непрерывному контролю сенсомоторных преобразований информации[27].

Недостатки модели Гудэйла — Милнера особенно хорошо видны, если рассматривать с этой точки зрения синдром левостороннего игнорирования — неврологический синдром, который обычно возникает при поражениях нижней теменной доли правого полушария. Пациенты с этим синдромом неспособны воспринимать стимулы, появляющиеся в поле зрения с контралатеральной стороны[28]. Например, если экспериментатор разговаривает с таким пациентом, находясь справа по отношению к нему, он будет отвечать как обычно, но если экспериментатор переместится в левую от пациента сторону, последний либо будет его игнорировать, либо искать источник голоса справа от себя. Они игнорируют еду, находящуюся с левой стороны тарелки, и если их попросить скопировать картину, то они перерисуют только правую

[26] Jeannerod (1994). Более развернутую версию этой модели см. в работах Jacob and Jeannerod (2003); Jeannerod (2006).

[27] Критический обзор модели Гудэйла — Милнера см. в работе Gallese *et al.* (1999).

[28] Bisiach and Vallar (2000).

ее часть, полностью игнорируя левую. Иными словами, пациенты с синдромом игнорирования теряют половину поля зрения, контралатеральную месту поражения, или, по выражению Эннио де Ренци, их поле зрения является «усеченным»[29]. Становится понятно, таким образом, что область влияния дорзального потока не ограничивается контролем движений, он также включен в перцептивные процессы, связанные, к примеру, с восприятием пространства (см. главу 3).

Подобные клинические наблюдения необходимо связать с анатомическими данными. Мы уже упоминали высокую степень анатомического дробления как верхней (SPL), так и нижней (IPL) теменной коры и значимость анализа лобнотеменных связей для понимания анатомического и функционального строения моторной системы. Если мы теперь рассмотрим системы, в которых обрабатывается и передается зрительная информация, мы увидим, что дорзальный поток имеет значительно более сложный набор функций, чем те, которые описаны в моделях Унгерлейдера — Мишкина и Гудэйла — Милнера. Недавние исследования анатомических и функциональных особенностей дорзального потока позволяют предположить, что он может быть разделен на два отдельных суб-потока: *вентро-дорзальный* и *дорзо-дорзальный потоки* (рис. 2.8).

Центром обработки и передачи информации в вентро-дорзальном потоке является зона MT/V5, которая, как было рассмотрено ранее, считается узловой точкой дорзальной части зрительной системы. Для дорзо-дорзального потока аналогичный центр находится в зоне V6 (рис. 2.9, см. цв. вклейку). Зоны MT/V5 и V6 имеют много сходных функций, которые определяют их принадлежность к дорзальному потоку[30]. Однако, области, в которые они передают информацию, различаются существенно: проекции зоны MT/V5 идут преимущественно в области нижней теменной коры (IPL), тогда как зона V6 является основным источником информации для верхней теменной коры (SPL). Более того, недавние исследования показали, что нижняя теменная кора, в отличие от верхней, имеет широкий доступ к зрительной информации, в первую очередь, связанной с восприятием пространства и биологического движения, которое кодируется в верхней височной борозде (STS) и, в частности, в так называемой верхневисочной полисенсорной зоне (superior polysensorial temporal area, STP)[31].

---

[29] De Renzi (1982).

[30] См. Galletti *et al.* (1999; 2001); Gamberoni *et al.* (2002).

[31] См. Rizzolatti and Matelli (2003).

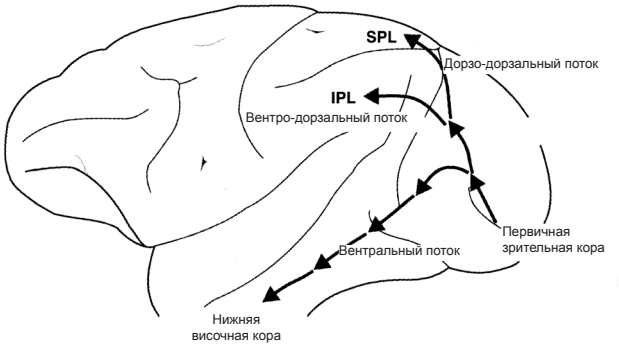


Рисунок 2.8. Три зрительных потока в мозге обезьяны. Вентральный поток аналогичен описанному в предшествующих моделях (рис. 2.6), но дорзальный поток разделен на вентро-дорзальный, оканчивающийся в нижней теменной коре (IPL) и дорзо-дорзальный, который приходит в верхнюю теменную кору (SPL)

Таким образом, дорзальный поток не может рассматриваться как единое целое в рамках концепции только одной функции, выполняемой определенной структурой. Мы увидели, что дорзо-дорзальный поток полностью, или почти полностью, связан с организацией моторной активности при помощи постоянного контроля за действиями, предположение о котором было выдвинуто Милнером и Гудэйлом. Вентро-дорзальный поток и нижняя теменная кора, в свою очередь, обладают рядом моторно-перцептивных функций, которые далеко не ограничиваются простым контролем действий и преодолевают любую простую дихотомию, независимо от того, используется ли она для классификации перцептивных образов по их природе (*объекты* или *места*, как было предложено Унгерлейдером и Мишкиным), или же по способу использования информации (*зрение для восприятия* или з*рение для действия*, как в модели Гудэйла — Милнера).

Словарь действий

В последующих главах мы более подробно рассмотрим различные механизмы сенсомоторного взаимодействия и связи между восприятием и действием. Сейчас, однако, необходимо вернуться к вопросам, которые мы оставили без ответов в нашем анализе свойств нейронов зоны F5 и передней межтеменной зоны (AIP), так как они становятся чрезвычайно важными в свете рассмотренных выше

новых данных о функциональной и анатомической организации так называемого дорзального потока.

Как мы уже заметили, самое удивительное свойство нейронов зоны F5, выявляющееся при регистрации их активности, — избирательность по отношению к определенным моторным актам (хватание, удержание, разрывание и т. д.), а внутри этих актов — к определенным способам их выполнения и времени активации. Из этого следует гипотеза о том, что в зоне F5 содержится некий *словарь* моторных актов, отдельные *слова* в котором представлены популяциями нейронов. Некоторые из них кодируют основную цель выполняемого действия (удержание, хватание, разрывание и т. д.), другие — способ выполнения конкретного моторного акта (точный захват, силу давления пальцев и т. д.), и, наконец, есть группа нейронов, определяющих временную развертку целостных моторных актов на элементарные движения (раскрытие и сжатие руки).

Описание зоны F5 как такого словаря моторных актов имеет важное функциональное применение. Во-первых, идея о том, что нейроны кодируют специфические действия, объясняет, почему наше повседневное взаимодействие с объектами почти всегда происходит одинаково. Давайте снова вернемся к нашей кофейной чашке — поднять ее можно множеством разных способов, из которых мы в действительности применяем весьма ограниченное количество. К примеру, мы никогда не используем средний и указательный пальцы, чтобы схватить ручку чашки. Вероятно, причина этого — выученные нами в далеком детстве механизмы, основанные на успешности захвата («моторное подкрепление»), приводящие к тому, что в зоне F5 выделяются нейроны, кодирующие успешный моторный акт. Во-вторых, метафора словаря может облегчить понимание связи между этими действиями и зрительными возможностями, извлекаемыми при помощи нейронов зоны AIP. Наконец, она предоставляет моторной системе выбор из репертуара действий, являющихся базисными по отношению к когнитивным функциям, традиционно приписываемым зрительной системе. В последующих главах мы обсудим это подробнее.

Только что мы описали моторные свойства нейронов зоны F5. Однако, мы уже знаем, что определенный процент этих нейронов разряжается и во время непосредственного исполнения действия, и при зрительном восприятии объекта, показывая высокую степень соответствия между избирательностью к моторным актам (способу захвата) и к зрительным образам (форма, размер, пространственная ориентация объекта). В экспериментальном условии, когда объект

пассивно рассматривается, но действие с ним не выполняется, ответ нейрона возникает немедленно, являясь стабильным и специфичным к данному виду стимулов, что позволяет нам описывать его как чисто зрительный. Однако, тот же нейрон разряжается и при активном выполнении действия с предметом на свету или в темноте, из чего мы делаем вывод, что это моторный нейрон.

Единственная возможная интерпретация такого поведения нейронов — в том, что и действие, и зрительное восприятие имеют одно и то же функциональное значение. Другими словами, информация, передаваемая зрительно-моторными нейронами зоны F5 в другие корковые центры, одинакова и при разглядывании объектов (например, пищи или объектов разной формы) обезьяной, и при выполнении с ними некоторых действий. Когда совершается действие, разрядка нейронов означает активацию моторной команды, например «поднять этот объект, используя точный захват», но что происходит, когда действия с объектом нет, а есть только его рассматривание? Если нейрон при этом разряжается точно так же, это должно означать передачу идентичной информации о действии, но в данном случае оно не является внешним, а только *потенциальным*. Такой процесс автоматически происходит всякий раз, когда обезьяна смотрит на определенный предмет. Если требуется выполнение с ним определенного действия, активироваться должны также и другие зоны, такие как F6, получающие мощную афферентацию из префронтальной коры и способные управлять двигательными актами. Однако, не будем отвлекаться на рассмотрение механизмов выполнения действия или его контроля, сейчас нас прежде всего интересуют функции, которые могут быть приписаны словарю моторных актов даже в тех случаях, когда собственно совершения действия во внешнем плане не происходит.

Вызывание потенциального моторного акта, такого как хватание, в действительности, характеризуется отнюдь не перечислением свойств, необходимых для выполнения различных движений. На самом деле, оно включает определение конкретного типа объектов по их зрительно-моторным возможностям[32].

И снова наша верная чашка служит отличным примером: обработка сенсорной информации о ее форме, размере, расположении ручки и т. д. необходима для выбора типа захвата, предполагающего выполнение ряда движений (начиная с тех, которые необходимы для придания нужной формы кисти руки), позволяющих нам в итоге взять чашку.

[32] См. Livet (1997).

Успех или неудача в реализации наших намерений зависят от множества факторов, таких как способность выполнять и контролировать отдельные элементы моторного акта, но они не меняют того факта, что чашка в обоих случаях фактически является *частью действия*, которое одновременно определяет и определяется соответствующим моторным паттерном.

Открытие факта, что зрительно-моторные нейроны зон F5 и AIP активируются и при выполнении моторной задачи (хватание объекта), и при задаче пассивного наблюдения (без моторного компонента), показывает, что в обоих случаях нейроны кодируют одну и ту же информацию. Другими словами, зрительный образ чашки есть только лишь предварительная форма действия, некий призыв к движениям руки, который независимо от того, возьмем ли мы действительно эту чашку, характеризует ее как нечто, что можно схватить за ручку, использовать для этого определенные пальцы, и так далее, и тем самым определяет ее функции и возможности для действия, которые она в себе заключает.

Возвращаясь к модели, описанной несколькими страницами ранее: это означает, что выбор зрительных возможностей, происходящий в зоне AIP, и последующая активация соответствующих моторных актов в зоне F5 не только основаны на командах, которые получают исполнительные зоны моторной системы. Помимо этого, они обеспечивают соотнесение между типом захвата и набором объектов. Если оно оказывается успешным, будут сформированы связи в системе AIP—F5, которые не только будут способствовать активации соответствующих ответов на зрительные стимулы, но и позволят категоризовать объекты на основании возможных действий с ними.

Необходимо также отметить, что, вероятнее всего, такая категоризация играет важнейшую роль в категоризации объектов, которую младенцы выполняют в первые месяцы жизни. Еще до семантического распознавания объектов они относят их к некоторым категориям — большие они или маленькие, наклонные или горизонтальные и т. д. — в зависимости от того, какие возможности для действий они предлагают. Также возможно, что эта моторная категоризация обеспечивает фундамент, на котором в дальнейшем будет возведено здание перцептивного опыта, источника семантической категоризации[33].

[33] См. Rizzolatti and Gallese (1997).

Зрение при помощи рук

«Мы видим нечто, потому что мы держим это в руках; мы способны держать нечто в руках, потому что мы видим это», — сказал почти столетие назад Джордж Герберт Мид, чтобы подчеркнуть, что восприятие невозможно «без постоянного контроля такого органа, как зрение, таким органом, как рука, и наоборот»[34]. Без этого взаимного контроля мы так и не смогли бы поднять нашу чашку кофе. Однако, анализ зрительно-моторных преобразований, которые происходят в нейронах системы AIP—F5, показывает, что зрение, управляющее рукой, есть также (и прежде всего) зрение при помощи руки, благодаря которому объект немедленно кодируется в виде заданного набора приглашений к действию[35]. Согласованность между зрительной и моторной избирательностью нейронов системы AIP—F5 показывает то, что независимо от конкретного действия и параметров, контролирующих ход его выполнения, вызываемый ими потенциальный моторный акт позволяет категоризовать объект как «тот, который *можно схватить тем или другим способом, используя тот или иной захват*» и т. д., наделяя его значениями, которые без этого не возникали бы[36]. Другими словами, эти нейроны реагируют скорее на значения стимулов, которые передаются воспринимающему субъекту, а не на их сенсорные аспекты, и «реакция на значения есть именно то, что называется *пониманием*»[37].

Нет никакого сомнения в том, что это «понимание», по природе своей являющееся прагматическим, само по себе не определяет семантическую репрезентацию объекта, на основании которой он будет распознан как *кофейная чашка*, а не просто *нечто, что можно взять рукой*[38]. Нейроны зон AIP и F5 отвечают только на определенные характеристики объектов (форма, размер, ориентация и т. д.), вследствие чего их селективность в данном случае играет важную роль, так как эти характеристики рассматриваются как системы зрительных возможностей и потенциальных моторных актов. С другой стороны, нейроны, находящиеся в нижней височной коре и кодирующие форму, цвет и текстуру объектов, обрабатывают эту информацию и превраща-

---

[34] Mead (1907, p. 388).
[35] См. Mead (1938, p. 23—25).
[36] Gallese (2000, p. 31).
[37] Petit (1999, p. 239).
[38] См. Jeannerod (1994; 1997).

ют ее в целостные перцептивные образы, которые, попадая в память, позволяют нам распознавать зрительные аспекты объектов.

После рассмотрения этих данных возможно ли и дальше придерживаться теории о том, что анатомические различия между *вентральным* и *дорзальным* потоками соответствуют функциональному различию между *зрением для восприятия* и *зрением для действия*? Нам так не кажется. По крайней мере, нельзя говорить о том, что *восприятие* редуцируется к иконической репрезентации объектов, отображению *вещей*, а *действие* — к простому контролю движений, совершенно не связанному с *предметами* как таковыми.

Мы никоим образом не хотим опровергать то, что зоны нижней височной коры (вентральный поток) вносят вклад в процесс классификации объектов (т. е., их идентификации и концептуализации). Наша цель, скорее, заключается в подчеркивании того, что функции моторной системы не сводятся к выполнению и контролю движений, и даже в случае такого простого движения как хватание, словарь моторных актов, содержащийся в системе AIP—F5, включает взаимодействие восприятия и действия. Несмотря на то, что это взаимодействие до определенной степени является прагматическим[39], оно играет решающую роль при построении значений объектов. Без этого большинство так называемых когнитивных функций высшего порядка не могло бы существовать.

Поведение нейронов зон F5 и AIP, таким образом, помогает нам заново пересмотреть значение восприятия в том смысле, который использует Роджер Сперри («восприятие есть по своей сути имплицитная подготовка к действию»[40]), и на нейрофизиологическом уровне оценить моторный компонент опыта, который, по словам Мориса Мерло-Понти, «предоставляет нам подход к миру и к объекту, “практогнозию”, которая должна быть признана самобытной и, возможно, первоначальной»: «В жесте руки, устремляющейся к объекту, заключено отношение к нему […] как к той строго определенной вещи, к которой мы себя переносим, рядом с которой мы уже находимся в предвосхищении, которую преследуем»[41].

Что на самом деле имеет значение, независимо от специфики конкретного моторного акта, выполняемого при помощи руки, и что нам показывает анализ сенсомоторных преобразований, так это то, что

---

[39] Jacob and Jeannerod (2003).

[40] Sperry (1952).

[41] Merleau-Ponty (1945, p. 159, 162). Цит. по: Мерло-Понти (1999, с. 185, 188).

при действительном выполнении или только потенциальной возможности выполнить эти моторные акты, они всегда включают «действия по ориентации и захвату» и «цепь моторных интервенций», которые Жан-Пьер Шанжё и Поль Рико обсуждали в своем знаменитом диалоге 1998 года, говоря об их вкладе в организацию окружающего мира в «удобную для проживания» среду, «пересеченную всевозможными жизненными путями и более или менее преодолимыми обстоятельствами»[42]. На самом деле, как мы увидим в следующих главах, организация этой «удобной для проживания среды» не только зависит от способности взять тот или объект (или нашего желания сделать это), но и требует от нас способности двигаться и ориентироваться в окружающем пространстве, как и способности понимать действия и намерения других.

[42] Changeux and Ricoeur (1998, p. 137).

3. Пространство вокруг нас

Дотягивание до объектов

В предыдущей главе мы подробно проанализировали корковые механизмы, включающиеся в тот момент, когда мы берем чашку кофе. Однако, чтобы взять ее, сначала нам нужно до нее *дотянуться*, а для этого необходимо *определить ее место в пространстве*. Другими словами, нам нужно оценить расстояние, на котором находится объект от тех частей нашего тела, которые будут включены в движение — в случае с чашкой это рука. Для совершения действия по вытягиванию руки в направлении чашки в мозге должен быть реализован ряд процессов — начиная с кодирования пространственного соотношения между чашкой и рукой и заканчивая преобразованием этой информации в соответствующие моторные команды. Как и в акте хватания, эти процессы предполагают наличие специфических внутрикорковых взаимосвязей между определенными зонами заднетеменной и агранулярной фронтальной коры.

В первой главе мы увидели, что вентральная премоторная кора состоит из зон F5 и F4, последняя из которых расположена в ее каудодорзальной части и получает мощную афферентацию от нижнетеменной коры, в частности, от вентральной межтеменной зоны (ventral intraparietal area, VIP). В экспериментах с использованием внутрикорковой электростимуляции было показано, что в зоне F4 имеются репрезентации шеи, рта и движений руки, причем последних — направленных как в сторону тела, так и в определенное место пространства[1]. Более того, данные регистрации активности отдельных нейронов показали, что большинство нейронов зоны F4 активируются как во время выполнения моторного акта, так и в ответ на зрительную стимуляцию[2]. Соответственно, эти нейроны были

---

[1] Gentilucci *et al.* (1988); Godschalk *et al.* (1984).

[2] Rizzolatti *et al.* (1981a, b).

разделены на две группы: «соматосенсорные» нейроны и «соматосенсорные и зрительные», также известные как *бимодальные*[3]. *Недавно были также обнаружены тримодальные* нейроны, отвечающие на соматосенсорные, зрительные и слуховые стимулы[4].

Большая часть *соматосенсорных* нейронов зоны F4 может быть активирована самой незначительной тактильной стимуляцией: для этого достаточно ощущения поглаживания или легкого прикосновения к коже. Соматосенсорные рецептивные поля таких нейронов расположены на лице, шее, руках и кистях рук. Они достаточно обширны и занимают на коже площади порядка нескольких квадратных сантиметров.

По соматосенсорным характеристикам *бимодальные* нейроны сходны с чистыми соматосенсорными, но они также активируются в ответ на зрительные стимулы, в частности, трехмерные объекты. Большинство из них чувствительны к движущимся объектам (особенно к движущимся по направлению к воспринимающему), но некоторая часть нейронов сильнее реагирует на неподвижные объекты[5]. Помимо этих свойств, наиболее интересной функциональной особенностью бимодальных нейронов зоны F4 является то, что они отвечают на зрительные стимулы, *только* когда они появляются в непосредственной близости к тактильному рецептивному полю, если говорить точнее — то в той части пространства, которая представлена в *зрительном рецептивном поле*, а также является расширением *соматосенсорного рецептивного поля*.

На рисунке 3.1 показаны бимодальные рецептивные поля некоторых нейронов области F4. Необходимо отметить, что зрительные рецептивные поля всегда расположены вокруг соответствующих соматосенсорных рецептивных полей. Форма и размер их могут быть разными, причем глубина варьирует в диапазоне от нескольких сантиметров до 40—50 см. Следовательно, нейрон, который разряжается при прикосновениях к предплечью обезьяны, также становится активным и когда мы подносим руку к этой части тела животного, тем самым попадая в соответствующее зрительное рецептивное поле. Если вам кажется трудным в это поверить, поднесите свою руку

[3] Fogassi *et al.* (1992; 1996a, b); Graziano *et al.* (1994).
[4] Graziano *et al.* (1999).
[5] Fogassi *et al.* (1996a); Graziano *et al.* (1997).

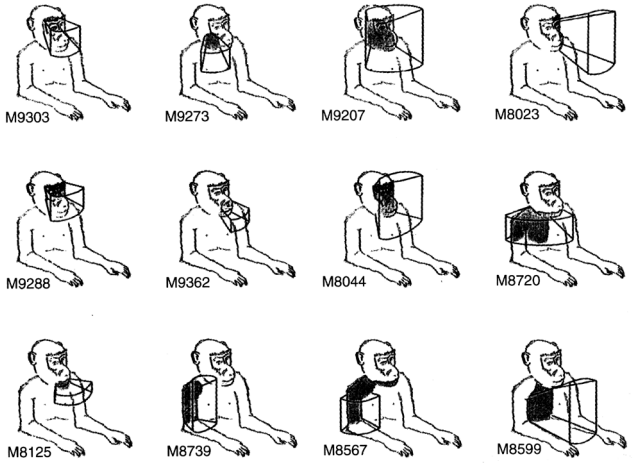


Рисунок 3.1. Соматосенсорные и зрительные рецептивные поля бимодальных нейронов зоны F4. Темные области на рисунке — соматосенсорные рецептивные поля, очерченные области пространства определяют границы зрительных рецептивных полей (Адаптировано из работы Fogassi et al. 1996a)

к щеке: вы почувствуете прикосновение еще до того, как на самом деле коснетесь пальцами лица. Это можно образно представить как то, что ваше личное пространство (то есть, поверхность кожи) простирается вперед и включает в себя окружающее зрительно воспринимаемое пространство.

В данном случае зрительные и тактильные стимулы являются больше чем просто «эквивалентными». По словам Алена Бертоза, «[зрительно-пространственная] близость есть форма антиципации контакта с той областью тела, к которой будет совершено прикосновение»[6]. Такая форма «антиципации контакта» используется для определения пространства, окружающего тело, локализации органов тела (рук, рта, шеи и т. д.) и объектов, находящихся в непосредственной близости от него, независимо от того, движутся они или нет.

[6] Berthoz (1997, p. 69).

Взаимная координация[7] движений тела

Наиболее удивительное из открытых свойств зоны F4 — то, что зрительные рецептивные поля большинства бимодальных нейронов остаются привязанными к соответствующим соматосенсорным полям, таким образом, оставаясь независимыми от направления взгляда[8].

Лучше всего это можно объяснить при помощи схематического изображения эксперимента, представленного на рисунке 3.2, где показаны свойства зрительного рецептивного поля бимодального нейрона зоны F4 и его связи с соматосенсорным рецептивным полем. В условии А1 обезьяна фиксирует точку (на рисунке обозначена звездочкой), расположенную непосредственно перед животным; одновременно с этим зрительный стимул (на рисунке — черная стрелка) движется в зрительном рецептивном поле с постоянной скоростью. Гистограммы, на которых изображена последовательность спайков нейрона, явно показывают, что активация начинается в тот момент, когда стимул находится на расстоянии около 40 см от животного. В условии Б1 обезьяна все еще фиксирует взглядом точку прямо перед собой, но стимул движется слева от точки фиксации, таким образом не попадая в зрительное рецептивное поле нейрона. В этом случае нейрон «молчит».

В условии А2 взгляд обезьяны отклоняется на 30° влево. Достаточно неожиданным является следующее: несмотря на то, что в терминах сетчаточных координат траектория следования взглядом за стимулом совершенно иная, нейрон отвечает практически таким же образом, как и в условии А1. В последнем условии, Б2, обезьяна фиксирует точку так же, как и в условии А2, но стимул при этом движется справа от точки фиксации. Если бы рецептивное поле описывалось в сетчаточных координатах, ответ нейрона был бы таким же, как и в условии А1, но на самом деле, как видно на диаграммах, нейрон не активировался.

В целом эксперимент показал, что расположение зрительного рецептивного поля нейрона не зависит от положения проекции стимула на сетчатке. В этом случае при изменении направления взгляда сдвигалось бы и зрительное поле, но экспериментально было показано,

---

[7] В оригинале co-ordination. — *Прим. пер.*

[8] Gentilucci *et al.* (1983); Fogassi *et al.* (1996a, b).

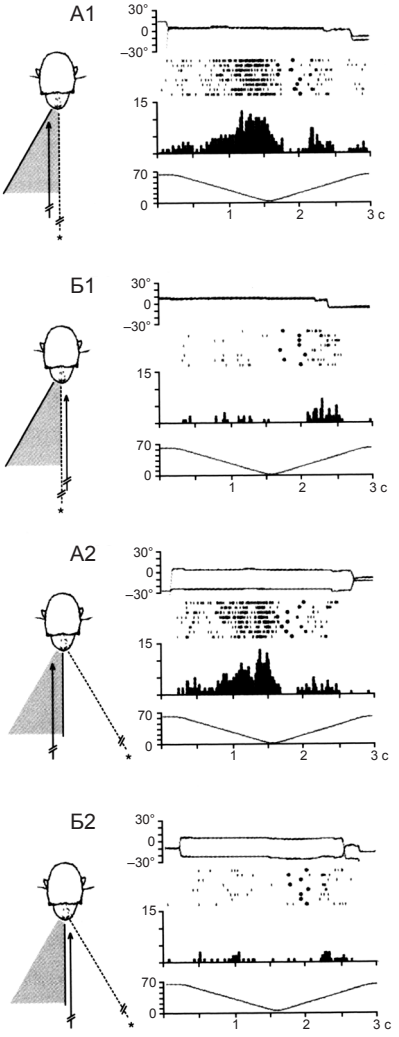


Рисунок 3.2. Бимодальный нейрон зоны F4, зрительное рецептивное поле которого не меняется относительно положения тела. Сверху вниз на каждом из рисунков представлены: горизонтальная и вертикальная составляющие ЭОГ; активность нейронов в отдельных пробах; гистограмма ответов (по абсциссе — время; по ординате — количество спайков за каждые 20 мс); изменение дистанции между стимулом и головой животного с течением времени. Нисходящая часть кривой расстояния показывает движение стимула по направлению к обезьяне, восходящая часть — движение в противоположном направлении (по абсциссе — время в секундах; по ординате — расстояние в сантиметрах). Тактильное рецептивное поле локализовано в правой половине лица. Зрительное рецептивное поле — вокруг тактильного (Адаптировано из работы Fogassi et al. 1996a)

что этого не происходит. Многочисленные эксперименты, проведенные на нейронах зоны F4, продемонстрировали, что у 70 % этих нейронов зрительные рецептивные поля связаны с соматосенсорными, и пространственные стимулы кодируются в координатах тела, а не сетчатки.

В связи с этим можно вспомнить, что несмотря на точку зрения, разделяемую многими исследователями, эти координаты не относятся к единой системе координат, имеющей в качестве точки отсчета определенную часть тела — например, голову или плечи. Тот факт, что зрительные рецептивные поля нейронов зоны F4 расположены вокруг соответствующих соматосенсорных полей, говорит о том, что зрительно воспринимаемое пространство кодируется многообразием различных систем отсчета, распределенных вокруг тела в соответствии с расположением соматосенсорных полей. Итак, у нас есть координатные системы, имеющие такие точки отсчета, как голова, шея, руки, кисти рук и т. д. Будучи связанными с соответствующими сенсорными рецептивными полями, от которых они ведут свое происхождение, они обеспечивают локализацию зрительных стимулов в пространстве вокруг тех или иных частей тела.

Представьте на минуточку, что вы — это манекен на рисунке 3.3 (см. цв. вклейку), и вы фиксируете взглядом точку на клавиатуре (рис. 3.3 А). Если вы поднимете взгляд и посмотрите на экран перед собой (рис. 3.3 Б), зрительные рецептивные поля (обозначенные желтыми линиями), которые связаны с соматосенсорными полями (серая поверхность на манекене) вокруг рта и на предплечье, останутся в том же положении, что и прежде. Теперь если вы повернетесь, чтобы посмотреть на чашку кофе, стоящую справа от вас, и начнете движение, чтобы ее взять (рис. 3.3 В), то связанное с определенным участком кожи *(pericutaneous)* зрительное рецептивное поле будет двигаться. Это зависит не от направления взгляда, но от положения головы и руки, или, другими словами, положения соматосенсорных рецептивных полей.

Для простоты мы ограничились описанием только двух из множества рецептивных полей, представленных в нашем организме, и только одной формы движения — поворота туловища и головы. Но наш манекен, как и обезьяны, изображенные на рисунке 3.1, имеет много рецептивных полей, включающих пространство на расстоянии вытянутой руки — в том числе и такие, в которые может попасть стоящая чашка. Что же происходит, когда наш манекен протягивает руку

в сторону чашки? Независимо от направления его взгляда, положение чашки по отношению к кисти, предплечью и т. д. определяется соответствующими связанными с поверхностью кожи зрительными рецептивными полями. Появление объекта в таком поле зрения предваряет реальный контакт с кожей, поэтому для того, чтобы «узнать», где находится чашка, коже не обязательно касаться ее — достаточно того, что рука будет находиться на таком расстоянии до чашки, что соответствующие нейроны активируются через зрительные рецептивные поля. Так как эти поля представляют собой не более чем продолжение в третье, пространственное, измерение соответствующих участков кожи, зрительное распознавание чашки должно запустить специфичные движения руки по дотягиванию конечности до объекта — то же действие, которое происходит при тактильной стимуляции — без какого-либо преобразования зрительных координат в иную форму (что было бы крайне сложно и обременительно).

Близко и далеко

Наличие у нейронов зоны F4 и прилегающей к ней зоны VIP[9] зрительных рецептивных полей не только проливает свет на природу сенсомоторных преобразований, необходимых для акта локализации в пространстве и дотягивания до объекта; помимо этого, оно является аргументом против традиционной концепции единой пространственной карты. На самом деле, данная концепция предполагает, что единая пространственная карта, локализованная в теменной коре, используется для различных целей (напр., движений глаза, головы, туловища или руки и т. д.)[10]. В первой главе мы подробно описывали анатомическое разделение теменной коры, согласно которому она представляет собой ряд параллельно работающих систем. Такая анатомическая организация совершенно несовместима с идеей о единственной корковой репрезентации окружающего пространства. Если мы продолжим рассматривать функции различных областей в составе теменной коры, которые имеют связи с затылочными и лобными отделами и в которых обрабатывается пространственная информация, станет очевидно, что

[9] Похожие рецептивные поля были также найдены для зоны PF, которая расположена на выпуклой поверхности нижневисочной коры. Более подробно см. работы Fogassi *et al.* (1996); Rizzolatti *et al.* (2000) и др.

[10] Например, см. Stein (1992).

особенности их работы существенно различаются. Причиной этого является тот факт, что они обеспечивают контроль различных целенаправленных движений и имеют отдельные зрительные входы.

Если мы сравним функциональные качества системы VIP—F4 и системы, состоящей из латеральной межтеменной зоны (lateral intraparietal area, LIP) и глазодвигательной коры (frontal eye fields, FEF), различие станет очевидно. Роль последней заключается в контроле быстрых движений глаз (также называемых *саккадами*), функция которых — перемещение фокуса (фовеальной области сетчатки) на объекты, расположенные на периферии зрительного поля. Нейроны обеих этих систем отвечают на зрительные стимулы и разряжаются в соответствии с определенным типом движения, но на этом сходство заканчивается. В действительности, нейроны, расположенные в зонах LIP и FEF, отвечают на зрительные стимулы независимо от расстояния до них, их зрительные рецептивные поля привязаны к сетчаточным координатам (то есть, каждое поле имеет свою позицию на сетчатке относительно фовеальной области), а их моторные свойства связаны только с движениями глаз[11]. С другой стороны, как мы уже видели, нейроны системы VIP—F4 в основном являются бимодальными, и их ответ на трехмерные объекты сильнее, чем на простые вспышки света, а их рецептивные поля кодируются в координатах тела и привязаны к определенным его участкам[12]. Последнее, но не менее важное — то, что зрительные стимулы должны находиться в границах зрительного поля по отношению к соответствующему участку поверхности тела, чтобы актировать нейроны. Другими словами, стимулы должны попадать в область пространства, включающую все объекты, расположенные на расстоянии вытянутой руки — для удобства мы будем называть такое пространство *ближним*, или *личным (peripersonal)*, чтобы отличать его от *дальнего*, или *социального (extrapersonal)*, которое находится за пределами нашей досягаемости[13].

Отдельного внимания в связи с этим заслуживают две особенности: во-первых, то, что системы LIP—FEF и VIP—F4 используют разные системы координат, и, во-вторых, то, что в типах движений, которые они контролируют, отражено различие между личным пространством и недоступным для непосредственного дотягивания дальним (социальным).

---

[11] См. работы Andersen *et al.* (1997); Colby and Goldberg (1999).

[12] Gentilucci *et al.* (1983; 1988); Graziano and Gross (1995; 1997; 1998).

[13] Rizzolatti *et al.* (1983).

Давайте рассмотрим более подробно первый пункт: нейроны, передающие информацию о пространстве в системе LIP—FEF, имеют зрительные рецептивные поля, привязанные к сетчаточным координатам, что соотносится с их функцией программирования простых движений глаз. Если точечный источник света возникнет на расстоянии в 5 угловых градусов справа от центра сетчатки, нам нужно будет повернуть глаза на 5 градусов, чтобы отчетливо увидеть его. Таким образом, существует прямое соответствие между положением источника света и необходимым углом поворота глаз. Однако, это не всегда так. К примеру, два точечных источника света, расположенные на расстоянии 5 угловых градусов слева и справа от центра сетчатки, попеременно загораются на очень короткое время. Глаза наблюдателя при этом остаются неподвижны. Его просят по очереди фиксировать загорающиеся точки. В этом случае сетчаточной системы координат недостаточно для выполнения задания: она подразумевает, что нужно совершить два движения, одно — для поворота глаз на пять градусов вправо, второе — для поворота на пять градусов влево. Если бы наблюдатель был ограничен только сетчаточными координатами, он смог бы выполнить только первую часть задания — повернуть глаза на пять градусов вправо — но не смог бы зафиксировать второй источник света, так как для этого ему нужно было бы повернуть глаза влево на десять градусов, а этого сетчаточные координаты не отражают.

За исключением самых простых задач, окуломоторной системе необходима система координат, которая способна рассчитывать положение объектов в пространстве как функцию от положения наблюдателя, а не позиции объектов на его сетчатке. Для объяснения того, почему оказывается возможным переход от системы координат, привязанной к сетчатке, к той, которая способна учитывать положение объекта в пространстве, был предложен ряд теорий. Одна из наиболее известных моделей[14], не признанная, однако, повсеместно, большое внимание уделяет особой категории нейронов в латеральной межтеменной области. Рецептивные поля этих нейронов позволяют определить позицию стимула на сетчатке (в системе сетчаточных координат), но ответ нейронов на зрительные стимулы модулируется положением глаза в его орбите (орбитальный эффект). Как только наблюдатель получает информацию о том, где находится на сетчатке проекция стимула и как при этом повернут в своей орбите глаз, он может рассчитать

[14] Zipser and Andersen (1988).

положение объекта в пространстве, задействуя большое количество нейронов, и направить свой взгляд на объект[15].

Очевидно, система VIP—F4 использует для локализации объектов в пространстве принципиально иные координаты. В этом случае пространство кодируется при помощи соматических координат, точкой отсчета для которых может быть та или иная часть тела. При этом для определения положения стимула в пространстве относительно этой системы координат достаточно всего *одного нейрона*, а не множества, как описывалось ранее. Как мы уже упоминали, зрительные рецептивные поля бимодальных нейронов системы VIP—F4 привязаны к соответствующим соматосенсорным рецептивным полям, и, следовательно, к определенным частям тела (руки, кисти рук, шея, и т. д.). Таким образом, локализация стимула происходит независимо от положения глаз, что значительно упрощает организацию движений этих частей тела, так как они используют наилучшую из возможных систему координат.

Исследования нарушений при поражении зон FEF и F4 у обезьян подтверждают гипотезу о функциональном разделении на *ближнее* и *дальнее* пространство[16]. При повреждениях в зоне FEF страдает прежде всего восприятие дальнего, социального, пространства, а при поврежденной зоне F4 — личного, или ближнего.

Подобные результаты были получены и при изучении пациентов с синдромом пространственного игнорирования. Питер У. Халлиган и Джон С. Маршалл описали случай больного, нарушения которого проявлялись, когда его просили разделить надвое при помощи карандаша изображения, нарисованные на бумаге и расположенные внутри его личного пространства. Когда лист с рисунком отодвигали от пациента так, что он оказывался в дальнем пространстве, и вместо карандаша давали ему лазерную указку, нарушение практически не проявлялось — на самом деле, оно полностью исчезало. Это объясняло и то, что даже после поражения мозга любимым развлечением больного оставалось метание дротиков[17]! Алан Коуи и его коллеги описали пять случаев обратной формы пространственного игнорирования: нарушения

---

[15] О других решениях этой проблемы см. в работах Bruce (1988); Goldberg and Bruce (1990); Goldberg *et al.* (1990) и др.

[16] Rizzolatti *et al.* (1983).

[17] Halligan and Marshall (1991). См. также Berti and Frasinelli (2000); Berti and Rizzolatti (2002).

восприятия дальнего пространства были значительно более сильными, чем ближнего пространства[18].

Нейронная организация у человека и обезьян имеет и другие сходства, помимо разделения на ближнее и дальнее пространства: ближнее, личное, пространство и у тех, и у других кодируется системой бимодальных нейронов. При изучении ответов больного, страдающего от обширного соматосенсорного нарушения (клиническая картина характеризовалась фактом, что при одновременном предъявлении двух стимулов симметрично слева и справа относительно пациента он воспринимал только один стимул, находящийся с той стороны, восприятие которой не было нарушено), на зрительные и тактильные стимулы, Джузеппе ди Пеллегрино и его коллеги[19] обнаружили, что если объект находился *вблизи* правой руки пациента — с той же стороны, что и поражение — он не воспринимал тактильную стимуляцию, легкое касание руки с контралатеральной стороны (то есть, левой, восприятие которой было нарушено). Но что оказалось еще более интересным, так это то, что при нахождении зрительного стимула з*а пределами* личного пространства пациента эффект нарушения тактильного восприятия был гораздо более слабым или отсутствовал вовсе.

Учитывая ту роль, которую зоны F4 и VIP играют в обработке пространственной информации у обезьян, неудивительно, что феномен, описанный ди Пеллегрино и его коллегами, имеет в качестве субстрата бимодальные нейроны. Кроме того, при помощи фМРТ в мозге человека были локализованы определенные полимодальные области (активируемые тактильными, зрительными, слуховыми стимулами)[20]. В частности, значительная полимодальная конвергенция была обнаружена в нижней части межтеменной борозды (IP), в вентральной премоторной коре и области вокруг вторичной соматосенсорной коры (SII). Несмотря на то, что на основании имеющихся на сегодняшний день данных сложно сделать какие-либо окончательные выводы о роли SII, ее анатомическое расположение и свойства зоны IP и вентральной премоторной коры позволяют нам считать их гомологами зон VIP и F4 у человека.

---

[18] Cowey *et al.* (1994). Еще раз такое расстройство было обнаружено Коуи и описано в его работе Cowey *et al.* (1999), а также Vuilleumier *et al.* (1998); Frassinetti *et al.* (2001).

[19] di Pellegrino *et al.* (1997); см. также Ladavas *et al.* (1998a).

[20] Bremmer *et al.* (2001).

Дуэль Пуанкаре

Корковая репрезентация пространства и у обезьян, и у человека отнюдь не является единой картой — напротив, она складывается из активации ряда сенсомоторных систем, каждая из которых выполняет функцию организации и контроля тех или иных моторных актов (таких, как дотягивание), для совершения которых необходимо, чтобы объекты располагались в определенном месте пространства относительно некоторой части тела (руки, рта, глаз, и т. д.). Однако, нам все еще предстоит обсудить природу такого строения пространственной репрезентации и ее связь с активностью зрительно-моторных нейронов в зонах F4 и VIP.

Здесь мы сталкиваемся с проблемой, сходной с той, которую мы описывали в предыдущей главе: как и в зонах F5 и AIP, в зонах F4 и VIP существуют нейроны, которые разряжаются и в ответ на активные движения животного, и при восприятии зрительных стимулов. Очевидно, что типы кодируемых движений различаются (захватывание в первом случае, дотягивание — во втором). Однако, наличие в обеих системах активации на зрительные стимулы, связанной с моторной активацией, позволяет предположить: то, что верно для объектов, также верно и для пространства. Другими словами, разрядка нейронов системы F4—VIP не просто обозначает расположение воспринимаемого стимула в пределах поля зрения (в соответствующей системе координат) но и вызывает потенциальный моторный акт, направленный на этот объект, описывая его положение в пространстве в терминах потенциального движения.

Сам факт существования личного пространства, которое кодируется при помощи соматической системы координат, придал бы такой интерпретации содержательный смысл. Если бы мы рассматривали личное пространство как преимущественно являющееся зрительным — к примеру, на основании той точности и надежности, с которой нейроны зоны F4 отвечают на предъявление стимула, — было бы крайне сложно объяснить, почему глаза с нормальной рефракцией и аккомодацией так избирательны к источникам света, находящимся в пределах пространства вокруг тела наблюдателя (если бы мы, конечно, не предположили существование в зоне F4 сложного механизма, который бы отбрасывал зрительную информацию, поступающую из дальнего по отношению к наблюдателю пространства). Вопрос в том, а нужен ли нам такой механизм? Не будет ли проще и экономнее предположить, что моторные свойства этих нейронов (их «словарь

действий», рассмотренный в предыдущей главе) вносят значительный вклад в определение различия между *близким* и *далеким* и формируют пространство для действий, без чего зрительная информация была бы просто недифференцированной?

Говоря и делая все это, и настаивая на важности активной природы репрезентации пространства на уровне премоторной и нижнетеменной коры, мы воспроизводим идею Эрнста Маха, великого физика и физиолога (а также философа, хотя он предпочитал не называть себя так). Около ста лет назад он писал, что «точки пространства мы физиологически знаем как цели различных движений, хватательных, направления взгляда и локомоции»[21]. Эти движения — начальные точки, вокруг которых наше тело начинает создавать *карты* окружающего нас пространства, и именно благодаря их целенаправленности это пространство приобретает форму.

С этой идеей был прекрасно знаком и другой великий математик и физик, Жюль Анри Пуанкаре. В отличие от Маха, его не раздражало, когда его называли философом, но так же, как и Мах, он потратил многие годы на исследования генезиса и структуры пространственных репрезентаций. В действительности, согласно Пуанкаре, необходимо не только «[устранить] понятие о мнимом чувстве пространства»[22], нам также нужно осознать, что «мы не были бы способны построить пространство, если бы мы не имели инструмента для его измерения», инструмента, «к которому мы все относим, которым мы инстинктивно пользуемся», — без нашего собственного *тела*. Говоря словами Пуанкаре, «по отношению к нашему телу мы располагаем внешние предметы, и единственные пространственные отношения этих предметов, какие мы можем себе представить, суть их отношения с нашим телом»[23].

Пуанкаре считает, что эти «отношения» должны быть построены в терминах моторных актов, при помощи которых мы дотягиваемся до окружающих нас объектов:

> Например, в один момент α присутствие предмета A обнаруживается мною органом зрения. В другой момент β присутствие другого предмета B обнаруживается мною при помощи другого органа чувств, например слуха или осязания. Я заключаю, что предмет B занимает то же место, что и предмет A. Что же это

[21] Mach (1905, p. 260). Цит. по: Мах (2003, с. 336—337).
[22] Poincare (1913, p. 97—98). Цит. по: Пуанкаре (1990, с. 542).
[23] Poincare (1908, p. 100). Цит. по: Пуанкаре (1990, с. 442).

значит? […] Впечатления, которые мы получили от этих предметов, шли по совершенно различным путям, […и] с точки зрения качественной эти впечатления не имеют ничего общего. Представления, которые мы можем себе составить об этих двух предметах, являются абсолютно разнородными, друг к другу не сводимыми. Но я знаю только, что мне стоит известным образом протянуть правую руку, и я ухвачу тело *A*; если даже я воздерживаюсь от соответствующего движения, то я представляю себе мускульные ощущения и другие аналогичные ощущения, которыми сопровождается это движение. Такое представление и ассоциируется с представлением предмета *A*. Я знаю, однако, что могу достать тело *B*, протягивая тем же самым образом правую руку, причем это движение сопровождается таким же рядом мускульных ощущений. И только это я и разумею, когда утверждаю, что оба предмета занимают одно и то же положение. Я знаю также, что мог бы достать предмет *A* при помощи другого подходящего движения левой руки, и я представляю себе те мускульные ощущения, которыми сопровождалось бы это движение; и при помощи того же движения левой руки, влекущего за собою те же ощущения, я мог бы достать предмет *B*. Это очень важно, потому что именно этим путем я могу защитить себя против опасностей, которыми мне могут угрожать предметы *A* и *B*. Каждому удару, который может быть нам нанесен извне, природа противопоставила один или несколько ответных ударов, которые имеют для нас предохранительное значение. Одним и тем же парированием можно отвечать на несколько ударов; например, одним и тем же движением правой руки можно будет защитить себя в момент α против предмета *A* и в момент β против предмета *B*. Точно так же один и тот же удар может быть отражен несколькими приемами, и, например, как мы уже указали, предмет *A* можно достать при помощи известного движения либо правой, либо левой руки. Все эти ответные удары не имеют между собою ничего общего, кроме того, разве, что они дают возможность избежать одного и того же удара, и только об этом-то идет речь, когда мы говорим о них как о движениях, заканчивающихся в одной и той же точке пространства. Равным образом, то общее, которое заключается в предметах, когда мы говорим, что они занимают одно и то же место пространства, выражается лишь в том, что для защиты от них может быть употреблен один и тот же ответный удар[24].

[24] Poincare (1908, p. 101—102). Цит. по: Пуанкаре (1990, с. 442—443).

Если мы заменим словосочетание «представления о мускульных ощущениях» на «потенциальные моторные акты», и если будем помнить о том, что функция «антиципации» будущего контакта предмета с кожей обеспечивается продолжением в третье измерение пространства рецептивных полей нейронов зоны F4, сложно будет найти более подходящее описание той области пространства, которую мы называем «личной», а Пуанкаре определяет через взаимную «координацию» (*co-ordination*), вытекающую из «множественности [возможных] ответных ударов»[25]. Развивая эту мысль, так как эти удары включают «низшие структуры нервной системы», то, согласно Пуанкаре, результирующая координация не будет достижением «индивидуума», но приобретением «расовым» (имеется в виду человеческий род), и, на самом деле, «в зачаточном состоянии» она может быть заметна уже у новорожденных младенцев.

> Естественный отбор должен был упрочить их тем скорее, чем они более необходимы. В числе последних на первом месте должны были быть, конечно, те приобретения, о которых мы говорили, потому что без них защита организма была бы невозможна. Как только клетки вышли из стадии простого наложения и стали вступать в стадию взаимного служения друг другу, должен был создаться механизм, аналогичный тому, который мы выше описали, для того, чтобы это служение не уклонялось от должного пути и направлялось против опасности[26].

Рассматриваемая в эволюционном контексте, дихотомия *близко — далеко*, так же как и связи между двигательными способностями различных частей тела и кодирование модальности пространственных отношений, быстро теряют большую часть той таинственности, которая окружает их на первый взгляд. Пространство более не рассматривается как нечто, представленное в некоторой части коры *per se*. Его построение будет зависеть от активности нейронных систем, первичная функция которых — организация движений, вне зависимости от конкретных органов-эффекторов (руки, рот, глаза, и т. д.) обеспечивающих взаимодействие с окружающим пространством и локализацию возможных источников опасности и полезных возможностей.

В любом случае, гипотеза о том, что пространство исходно описывается в терминах потенциальных моторных актов, становится более

---

[25] Poincare (1908, p. 104). Цит. по: Пуанкаре (1990, с. 445).

[26] Ibid., p. 103—104 / там же, с. 444.

правдоподобной, если мы, вслед за Пуанкаре, будем считать, что «в зачаточном состоянии» рассматриваемое свойство присутствует уже у новорожденных. Современные ультразвуковые методы показывают, что еще в утробе матери нерожденный ребенок участвует в разнообразной двигательной активности: так, на восьмой неделе плод двигает руками по направлению к лицу, а на шестом месяце созревания он способен поднести ко рту большой палец, чтобы сосать его. Подобные примеры позволяют увидеть, что даже еще до рождения у детей имеется моторная репрезентация пространства[27]. После рождения увеличивается целенаправленность движений младенцев, и они явно относятся к пространству вокруг тела. Зрительное восприятие развивается соответствующим образом. Так как линза хрусталика в этом возрасте еще не до конца сформирована, фокусное расстояние более или менее жестко фиксировано, и младенцы могут четко различать только те объекты, которые находятся на расстоянии не более 20 см. Таким образом, у детей формируется репрезентация ближнего (*peripersonal*) пространства, его глубины и направлений в нем, без необходимости различения того, находятся ли предметы *далеко* или *близко*. И, следовательно, дети способны использовать свои моторные навыки для построения пространства и ассоциировать их с движениями руки, развившимися еще в утробе, сначала в случае, когда рука принимает различные положения в пространстве, и затем — когда в этой точке пространства появляется какой-либо объект. Жан Пиаже заметил, что трехмесячные младенцы большую часть своего времени проводят за рассматриванием своих рук[28], и вероятно, это может быть приписано необходимости калибровки ближнего пространства и оценке размеров объектов в терминах способов, пригодных для их хватания.

Движения глаз, в особенности, способность к конвергенции, развиваются в течение первых трех месяцев жизни, и информация, которую новорожденный получает при этом, вместе с сигналами от движений рук и головы помогает младенцу формировать его ближнее пространство. В возрасте трех месяцев, когда оно полностью определено, а хрусталик окончательно сформировался, дети могут уже смотреть вдаль. Используя свои знания о ближнем пространстве и соотнося информацию о далеко расположенных зрительных стимулах с движениями рук, глаз и других частей тела, младенцы начинают формировать дальнее пространство.

---

[27] См. Butterworth and Harris (1994).

[28] Piaget (1936). См. также Berti and Rizzolatti (2002).

Динамическая теория пространства

Организация пространства при помощи двигательной активности, представленная как система координированных действий, дает нам возможность прояснения одной особенности дихотомии *близко — далеко*, которую трудно было объяснить, основываясь только на сенсорной интерпретации кодирования пространства в различных лобнотеменных системах, в том числе VIP—F4. И снова цитата из Пуанкаре послужит прекрасной иллюстрацией:

> Имеются такие точки, которые навсегда останутся для меня недостижимыми, какие бы усилия я ни употреблял, протягивая руку. Если бы я был прикреплен к почве наподобие, например, гидроидного полипа, который может протягивать свои щупальца, то все эти точки оставались бы вне пространства, потому что те ощущения, которые мы можем испытывать благодаря действию тел, помещенных в этих точках, не были бы ассоциированы ни с какой-либо идеей движения, необходимого для достижения этих тел, ни с каким-либо соответствующим ответным ударом. Нам казалось бы, что эти ощущения не имеют пространственного характера, и мы не старались бы их локализовать. Но, в отличие от низших животных, мы не прикреплены к почве. Если враг находится далеко от нас, то мы можем до него дойти и, приблизившись, протянуть руку. Это тоже ответный удар, но дальнего действия[29].

Подобный «удар» позволяет оценить пространственное положение тех объектов, которые изначально не имели такового, потому что располагались *за* пределами досягаемости. Однако, как напоминает нам Пуанкаре, расстояние вытянутой руки не фиксировано для нас, так как пространство вокруг рассматривается не как *статичное*, но как *динамичное*. Другими словами, различение между ближним и дальним пространством не сводится к измерению в сантиметрах, как было бы в случае, если бы наш мозг рассчитывал дистанции между объектами, расположенными рядом с нашим телом, в абсолютных единицах. Такое понимание жестко фиксированного личного пространства не только противоречило бы принципу пространственной относительности, выдвинутому Пуанкаре, и, как мы убедились, существенному для организации движений тела, но кроме того, оно никоим образом не следует из организации зрительных рецептивных

[29] Poincare (1908, p. 105). Цит. по: Пуанкаре (1990, с. 445).

полей нейронов зоны F4 и функции антиципации контакта, которую они выполняют.

Если мы вернемся к рисунку 3.1, мы увидим, что помимо того, что не совпадают продолжения в пространство различных зрительных рецептивных полей, существуют нейроны F4 с полями, не имеющими четко очерченных границ. Однако, наиболее важный аспект, который нужно отметить, это то, что для многих бимодальных нейронов *увеличение скорости, с которой приближается стимул, увеличивает глубину рецептивного поля*[30]. Это свойство — увеличение глубины рецептивного поля при возрастании скорости приближения стимула — часто создает дополнительную систему предупреждения: сигнал о быстро движущихся стимулах поступает даже тогда, когда они еще находятся на большем расстоянии от тела, чем стимулы, движущиеся медленнее. Преимущество такого механизма очевидно: чем раньше начнет разряжаться нейрон, тем раньше произойдет моторный акт, который он кодирует. Это заранее выполненное действие оставляет больше времени на эффективное картирование пространства для использования полезного предмета или избегания угрозы.

Существует и другой способ, при помощи которого нейроны зоны F4 могут определять пространство вокруг соответствующих эффекторов. Пуанкаре напоминает нам, что не стоит забывать о возможности перемещения в пространстве — локомоции. Локомоция, однако, приводит к изменению положения многочисленных систем отсчета, связанных с определенными частями тела, но не эффективному преобразованию ближнего пространства. Безусловно, в ближнем пространстве появляются новые объекты, и их местоположение успешно определяется, но границы *ближнего пространства* относительно тела не изменяются, скорее, они перемещаются вместе с ним. И тем не менее, в примере, приведенном Пуанкаре, содержится важное положение: в отличие от гидроидного полипа, человек (и другие приматы) могут приближаться к объектам (или отражать удары) при помощи *инструментов*.

Ацуси Ирики с коллегами[31] показали, что у обезьян зрительные рецептивные поля бимодальных нейронов заднетеменной коры, кодирующих движения руки, подобно нейронам зоны F4, могут изменяться при выполнении действий, включающих использование инструментов. Они обучили несколько обезьян собирать кусочки пищи,

[30] Fogassi *et al.* (1996a). См. также Chieffi *et al.* (1992).

[31] Iriki *et al.* (1996).

используя небольшие грабли, и заметили, что при повторном действии инструментом связанное с поверхностью руки зрительное рецептивное поле расширялось и включало в себя пространство, окружающее и руку, и грабли, как будто образ инструмента включался в образ руки[32]. Если животное прекращало использовать грабли, но все еще держало их, рецептивные поля возвращались в исходное положение. Использование инструмента расширяло ближнее пространство обезьяны, и, таким образом, переструктурировало соотношение между *близким* и *далеким*: другими словами, нейроны, которые разряжались при появлении объектов в ближнем пространстве, также отвечали на стимулы, ранее не вызывавшие реакции, так как находились на большом расстоянии (*далеко* — за пределами досягаемости), но попавшие благодаря использованию инструмента в *ближнее* пространство животного.

Подобное переструктурирование пространственных карт имеется и у человека. Анна Берти и Франческа Фрассинетти[33] показали, что корковые репрезентации тела в пространстве могут изменяться и включать в себя используемые инструменты, и это приводит к тому, что пространство, ранее представленное как *дальнее*, становится *ближним*. Они обследовали пациентку, страдающую от тяжелых повреждений правого полушария, ставших причиной левостороннего игнорирования с явным разделением пространства на ближнее и дальнее. В заданиях, где ей нужно было выполнять действия в личном пространстве — чтение, корректурная проба, тест с делением линий пополам — были выявлены серьезные нарушения: к примеру, когда пациентку просили указывать середину в каждой из сдвинутых относительно друг друга параллельных линий, нарисованных на листе бумаги, она всегда ставила точку правее середины — явное свидетельство нарушения восприятия левой половины поля зрения. При отодвигании листка с заданием на определенное расстояние (около метра) и использовании вместо карандаша лазерной указки нарушение исчезало.

На первый взгляд этот случай выглядит очень похожим на описанный в работе Халлигана и Маршалла, однако, в исследованиях Берти и Фрассинетти были обнаружены новые факты: когда пациентке давали длинную указку, при помощи которой она могла физически *коснуться* листка с заданием и указать середину на линии, нарушение проявлялось так же, как и при выполнении задания в ближнем поле. Точно так

[32] См. также Aglioti *et al.* (1996).

[33] Berti and Frassinetti (2000). См. также Berti *et al.* (2001).

же, как использование инструмента позволяло обезьяне из эксперимента Ирики и коллег расширить личное пространство, указка увеличивала ближнее поле у пациентки Берти и Фрассинетти. Ее дальнее пространство преобразовывалось в ближнее, и, следовательно, нарушалось его восприятие. Если быть точнее, использование длинной указки распространяло нарушение восприятия с ближнего пространства на дальнее.

Изменение зоны досягаемости наших действий

Таким образом, объекты вокруг нас и содержащее их пространство на практике могут быть описаны как *точки приложения потенциальных действий* и *система связей между ними*, формирующаяся благодаря этим действиям и привязанная к различным частям тела. Нейронные системы, включенные в эти процессы, принципиально различаются, как и типологии действий, которые ими кодируются.

И тем не менее, как бы различны они ни были, и как бы параллельно и независимо друг от друга они ни происходили, эти процессы модулируются *действиями*. Мы уже несколько раз упоминали, что словарь действий, локализованный в зонах F5 и F4, не содержит отсылок к отдельным движениям, и что функции премоторной коры могут быть поняты полностью только при осознании того, что эти зоны кодируют целенаправленные движения. Как мы уже заметили, мы не станем протягивать руку по направлению к предмету, если не хотим как-либо взаимодействовать с ним — брать его или, например, отталкивать.

И еще раз вспомним про нашу кофейную чашку: с самого первого движения, заключающегося в раскрытии ладони, в нашем мозге происходит выделение особенностей чашки (форма, ориентация ручки, верхний край, и так далее), которые релевантны задуманному действию и которые позволяют сформировать *моторный образ* чашки и определить *набор возможных ее захватов*. Первый определяется вторым, и наоборот. Чтобы чашка была полезной, она должна находиться *в пределах досягаемости*, и должна быть возможность *локализовать в пространстве* по отношению к частям тела, которые будут вовлечены в акт хватания. Теперь пространство объекта — его расположение относительно тех или иных частей тела (рука, кисть руки, рот и т. д.), используемых при хватании, и оно определяется в терминах возможных целенаправленных движений. Они могут изменяться со временем, но никогда не будут существовать отдельно от объекта в пространстве.

На самом деле, если бы все было так, как мы описываем, пространство вокруг нас представляло бы собой не что иное, как недифференцированный набор разноцветных пятен. Однако из проведенного ранее анализа и гениальных предположений Маха и Пуанкаре мы узнали, что пространство изначально приобретает свою форму благодаря объектам и бесчисленным скоординированным действиям, позволяющих нам до них дотягиваться. Следовательно, объекты — это всего лишь *гипотезы действий*, и поэтому точки пространства не могут пониматься как «объективные координаты предметов» относительно любой произвольно взятой точки тела, но необходимо учитывать, как отметил Мерло-Понти, как они «очерчивают вокруг нас изменчивую линию границ наших намерений или жестов»[34]. Эта изменчивость определяет нашу способность отделять ближнее пространство от дальнего и понимать динамический характер границ между ними.

Тесная связь пространства и объектов в нем также проливает свет на вопрос, часто упускаемый из виду в исследованиях пространственного игнорирования, который, как мы увидели ранее, касается некоторых базовых аспектов репрезентации пространства (кодирование личного пространства, его возможное изменение, и т. д.). Важно помнить, что игнорирование части пространства также нарушает восприятие объектов в ней, что было показано в ряде исследований[35]. Лучше всего, пожалуй этот феномен иллюстрирует случай, описанный Маршаллом и Халлиганом[36], в котором пациентке, страдающей от сильнейшего левостороннего игнорирования, быстро последовательно предъявлялись два рисунка домов. Правые половины рисунков совпадали, а слева на одном из них был нарисован огонь, разрушивший дом. Пациентка сказала, что не видит различий, но когда ее спрашивали, в каком из домов она предпочла бы жить, она всегда выбирала тот, на котором не было пламени. Таким образом, она была способна — пусть неосознанно — учитывать различия между двумя стимулами, несмотря на то, что пространственное игнорирование, вызванное повреждением лобнотеменных связей, не позволяло ей *локализовать* в пространстве и *брать* объекты слева от нее.

Это дополнительное подтверждение взаимозависимости образов объектов и пространства, формирующихся на общих основаниях вы-

---

[34] Merleau-Ponty (1945, p. 166). Цит. по: Мерло-Понти (1999, с. 192).

[35] См. Volpe *et al.* (1979); Berti and Rizzolatti (1992); Marshall and Halligan (1988).

[36] Marshall and Halligan (1988).

полняемых действий, в соответствии с которой невозможность картирования определенных областей пространства неизбежно соседствует с невозможностью дотягивания до объектов. Оно подчеркивает недальновидность любых грубых дихотомических разделений областей и функций мозга, таких, какие были описаны в предыдущей главе и основанных на противопоставлении зрительных путей *«что»* и *«где»* или *«что»* и *«как»*. Начиная с классификации объектов и заканчивая пространственными репрезентациями, моторная система (в частности, те области, которые расположены на пути *вентро-дорзального потока*) демонстрирует огромное разнообразие функций, значительно превосходящее простой контроль движения. Эти функции связаны с динамикой действий, которая, как мы увидим в последующих главах, вовлекает не только наше тело и объекты, его окружающие, но также и тела других субъектов действия.

4. Понимание действий

Канонические и зеркальные нейроны

Анализ функций зоны F5 показал нам, что большинство нейронов этой области коры разряжаются в процессе выполнения определенных действий, таких как хватание, удержание, манипулирование объектами, и что *помимо этого* часть из них отвечает на зрительные стимулы. Между моторными свойствами этих последних нейронов (например, специфическим типом захвата, который они кодируют) и их перцептивной избирательностью (к форме, размеру, ориентации объекта) существует тесная связь, которая определяет их важную роль в процессе преобразования зрительной информации о воспринимаемом объекте в моторные акты. Эти нейроны были названы *каноническими*, потому что в течение долгого времени считалось, что премоторная кора может участвовать в зрительно-моторных преобразованиях.

Однако, проведенные в начале 90-х годов эксперименты, в которых обезьян специально не учили выполнять задания, а позволяли им действовать самостоятельно, показали, что это не единственный тип нейронов, имеющих зрительно-моторные свойства[1]. К удивлению ученых, были обнаружены нейроны, активные *и* когда животное само выполняло моторный акт (например, брало пищу), *и* когда оно наблюдало за тем, как это делает экспериментатор. Такие нейроны были найдены в выпуклой части зоны F5 и названы *зеркальными нейронами*[2].

Моторные свойства зеркальных нейронов аналогичны таковым у других нейронов зоны F5 в том, что они избирательно активируются в течение определенного моторного акта, но их *зрительные свойства* значительно отличаются. В отличие от канонических нейронов, зеркальные не разряжаются при восприятии пищи или каких-либо иных трехмерных объектов, на их работу не влияет размер зрительного

---

[1] di Pellegrino *et al.* (1992).

[2] Rizzolatti *et al.* (1996 a); Gallese *et al.* (1996).

стимула. От чего их активность зависит — так это от наблюдения за определенными действиями, в которые вовлечена соответствующая часть тела (рука или рот), за взаимодействиями с объектами. Интересно, что копируемые моторные акты или нетранзитивные действия (не приложенные к определенному объекту), такие как поднятие или размахивание рукой, не вызывают ответа у таких нейронов. Также необходимо отметить, что активность зеркальных нейронов практически не зависит от положения в пространстве и расстояния от наблюдателя до наблюдаемого действия, хотя в некоторых случаях на нее влияет направление движения или используемая экспериментатором рука (правая или левая).

Если мы будем рассматривать *зрительно* кодируемый эффективный моторный акт в качестве критерия для классификации, зеркальные нейроны могут быть разделены на отдельные классы, сходные с теми, которые были выделены во второй главе при анализе моторных свойств у нейронов зоны F5. Итак, мы имеем «зеркальные нейроны хватания», «зеркальные нейроны удержания», «зеркальные нейроны манипулирования», а также «зеркальные нейроны размещения» (которые разряжаются, когда экспериментатор кладет объект на подставку) и «зеркальные нейроны взаимодействия с руками» (активные при наблюдении за рукой, движущейся в направлении другой руки, которая держит объект). Эта классификация показывает, что большинство зеркальных нейронов в F5 разряжаются при наблюдении за одним *определенным типом* действия (например, хватанием). Другие нейроны, похоже, не столь селективны, и разряжаются в ответ на наблюдение за несколькими — двумя или, реже, тремя — типами действий.

На рисунке 4.1 показано, как ведет себя типичный «зеркальный нейрон хватания». В условии А обезьяна наблюдает за тем, как экспериментатор поднимает с подноса кусочек пищи. Нейрон начинает разряжаться, как только рука экспериментатора достигает пищи и начинает принимать форму для ее захвата, и активность нейрона продолжается до конца действия. В условии Б обезьяна сама берет кусочек пищи, и в этом случае активность нейрона также коррелирует с изменением формы руки.

Сравнение разрядки нейрона при наблюдении и выполнении действия позволяет увидеть один из наиболее важных функциональных аспектов зеркальных нейронов: согласованность между кодированием выполнения моторного акта и наблюдением за выполнением его другим.

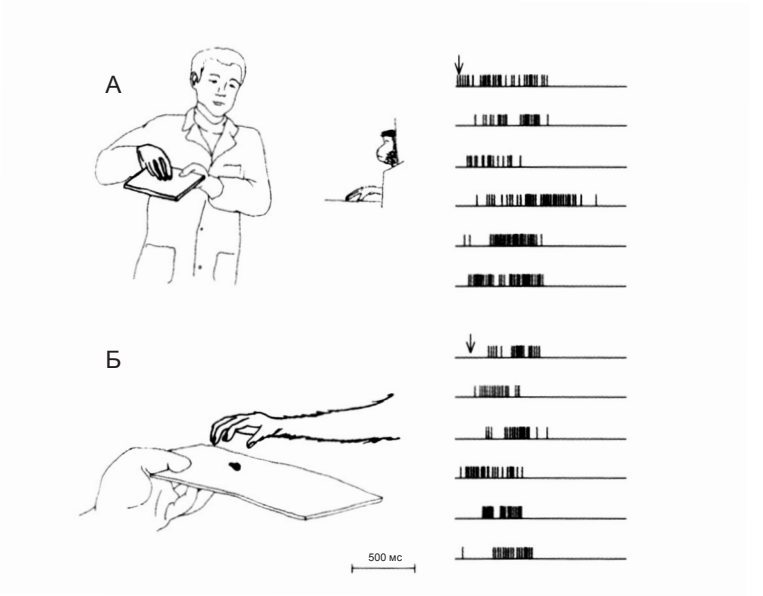


Рисунок 4.1. Зрительные и моторные ответы «зеркального нейрона хватания» (di Pellegrino et al. 1999)

Однако, у различных нейронов степень согласованности различается. Были выделены два основных типа: *узко согласованные* и *широко согласованные*. В нейронах с *узкой согласованностью* активность в ответ на выполняемое действие практически в точности повторяет активность при наблюдении. Пример приведен на рисунке 4.2. В условии А обезьяна наблюдает, как экспериментатор скручивает пальцами изюминку — вращая ее по часовой стрелке и против — как будто желая разорвать ее на две части. Нейрон разряжается только при вращении в одном из направлений. В условии Б экспериментатор и обезьяна держат одну и ту же изюминку, и нейрон разряжается, когда животное крутит ее в одном направлении, а экспериментатор — в другом, как бы пытаясь ее разорвать. В условии В обезьяна берет кусочек пищи с подноса при помощи движения захвата — нейрон не проявляет никакой активности.

В нейронах с *широкой согласованностью* кодируются наблюдаемое и выполняемое действие, которые явно связаны друг с другом, хотя могут не быть идентичны, и их связь может быть представлена на разном уровне обобщения. На самом деле, некоторые нейроны отвечают только на выполнение одного моторного акта (например, хватания)

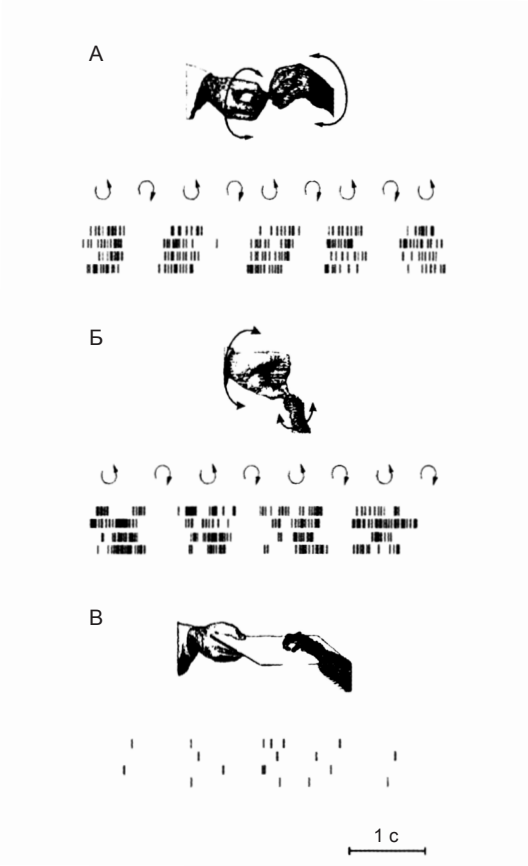


Рисунок 4.2. Пример зеркального нейрона с узкой согласованностью. А — обезьяна наблюдает, как экспериментатор крутит изюминку в своих руках движениями, направленными в разные стороны; нейрон активен только при одном из двух направлений движения. Б — экспериментатор вращает кусочек пищи, который обезьяна держит в руке; животное вращает его в противоположном направлении. В — обезьяна берет пищу при помощи точного захвата. Для каждого условия показаны четыре серии записей активности нейрона. Стрелки показывают направление вращения в определенный момент записи (Rizzolatti et al. 1996a)

и на восприятие двух выполняемых актов (хватание и удержание). Другие кодируют только один выполняемый и наблюдаемый акт, но с разной степенью селективности. К примеру, рассмотрим нейрон, представленный на рисунке 4.3. Он разряжается, когда обезьяна наблюдает за экспериментатором, берущим объект при помощи точного захвата

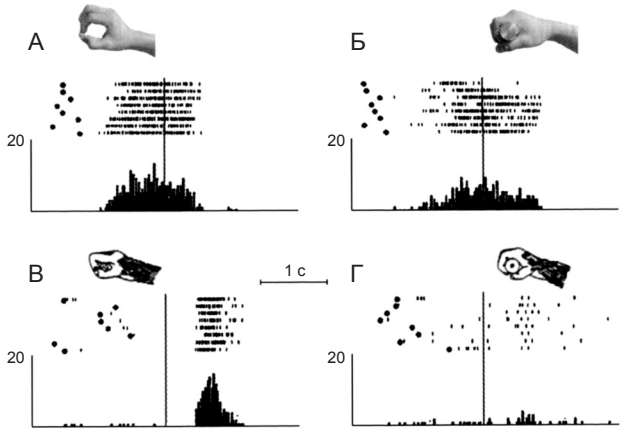


Рисунок 4.3. Пример широко согласованного нейрона. А — экспериментатор берет кусочек пищи, используя точный захват. Б — экспериментатор берет пищу всей кистью. В — обезьяна берет пищу точным захватом. Нейрон обладает высокой избирательностью к активному действию, но не к его наблюдению (Адаптировано из работы Gallese et al. 1996)

или захвата всей кистью, но отвечает на действия обезьяны, только когда она использует точный захват. Кроме того, существуют нейроны, кодирующие действия зрительно — они разряжаются при выполнении другого действия, связанного с первым. Зеркальные нейроны такого типа разряжаются при наблюдении за тем, как экспериментатор кладет пищу на поднос, а также когда он ее берет. Функциональная роль и теоретическое значение таких нейронов подробно не обсуждались, однако, весьма вероятно, что их поведение есть последовательность организованных в цепь моторных актов. Мы обсудим этот вопрос в следующей части этой главы. С учетом различных типологий, нейроны с широкой степенью согласованности составляют примерно 70 % от общего числа зеркальных нейронов в коре обезьяны.

Поедание и общение

До сих пор мы приводили примеры только тех зеркальных нейронов, которые связаны с движениями рук. Практически все первые исследования зеркальных нейронов были сконцентрированы вокруг дорзальной части зоны F5, большинство представленных в которой движений связаны с рукой. В первой главе мы отмечали, как при помощи

микростимуляции нейронов электрическим током и регистрации их активности было показано, что движения рта также контролируются вентральной частью F5. Последние исследования показали, что нейроны этой области обладают зрительно-моторными свойствами так же, как и типичные зеркальные нейроны, и отвечают на выполнение движений ртом и наблюдение за движениями рта у других[3].

На рисунке 4.4 показано выполнение экспериментатором и обезьяной некоторых действий, которые используются для оценки специфичности моторных и зрительных ответов нейронов животного. Рисунки вверху и в центре иллюстрируют два типичных транзитивных движения (то есть, действия, выполнение которых связано с объектом), которые включают заглатывание жидкости или твердой пищи. На рисунке внизу — нетранзитивное действие (вытягивание губ), которое наряду с чмоканием и оскаливанием зубов входит в репертуар коммуникативной мимики обезьян.

Большая часть зеркальных нейронов (около 85 %) отвечают на восприятие действий, таких как хватание кусочка пищи губами, пережевывание или сосание его. Они были названы *нейронами глотания*. С функциональной точки зрения, эти нейроны сходны с зеркальными нейронами, кодирующими движения руки — они также разряжаются только при взаимодействии соответствующей части тела с объектом, а простое наблюдение покоящегося объекта или совершения нетранзитивного действия не вызывает никакого значимого ответа. Кроме того, большинство таких нейронов являются избирательными к определенному типу действия, и примерно треть из них — узко согласованные с ним (рисунок 4.5).

Зеркальные нейроны, отвечающие на восприятие коммуникативных актов, производимых при помощи рта, ведут себя иначе. На рисунке 4.6 приведены активности двух нейронов: в первом случае экспериментатор чмокает губами (А), вытягивает губы (Б), пьет из шприца (В). Только в условии А нейрон демонстрирует значимую активность. Но тот же самый нейрон становится активным, когда животное хватает пищу при помощи рта, при этом слегка вытягивая губы и язык (Г). Во втором случае экспериментатор вытягивает губы (А), держит пищу между зубами (Б), предлагает пищу обезьяне (В) — в этом случае нейрон также активируется только в условии А, и также разряжается, когда обезьяна выполняет типичное действие, связанное с глотанием — сосание сока из шприца (Г).

[3] Ferrari *et al.* (2003).

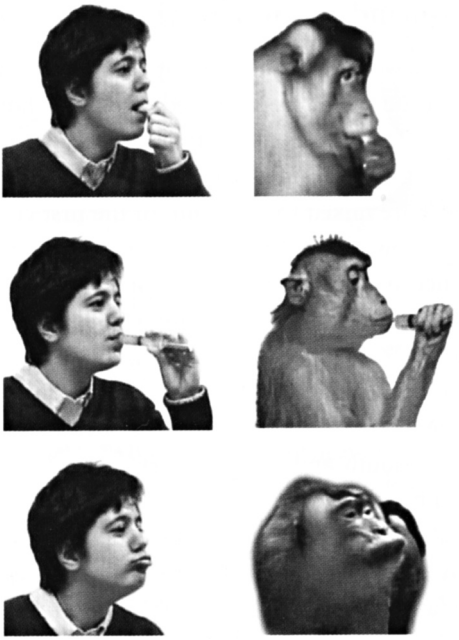


Рисунок 4.4. Примеры транзитивных и нетранзитивных действий экспериментатора и обезьяны, используемых для изучения зеркальных нейронов, кодирующих движения рта. Сверху вниз: захватывание пищи ртом; всасывание апельсинового сока из шприца; вытягивание губ (Ferrari et al. 2003)

Необходимо отметить, что в отличие от других зеркальных нейронов, *коммуникативные нейроны* отвечают при рассматривании нетранзитивных действий. Можно возразить, что эти ответы не связаны со зрительными стимулами как таковыми, но скорее с интерпретацией их животным как актов глотания. Другими словами, простое действие по вытягиванию языка экспериментатором вызовет моторную репрезентацию лизания у обезьяны. Такое объяснение кажется вполне разумным только потому, что оно придает законченный вид и единство теории о зеркальных нейронах. Однако, к сожалению, оно не объясняет того факта, что наблюдение за действиями глотания едва ли вызывает какую-либо активность у коммуникативных зеркальных нейронов.

Остается прояснить еще один важный вопрос: в отличие от зеркальных нейронов, которые связаны с движениями руки и поеданием пищи, коммуникативные зеркальные нейроны не демонстрируют

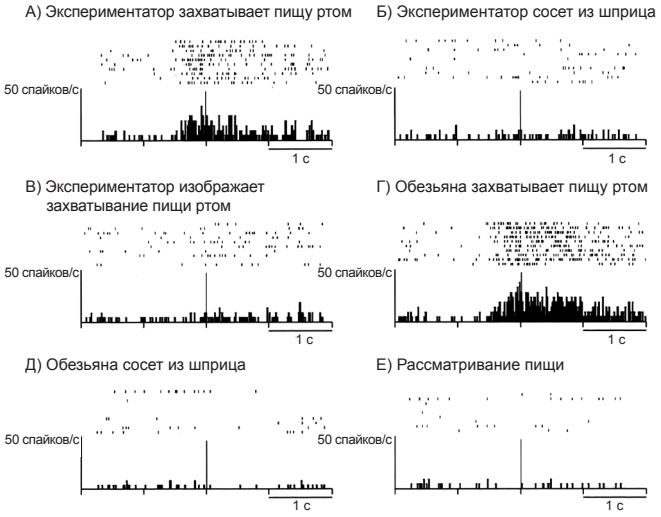


Рисунок 4.5. Пример активности «зеркального нейрона хватания ртом». А — экспериментатор наклоняется к подносу и берет с него пищу зубами. Б — экспериментатор подносит голову к шприцу, закрепленному на подставке, и сосет сок. В — экспериментатор изображает то же действие, что и в условии А, но без пищи. Г — экспериментатор подносит пищу к обезьяне, которая берет ее зубами и съедает. Д — экспериментатор подносит к обезьяне шприц с соком, обезьяна обхватывает губами шприц и сосет сок. Е — экспериментатор насаживает пищу на палочку и перемещает ее в поле зрения животного. На каждом графике представлены серии из десяти проб и усредненные гистограммы. Начало отсчета — момент, в который губы экспериментатора (зрительное кодирование) или обезьяны (моторное кодирование) касаются пищи, или в который пища попадает в поле зрения обезьяны. На рисунке В графики выровнены относительно момента окончания движения. По абсциссе — время в секундах, по ординате — количество спайков за каждые 20 мс (Ferrari et al. 2003)

согласованность между зрительным и моторным ответом. Только первый из них по своей природе коммуникативный, тогда как второй связан с глотанием. Если мы рассмотрим чисто моторные свойства, то в большинстве случаев найдем высокую корреляцию между наблюдаемым и выполняемым действиями: нейрон, который разряжается при наблюдении за вытягиванием губ, активен и при действиях обезьяны, требующих сходных движений (например, сосании сока из шприца), но не отвечает при выполнении других действий. То же самое верно и для чмокания губами. Однако, необходимо помнить, что значения этих действий различаются. Убедить обезьяну выполнять

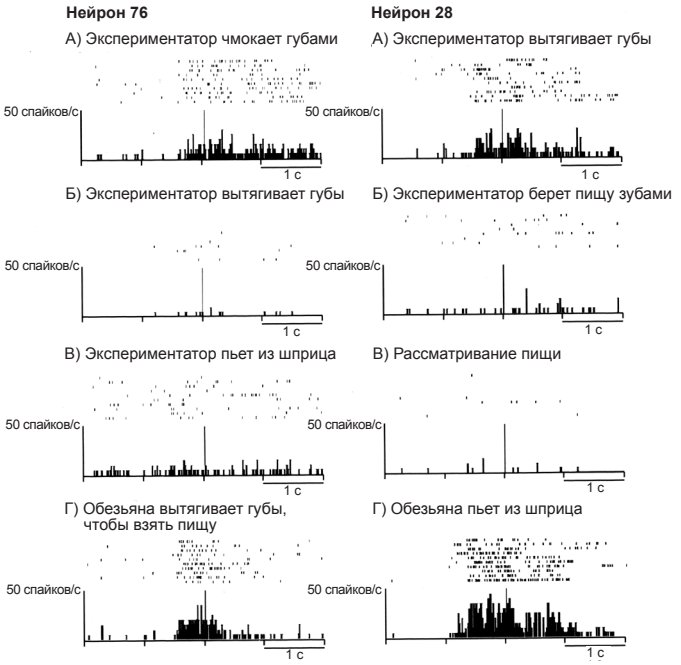


Рисунок 4.6. Примеры двух коммуникативных зеркальных нейронов. Активность в отдельных пробах и результирующие гистограммы выровнены относительно пика действия. Нейрон 76: А — экспериментатор чмокает губами перед обезьяной, Б — экспериментатор вытягивает губы, В — экспериментатор придвигается к закрепленному шприцу с соком и втягивает содержимое, Г — экспериментатор предлагает пищу обезьяне, которая вытягивает губы и хватает ее. Нейрон 28: А — экспериментатор вытягивает губы, глядя на обезьяну, Б — экспериментатор придвигается к пище, закрепленной на подставке, хватает ее зубами и держит, В — экспериментатор помещает палочку с кусочком пищи перед обезьяной, Г — экспериментатор предлагает обезьяне попить из шприца, обезьяна пьет (Ferrari et al. 2003)

чисто коммуникативные действия в экспериментах с регистрацией активности отдельных нейронов — задача не из легких. Тем не менее, в редких случаях, когда это удавалось, были зарегистрированы четкие нейронные ответы на коммуникативные действия (рисунок 4.7). Эти результаты вселяют в нас надежду, что такая активность свойственна многим, а не только нескольким, нейронам.

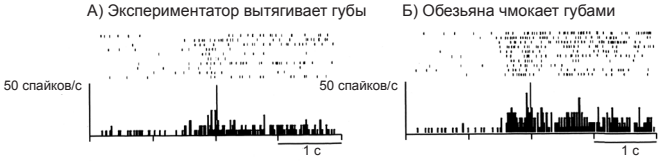


Рисунок 4.7. Пример коммуникативной зеркальной системы, кодирующей вытягивание губ. А — экспериментатор вытягивает губы, глядя на обезьяну. Б — обезьяна отвечает на чмокание экспериментатора чмоканием (Ferrari et al. 2003)

Если оставить в стороне трудности, с которыми мы можем столкнуться в экспериментальных условиях, тот факт, что действия поедания пищи и общения имеют общий нейронный субстрат, кажется нам исключительно интересным, особенно в свете некоторых этологических исследований на приматах[4]. Коммуникативные действия, такие как чмокание или вытягивание губ, сформировались на основе репертуара движений, изначально связанных с поеданием и грумингом. Хорошо известно, что у приматов груминг является одним из важнейших способов выражения дружелюбного отношения и солидарности с сообществом: он способствует образованию группы, а когда она становится слишком большой — разделению ее на коалиции с целью защиты слабейших членов от агрессии других животных. Когда обезьяна начинает чистить и вычесывать насекомых из шкуры другой обезьяны, она часто сопровождает или предваряет свои первые движения чмоканием. Кормление также предваряется чмоканием, но с другим звуком, словно обезьяны хотят подчеркнуть различия между этими действиями. Таким образом, чмокание в отсутствие груминга оказывается формой ритуализированного моторного акта, который преобразует функции, связанные с объектом, в коммуникативные. То же самое верно и для таких движений, как вытягивание губ или языка. В таком контексте открытие коммуникативных зеркальных нейронов в такой зоне, как F5, вместе с несомненным отсутствием согласования между зрительным и моторным ответами, отражает первичный процесс обработки в коре коммуникативных сигналов, которые еще не полностью отделились от пищевого поведения (то есть, от транзитивных действий по поднесению пищи ко рту и ее заглатыванию).

[4] См. Van Hoof (1962; 1967); но также Maestripieri (1996).

Связи верхней височной извилины и нижней теменной коры

Как мы видели во второй главе, большая часть зрительной информации, поступающей к каноническим нейронам F5, приходит к ним из передней межтеменной зоны (AIP). Теперь перед нам стоит вопрос о том, какие участки коры поставляют информацию в зеркальные нейроны.

Более пятнадцати лет назад Дэвид И. Перретт и его коллеги[5] показали в эксперименте на обезьянах, что передняя часть верхней височной борозды (STS) содержит нейроны, селективно отвечающие на восприятие большого ряда движений тела, выполняемых другим индивидом — некоторые нейроны были активны, когда обезьяна наблюдала за движениями глаз или головы, другие отвечали на движения туловища и ног (хождение), а третьи снова кодировали определенные взаимодействия рук с объектом.

Зрительные свойства нейронов последнего типа кажутся весьма сходными с таковыми у зеркальных нейронов зоны F5. И те, и другие кодируют в значительной мере сходные типы наблюдаемых движений на разном уровне обобщения (например, хватание рукой, использование точного захвата и т. д.) и неактивны при наблюдении за тем, как экспериментатор выполняет нетранзитивные действия или изображает транзитивные действия в отсутствие объектов. Однако, можно отметить одно существенное расхождение между ними: в отличие от зеркальных нейронов зоны F5, нейроны STS являются чисто зрительными и не принимают участия в кодировании движений. Следовательно, они не обладают свойством совмещения зрительных и моторных функций, что является важной характеристикой зеркальных нейронов.

Нейроны верхней височной борозды чрезвычайно интересны не только из-за их свойств, но также потому, что они помогают нам понять, каким образом возможно возникновение таких сложных по своим функциям клеток как зеркальные нейроны. Они демонстрируют, как происходит кодирование биологических движений, выполняемых другими индивидами, в специфической корковой системе, и как процесс идентификации этих движений начинается в зрительной коре. Следующий шаг кажется довольно простым — предположить, что зрительная информация передается в моторную кору, обеспечивая зрительные свойства моторных нейронов.

---

[5] См. Perrett *et al.* (1989; 1990).

Далее встает вопрос о том, как информация передается из STS в F5. С анатомической точки зрения, STS не имеет прямых проекций в вентральную премоторную кору. Однако, она имеет мощные связи с нижней теменной корой и участками префронтальной коры[6]. Зрительная информация о наблюдаемых действиях может, таким образом, достичь зоны F5 по одному из этих путей. Скорее всего, второй из них не играет важной роли — известно, что связи F5 с префронтальной корой, получающей информацию от STS, не очень сильны. С другой стороны, F5 связана с ростральной частью нижней теменной коры, в которую входят зоны PF и PFG[7].

Более того, функции нейронов области PF—PFG говорят о том, что этот комплекс может рассматриваться как мост между зонами STS и F5. В работах Яри Хюварinена и его коллег[8], проведенных в 80-е годы, было показано, что нейроны этого комплекса отвечают на сенсорные (соматосенсорные и зрительные) стимулы, и что около трети из них также активируются при выполнении произвольных движений руки и рта. Позднейшие исследования[9] показали, что примерно 40 % нейронов, отвечающих на зрительные стимулы, активны во время наблюдения за моторным актом, в который включена рука — например, хватанием, удержанием, дотягиванием, — и что еще более важно, большая часть нейронов (около 70 %) обладает моторными свойствами, отвечая при выполнении обезьяной действий при помощи рук, рта или того и другого. Это *теменные зеркальные нейроны*.

Как и нейроны зоны F5, теменные зеркальные нейроны не отвечают на простое наблюдение за пассивным субъектом или покоящимся объектом действия, и даже на изображение действия в отсутствие объекта. Половина из них избирательно кодирует только один тип моторного акта, другая половина избирательна к двум видам действий (например, хватание и отпускание). Учитывая связи между наблюдаемым и выполняемым действиями, они работают так же, как и зеркальные нейроны в F5: некоторые из них являются узко согласованными, большинство — широко согласованными.

---

[6] Selzer and Pandya (1994).

[7] См. Petrides and Pandya (1984); Matelli *et al.* (1986). Более подробно обсуждение этого вопроса читатель может найти в первой главе данной книги.

[8] Leinonen *et al*. (1979); Leinonen and Nyman (1979); Hyvärinen (1981). См. также Graziano and Gross (1995).

[9] Fogassi *et al.* (1998); Gallese *et al*. (2002).

Функции зеркальных нейронов

Теперь нам предстоит прояснить функциональное значение зеркальных нейронов, зарегистрированных в зонах F5 и PF—PFG. На первый взгляд, мы можем приписать активность этих нейронов при восприятии обезьяной действий, выполняемых другими (в нашем случае, экспериментатором), неспецифическим факторам, таким, как внимание или ожидание пищи, либо подготовке к действию, которая обеспечивает повторение животным увиденных действий настолько быстро, насколько это возможно, чтобы быть готовым к возможному соперничеству с окружающими. Если бы дело обстояло так, то зеркальные нейроны либо были бы лишены всякой специфичности, либо просто представляли бы собой определенную категорию «подготовительных нейронов», которые широко распространены в премоторной коре и которые активируются перед эффективным выполнением действия.

Более внимательный взгляд покажет, что ни одну из этих гипотез нельзя принять. Избирательность ответа и зрительно-моторное согласование, обнаруженные у большинства зеркальных нейронов, не могут быть отнесены на счет поведения, связанного с ожиданием пищи или какой-либо другой формы поощрения. Эксперимент, представленный на рисунке 4.8, подтверждает это. В условиях А и Б обезьяна, у которой регистрировалась активность нейронов, наблюдала за другой обезьяной или экспериментатором, когда они брали пищу при помощи рук. В условии В обезьяна сама выполняла такое действие. Зеркальные нейроны разряжались в условиях А и Б, несмотря на то, что в обоих условиях обезьяна не могла дотянуться до пищи или получить какую-либо другую награду.

Объяснение активности зеркальных нейронов как формы подготовки к действию не является удовлетворительным. На рисунке 4.8 можно увидеть, что в то время как первая обезьяна наблюдает за второй, хватающей пищу, ей нет никакого смысла готовиться к действию — она не может дотянуться до пищи. Кроме того, читатель вспомнит, что ни в одном из вышеописанных экспериментов разрядка зеркальных нейронов при наблюдении за выполнением действия не сопровождалась последующим самостоятельным его выполнением. Мы не должны забывать, что зеркальные нейроны никогда не активировались, если пища предлагалась обезьяне на таком расстоянии, что до нее можно было дотянуться. Если бы ответ нейронов был связан с подготовкой к действию, они бы разряжались перед тем, как обезьяна сама его выполняла.

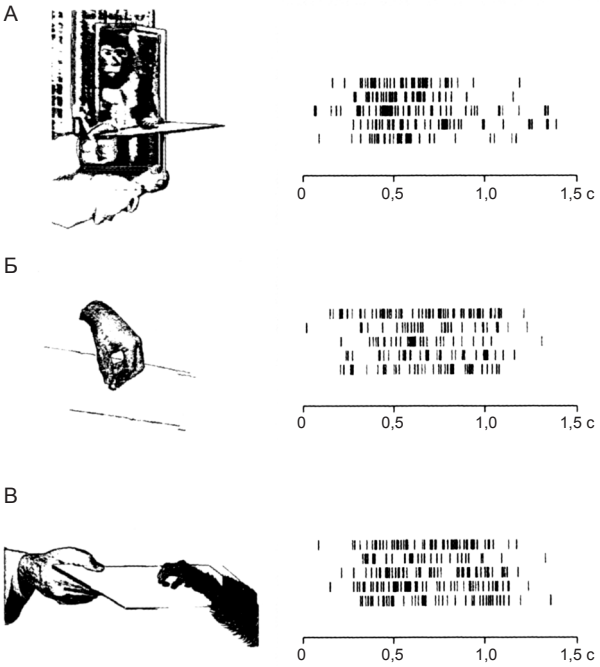


Рисунок 4.8. Активация «зеркального нейрона хватания». А — обезьяна, активность нейронов которой регистрируется, наблюдает за другой обезьяной, берущей пищу при помощи рук. Б — обезьяна смотрит, как экспериментатор берет пищу. В — обезьяна сама выполняет это действие. Для каждого условия показаны по пять записей активности нейрона. Спонтанная активность практически отсутствовала (Rizzolatti et al. 1996a)

Несколько лет назад Марк Жанро в своей статье, посвященной воображаемым действиям, предложил другую (более сложную) интерпретацию функций зеркальных нейронов[10]. Представьте себе урок музыки и ученика, внимательно следящего за тем, как его преподаватель исполняет сложный пассаж на скрипке, который ему нужно будет повторить после того, как учитель закончит играть. Для этого ученику нужно построить моторный образ быстрых движений пальцев маэстро. Далее, согласно Жанро, те же нейроны, которые отвечают за построение моторного образа, будут активны и во время подготовки

[10] Jeannerod (1994).

ученика и исполнения пьесы. Другими словами, активация зеркальных нейронов позволяет создавать «внутренние моторные репрезентации» наблюдаемых действий, на которых основана способность к обучению при помощи подражания.

Предположение Жанро чрезвычайно важно и согласуется с результатами экспериментов, которые мы рассматривали ранее. Тесная связь между зрительными и моторными ответами зеркальных нейронов свидетельствует о том, что в то время как индивид наблюдает за выполнением действий другими, в его мозге выполняется потенциальный моторный акт, по всем своим характеристикам сходный с тем, который спонтанно активируется при подготовке и выполнении реального действия. Различие лишь в том, что в одном случае это действие остается на стадии потенциального (в виде «внутренней моторной репрезентации»), а в другом оно переводится в последовательность конкретных движений. Однако, в одном вопросе мы не можем согласиться с Жанро, а именно, мы не верим в то, что основной функцией зеркальных нейронов является обеспечение имитации действий.

Далее мы более глубоко проанализируем широкий ряд феноменов, которые часто рассматриваются как — и часто путаются с — имитацией; также мы оценим, до какой степени способность человека обучаться выполнению действий после наблюдения за тем, как их выполняют другие, зависит от функционирования системы зеркальных нейронов. В любом случае, за последние годы этологи все больше стали утверждаться во мнении, что имитация в правильном смысле этого слова — прерогатива человека и (возможно) человекообразных обезьян, но не макак, на которых проводились описанные нами эксперименты[11]. Поэтому мы не можем полностью согласиться с интерпретацией Жанро: функции зеркальных нейронов зоны F5 и комплекса PF—PFG имеют более древнее эволюционное происхождение, и на основании приведенных примеров можно сказать, что изначально они были включены в *понимание значений «моторных событий» — то есть, действий, производимых другими*[12].

Используемый нами термин «понимание» не обязательно означает, что наблюдатель (в данном случае, обезьяна) имеет эксплицитное знание или даже осознает то, что наблюдаемое и выполняемое действия идентичны или очень похожи. То, что мы утверждаем, намного

[11] См. Byrne (1995); Tomasello and Call (1997); Visalberghi and Fragaszy (1990; 2002) и др.

[12] di Pellegrino *et al*. (1992).

проще — мы говорим о способности незамедлительно распознавать определенные типы действий в наблюдаемом «моторном событии», типы действий, которые характеризуются определенным способом взаимодействия с объектами. Это нужно для того, чтобы отличить это действие от других и затем использовать это знание для выбора наиболее подходящего ответа. Таким образом, то, что ранее было сказано относительно канонических нейронов зоны F5 и зрительно-моторных нейронов передней межтеменной коры (AIP), остается верным и в данном случае: зрительный стимул начинает обрабатываться незамедлительно, начиная с соответствующего моторного акта, даже если последний не был реально выполнен. Есть только одно важное различие — в случае с зеркальными нейронами зрительный стимул это не объект или его движения, но движения другого индивида, направленные на хватание, удержание, манипулирование объектом. Как и в случае с объектами, эти движения приобретают значение для индивида благодаря словарю моторных актов, который регулирует его способность выполнять действия. У обезьяны этот словарь включает захватывание пищи, ее удержание, поднесение ко рту, и так далее. Вот почему когда она видит, как экспериментатор сгибает свою руку для точного захвата и протягивает ее по направлению к пище, она незамедлительно воспринимает значение этих «моторных событий» и *интерпретирует их* в терминах *целенаправленного действия*.

Зрительная репрезентация и моторное понимание действия

Однако, на это имеется и очевидное возражение: как уже обсуждалось ранее, нейроны, избирательно отвечающие на наблюдение за движениями тела других, и в некоторых случаях — за взаимодействием руки и объекта — были обнаружены в передней части верхней височной борозды (STS). Мы отмечали, что эта область связана с зрительной — височной и затылочной — корой и формирует систему, во многом параллельную вентральному потоку (см. рис. 2.7). Какой же смысл тогда говорить о системе зеркальных нейронов, которая обеспечивает формирование в мозге наблюдателя образа действия, производимого другим, и описание его в терминах его собственного моторного акта? Не будет ли намного проще предположить, что понимание действий других основано на чисто зрительных механизмах анализа и синтеза различных элементов, составляющих наблюдаемое действие, без какого-либо моторного вмешательства со стороны наблюдателя?

Перретт и его коллеги показали[13], что зрительное кодирование действий в передних областях STS производится на чрезвычайно высоком уровне сложности. Для примера, в этой зоне имеются нейроны, способные объединять получаемую при наблюдении информацию о направлении взгляда и выполняемых движениях. Такие нейроны активируются, только когда обезьяна наблюдает, как экспериментатор берет предмет, на который он при этом смотрит. Если экспериментатор переведет свой взгляд в другую сторону, наблюдение за его действиями не вызовет никакой значимой активации нейрона. Однако, мы должны выяснить, можно ли эту избирательность — или, в более общем смысле, способность связывать различные воспринимаемые аспекты выполняемого действия — обозначать термином «понимание». Особенности моторной активации нейронов зон F5 и PF—PFG привносят то, что не может быть выведено из чисто зрительных свойств нейронов STS, и без чего взаимосвязь воспринимаемых аспектов действия будет в лучшем случае случайной, ничего не значащей для наблюдателя.

С точки зрения моторных свойств, связь между действием по дотягиванию до предмета и направлением взгляда, в действительности, не является случайной: еще в колыбели мы научаемся тому, что лучший способ получить объект — уставиться на него. Как и все успешные стратегии, эта становится частью нашего словаря действий, и, таким образом, когда мы видим, как кто-либо воспроизводит это действие, наша моторная система входит в *резонанс* с ним, благодаря чему мы распознаем интенциональный аспект движений другого и понимаем тип его действий.

Зрительно-моторные свойства зеркальных нейронов позволяют им координировать *зрительную информацию* с *моторным знанием*. Активация зеркальных нейронов как моторных во время выполнения действия характеризуется не только тем, что кодируются тип, модальность и временная развертка действия, но также обеспечивается контроль за его выполнением. А контроль за двигательным процессом невозможен без механизма антиципации, и, таким образом, каждый контролируемый процесс определяет корреляцию между соответствующей нейронной активностью и эффектами, которые она порождает. В конкретном случае зон F5 и PF—PFG взаимная координация позволяет сформировать базовое моторное знание о значениях действий, кодируемых различными нейронами — знание, которое может быть

[13] Jellema *et al.* (2000; 2002).

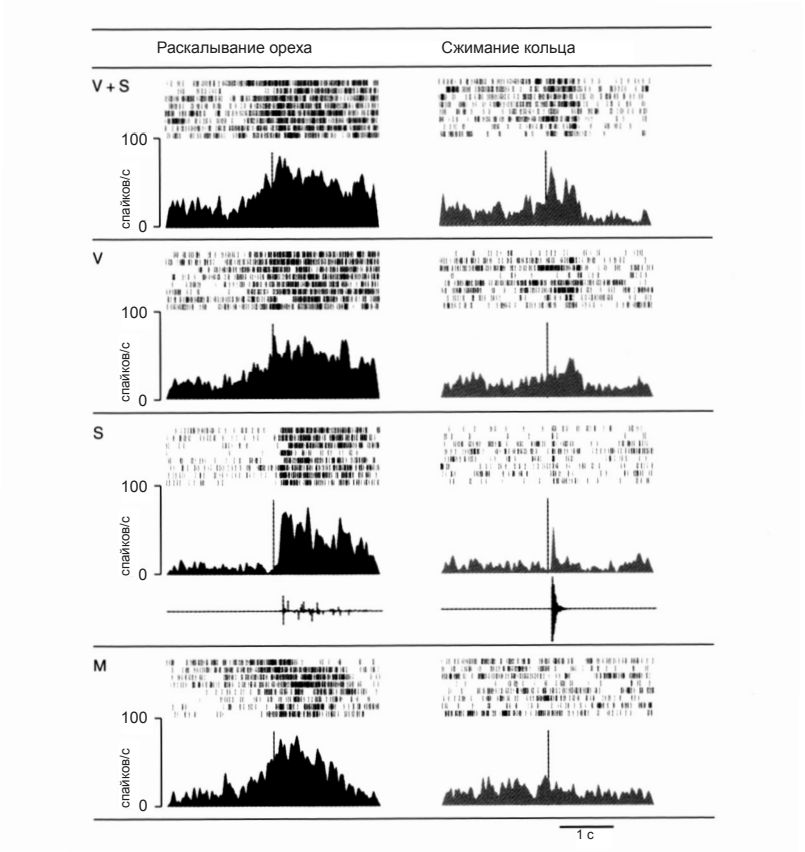


Рисунок 4.10. Два «аудиовизуальных» зеркальных нейрона F5. Вертикальными линиями на гистограммах отмечено начало звука в условиях «зрение и слух» (V + S) и «слух» (S). В условии «зрение» (V) они обозначают тот момент, в который мог бы начаться звук, если бы он предъявлялся. В чисто моторном условии (M) они отмечают момент, когда обезьяна дотрагивается до объекта (Kohler et al. 2003)

использовано как во время выполнения действия, так и при наблюдении за его выполнением другими. Активация той же самой совокупности нейронов говорит о том, что понимание действий других предполагает наличие у наблюдателя того же самого знания о принципах выполнения моторных актов, которое регулирует его собственное выполнение действий.

В некоторых недавних исследованиях была подтверждена гипотеза о том, что моторное знание играет фундаментальную роль

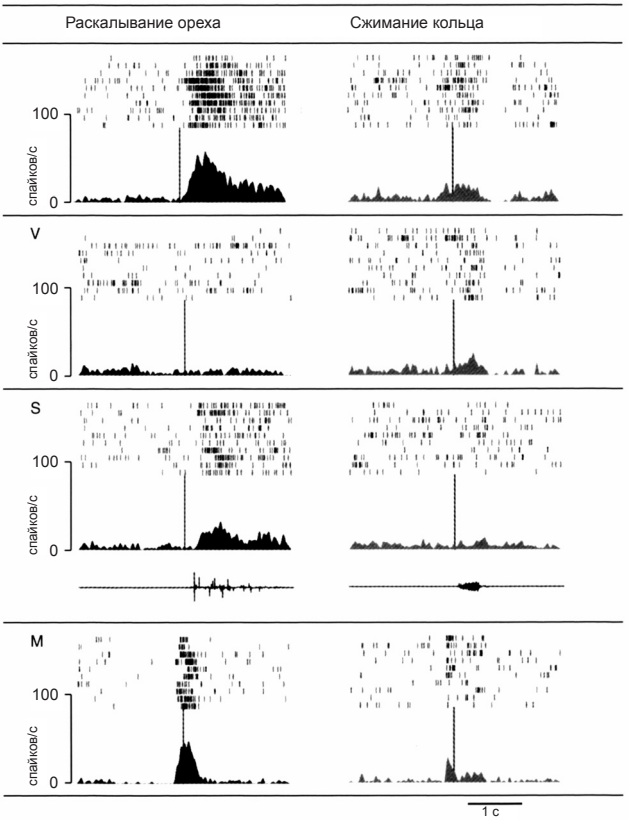


Рисунок 4.10. *(продолжение)*

в обработке сенсорной информации — до той степени, что без нее вообще было бы сложно говорить о *понимании действия*[14]. Мария Алессандра Умильта и ее коллеги показали, что большинство нейронов зоны F5 отвечают при выполнении действий экспериментатором, независимо от того, что их финальная фаза (то есть, наиболее важный этап — непосредственное взаимодействие руки с объектом) скрыта от обезьяны. Эксперимент представлен на рисунке 4.9 (см. цв. вклейку). Активность отдельных нейронов регистрировалась в четырех различных условиях: A — обезьяна наблюдает за тем, что делает экспериментатор, и полностью видит последнюю часть действия

[14] Umiltà *et al.* (2001).

(захват объекта); Б — она видит только начало действия, так как его окончание скрыто экраном; В и Г — условия, аналогичные условиям А и Б, за исключением того, что экспериментатор изображает действие при отсутствии объекта.

Данные регистрации активности нейронов показали: тот факт, что обезьяна не могла видеть финальную часть действия, никоим образом не изменял паттерн активации нейрона по сравнению с условием, в котором рука экспериментатора была видна на протяжение всего действия. В условии Б обезьяна видела, что объект закрывается экраном. Однако, нельзя говорить, что ответ нейрона есть всего лишь «реминисценция объекта», так как в таком случае разрядка нейрона началась бы, как только объект попадал в поле зрение, а это было не так. Напротив, поведение нейрона говорит о том, что тот же самый моторный акт, только потенциальный, происходит и когда обезьяна наблюдает действие полностью, и когда видит только его начало. В действительности, именно этот потенциальный моторный акт («внутренняя моторная репрезентация») позволяет обезьяне восстановить отсутствующую часть действия и распознать его значение по увиденной части.

Исследование, проведенное Эвелин Келер и ее коллегами[15], является еще одним доказательством в пользу гипотезы, что активация моторных нейронов отражает значение наблюдаемого действия и не зависит только от его зрительно воспринимаемых характеристик. Авторы выделили особый тип бимодальный зеркальных нейронов в зоне F5 (*аудиовизуальные нейроны*), которые активируются и при наблюдении обезьяной за действиями экспериментатора, сопровождающимися характерными звуками, и когда животное слышит эти звуки без зрительного восприятия действия.

На рисунке 4.10 представлена активность двух таких нейронов: они не только являются селективными к определенному действию (например, раскалыванию земляного ореха), но также их ответы в различных экспериментальных условиях (зрительное и слуховое восприятие; только зрение; только слух; самостоятельное выполнение действия) совершенно совпадают. Это означает, что вызываемый потенциальный моторный акт всегда один и тот же, тогда как сенсорная информация может меняться в зависимости от конкретной ситуации. Зрительные характеристики действия оказываются релевантными только до той степени, пока они облегчают понимание действия. Од-

[15] Kohler *et al.* (2002); также см. Keynes *et al.* (2003).

нако, если для этого достаточно других факторов (например, характерного звука), зеркальные нейроны способны кодировать действия экспериментатора даже в отсутствие зрительных сигналов.

Мелодия действия и понимание намерений

Демонстрация того, что зеркальные нейроны зон F5 и PF—PFG обеспечивают понимание действий других, не должна пониматься как единственная функция зеркального механизма. Далее мы приведем целый ряд иллюстраций разнообразных функций зеркальных нейронов и карту корковых зон, включенных в эту систему как у человека, так и у других приматов. Однако, это ни в коей мере не отменяет значимости механизма понимания действий, обеспечиваемого работой нейронов зон F5 и PF—PFG и отмеченного согласованностью их сенсорных и моторных ответов. Это, как мы уже видели, является имплицитной формой понимания их происхождения и значения — оно не связано с конкретной сенсорной модальностью восприятия действия, но ограничено имеющимся словарем моторных актов, который выполняет функцию регуляции и контроля моторного компонента действия.

Следовательно, полная или частичная замена зрительной информации на слуховую не изменяет ход событий. Даже если она будет в высшей степени специфичной и достигнет высокой стадии обработки, как происходит в нейронах верхней височной извилины, все равно в ней будет отсутствовать то *моторное значение*, которое может быть сформировано только благодаря двусторонним связям между нейронами F5 и системы PF—PFG, где воспринятые при помощи зрения или слуха действия других приобретают специфическое значение или становятся целенаправленными, или интенциональными, моторными актами. Таким образом, моторное знание о наших собственных действиях есть необходимое и достаточное условие незамедлительного понимания действий других. Как будет показано далее, это знание фундаментально значимо для построения базового понимания целенаправленности, потому что оно обеспечивает не только отдельные моторные акты, которые мы рассматривали до сих пор, такие как хватание, удержание, разрывание, но также и соединение их в более сложные действия.

Этот аспект моторной организации был недавно изучен Леонардо Фогасси и его коллегами[16], которые регистрировали активность ряда

[16] Fogassi *et al.* (2005).

зеркальных нейронов в теменной коре (рис. 4.11 А) при хватании обезьяной объекта. В эксперименте было два условия: в первом обезьяна начинала движение рукой из заранее определенной точки до кусочка пищи, расположенного перед ней, чтобы его схватить и донести до рта. Во втором условии исходное положении руки было таким же, но вместо того, чтобы положить пищу себе в рот, обезьяна клала его в контейнер (рис. 4.11 Б).

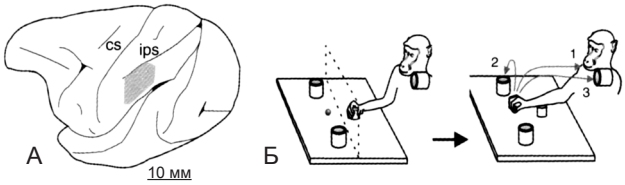


Рисунок 4.11. А — латеральный срез мозга обезьяны. Закрашенный участок — часть нижней теменной коры, активность нейронов которой регистрировалась в эксперименте. Б — условия эксперимента. Контейнер располагался либо рядом с пищей, либо на плече у обезьяны. Так как скорость движения по дотягиванию и захвату пищи определялась последующим моторным актом, при помощи изменении позиции контейнера (и, следовательно, траектории движения) можно было определять, зависит ли избирательность нейронов от особенностей выполнения движения или от конечной цели действия. Результаты эксперимента показали, что в действительности селективность нейронов определяется целью действия (Fogassi et al. 2005)

Результаты этих экспериментов показали, что большинство нейронов, активность которых регистрировалась, разряжались по-разному в зависимости от того, какое действие следовало за хватанием пищи — помещение ее в рот или в контейнер (см. табл. 4.1). На рисунке 4.12 (см. цв. вклейку) показана активность трех нейронов: можно увидеть, что два из них разряжаются по-разному в зависимости от того, какое действие следует за хватанием пищи. Третий нейрон кодирует движение хватания независимо от цели действия.

Была также проведена серия контрольных экспериментов для того, чтобы выяснить, чем еще может быть объяснена избирательность нейронов к определенному действию («положить в рот» и «переместить с одного места на другое») — типом объектов (пища и несъедобные предметы) или силой, с которой обезьяна хватает объект. Эти альтернативные интерпретации были отвергнуты по результатам контрольных экспериментов. Кром того, изучение кинематического

рисунка (скорость, ускорение, и т. д.) движений по дотягиванию и хватанию объекта показало, что моторные характеристики выполнения действия не влияют на избирательность нейронов к тем или иным действиям.

Таблица 4.1. Нейроны нижней теменной коры, активность которых изучалась при выполнении действия по захвату пищи для того, чтобы положить ее в рот или в контейнер

Нейроны, на которые влияла цель действия		
Положить в рот > положить в контейнер	Положить в контейнер > положить в рот	
77 (72.6 %)	29 (27.4 %)	106 (64.2 %)
Нейроны, на которые не влияла цель действия		
Положить в рот = положить в контейнер		59 (35.8 %)
Всего		**165 (100 %)**

Читателю может показаться противоречащим здравому смыслу предположение о том, что моторные нейроны теменной коры настроены на специфические действия. Не слишком ли это расточительно — иметь «нейроны хватания» для каждого конкретного действия? Не было бы более экономным иметь возможность подключать к работе любые из них, когда нам нужно что-нибудь схватить? Ответ на этот вопрос следует искать в фундаментальных свойствах моторной организации: типичным для действий человека и многих животных является плавность действий. «Нейроны хватания» встраиваются в заранее сформированные нейронные цепочки, обеспечивающие выполнение всего действия, таким образом, что каждый нейрон кодирует хватание, но в то же время, будучи включенным в последовательно выполняемый моторный акт, обеспечивает плавность движений.

Но еще более интересным может показаться другой аспект исследования Фогасси и коллег: некоторая форма избирательности, сходная с избирательностью моторной, проявлялась в тот момент, когда обезьяна просто наблюдала за тем, как экспериментатор выполняет ту же последовательность действий. В этом случае нейроны также разряжались по-разному в зависимости от типа действия, в который было встроено кодируемое ими движение. Более того, эти избирательные нейроны также демонстрировали высокую согласованность моторного и зрительного ответов (табл. 4.2, рис. 4.13 и 4.14, см. цв. вклейку).

Таблица 4.2. Нейроны нижней теменной коры, активность которых изучалась при наблюдении за действием по захвату пищи для того, чтобы положить ее в рот или в контейнер

Нейроны, на которые влияла цель действия		
Положить в рот > положить в контейнер	Положить в контейнер > положить в рот	
23 (74.2 %)	8 (25.8 %)	31 (75.6 %)
Нейроны, на которые не влияла цель действия		
Положить в рот = положить в контейнер		10 (24.4 %)
Всего		**41 (100 %)**

Стоит отметить, что в обоих случаях — когда обезьяна сама выполняет действие и когда она смотрит на выполнение его экспериментатором — нейроны начинают разряжаться, как только рука (обезьяны или экспериментатора) принимает форму, необходимую для захвата пищи или объекта. На самом деле, не так уж и удивительно то, что нейроны начинают кодировать значение целенаправленного действия с самого первого движения. Когда обезьяна протягивает руку по направлению к пище, она уже знает о том, что она собирается делать — донести эту пищу до рта или положить ее в другое место. Даже если намерение животного становится явным только после полного развертывания моторного поведения, оно все равно определяет начальный этап действия. Кроме того, гипотеза об организации моторных актов в специфические моторные цепочки также подтверждается организацией соматосенсорных рецептивных полей нейронов теменной коры. То, что многие теменные нейроны, отвечающие на пассивное сгибание руки, имеют еще и тактильные рецептивные поля, расположенные вокруг рта, свидетельствует о следующем: эти нейроны будут обеспечивать раскрытие рта, если животное будет хватать и поднимать объект[17].

Но эта ситуация меняется, когда обезьяна наблюдает за тем, как экспериментатор берет рукой пищу или другой объект. Однако, тот факт, что зрительный стимул активирует тот же самый нейронный паттерн — то есть, тот же набор потенциальных моторных актов, который отвечает за работу всей моторной цепочки — говорит о том,

[17] Другие примеры см. в работе Yokochi *et al*. (2003).

что обезьяна с самого начала способна ухватить реальную динамику целенаправленных движений, за которыми она наблюдает, и предугадать, чем завершится действие экспериментатора, как только он начнет движение. Правда, в описываемых экспериментах обезьяне были доступны подсказки, позволяющие ей выбрать подходящее значение для действий, которые она видела, но если бы этих подсказок-индикаторов не было, обезьяне бы потребовалась божественная сила! Контейнер был одной из самых важных подсказок: если он стоял на столе, экспериментатор клал пищу в него, если его не было — то себе в рот. Кроме того, подсказки могли взаимодействовать друг с другом: на самом деле, многие нейроны, отвечающие при наблюдении обезьяной за действием по хватанию пищи и поднесению ее ко рту, разряжались, хотя и более слабо, и при наблюдении за действием по перемещению пищи в другое место (однако, так не происходило при работе с объектами, не являющимися пищей). Это практически выглядело так, как если бы присутствия пищи в поле зрения и возможности протянуть руку и взять ее было бы достаточно для того, чтобы активировать, пусть и слабо, цепочку действий, которая приведет к тому, что пища будет положена в рот — даже если по контексту будет понятно, что результатом действия будет перенесение пищи в другое место. Ответы других нейронов становятся слабее при повторе действия, как если бы активация цепи «хватания для перемещения» постепенно подавляла активацию цепи «хватания для еды».

Все эти аргументы в целом подтверждают важность моторного знания для понимания действий, в то же время расширяя его роли и функции. Такое знание позволяет нам распознавать значения моторных актов, которые мы наблюдаем — и когда они выполняются вне контекста, и когда они являются частью целой цепи действий. В этом последнем случае их значения более не определяются только лишь специфическими связями между объектами, позволяющими отличать одно действие от другого. Хватание теперь не просто хватание, но хватание для того, чтобы съесть или для того, чтобы переместить. Здесь намерение выполнить действие преобладает над выполнением отдельного движения и изменяет его значение в ту или иную сторону. Если бы моторные цепочки не были организованы так, как продемонстрировали Фогасси и его коллеги, скорее всего, мозг обезьяны практически не мог бы создавать такие инструкции, которые обеспечивали бы плавность движений и их сходство с тем, что Александр Романович Лурия любил называть «кинетическими

мелодиями»[18]. Более того, без зеркальных свойств этих нейронов обезьяна была бы не способна ни мгновенно уловить, так сказать, намерения, которые наполняли эти мелодии содержанием, когда они проигрывались другими, ни смогла бы также предугадать с самых первых движений промежуточный результат действия (то есть, захват пищи рукой) и, что более важно, его конечный итог — хватание для того, чтобы съесть или чтобы переместить. Чем более точная информация может быть получена из контекста и от самого объекта, тем более избирательной будет активация соответствующей моторной цепи. Однако, даже если сенсорная информация неопределенна, какой она часто и бывает (и не только в экспериментальных условиях), активация одного или нескольких целенаправленных потенциальных моторных актов помогает обезьяне расшифровать намерения экспериментатора. После этого животное становится способно выбирать ту интенцию, которая ему кажется наиболее соответствующей сценарию действия, вплоть до распознавания самой подходящей, и использует ее, ничего не говоря о том, что эти процессы расшифровки и идентификации были связаны с тем же моторным знанием, которое направляет и приспосабливает выполнение животным той же самой цепочки действий.

[18] Lurija (1973, p. 198). См. Лурия (2002).

5. Зеркальные нейроны у человека

Первые данные

После обнаружения зеркальных нейронов у обезьян логично было сделать следующий шаг и предположить наличие подобной системы и у человека. Часто (и не только в нейрофизиологии) новые открытия способствуют пересмотру и новой интерпретации старых данных, уже имеющихся в литературе, что и случилось с идеей зеркальных нейронов. Доказательства (часто косвенные), подтверждающие наличие механизма, который мы сейчас интерпретируем как зеркальную систему, были найдены при помощи регистрации ЭЭГ (электроэнцефалограммы) в начале 50-х годов, когда были проведены исследования реактивности ритмов мозга при наблюдении за движением.

Хорошо известно, что при помощи ЭЭГ можно зарегистрировать спонтанную электрическую активность мозга. Ритмы ЭЭГ классифицируются по их частоте. У взрослых здоровых людей в спокойном состоянии при закрытых глазах в задних отделах мозга доминирует альфа-ритм (8—12 Гц), а в передних — так называемые ритмы десинхронизации (имеющие высокую частоту и низкую амплитуду). Еще один ритм, известный как мю-ритм и сходный с альфа-ритмом, регистрируется в центральных областях. Альфа-ритм преобладает при бездействии сенсорных систем, в частности, зрительной. Если зрительные условия меняются и закрытые глаза открываются, этот ритм исчезает или значительно ослабляется. Мю-ритм также отчетливо выражен, когда моторная система находится в покое, а активное движение или соматосенсорная стимуляция десинхронизируют его.

В 1954 году Анри Гасто[1] и его коллеги провели эксперименты, в которых показали, что мю-ритм десинхронизируется не только при выполнении действий, но и при наблюдении за действиями других.

---

[1] Gastaut and Bert (1954); Cohen-Seat *et al.* (1954).

Спустя сорок с лишним лет, вдохновленные открытием зеркальных нейронов, Вилейанур С. Рамачандран и его коллеги, а также Стефани Кочин и ее коллеги[2] воспроизвели эти эксперименты, используя усовершенствованные методы. В частности, группа Кочин показала, что наблюдение за движениями ноги или пальцев сопровождается десинхронизацией мю-ритма, и что этого не происходит, если испытуемым демонстрируется движущийся объект. Другими словами, тот же самый ритм, который блокируется или десинхронизируется движением, также подавляется при наблюдении за движением другого человека.

Похожие результаты были получены в серии исследований, проведенных при помощи МЭГ (магнитоэнцефалографии) — метода, который позволяет анализировать электромагнитную активность мозга, используя регистрацию генерируемых мозгом магнитных полей. Результаты этих исследований также показали, что мю-ритм в прецентральной коре подавляется как при манипуляции с объектами, так и при наблюдении действий других[3].

Исследования с использованием транскраниальной магнитной стимуляции (ТМС) также обеспечивают очень убедительные доводы в пользу того, что моторная система человека обладает зеркальной функцией. ТМС — это неинвазивный метод, позволяющий стимулировать мозг. Вплотную к голове подносится электромагнитная катушка, образующееся вокруг которой магнитное поле вызывает индуцированные токи определенной интенсивности в моторной коре. Это позволяет регистрировать моторные потенциалы (двигательные вызванные потенциалы, или ДВП) в мышцах контралатеральной конечности. Так как амплитуда ДВП модулируется контекстом, в котором выполняется действие, этот метод может быть использован для контроля возбудимости моторной системы в различных экспериментальных условиях.

Лучано Фадига и его коллеги[4] регистрировали ДВП, вызванные стимуляцией левой моторной коры, в различных мышцах правой руки и кисти испытуемых, которых просили смотреть на то, как экспериментатор берет рукой различные объекты и выполняет движения, не имеющие смысла и никак не связанные с объектом. В обоих случаях было обнаружено избирательное увеличение амплитуд ДВП в мышцах при наблюдении за действием. Несмотря на то, что увеличение амплитуд ДВП во время наблюдения за транзитивными

---

[2] Altschuler *et al.* (1997; 2000); Cochin *et al.* (1998; 1999).

[3] Hari *et al.* (1998).

[4] Fadiga *et al.* (1995). См. также Maeda *et al.* (2002).

действиями (связанными с объектами) согласуется с данными, полученными на обезьянах, было весьма неожиданным обнаружить подобный эффект и во время наблюдения за нетранзитивными действиями (не направленными на объект), так как у обезьян зеркальные нейроны не отвечали на наблюдение за не связанными с объектами движениями руки.

Это не единственное различие между зеркальными системами человека и обезьяны. При регистрации ДВП в мышцах руки у здоровых испытуемых, наблюдавших за тем, как экспериментатор выполняет типичные движения захвата, было показано, что активация моторной коры по времени очень точно совпадает с временем выполнения наблюдаемого действия. Судя по этим данным, можно предположить, что зеркальные нейроны у человека способны кодировать не только цель действия, но и временные характеристики отдельных входящих в него движений[5].

Данные томографических исследований

Важные функциональные следствия описанных выше результатов будут рассмотрены позднее, сейчас же необходимо представить еще один источник данных, благодаря которому были получены подтверждения существования у человека зеркальной системы — это методы картирования мозга.

Несмотря на то, что электрофизиологические методы, такие как ЭЭГ, МЭГ и ТМС, могут быть использованы для регистрации специфической активации моторной системы человека, вызванной наблюдением за действиями других, они не позволяют точно локализовать корковые зоны и системы, обеспечивающие такую активность. Следовательно, с их помощью невозможно выяснить строение зеркальной системы в целом. Поэтому необходимо обратиться к методам картирования мозга, в частности, позитронно-эмиссионной томографии (ПЭТ) и функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ), благодаря которым можно регистрировать вызванные выполнением и наблюдением за определенными моторными актами изменения кровотока в тех или иных областях мозга.

Однако, результаты первых таких исследований были далеки от ожидавшихся[6]. Участникам эксперимента предъявлялись изобра-

[5] Gangitano *et al.* (2001).

[6] Decety *et al.* (1994).

жения хватательных движений при помощи руки, созданной в виртуальной реальности. Методом ПЭТ не удалось зарегистрировать какую-либо значимую активацию в моторных зонах, которые соответствуют вентральной премоторной коре у обезьян. Эффекты, обнаруженные в описанных ранее электрофизиологических исследованиях, пока не могли быть объяснены.

Позднее этот эксперимент был воспроизведен другими исследователями[7], но с одним важным отличием: движения выполнялись настоящей рукой, а не виртуальной, которая явно была нереалистичной. На этот раз результаты ПЭТ подтвердили то, что было найдено у обезьян: существуют зоны в лобной коре, которые активируются при наблюдении за движениями руки другого. Затем и в фМРТ-исследованиях были более точно локализованы зоны, включенные в зеркальную систему: во время наблюдения за действиями других постоянно активируются ростральная (передняя) часть нижнетеменной коры и нижняя часть прецентральной извилины, а также задняя часть нижнелобной извилины. В определенных экспериментальных условиях также активируются более передняя область нижнелобной извилины и дорзальная премоторная кора (рис. 5.1, см. цв. вклейку).

Несмотря на то, что интерпретировать данные о корковой активности, полученные при помощи фМРТ, в терминах цитоархитектонических зон всегда рискованно, очень высока вероятность того, что активирующийся участок нижнетеменной коры соответствует зоне 40 по Бродману — гомологу зоны PF у человека, которая, как мы уже видели ранее, является одной из тех зон, где были найдены зеркальные нейроны у обезьян. Но активацию в нижней части прецентральной извилины и задней части нижнелобной извилины оказалось гораздо сложнее описать цитоархитектонически. Долгие годы считалось, что это две разные зоны, не имеющие никакой функциональной взаимосвязи: задняя часть нижнелобной извилины соответствует зоне 44 по Бродману (то есть, задней части зоны Брока) и отвечает за речь, тогда как нижняя часть прецентральной извилины рассматривается как относящаяся к моторной коре.

Нельзя не упомянуть здесь о том, что в самом начале XX века Альфред Уолтер Кэмпбелл, один из отцов цитоархитектоники, обратил внимание на сходство в анатомическом строении задней части нижневисочной извилины и нижней части прецентральной извилины, назвав

[7] Rizzolatti *et al.* (1996b). См. также Grafton *et al.* (1996); Grézes *et al.* (1998; 2001).

эту область термином собственного изобретения — «промежуточная прецентральная кора»[8]. На его наблюдение, однако, никто не обращал внимания в течение многих лет. И только недавние сравнительно-анатомические исследования показали, что зона 44 по Бродману (по крайней мере, ее часть) может рассматриваться как гомолог у человека зоны F5 у обезьян[9]; более того, стало ясно, что в зоне 44 имеются репрезентации руки и рта[10].

Может ли теперь, на основании приведенных данных, этой зоне быть приписана ключевая роль в зеркальной нейронной системе человека? Можно ли действительно использовать функциональную гомологичность с зоной F5 у обезьян в качестве ключевого аргумента в пользу того, чтобы интерпретировать полученную в томографических исследованиях активацию как наличие у нейронов задней части нижнелобной извилины свойств, аналогичных зеркальным? Не будет ли проще предположить, что их активация отражает «внутреннюю вербальную репрезентацию»[11]? Мы часто описываем в уме действия, которые наблюдаем — например, мы можем бормотать себе под нос: «Только вдумайтесь в это — вот, оказывается, как я беру свою чашку кофе!» Итак, можем ли мы действительно исключать возможность того, что нечто подобное происходит и с испытуемыми в ПЭТ-исследованиях? В конце концов, активируется часть зоны Брока!

Джованни Буччино и его коллеги[12] попытались ответить на эти возражения, проведя фМРТ-исследование. Они просили нескольких студентов просматривать видеоролики, в которых актеры либо выполняли транзитивные действия, такие как откусывание яблока, поднимание чашки кофе, удар по футбольному мячу, либо изображали их. Наблюдение за транзитивными движениями рта выявило два фокуса активации в лобной коре: один соответствовал задней части нижнелобной извилины, а другой — нижней части прецентральной, и два — в нижнетеменной коре, а наблюдение за транзитивными движениями руки выявило такой же паттерн активации, за исключением того, что активация в нижней части прецентральной извилины была локализована более дорзально, а в ростральной части нижнетеменной коры — более сдвинута назад. Транзитивные движения ног вызывали

---

[8] Campbell (1905).

[9] Petrides and Pandya (1997).

[10] Krams *et al.* (1998); Binkofski *et al.* (1999); Ehrsson *et al.* (2000).

[11] См. Grézes and Decety (2001); Heyes (2001).

[12] Buccino *et al.* (2001).

фронтальную активацию, расположенную более дорзально по сравнению с активацией на движения руки и рта, и еще больший сдвиг назад фокуса активации в теменной коре. Другими словами, несмотря на значительное перекрытие, зеркальная система, похоже, организована соматотопически и имеет отдельные области для движений рта, рук и ног. При наблюдении за изображением движений был получен аналогичный паттерн активации, ограниченный, однако, только лобной корой (рис. 5.2, см. цв. вклейку).

Если бы гипотеза о вербальном опосредовании была верна, зона Брока должна была бы активироваться независимо от типа наблюдаемых действий и использованного органа-эффектора, а также не было бы никакой активации премоторной коры. Однако, описанные выше результаты не подтверждают эту гипотезу, и поэтому, если мы не хотим и далее придерживаться довольно причудливого объяснения *ad hoc* — настаивая, например, на том, что вербальная репрезентация должна присутствовать при наблюдении за движениями рта и руки, но каким-то волшебным образом должна исчезнуть, когда мы смотрим на движения ног, — мы вынуждены признать, что активация зоны Брока отражает типичное поведение зеркальных нейронов. Более того, эксперимент Буччино и коллег показал, что в зеркальную систему человека помимо зоны Брока включены большие области премоторной и нижнетеменной коры. Это еще одно доказательство в пользу того, что зеркальная система отвечает не только на движения руки и транзитивные действия, но и на изображение действий.

Понимание намерений других при помощи зеркальной системы

Мы увидели, что и электрофизиологические, и томографические исследования показали наличие у человека системы, аналогичной зеркальной системе у обезьян. Но между ними есть и существенные различия: у человека зеркальная система занимает большую площадь коры, чем у обезьян. Однако к этому выводу нужно подходить с особой осторожностью и с учетом различий в экспериментальных методах, использованных в исследованиях с обезьянами и человеком: одно дело — регистрировать активность отдельных нейронов, и совсем другое — анализировать активацию различных корковых зон на основании изменений кровотока. Тем не менее, наиболее важно то, что зеркальная система человека обладает некоторыми свойствами, которых не было найдено у обезьян — к примеру, она кодирует как транзитивные, так и нетранзитивные моторные акты, как цели моторных

актов, так и движения, из которых состоит законченное действие, и, наконец, в случае с транзитивными действиями, эффективное взаимодействие с объектом не является обязательным условием, так как для активации зеркальной системы достаточно и изображения действия.

Мы уже упоминали, что эти свойства могут иметь важное функциональное значение, однако, тот факт, что зеркальная система человека может выполнять более широкий спектр задач, чем тот, который наблюдался у обезьян, не должен затмевать *основную функцию* зеркальной системы, связанную с *пониманием значения действий других*. На самом деле, эксперименты с ТМС показали, что наблюдения за действиями, выполняемыми другими при помощи рук, приводят к увеличению амплитуд ДВП, регистрируемых в мышцах соответствующей руки наблюдателя, которая задействована в выполнении тех же действий. С другой стороны, томографические исследования показали, что активация лобной коры при наблюдении за выполнением другими действий при помощи рук, рта и ног определяет активацию, соответствующую соматотопическим моторным репрезентациям этих частей тела.

Как и у обезьян, у людей наблюдение за выполнением действий другими приводит к незамедлительной активации моторных зон, связанных с организацией и выполнением этих действий, и благодаря этой активации становится возможным расшифровать значение наблюдаемых «моторных событий», то есть, понять их в терминах *целенаправленных движений*. Это понимание полностью лишено каких-либо рефлексивных, концептуальных или лингвистических опосредствований и основано только на *словаре действий* и *моторном знании*, от которого зависит наша способность действовать. Наконец, как и у обезьян, это понимание не ограничено отдельными моторными актами, но может распространяться на целые их цепочки.

Это последнее их свойство очень явно проявляется в фМРТ-исследованиях, проведенных Марко Якобони и его коллегами[13]. Они показывали добровольцам три различных видеоклипа (рис. 5.3). На первом клипе участники эксперимента видели ряд объектов (чайник, кружку, стакан, тарелку, и т. д.), которые лежали на столе так, как будто кто-то собирался пить чай (а не кофе из нашей привычной чашки!) или только что его пил. Экспериментальное условие, в котором предъявлялось это видео, для краткости было названо *«контекст»*. На втором видеоклипе была показана рука, захватывающая кружку при помощи всей кисти либо точного захвата при отсутствии контекста (условие

[13] Iacoboni *et al.* (2005).

«действие»). На третьем клипе была та же самая рука, согнутая тем же самым образом, но на этот раз в контексте, который позволил бы предположить, что у действующего есть намерение взять чашку со стола либо для того, чтобы поднести ее к губам, либо чтобы убрать ее со стола после чаепития (условие было названо *«намерение»*).

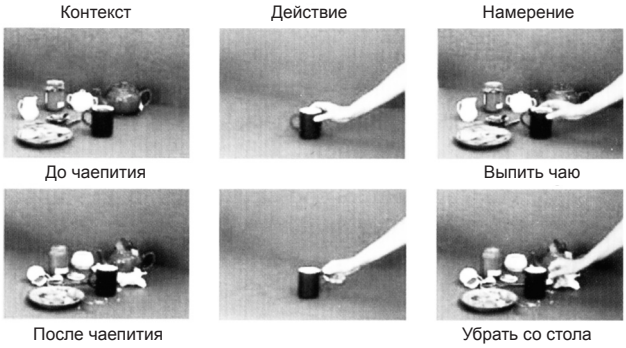


Рисунок 5.3. Видеоклипы, использованные в исследовании корковых зон, включенных в понимание намерений других. Клипы, соответствующие разным экспериментальным условиям, расположены в три колонки: *контекст*, *действие*, *намерение*. В условии *контекст* (первая колонка) участники эксперимента видели стол, накрытый для завтрака (вверху) и тот же стол после завтрака (внизу). В условии *действие* (вторая колонка) они видели руку, которая брала чашку со стола, используя при этом либо захват всей кистью (вверху), либо точный захват (внизу). Контекста в этом условии не было. В третьем условии (*намерение*) были показаны два типа захвата в контексте «до» и «после» завтрака, предполагая, соответственно, намерения действующего «взять кружку, чтобы пить из нее» (вверху) и «взять кружку, чтобы помыть ее» (внизу) (Iacoboni et al. 2005)

Если мы сравним активность мозга, вызванную наблюдением действий в трех различных условиях, с контрольным условием *отдых* (рис. 5.4, см. цв. вклейку), мы увидим, что в условиях *действие* и *намерение* активность увеличивалась в зрительных зонах и в лобнотеменной системе, связанной с кодированием моторных актов, тогда как в условии *контекст* не было увеличения активности ни в области STS (верхняя височная борозда), отвечающей на движение зрительных стимулов, ни в нижнетеменной коре, хотя активность в премоторных зонах была выражена отчетливо. Это можно объяснить присутствием объектов, которые можно схватить и которые активируют канонические нейроны, отвечающие, как мы видели, на *возможности, предоставляемые объектами*.

Наибольший интерес представляет сравнение условий *намерение* и *действие*, а также *намерение* и *контекст*. Как можно увидеть на рисунке 5.5 (см. цв. вклейку), активация дорзальной поверхности задней части правой нижней лобной извилины (рис. 5.5, вверху) была выше в условии *намерение*, чем в двух других условиях (*действие* и *контекст*). Это особенно интересно, потому что фокус активации расположен в лобной части зеркальной системы — это говорит о том, что зеркальные нейроны не только кодируют наблюдаемое действие (в данном случае, хватание чашки при помощи определенного типа захвата), но также и намерение, с которым данное действие выполняется. Это может быть объяснено тем, что в то время как наблюдатель смотрит, как другой выполняет действие, он уже предугадывает возможные следующие действия в цепочке (к примеру, «взять, чтобы выпить чаю» или «взять, чтобы переставить»).

Интересно отметить, что наблюдение за действием поднесения ко рту вызывает более сильную активацию в нейронах зеркальной системы, чем наблюдение за захватом чашки, чтобы убрать ее со стола (рис. 5.6).

Это согласуется с данными, полученными Фогасси и коллегами и описанными в предыдущей главе. В их эксперименте было показано, что количество нейронов, кодирующих действие «захвата для еды», больше, чем кодирующих «захват для перекладывания». Кроме того, даже когда сенсорная информация относительно контекста (присутствие контейнера для пищи) предполагает, что наиболее вероятным действием после захвата пищи будет перекладывание ее в контейнер, наблюдение за рукой экспериментатора, берущей пищу, вызывает активность, пусть и достаточно слабую, в той цепочке нейронов, которая отвечает за кодирование «хватания для еды», так как это естественная последовательность действий в репертуаре обезьяны. В исследовании Якобони были получены похожие результаты: активация правой нижнелобной коры была больше при наблюдении за действием «поднести кружку ко рту, чтобы пить из нее», чем в случае «хватания кружки, чтобы помыть ее». Всегда преобладает именно самое естественное двигательное намерение, наиболее глубоко укоренившееся в нашем словаре действий.

Не стоит и говорить, что, как и в случае с моторными актами, активация зеркальных нейронов — не единственное средство, благодаря которому мы способны понимать намерения, заложенные в действиях других. Каждый день мы приписываем другим — более или менее осознанно — убеждения, желания, ожидания, намерения, и т. д. Наше

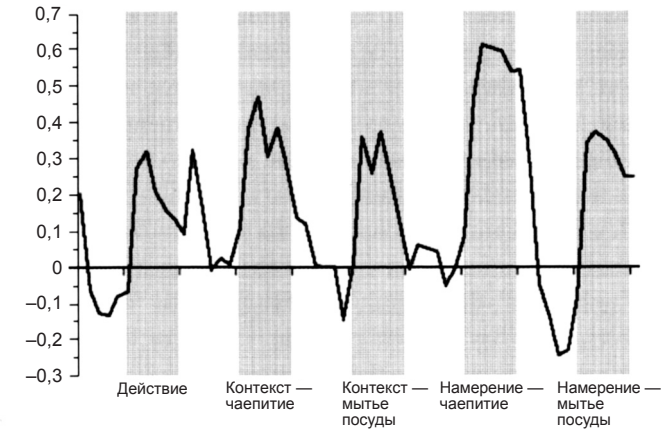


Рисунок 5.6. Временная развертка активности правой нижнелобной коры демонстрирует увеличение сигнала при сопоставлении условий (контрасты *намерение минус действие* и *намерение минус контекст*). Как показано на предыдущем рисунке, это зона, активирующаяся, когда наблюдатель «прочитывает» намерения других. Интересно отметить, что наблюдение действия «взять, чтобы выпить чаю» порождает более сильную активацию зеркальной системы, чем за действием «взять, чтобы помыть» (Iacoboni et al. 2005)

собственное социальное поведение в основном зависит от нашей способности понимать, что другие имеют в виду, и руководствуясь этим, мы решаем, как нам подстроиться под собеседника. В настоящее время не найден еще такой нейронный механизм, который объяснил бы чтение мыслей: может случиться так, что он окажется эволюционно связанным с зеркальной системой. Что, однако, имеет значение — то, что зеркальный механизм фиксирует интенциональный аспект действий, общий для наблюдателя и исполнителя. Здесь будет очень к месту цитата из Мерло-Понти:

> Смысл жестов не дан, он понимается, то есть улавливается посредством действия наблюдателя. Вся трудность в том, чтобы правильно понять это действие и не спутать его с познавательной операцией. Общение, или понимание жестов, достигается во взаимности моих интенций и жестов другого, моих жестов и интенций, читающихся в поведении другого. Все происходит так, как если бы интенции другого населяли мое тело, а мои интенции населяли тело другого. Жест, свидетелем которого я являюсь, «очерчивает

пунктиром» интенциональный объект. Этот объект становится актуальным и полностью понимается, когда способности моего тела приспосабливаются к нему и его охватывают[14].

«Действия наблюдателя» — это потенциальный моторный акт, определяемый активацией зеркальных нейронов, кодирующих сенсорную информацию в моторных терминах, таким образом обеспечивая «реципрокность» действий и намерений, лежащую в основе нашей способности мгновенно понимать, что делают другие. Понимание намерений других не основано, в таком случае, на осмыслении, то есть, на метарепрезентации, но зависит от выбора наиболее подходящей к данной ситуации возможной цепочки действий. Как только мы видим, как кто-то делает что-либо — отдельное действие или цепочку действий — его движения незамедлительно приобретают для нас смысл, хочет он этого или нет. И, очевидно, верно и обратное: наши действия незамедлительно обретают смысл для тех, кто их видит. Зеркальная система и такая избирательность ответов составляющих ее нейронов способствуют созданию *общего пространства действий (shared space of actions)*, внутри которого каждое действие и цепочка действий, принадлежат они «нам» или «другим», мгновенно регистрируются и распознаются без необходимости какой-либо эксплицитной или намеренной «когнитивной операции».

Различия в словарях

Что произойдет, если окажется, что в нашем словаре действий нет того движения, которое мы наблюдаем? В экспериментах, рассмотренных в предыдущей главе, мы видели, что у обезьян зеркальные нейроны разряжаются не только когда другая обезьяна хватает пищу, но также когда действие выполняет экспериментатор. Это не удивительно, если вспомнить, что хватание присутствует в словаре действий обезьяны (равно как и удержание, разрывание, толкание, бросание, и т. д.). И тем не менее, мы часто видим действия, не являющиеся частью нашего моторного знания — возможно, они не входят в репертуар нашего вида, или же просто мы не способны их выполнять.

[14] Merleau-Ponty (1945, p. 215). Цит. по: Мерло-Понти (1999, с. 241—242).

Рисунок 5.7. Стимульный материал, использованный в эксперименте, целью которого была регистрация активности мозга при наблюдении за действиями, общими для человека и животных. Кадры из видеоклипов показывают, как человек, обезьяна и собака откусывают кусочки пищи (Buccino et al. 2004a)

В одном недавнем исследовании с использованием фМРТ[15] группе добровольцев предъявлялись видеоклипы без звука, в которых представители разных биологических видов (человек, обезьяна, собака) выполняли действия, связанные с употреблением пищи (откусывание)

[15] Buccino *et al.* (2004a).

Рисунок 5.8. Стимульный материал, использованный в эксперименте, в котором сравнивалось восприятие коммуникативных жестов человека и представителей других видов. Кадры из видеоклипов показывают человека, обезьяну и собаку в процессе говорения, чмокания губами и лая, соответственно (Buccino et al. 2004a)

или коммуникативные акты (говорение, чмокание губами, лай). На рисунках 5.7 и 5.8 представлены отдельные кадры из этих клипов.

Несмотря на то, что вид человека, откусывающего кусочек пищи, сильно отличается от вида обезьяны или (еще больше) от вида собаки, было обнаружено значительное перекрытие зон активности во всех трех случаях. На самом деле, просмотр всех трех видеоклипов порождал два фокуса активности (передний и задний) в нижнетеменной коре, а также в задней части нижней лобной извилины и примыкающей к ней прецентральной извилины. При сравнении трех условий наблюдалась определенная асимметрия между левым и правым полушариями: активация в левом полушарии практически не зависела от того, кем выполнялось действие — человеком, обезьяной или собакой, тогда как в правом полушарии, напротив, активация была сильнее при наблюдении за выполняющим действия человеком (рис. 5.9, см. цв. вклейку).

При наблюдении за коммуникативными действиями паттерн активации был совершенно иным. Наблюдение за человеком, двигающим губами так, как будто он разговаривает, вызывало сильную активацию в задней части нижней лобной извилины (область, соответствующая зоне Брока); активация становилась слабее, когда испытуемые наблюдали за чмокающей губами обезьяной, и исчезала совсем, когда они видели лающую собаку (рис. 5.10, см. цв. вклейку).

В терминах чисто зрительного восприятия различие между коммуникативными актами не окажется большим, чем между действием по откусыванию пищи, выполняемым тремя представителями разных видов, и, следовательно, не сможет объяснить полученные паттерны активации. Отсутствие активности в зеркальной системе при восприятии лающей собаки не может быть просто объяснено типом получаемой зрительной информации. В предыдущей главе мы увидели, что активность зеркальных нейронов не привязана к какой-либо одной модальности — она ограничена словарем действий, регулирующим организацию и выполнение движений. Лай просто не принадлежит к словарю действий человека.

Означает ли это, что мы неспособны понимать движения лающей собаки и отличать их от того, как она откусывает кусочек пищи? Конечно, нет! Просто восприятие этих двух процессов зависит от двух совершенно различных аспектов понимания: первый преимущественно основывается на зрительной информации, а второй — на зрительно-моторной. Когда мы видим лающую собаку, наше понимание ее действий связано преимущественно с активацией зон верхней височной борозды (STS). Эти, а также другие зрительные зоны активируются при наблюдении за коммуникативными действиями других (людей или обезьян), но в этом последнем случае информация, поступающая из STS, запускает потенциальный моторный акт, кодирующийся в зеркальной системе, благодаря чему мы незамедлительно понимаем значение воспринимаемых нами действий[16].

Подобные различия были найдены и между индивидами одного вида. Беатрис Кальво-Мерино и ее коллеги[17] провели фМРТ-исследование, в котором было показано, что корковая активность может меняться в зависимости от наличия специфических моторных навыков наблюдателей за выполнением этих специфических действий другими. Испытуемыми были классические танцовщики, тренеры капоэйры

[16] Подробный обзор этих исследований см. в работе Allison *et al.* (2000).

[17] Calvo-Merino *et al.* (2005).

и люди, никогда не занимавшиеся танцами. Им показывали видеоклипы урока капоэйры и классических балетных па. Зеркальные системы у тренеров активировались сильнее при просмотре записи капоэйры, а зеркальные системы танцовщиков — при просмотре балетных па, в отличие от тренеров и, тем более, новичков.

В дальнейших экспериментах эти авторы попытались понять причину таких различий — было ли это то, что у тренеров капоэйры имелся больший по сравнению с танцовщиками и, разумеется, новичками, *зрительный* опыт в просматривании шагов этого боевого и танцевального искусства в дополнение к знанию о том, как их нужно выполнять. Некоторые элементы в капоэйре могут быть выполнены как женщинами, так и мужчинами, а другие отличаются у разных полов. Очевидно, что все танцоры, и женщины, и мужчины, должны знать элементы, которые выполняет их партнер. С учетом этого факта, Кальво-Мерино и ее коллеги показали тренерам капоэйры видео, в котором женщины и мужчины выполняли различные элементы. Они обнаружили, что зеркальная система сильнее активировалась в ответ на наблюдение за элементами, выполнявшимися танцором того же пола, что и испытуемый, и, таким образом, в этом случае активация регулировалась только моторным опытом, а не зрительным.

Рассмотренные вместе, эти два эксперимента подтверждают решающую роль, которую моторное знание играет в понимании значений действий других. Мы не хотим сказать, что эти действия не могут быть поняты при помощи других средств — интеллектуальных процессов, основанных на более или менее сложной обработке сенсорной информации в целом и зрительной в частности, но это означает, что между этими двумя модальностями существуют значительные различия. Только в последнем случае наблюдаемое действие влечет за собой включение наблюдателя, как если бы он выполнял его сам, и позволяет мгновенно уловить его значение.

Расширение и достижение этого «как если бы» зависит от двигательного репертуара наблюдателя, либо его собственного, либо определенного биологическим видом. Лео Спербер (сын хорошо известного Дэна Спербера) прекрасно выразил эту идею, сказав однажды: «Папа, ты знаешь, почему я не хотел бы быть собакой? Я не знал бы, как вилять хвостом!»[18]

[18] Дэн Спербер, из личного общения.

6. Подражание и язык

Механизмы подражания

Как только были открыты зеркальные нейроны, возник вопрос, не являются ли они нейронной основой способности к подражанию. Однако прежде чем рассмотреть эту возможность, мы должны дать точное определение *подражания***.** Всякий, кому доводилось прикоснуться к данной проблематике, знает, что со временем это понятие обросло в разных исследовательских областях (психологии развития, сравнительной психологии, этологии и т. д.) самыми разнообразными, часто противоречащими друг другу значениями. Исходя из целей, преследуемых нами в этой книге, мы сузим спектр возможных определений до двух, невзирая на риск чрезмерного упрощения. В первом из определений, используемом преимущественно в экспериментальной психологии, подражание предстает как способность индивида к *повторению* действия, которое уже входит в состав его двигательного репертуара, в результате наблюдения за тем, как это действие выполняют другие[1]; во втором, распространенном главным образом среди этологов, подражание понимается как процесс, посредством которого индивид *научается* выполнению нового действия через наблюдение, после чего он способен воспроизвести это действие во всех подробностях[2].

Оба определения поднимают, хотя и по-разному, целый ряд вопросов, ответ на которые должна давать любая теория подражания, вне зависимости от того, какое из определений будет принято в ней за основу. Прежде всего, это вопросы, связанные с так называемой *проблемой соответствия*: как мы *делаем* что-то, что *видели* в исполнении других? Иными словами, как мы можем выполнить действие, которое

---

[1] См., напр., Bekkering and Wohlschlaeger (2002), Wohlschlaeger *et al.* (2003).

[2] См., напр., Byrne (1995), Tomasello and Call (1997); Visalberghi and Fragaszy (2002).

осуществил на наших глазах кто-то другой, на основе одного только наблюдения? Параметры кодирования в зрительной системе отличаются от параметров кодирования в моторной. Какие же корковые процессы вступают здесь в действие и какие сенсомоторные преобразования необходимы? Обратившись к процессу научения, мы тут же сталкиваемся с новыми затруднениями: вдобавок к проблеме соответствия возникает проблема *передачи* умений и двигательных возможностей, которые во всей своей сложности могут быть не представлены в нашем словаре двигательных актов. Как мы добавляем к своему поведенческому репертуару новые действия? Как переводим зрительно воспринимаемую последовательность движений, каждое из которых, взятое по отдельности, может быть лишено смысла, в потенциальное действие, вполне для нас осмысленное?

Начнем с определения подражания как способности индивида повторить наблюдаемое действие. Для объяснения этой способности предложено две основных теоретических модели. Первая основана на четком разделении сенсорных и моторных кодов: подражание, согласно этой модели, возможно благодаря ассоциативным процессам, связывающим элементы, между которыми *a priori* нет ничего общего[3]. Во второй, напротив, допускается, что у действия наблюдаемого и действия выполняемого должен быть общий нервный код, и это обязательное условие для подражания.

В последние годы на передний план вышла вторая модель, и произошло это прежде всего благодаря работам Вольфганга Принца и его сотрудников. В основе этих работ лежит понятие «идеомоторного действия», разрабатывавшееся Германом Лотце, а вслед за ним — Уильямом Джемсом[4], и распространенное на подражание с опорой

[3] См., напр., Welford (1968), Massaro (1990).

[4] Lotze (1852); James (1890). Джемс в XXVI главе своих «Принципов психологии», где неоднократно цитируется «Медицинская психология» Лотце, привлекает внимание читателя к тому факту, что большинство наших повседневных действий не требуют никаких *«решений по поводу этих действий»*, особого приказа, вслед за которым *«непосредственно, без особого решения воли»* появляется идея или представление — что гарантирует отсутствие *«в нашем сознании противодействующего представления»*: «Мы знаем, что такое встать с постели в морозное утро в нетопленой комнате: сама натура наша возмущается против такого мучительного испытания. Многие, вероятно, лежат каждое утро целый час в постели, прежде чем заставить себя подняться. Мы думаем лежа, как мы поздно встаем, как от этого пострадают обязанности, которые мы должны выполнить в течение дня; мы говорим себе: *Это* черт знает что такое! Должен же я наконец встать!» — и т. д. Но теплая постель слишком привлекает нас, и мы снова оттяги-

на принцип «идеомоторной совместимости», введенный американским психологом Энтони Г. Гринвальдом[5]. В соответствии с этим принципом, чем больше сходство наблюдаемого акта с тем, который присутствует в поведенческом репертуаре наблюдателя, тем сильнее тенденция к его выполнению: следовательно, у восприятия и исполнения должна быть «общая репрезентативная основа», на которую оказывает влияние понимание наблюдателем цели движений наблюдаемого[6].

Открытие зеркальных нейронов влечет за собой возможность переформулировать *принцип идеомоторной совместимости*: общую репрезентативную основу следует рассматривать не как абстрактную и амодальную, но как механизм, преобразующий зрительную информацию напрямую в возможные двигательные акты. Это подтверждается томографическими исследованиями мозга, среди которых наиболее показательные результаты были получены в работах Марко Якобони и его коллег[7].

В основу этих экспериментов была положена следующая экспериментальная процедура: на экране компьютера предъявлялись фиксационная точка и видеофрагменты, в которых демонстрировались человеческая рука с поднимающимся указательным или средним пальцем (А), та же рука, на сей раз неподвижная, однако с помеченным крестиком указательным или средним пальцем (Б), или серый фон с изображенным на нем крестиком (В). Испытуемых просили либо просто смотреть

ваем наступление неприятного мгновения. Как же мы все-таки встаем при таких условиях? Если мне позволено судить о других по личному опыту, то я скажу, что по большей части мы поднимаемся в подобных случаях без всякой внутренней борьбы, не прибегая ни к каким решениям воли. Мы вдруг обнаруживаем, что уже поднялись с постели; забыв о тепле и холоде, мы в полудремоте вызываем в своем воображении различные представления, имеющие какое-нибудь отношение к наступающему дню; вдруг среди них мелькнула мысль: «Баста, довольно лежать!» Никакого противодействующего соображения при этом не возникло — и тотчас же мы совершаем соответствующие нашей мысли движения. Живо сознавая противоположность ощущений тепла и холода, мы тем самым вызывали в себе нерешительность, которая парализовала наши действия, и стремление подняться с постели оставалось в нас простым желанием, не переходя в хотение. Как только задерживающая действие идея была устранена, первоначальная идея (о необходимости вставать) тотчас же вызвала соответствующие движения.» (James 1890, p. 793; Цит. по: Джемс (1991)).

[5] Greenwald (1970).

[6] Bekkering *et al.* (2000); Bekkering (2002).

[7] Iacoboni *et al.* (1999; 2001).

на стимулы, либо, посмотрев на них, поднять палец, движение которого они видели в видеофрагменте («подражание»), или же поднять палец, который был помечен крестиком. В последнем условии их просили поднять указательный палец, если крестик появлялся слева от точки фиксации, и средний — если крестик появлялся справа от нее. Было показано, что при подражании активируются задняя часть нижнелобной извилины левого полушария (так называемый лобный полюс зеркальной системы) и участок верхней височной борозды (STS) правого полушария, и что эта активация сильнее, чем в случае двигательных актов, не являющихся подражательными. Выявленные различия в активации указывают на то, что зеркальная система участвует в подражании действиям, уже присутствующим в поведенческом репертуаре наблюдателя, обеспечивая, по всей видимости, непосредственную двигательную реализацию наблюдаемого действия.

Сходные результаты были получены Нобуяки Нишитани и Риттой Хари в эксперименте с регистрацией магнитоэнцефалограммы (МЭГ)[8]. В этом исследовании испытуемым давали инструкцию взять предмет (А), пронаблюдать, как это действие выполняет экспериментатор (Б), и, пронаблюдав действие в исполнении экспериментатора, повторить его (В). Как хорошо известно, МЭГ уступает функциональной магнитно-резонансной томографии с точки зрения пространственного разрешения, однако этот недостаток компенсируется отличным временным разрешением, позволяющим подвергнуть исследованию динамику изучаемого процесса. В результате было показано, что в чисто двигательном условии (А) перед прикосновением руки к предмету активируются нижние отделы лобной коры левого полушария (зона 44 — лобный полюс зеркальной системы), а 100—200 мс спустя наблюдается активация прецентральной моторной зоны левого полушария. В условиях с наблюдением (Б) и подражанием (В) последовательность была сходной, но начиналась с активации затылочной коры левого полушария. Наиболее сильная активация была получена в условии с подражанием. Эти результаты однозначно указывают на то, что зона 44 левого полушария играет существенную роль в подражании наблюдаемому действию.

Важно помнить, что данные, получаемые с использованием методов регистрации активности мозга, носят корреляционный характер: они говорят нам лишь о том, что определенные зоны мозга активируются при выполнении определенных задач, но ничего не говорят

[8] Nishitani and Hari (2000); см. также Nishitani and Hari (2002).

о том, какую роль активированная зона играет в осуществлении исследуемой функции. Эту информацию дает повторяемая транскраниальная магнитная стимуляция (пТМС), поскольку посредством длительной стимуляции можно вызвать временное снижение функций той или иной зоны мозга. Недавно с использованием этого метода было доказано, что зеркальные нейроны играют в подражании ключевую роль[9].

Группа добровольцев подвергалась стимуляции задней части лобной извилины левого полушария (зоны Брока), в то время как они нажимали на кнопки на клавиатуре, либо подражая аналогичному действию другого человека, либо реагируя на указатель в виде луча красного цвета, направленного на клавиатуру и подсказывающего, какую кнопку нажать. Согласно полученным данным, после ТМС испытуемые хуже решали задачу подражания, тогда как успешность решения зрительно-двигательной задачи не снижалась. Интересно, что с точки зрения двигательного состава подражательная и неподражательная задачи были при этом идентичны.

Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что система зеркальных нейронов на самом деле играет важнейшую роль в процессах подражания, перекодируя наблюдаемые действия в двигательные коды и тем самым давая нам возможность их повторить. Здесь следует также отметить, что в эксперименте, проведенном Якобони и его коллегами, область верхневисочной борозды активировалась во время подражания несколько сильнее, чем во время наблюдения. Некоторое время спустя авторы провели исследование, в котором испытуемые должны были либо просто *наблюдать* за осуществлением определенного движения, которое экспериментатор выполнял правой или левой рукой, либо *повторять* это движение после наблюдения, используя при этом *только правую руку*; согласно полученным результатам, активация в районе верхневисочной борозды не только варьирует в зависимости от того, наблюдает ли испытуемый за действием или должен его повторить, но и зависит от используемой руки. Когда требовалось только наблюдать, наиболее сильную активацию вызывали движения той руки экспериментатора, которая *анатомически* соответствовала руке, используемой испытуемым (т. е. правой); а при подражании, напротив, наиболее сильную активацию вызывали движения той руки экспериментатора, которая *пространственно* соответствовала руке, используемой испытуемым (т. е. левой). Иными словами, когда

[9] Heiser *et al.* (2003).

задача ограничивалась наблюдением, доминировало анатомическое взаимосоответствие (правая рука — правая рука), а когда от участников эксперимента требовалось повторить действия экспериментатора, взаимосоответствие становилось пространственным (*моя* правая рука, *твоя* левая рука)[10]. Не исключено, что эту инверсию в активации верхневисочной борозды в процессе подражания следует рассматривать как следствие влияния фронтопариетальных зеркальных нейронов, способствующих отбору двигательных прототипов, пространственно согласующихся с наблюдаемыми. Попробуйте сказать своему приятелю, что у него испачкана щека, и укажите на свою собственную правую щеку правой же рукой; вот увидите, он примется тереть левую щеку левой рукой!

Подражание и научение

В предыдущем разделе мы обсудили подражание в первом значении этого слова; теперь следует рассмотреть, что происходит, когда речь идет не просто о повторении акта, уже присутствующего в двигательном репертуаре наблюдателя, но об освоении *новой двигательной схемы*. Не задействованы ли зеркальные нейроны и здесь?

В последние годы был предложен целый ряд моделей, объясняющих механизм этой формы подражания; среди них особо следует выделить модель Ричарда Бирна, этолога из шотландского университета Св. Андрея. Согласно модели Бирна, научение через подражание является результатом сопряжения двух отдельных процессов: первый из них представляет собой расчленение действия, подлежащего повторению, на составные части, или, иными словами, преобразование непрерывного потока наблюдаемых движений в набор действий, наличествующих в двигательном репертуаре наблюдателя; второй процесс состоит в упорядочении этих перекодированных двигательных актов в последовательность, которая соответствует действию, воспроизводящему только что продемонстрированное[11]. Сходный процесс может лежать и в основе освоения двигательных схем, не раскладывающихся в последовательность — как, например, в случае исполнения аккордов на фортепиано или на гитаре.

---

[10] Iacoboni *et al.* (2001); описание аналогичных экспериментов см. в работах Koski *et al.* (2002; 2003).

[11] Byrne and Russon (1998); Byrne (2002; 2003).

Эту форму научения через подражания изучала Пармская лаборатория в сотрудничестве с исследователями из Юлихского научно-исследовательского центра. Группе людей, никогда не игравших на гитаре, показывали видеозапись руки наставника, берущего определенные аккорды; после краткой паузы испытуемых просили воспроизвести показанные аккорды[12]. Методика включала также три контрольных условия: в первом испытуемые после просмотра видеофрагмента прикасались к грифу гитары, однако получали специальную инструкцию не брать никаких аккордов; во втором их просили следить за грифом гитары, который двигался туда-сюда, а потом смотреть, какой аккорд берет наставник; наконец, в третьем им давалась возможность взять любой произвольный аккорд (рис. 6.1, см. цв. вклейку).

Система зеркальных нейронов активировалась, когда испытуемые смотрели на взятый наставником аккорд с целью подражания; кроме того, она активировалась, хотя и в меньшей степени, в двух контрольных условиях: когда испытуемые просто наблюдали, как наставник берет аккорд, или, посмотрев на руку наставника, прикасались к грифу гитары, но сами при этом не брали аккорда (рис. 6.2, см. цв. вклейку). Наиболее же интересным открытием стала значительная и весьма обширная активация участка лобной коры, соответствующего зоне 46 по Бродману, во время паузы, предшествовавшей подражанию (рис. 6.3, см. цв. вклейку). Во время выполнения двигательного акта, вне зависимости от того, требовала ли задача подражания или нет, активировались моторные зоны коры.

Эти данные показывают, что преобразование зрительной информации в соответствующую двигательную реакцию осуществляется системой моторных нейронов; точнее сказать, зеркальные нейроны, локализованные в нижней теменной и лобной коре, переводят элементарные акты, из которых состоит наблюдаемое действие (в данном конкретном случае — положение, которое необходимо придать пальцам, чтобы взять аккорд), на язык движений.

Согласно модели Бирна, это условие необходимое, но недостаточное для научения через подражание. Однако ответы нейронов, записанные во время паузы перед повторением действия наставника и перед исполнением аккорда по собственному усмотрению, указывают на то, что система зеркальных нейронов активируется, так сказать, под контролем определенных областей лобной коры — в частности,

[12] Buccino *et al.* (2004b).

зоны 46 по Бродману. Прежде отдельные авторы[13] соотносили зону 46 с функциями, преимущественно связанными с рабочей памятью, однако результаты этих и других подобных экспериментов заставляют предположить, что эта зона может участвовать и в обеспечении других функций. Помимо рабочей памяти, зона 46, судя по всему, отвечает за рекомбинацию отдельных двигательных актов и формирование новой схемы действия, максимально приближенной к той, которую демонстрирует наставник[14].

Проведенный нами анализ показывает, что обе формы подражания зависят от активации корковых зон, обладающих зеркальными свойствами, а следовательно, за ними стоит механизм, осуществляющий сопоставление зрительной информации, получаемой посредством наблюдения за двигательными актами других исполнителей, с соответствующими моторными репрезентациями. Известно, что у людей, в отличие от обезьян, зеркальные нейроны кодируют как транзитивные, так и нетранзитивные двигательные акты и осуществляют четкое отслеживание временных аспектов наблюдаемого действия. Значит, вполне допустимо предположить, что человек, с его из ряда вон выходящим двигательным репертуаром, по своей способности к подражанию и, прежде всего, к научению через подражание, превосходит обезьяну.

И все-таки одного только богатства двигательного репертуара недостаточно для развития способности к научению, равно как мало для этого и системы зеркальных нейронов, которая, вне всякого сомнения, является *необходимым* условием подражания, но, вместе с тем, не может считаться *достаточным* его условием. Это касается не только способности к *научению* через подражание, которая, как мы увидели, требует вмешательства корковых зон, не относящихся к зеркальной системе, но также и способности к *повторению действий*, выполняемых другими индивидами и входящих в состав нашего двигательного репертуара. Подражание требует системы, которая управляла бы зеркальными нейронами, осуществляя при этом две функции — облегчения (фасилитации) и торможения (ингибиции). Эта система должна облегчать переход от потенциального действия, закодированного зеркальными нейронами, к непосредственному выполнению моторного акта, когда наблюдатель захочет его осуще-

[13] См., напр., Fuster and Alexander (1971), Funahashi *et al.* (1990).

[14] Сходную интерпретацию можно найти в работах: Passingham *et al.* (2000), Rowe *et al.* (2000).

ствить; в то же время, она должна быть способна и оттормозить это действие. Иначе наша зеркальная система работала бы в циклическом режиме: мы бы немедленно бросались повторять любое увиденное нами действие. До чего же хорошо, что это не так!

Существование механизма, управляющего зеркальными нейронами, подтверждается и огромным количеством экспериментальных данных, по преимуществу клинических. Известно, что больным с обширными поражениями лобной коры трудно перестать повторять действие, которое выполнил на их глазах кто-то другой — прежде всего, лечащий врач (т. е. для них характерно *подражательное поведение*). У больных с более серьезными нарушениями этих управляющих механизмов может наблюдаться еще одна форма патологического поведения — *эхопраксия*. Больные, страдающие этим расстройством, характеризуются навязчивым стремлением тотчас же повторять, словно бы рефлекторно, даже самые причудливые действия окружающих. Таким образом, поражения лобной коры выводят из строя тормозный механизм, блокирующий преобразование потенциальных действий, закодированных фронтопариетальной системой, в подражательные акты. Блокирование определяется торможением передних медиальных областей, в частности, предлежащих дополнительной моторной области (пре-SMA): судя по всему, эти области оказывают стимулирующее воздействие на фронтопариетальную систему.

Вероятно, именно эти медиальные области, при условии сохранности лобной коры, отвечают за осуществление подражательных актов, когда индивид сочтет их полезными или уместными. И хотя непосредственного доказательства активации этих зон в момент принятия решения о подражании на данный момент не получено, электрофизиологические исследования показывают, что медиальные отделы коры активируются за 800 миллисекунд до начала действия, из чего можно предположить, что их активация отражает общее решение приступить к действию.

Наконец, отношения между зеркальными механизмами и системами управления проливают свет еще на некоторые вопросы, связанные с ранним подражанием у новорожденных и с псевдоимитацией у взрослых. Наблюдение за младенцами показывает (хотя и небесспорно), что уже в первые часы после рождения они способны повторять за родителями определенные движения рта и губ (например, высовывание языка), хотя еще не видели собственного

лица[15]. Как заметил Эндрю Мельцофф, «в колыбелях зеркал не бывает» — и тем не менее, младенцы, судя по всему, наделены способностью к этой форме подражания. Этот факт можно объяснить тем, что у них уже есть система зеркальных нейронов, пусть весьма рудиментарная, в то время как управляющие механизмы еще слабы, на что указывает также низкая степень миелинизации и, как следствие, ограниченные функциональные возможности лобных долей.

Что касается взрослых, в 1872 году Чарльз Дарвин привлек внимание ученых к определенным формам поведения, свойственным для моторного резонанса:

> По уверению одного лица, на которое я могу положиться, нередко можно услышать, как многие зрители начинают откашливаться всякий раз, когда выступающий перед ними певец внезапно охрипнет. […] Я слыхал также, что на состязаниях в прыжках многие из зрителей […] начинают двигать ногами в момент, когда прыгун делает прыжок[16].

Если мы хотим проверить, насколько верно это замечание сэра Чарльза, все, что нам нужно — это отправиться на футбольный матч! В любом случае, весьма вероятно, что это двигательное «раскрепощение» определяется ослаблением управляющих механизмов, связанных также и с феноменами эмоционального сопереживания, и в результате него проявляются определенные движения и даже действия, которые иначе остались бы в системе зеркальных нейронов на стадии потенциальных.

Жестовая коммуникация

Выше мы рассмотрели механизм, лежащий в основе нашего непосредственного понимания действий других людей. В результате проведенного анализа нам удалось прояснить нервную основу разных типов подражания. Кроме того, как будет показано в данном разделе, тем самым мы сможем больше узнать о нервных основах некоторых форм коммуникации, благодаря чему нам удастся хотя бы в общих чертах воссоздать один из возможных вариантов процесса проис-

[15] Meltzoff and Moore (1977).

[16] Darwin (1872, p. 143). Цит. по: Дарвин (2001, с. 33)

хождения человеческого языка[17]. Это отнюдь не означает, что самого по себе наличия системы зеркальных нейронов, присущей и обезьянам, достаточно для того, чтобы объяснить появление преднамеренного и тем более речевого коммуникативного поведения. Это следует из нашего обсуждения подражания: одно дело — понять, и совсем другое — повторить только что увиденное действие. И тем не менее, хотя подражание требует активации не только системы зеркальных нейронов, но и других зон коры, нам было бы крайне трудно повторить по образцу какое бы то ни было действие, если бы мы были лишены специального механизма, кодирующего сенсорную и моторную информацию о действии или о последовательности действий в едином формате. Но ведь то же самое верно и в отношении любой из естественных форм коммуникации? Вне зависимости от того, будет ли это вербальная или невербальная коммуникация, разве не должна она удовлетворять *требованию взаимосоответствия*, согласно которому «передатчик и приемник должны быть объединены общим пониманием значений»? Разве была бы возможна коммуникация, если бы то, что важно для передатчика, было бы лишено смысла для приемника, если бы «процессы порождения и восприятия» не были бы «некоторым образом связаны друг с другом», а «их репрезентация» не была бы «до определенного уровня одной и той же»[18]?

В практическом смысле и вне зависимости от конкретных нейронных механизмов, зеркальная система лежит в основе общего пространства действия: если мы видим, как кто-то берет в руку пищу или кофейную чашку, нам сразу становится ясно, что этот человек делает. Нравится нам это или нет, но уже первые намеки на движение руки что-то нам «коммуницируют», и это что-то — значение действия: то самое значение, которое является общим для нас с человеком, выполняющим действие, благодаря активации нашей моторной коры. Разумеется, термин «коммуникация» используется здесь в максимально широком смысле слова, и нельзя отрицать ту огромную пропасть, которая разделяет узнавание двигательного акта (например, захвата рукой) и понимание жеста (неважно, ручного, мимического или вербального), реализующего недвусмысленно коммуникативное намерение. Но хотя эта пропасть и огромна, ее ни в коем случае не следует считать непреодолимой.

---

[17] Rizzolatti and Arbib (1998); Fogassi and Ferrari (2005).

[18] Liberman (1993); см. также Liberman and Whalen (2000).

Предположим, к примеру, что действие, выполнение которого вы наблюдаете, представляет для вас особый интерес. В этом случае, когда вы видите, как у другого человека двигается рука, ваша рука тоже начинает сходным образом двигаться, хотя сами вы можете этого и не осознавать; но это едва заметное движение не ускользнет от внимания другого и может повлиять на его поведение. Зеркальный механизм, благодаря которому вы понимаете действие другого с самых первых движений, обеспечивает также и понимание вами последствий, которые влечет за собой ваша непроизвольная реакция, обеспечивая тем самым отношения реципрокного взаимодействия между вашей рукой и рукой другого.

Это взаимодействие не слишком сильно отличается от «жестового разговора», который, согласно Миду, характерен для подготовительных фаз многих форм поведения животных, от борьбы и до ухаживания, от заботы о молодняке и до игры:

> Даже у животных, находящихся на более низких ступенях развития, чем человек, есть […] разновидности поведения, которые по природе своей могут быть отнесены к жестам. К ним относятся начальные фазы действий, вызывающих инстинктивные реакции со стороны других особей. Эти начальные фазы поведенческих актов вызывают реакции, которые ведут к поднастройке начатых актов, а эта поднастройка, в свою очередь, ведет к новым начальным реакциям, вновь влекущим за собой поднастройку[19].

Эта *взаимная поднастройка* наделяет поведенческие акты животных социальным значением, тем самым выстраивая формы взаимопонимания, которые во многих отношениях можно считать предшественниками истинно намеренной коммуникации. Последняя, однако же, требует способности к управлению системой зеркальных нейронов и к включению знаний о влиянии, которое жесты оказывают на поведение другого, в моторную память, чтобы впоследствии их можно было опознавать в поведении других. Более того, «разговор» не может быть просто набором транзитивных жестов, он должен предполагать доступ к двигательному репертуару, который кодирует нетранзитивные, пантомимические и чисто коммуникативные акты.

Мы уже видели, что многие коммуникативные жесты из числа наиболее типичных для обезьян — такие как чмокание губами или их выпячивание — появились в результате ритуализации актов, связанных с поеданием (либо пищи, либо паразитов, добытых из шерсти

[19] Mead (1910, p. 124).

сородичей во время груминга), и используются для выстраивания отношений и закрепления связей с членами племени; мы знаем также, что определенные зеркальные нейроны, кодирующие движения рта, активируются и во время еды, и во время наблюдения за коммуникативными актами, связанными с движениями губ (орофациальными). В множестве работ рассматриваются ручные жесты горилл и шимпанзе, несущие более или менее явную коммуникативную функцию, вне зависимости от того, живут ли обезьяны в естественной среде обитания или содержатся в неволе[20]. Что касается людей, известный русский психолог Лев Выготский выдвинул предположение, что в основе большинства нетранзитивных актов, осуществляемых детьми, лежат транзитивные акты. В частности, он заметил, что если предмет можно достать рукой, ребенок его хватает, а если отодвинуть предмет подальше, все равно вытягивает руку, как если бы пытаясь дотянуться до этого предмета. Если мать ребенка реагирует на эти попытки достать предмет и приходит на помощь, ребенок впоследствии повторяет жест дотягивания для указания на предметы, которые ему хочется получить[21]. В то же время, исследования, которые мы обсуждали выше, со всей очевидностью указывают на то, что система зеркальных нейронов у человека активируется также при наблюдении за пантомимическими движениями рук, нетранзитивными актами и результативными орофациальными коммуникативными жестами. А может быть, поступательная эволюция системы зеркальных нейронов, исходно сформировавшейся для распознавания транзитивных актов (таких как хватание, удерживание, дотягивание и т. п.), породила нервный субстрат, который лег в основу первых форм коммуникации между индивидами? Возможно, отвечающая за управление речевыми процессами человека и порождение речи система, локализованная на боковых поверхностях больших полушарий головного мозга, сложилась в эволюции на основе этой системы с анатомически сходной локализацией?

Можно было бы возразить, что эта гипотеза притянута за уши, и что наверняка есть другие, более экономные объяснения первых шагов человечества в направлении языка и речи. Например, известно, что многие приматы издают разнообразные звуки, начиная от контактных криков (указывающих, где находится особь, и позволяющих большим группам животных скоординировать свои перемещения)

[20] De Waal (1982); Tanner and Byrne (1996); Tomasello *et al.* (1997).

[21] Vygotskij (1934). См. Выготский (2005).

и заканчивая криками, сигнализирующими об отыскании пищи или предупреждающими о появлении хищника. Дороти Чини и Роберт Сейфарт провели серию остроумных экспериментов, в которых показали, что восточноафриканские зеленые мартышки (*Cercopithecus aethiops*) издают разные крики в зависимости от того, какое место в иерархии занимает приближающаяся особь, и в зависимости от типа выполняемого ими действия (например, следят ли они за находящимся на некотором расстоянии конкурирующим племенем или перемещаются по открытой местности); кроме того, они проводят различение между разными типами хищников (птицы, кошки, змеи и т. д.) и, предупреждая сородичей об их приближении, используют для каждого типа определенный крик[22]. Так почему бы нам вслед за Стивеном Пинкером не допустить, что «первые шаги» в эволюции человеческого языка были сделаны тогда, когда «набор квазиреференциальных криков подобного рода оказался под контролем коры больших полушарий головного мозга», благодаря чему первым делом появляется возможность использовать сочетания последовательностей криков для обозначения «сложных событий», а затем — применение этой «способности анализировать сочетания криков [...] к частям каждого отдельного крика»[23].

Есть по меньшей мере две причины усомниться в правомерности этой эволюционной гипотезы. *Первая* по природе своей функциональна: звуки, издаваемые обезьянами, относятся исключительно к эмоциональному поведению; более того, даже если эти звуки в некотором смысле указывают на конкретный объект, как крики зеленых мартышек, они привязаны к определенной функции (скажем, к такой, как предостережение) и не могут использоваться в других целях. Иными словами, один и тот же сигнал может нести в себе не более одного сообщения (например, «иди сюда» или «убегай», в зависимости от обстоятельств). Следовательно, ни один из этих сигналов не может повлечь за собой какой-либо иной формы поведения, кроме той, для которой он был порожден. В коммуникативных системах, не связанных с эмоциями, дела обстоят иначе: один и тот же знак может нести в себе множество значений, актуализирующихся в зависимости от контекста,

---

[22] Cheney and Seyfarth (1990).

[23] Pinker (1994, p. 352). Необходимо отметить, что Пинкер и сам не без иронии признавал, что «эта идея имеет не больше подтверждений, чем теория «дин-дон» (или чем предположение Лили Томлин, что первыми словами, сказанными человеком, была фраза: «Какая волосатая спина!»)» (там же).

в котором этот знак используется. В человеческом языке, к примеру, одно и то же слово (скажем, «огонь») может означать, что начался пожар (сообщение «убегай!»), а может сигнализировать, что удалось разжечь костер, на котором можно приготовить пищу (сообщение «иди сюда!»). Именно недостаток подобной гибкости делает систему криков зеленой мартышки непригодной в качестве основы для эволюции языка[24].

Вторая причина носит преимущественно анатомический характер: мозговые системы, задействованные в порождении криков у обезьян, кардинально отличаются от речевых зон человека. Если к первым относятся прежде всего поясная кора, промежуточный мозг и стволовые структуры[25], то вторые группируются вокруг латеральной (Сильвиевой) борозды и задней части нижнелобной извилины. Разве разумно было бы полагать, что в ходе эволюции приматов система голосовой коммуникации *перепрыгнула* из нижележащих отделов мозга на латеральную поверхность коры? Глубинные структуры человеческого мозга тоже содержат систему голосовых сигналов, но она связана с эмоциональными голосовыми реакциями (разнообразными восклицаниями, возгласами и т. п.) и едва ли имеет отношение к настоящему языку. Следовательно, куда логичнее было бы исследовать зоны коры головного мозга обезьян, гомологичные тем зонам, которые управляют речевыми процессами у человека, обращая особое внимание на функциональные свойства теменно-височных и нижних лобных участков коры.

Известно, что зона Брока, одна из классических речевых зон, задействована не только в речевых, но и в других двигательных актах и активируется при движениях губ (орофациальные движения), рук (брахиомануальные движения) и гортани (ороларингальные движения), а ее организация сходна с организацией гомологичной области у обезьян — F5. Более того, зона Брока, как и F5, входит в состав зеркальной системы, основная функция которой как у человека, так и у обезьян состоит в установлении связи между пониманием действия и выполнением действия. Отсюда следует, что ответ на вопрос о происхождении языка следует искать не в примитивных формах голосовой коммуникации, а в эволюции жестовой коммуникации, находящейся под контролем латеральных зон коры. Поскольку данные в поддержку гомологии зоны Брока у человека и F5 у обезьян

[24] Hauser *et al.* (2002).

[25] Juergens (2002).

относятся к области анатомии и цитоархитектоники (и сами по себе в обоих случаях никак не связаны с открытием моторных нейронов), тот факт, что та и другая зоны объединены общим механизмом (и что у человека этот механизм обладает новыми свойствами, связанными с освоением языка), позволяет выдвинуть предположение, что поступательное развитие системы зеркальных нейронов сыграло ключевую роль в появлении и эволюции способности человека к коммуникации, сначала с использованием жестов, а потом и устной речи.

Рот, рука, голос

Идея о происхождении языка от жестов отнюдь не нова: Этьен Бонно де Кондильяк рассказывает притчу в библейском стиле о двух маленьких детях, мальчике и девочке, которые, после того как они пережили Всемирный потоп, потерялись в пустыне и, совершенно не используя язык «знаков», начали общаться при помощи «жестов»[26]. Подобные представления могут быть найдены и в рассуждениях психолога Вильгельма Вундта относительно «естественного пути» развития языка жестов, который, будучи «несовершенным» и в основном связанным с «мимической репрезентацией», обеспечивает «раннюю форму дискурса», в который только спустя определенное время была интегрирована голосовая форма общения[27]. Однако, наиболее существенные данные в пользу этого подхода появились в последние пару десятков лет в областях палеонтологии, этологии, нейрофизиологии и сравнительной анатомии; он приобрел огромное количество поклонников, особенно среди тех, кто поддерживает так называемые сенсомоторные теории происхождения и восприятия речи[28].

Один из таких ученых — Питер МакНейлидж. Он утверждает, что чередование открывания и закрывания рта представляет собой типичный для человеческой речи «силлабический строй», а его модуляции определяют различное «содержание» (гласные и согласные). Такое чередование является, согласно этому автору, эволюционным приобретением артикуляционной системы человека, ведущим свое происхождение от типичного циклического движения челюстей для пережевывания и заглатывания пищи. По его мнению, эта гипотеза

---

[26] Condillac (1746, p. 175—176). Цит. по: Кондильяк (1980, с. 185)

[27] Wundt (1916, p. 128). См.: Вундт (2010).

[28] См., напр., Armstrong *et al.* (1995); Armstrong (1999); Corballis (1992; 2002; 2003).

может быть подтверждена тем фактом, что у приматов наибольшие изменения происходят в той зоне лобной коры, которая является гомологом зоны Брока и отвечает в первую очередь за контроль жевательных движений[29].

Обнаружение в вентральной премоторной коре обезьян зеркальных нейронов, кодирующих движения рта, может служить доказательством теории МакНейлиджа, в которой, однако, недооценивается роль жестов рук (брахиомануальных движений) в эволюции языка. Именно вследствие таких особенностей строения и функционирования зон F5 и Брока, которые характеризуются брахиомануальными моторными репрезентациями (а не только орофациальными и ороларингальными), можно предположить, что истоки межиндивидуальной коммуникации стоит искать не только в двигательной модальности, но в увеличении интеграции мимических, ручных и, не в последнюю очередь, вокальных жестов, чему также способствует возникновение соответствующих зеркальных систем. Перефразируя Майкла Корбаллиса, можно сказать, что истоки языка следует искать не только во рту, но и в руках, а их взаимодействие дает начало развитию речи[30]. Невозможно отрицать, что коммуникативные возможности были бы резко ограничены, если бы орофациальная система не поддерживалась брахиомануальной. Попробуем осознать, насколько в коммуникации важны движения рук: они позволяют нам вводить в диалог «третью сторону», указывая на него и описывая некоторые его характеристики. Первая открытая система коммуникации, которая позволяла выражать новые значения при помощи использования всех возможных комбинаций отдельных движений (чего не происходит при орофациальной коммуникации у приматов), несомненно, больше обязана использованию рук, чем рта.

Как недавно заметил Майкл Арбиб, способность человекообразных сначала подражать, а затем и воспроизводить движения из своего моторного репертура, а также выполнять движения рук, являющиеся «прото-знаками», которые обеспечивают точность и надежность при коммуникации, должна была сыграть определяющую роль в эволюции этой коммуникативной системы[31]. Это неизбежно приводит к радикальным преобразованиям на уровне коры, в частности, моторной. Вполне вероятно, что наши человекообразные предки, жившие

[29] MacNeilage (1998).
[30] Corballis (2002, p. 153).
[31] Arbib (2002; 2005).

20 миллионов лет назад, обладали уже зеркальной нейронной системой, позволявшей им выполнять и распознавать простые моторные акты, такие как хватание, удержание, и так далее, и что наши общие предки с шимпанзе около 5—6 миллионов лет назад также имели зеркальные нейроны, обеспечивавшие простейшие формы подражания. К сожалению, от этого периода между разделением эволюционных ветвей шимпанзе и человека и появлением первых австралопитеков сохранилось очень мало ископаемых свидетельств, но анализ эволюции головного мозга, проведенный на основании исследования черепных коробок, принадлежавших представителям *Homo habilis*, человека умелого, жившим около 2 миллионов лет назад, показал, что на этом этапе эволюции особенно сильно развивались лобные и височно-теменные отделы[32]. На основании этого можно предположить, что переход от австралопитека к *Homo habilis* совпал с переходом к более дифференцированной зеркальной системе, обеспечивавшей нейронный субстрат для формирования «мимической культуры», пик которой, согласно Мерлину Дональду, совпал с появлением *Homo erectus*, человека прямоходящего, который ходил по Земле в период 1,5 миллиона — 300 тысяч лет назад[33]. Также возможно предположить, что зеркальные нейроны развивались и далее, во время перехода 250 тысяч лет назад от *Homo erectus* к *Homo sapiens*, в ответ на увеличение как моторного репертуара, так и новообразованной способности к целенаправленной коммуникации путем жестов рук, которая постепенно становилась все более развитой и часто сопровождалась вокализациями.

Вероятнее всего, развитие брахиомануальныой системы коммуникации повлияло на степень важности вокализаций и, преимущественно, на их контроль. Мы не хотим сказать, что они не сопровождали орофациальную коммуникацию, а как раз наоборот. Однако, в этом случае добавление голоса к коммуникативному акту выполняло функцию передачи эмоционального значения и служило усилением важности сообщения (например, выражая радость или гнев). Для их выполнения не требовалось соблюдения какой-либо определенной формы, чем и объясняется то, что такого рода вокализации оставались под контролем древних систем, локализованных преимущественно в подкорковых центрах. Положение дел должно было радикально измениться, когда в целенаправленной коммуникации звуки начали

[32] Tobias (1987); Holloway (1983; 1985); Falk (1983).

[33] Donald (1991).

использоваться совместно с мимикой и жестами, «прото-знаками»: как ранее произошло в случае с жестами рук, точность, описательность, надежность выражения теперь требовались и от вокализаций, равно как и способность распознавания этих навыков и выучивания их путем имитации. Если бы это было невозможно, вряд ли голосовая коммуникация смогла бы функционировать параллельно с жестовой, а в итоге и превзойти ее по значимости. Однако, для этого также понадобилось включение новых корковых зон, чтобы контролировать произносимые звуки — возможно, именно так и была сформирована нынешняя зона Брока, обладающая зеркальными свойствами, репрезентациями движений гортани, а также очень тесно связанная с прилежащей первичной моторной корой.

В начале 1930-х годов сэр Ричард Пэджет предпринял попытку продемонстрировать, насколько вокальные «прото-знаки», равно как и их жестовые аналоги, были связаны с мимикой, и что это позволяло предположить у них коммуникативную функцию. Таким образом, образовывался вербальный «прото-язык» с несколько примитивным словарем и чрезвычайно простым синтаксисом[34]. Анализируя ряд корней слов из совершенно различных языков — от полинезийского и китайского до некоторых семитских и индо-европейских — Пэджет обнаружил определенные параллели между звучанием слов и их значением, что, по его мнению, было следствием того факта, что движения рта, губ, и, особенно, языка представляли собой подражание жестам рук и тела, сопровождаемых издаванием специфических звуков. Такая связь звуков и жестов не только сохранилась в эволюции, но и положила начало речи как таковой. Далее, он утверждал, что, например, использование гласных, таких как «а» или «и», не столько зависело от качества звука, сколько обусловливалось отсылкой к чему-то большому или маленькому, соответственно, так как форма рта при издавании этих звуков воспроизводила форму рук, принимаемую для захватывания объектов. То же верно и для других звуков, например, *«м»*, который обозначает неподвижное состояние, или звука *«тр»*, обозначающего бег или ходьбу.

Конечно, это все — только спекулятивная теория, зачастую основанная на непроверенных предположениях, но, как выяснилось благодаря ряду ученых, в числе которых американский лингвист Моррис Суодеш[35], она гораздо менее наивна, чем считалось на протяжении

[34] Paget (1930). См. упоминание прото-языка в работе Bickerton (1995).
[35] Swadesh (1972).

многих лет. Будучи таковой, эта теория является удачной попыткой объяснения, как доступная для зрительного восприятия брахиомануальная система жестов была интегрирована и в дальнейшем вытеснена закрытой от непосредственного восприятия системой ороларингальных жестов без утраты возможности передачи значений и, следовательно, коммуникации. Более того, с нейрофизиологической точки зрения это означало бы, что две эти жестовые системы тесно связаны на корковом уровне и частично имеют общий нейронный субстрат. Ряд недавних исследований показал, что именно так все и происходит.

Эксперименты с использованием ТМС показали, как возбудимость в зоне моторных репрезентаций правой руки увеличивается при чтении или говорении[36]. Этот эффект ограничен только репрезентацией правой руки и не включает моторную зону, кодирующую движения ноги. Нужно отметить, что возбудимость моторной коры, кодирующей движения руки, не может быть приписана вербальной артикуляции, так как эта функция является общей для обоих полушарий, а наблюдаемый эффект присутствовал только в левом полушарии. Следовательно, зарегистрированная фасилитация должна быть вызвана совместной активацией моторной зоны для правой руки и речевой системы.

Маурицио Гентилуччи[37] и его коллеги пришли к подобному выводу, используя совершенно другой подход. Они просили участников эксперимента хватать два объекта разного размера при помощи рта, одновременно разжимая правую руку. Их результаты показали, что наибольшая ширина раскрытия пальцев наблюдалась при захватывании ртом большего из объектов. Еще более явно тесную связь между движениями руки и гортани показывают результаты другого их эксперимента, в котором испытуемым предъявлялись трехмерные объекты, один большой и один маленький, на поверхности которых было изображено два символа или последовательность символов. Испытуемых просили хватать объекты, но когда они видели символы, им также нужно было открывать рот. Регистрация движений руки, кисти руки и рта показала, что несмотря на полученную инструкцию открывать рот каждый раз одинаково во всех экспериментальных условиях, испытуемые шире раскрывали рот, когда брали в руку больший из двух объектов. В контрольной серии было ясно показано, что этот эффект был специфичным для движений рта и кисти контралатеральной руки,

[36] Meister *et al.* (2003); см. также Tokimura *et al.* (1996); Seyal *et al.* (1999).

[37] Gentilucci *et al.* (2001).

и что одновременное вытягивание предплечья контралатеральной руки никак не влияло на выполнение задания.

Этими авторами был также проведен еще один эксперимент с использованием того же метода, но отличие было в том, что испытуемых просили произносить слоги (такие как *«гу»* или *«га»*) вместо того, чтобы просто открывать рот. Слоги были написаны в тех же местах, что и наборы символов в предыдущем эксперименте. Было обнаружено, что наибольшее раскрытие губ и мощность голоса при произнесении слогов соответствовала условию с хватанием большего объекта.

Как показано выше, и простые движения рта, и комплексные ороларингальные синергии, необходимые для произнесения слогов, связаны с жестами руки. Более того, выполнение и моторного акта, требующего большого раскрытия ладони, и ороларингального движения, требующего большого раскрытия рта, основаны на общей нейронной организации, представляющей собой *рудимент* той стадии эволюции языка, на которой звук начал передавать значение благодаря способности рта и ороларингальных систем к артикуляции и выражению семантических значений, аналогичных тем, которые кодирует система жестов руки.

Гентилуччи и его коллеги также показали, что хватательные движения руки влияют на произношение слогов, даже если они не выполняются человеком, а только наблюдаются у другого исполнителя. В очередном эксперименте участников просили произносить слоги *«ба»* или *«га»* и одновременно наблюдать за тем, как другой человек берет объекты разного размера[38]. На кинематику движений губ и ширину их раскрытия, а также спектр и амплитуду голоса влияли хватательные движения наблюдаемого человека: в частности, максимальные амплитуда голоса и ширина раскрытия рта были больше при наблюдении действий с наибольшими объектами. Здесь необходимо отметить, что существование связи между жестовыми и голосовыми системами подтверждается рядом клинических исследований. К примеру, было описано, как указывание на объекты на экране при помощи правой руки облегчает выполнение задания на называние объектов у афазиков[39], а также, что использование жестов руки может помогать пациентам с повреждениями мозга восстанавливать речевую функцию[40].

---

[38] Gentilucci (2003).

[39] Hanlon *et al.* (1990).

[40] Hadar *et al.* (1998).

Однако, давайте ненадолго вернемся к рассмотрению сценария эволюции. Кажется весьма вероятным то, что эволюционная необходимость в формировании более сложных форм коммуникации подтолкнула развитие высокодифференцированного нейронного механизма контроля за произношением, который затем не только контролировал произнесение специфических звуков, но также и способствовал созданию постоянно расширяющейся (на самом деле, практически бесконечной) совокупности возможных комбинаций звуков, которая привела в итоге к отделению системы голосовой коммуникации от жестовой. Как и когда голосовая система приобрела окончательную независимость, оставив жестовой системе роль только дополнительного к звуковой коммуникации средства, еще является предметом обсуждения. Это могло произойти совсем недавно в связи с появлением типичного для *Homo sapiens* голосового тракта[41], хотя некоторые авторы предлагают альтернативные решения этого вопроса[42]. В любом случае, разумно предположить, что этот процесс (или какой-либо другой аналогичный) сопровождался радикальными изменениями в коре, захватывавшими, в частности, моторные центры, связанные с восприятием и продуцированием речевого материала. Однако, такие изменения были бы совершенно бесполезны без одновременной эволюции механизма, который был бы способен удовлетворять тому, что мы назвали обязательным условием для любых форм коммуникации — другими словами, требованию взаимосоответствия, обеспечивающему то, что и передающий, и получающий сообщение имеют общее понимание того, что происходит.

Элвин Либерман, который более других исследователей внес вклад в изучение условий, необходимых для любого вида коммуникации, показал, что в языковой коммуникации важны не столько звуки, сколько артикуляционные движения, благодаря которым они генерируются, так как последние обеспечивают фонетическое единообразие первых. Вот почему мы способны мгновенно воспринимать различия между слогом *«ка»* и звуком кашля[43]. Если мы принимаем интерпретацию Либермана (а большая часть результатов, полученных им за тридцать лет исследований в этой области, ее подтверждает), необходимо осознавать, что переход к автономной голосовой системе должен означать, что моторные нейроны, отвечающие за контроль движений

[41] Lieberman (1975).
[42] См., напр., работу Gibson and Jessee (1999).
[43] Liberman and Whalen (2000).

гортани, приобрели способность к активации в ответ на восприятие звуков, производимых аналогичными движениями у других. Иными словами, зеркальная нейронная система претерпела дальнейшую реорганизацию для того, чтобы обеспечивать преобразование звуков речи в моторные репрезентации соответствующих артикуляционных движений. Открытие еще одной зеркальной системы — *зеркальной системы для речи* — является доказательством того, что такая реорганизация действительно имела место[44].

Эксперимент, который провели Лучано Фадига и его коллеги, предоставил первые доказательства существования такой зеркальной системы. Исследователи просили своих испытуемых внимательно слушать предъявляемые им вербальные и невербальные стимулы (слова, псевдослова и звуки, состоящие из двух тонов). При этом регистрировались ДВП с мышц их языка. В словах и псевдословах встречались удвоенные звуки *«ф»* или *«р»*. Звук *«ф»* является лабиодентальным фрикативным, то есть, при произнесении требует только незначительных движений языка, тогда как звук *«р»* — лингвопалатальный фрикативный и требует существенного движения языка. Экспериментаторы отметили, что когда испытуемые слышали слова или псевдослова, содержащие звук *«рр»*, амплитуды ДВП значительно увеличивались по сравнению с теми условиями, когда они слушали битональные звуки и слова и псевдослова, содержащие *«фф»* (рис. 6.4)[45].

Томаш М. Пауш[46] и его коллеги получили похожие результаты в ТМС-эксперименте с регистрацией ДВП от губ (от круговой мышцы рта — *orbicularis oris*), но только в ответ на стимуляцию левого полушария, тогда как стимуляция правого полушария не приводила ни к каким изменениям ДВП ни в одном из экспериментальных условий.

Обобщая вышесказанное, результаты нейрофизиологических исследований, как этих, так и описанных ранее, говорят о том, что долгий процесс эволюции языка был отмечен рядом важных событий (интеграцией систем движений рта и рук, формированием репертуара главным образом подражательных жестовых «прото-знаков», возникновением бимодального «прото-языка», состоящего из жестов и звуков, и, наконец, появления преимущественно голосовой системы коммуникации), каждое из которых связано с определенной фазой

[44] Rizzolatti and Buccino (2005).
[45] Fadiga *et al.* (2002).
[46] Watkins *et al.* (2003).

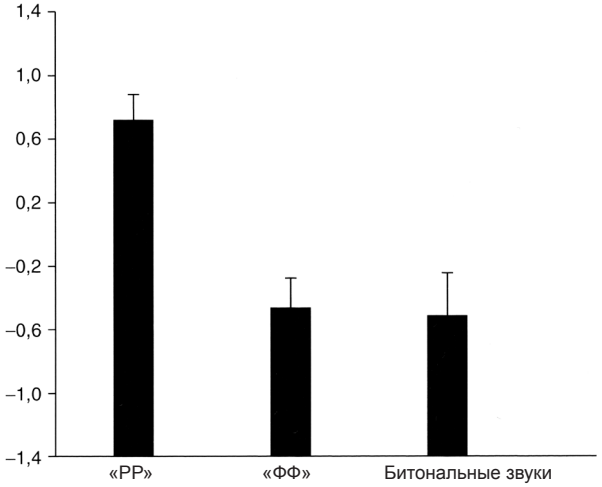


Рисунок 6.4. Двигательные вызванные потенциалы (ДВП), зарегистрированные от мышц языка при прослушивании вербального материала и битональных звуков. На графиках показаны результаты всех испытуемых. «РР» — вербальные стимулы, содержащие лингвопалатальные фрикативы, «ФФ» — вербальные стимулы, содержащие лабиодентальные фрикативы (Модифицировано из работы Fadiga *et al.* 2002)

развития механизма, такого как зеркальная система, который изначально был предназначен для распознавания действий других и был лишен функции целенаправленной коммуникации. Разумеется, это только один из многих возможных сценариев: учитывая чрезвычайную сложность факторов, повлиявших на формирование и развитие языковой способности, большое количество исследований еще предстоит провести. И, все же, мы уверены, что изучение свойств зеркальных нейронов и различных систем, в которые они включены, позволит определить, какие нейронные структуры, снова говоря словами Пинкера, «могли бы дать эволюции строительный материал для создания систем, обеспечивающих речь человека»[47].

[47] Pinker (1994, p. 350).

7. Разделение эмоций

Роль эмоций

В предыдущих главах мы рассматривали действия, выполняемые или наблюдаемые в отсутствие эмоционального контекста. Такой выбор был обусловлен в первую очередь методологическими причинами, так как для выделения специфических компонентов действия в замысловатой структуре моторных феноменов подходят только эмоционально нейтральные экспериментальные условия. При использовании другого подхода было бы сложно распознавать механизмы и корковые системы сенсомоторных преобразований, ответственных за кодирование объектов, планирование и контроль наших действий и понимание действий и намерений других. Однако, эмоции являются неотделимой частью нашей жизни, они позволяют нам мгновенно оценивать изменения в окружающей среде, ожидаемые или нет, и реагировать на них как можно более адекватно.

Редко когда вещи вокруг нас просто находятся близко или далеко, их можно или нельзя схватить, а если можно — то рукой или ртом, тем или иным видом захвата. Практически всегда окружающие нас объекты представляют угрозу или возможность, притягивают или отталкивают, вызывают страх или любопытство, отвращение или интерес, боль или удовольствие, и так далее.

То же самое относится и к людям, которых мы встречаем: их поведение не только включает определенные действия, но и зачастую порождает у нас чувства гнева, страха, ужаса, восхищения, сострадания, надежды, и так далее. Независимо от того, осознаем мы эти чувства или нет, а также от того, вызывают ли они какой-либо явно выраженный и распознаваемый окружающими ответ, или только физиологическую реакцию, наши эмоции предоставляют мозгу важное средство навигации в море сенсорной информации и автоматически запускают ответную реакцию, обеспечивающую нам наибольшие шансы на выживание и благополучие. Правда, они иногда обманывают

нас — кто может сказать, что он никогда не паниковал без причины? Но все равно, если бы мы не были способны бояться, или, говоря более широко, если бы наш мозг не был способен различать эмоциональные аспекты воспринимаемых, запоминаемых или воображаемых событий, было бы практически невозможно решать даже самые банальные повседневные вопросы.

Чарльз Дарвин в своем гениальном труде 1872 года — «Выражение эмоций» — учил нас, что большая часть наших эмоциональных реакций, и, в первую очередь, те, которые известны как первичные эмоции (страх, гнев, отвращение, боль, удивление, радость, и т. д.), состоят из набора реакций, сохранившихся в процессе эволюции благодаря их изначальной адаптивной функции. Он отмечает, что неудивительно, что они существуют в одной и той же форме у различных биологических видов, а у человека — в различных культурах. К примеру, рассмотрим боль:

> Животные, страдающие от невыносимой боли, обычно корчатся в ужасных конвульсиях; те из животных, которые привыкли пользоваться голосом, издают при этом раздирающие крики или стоны. Почти каждая мышца тела возбуждается к сильному действию. В таком состоянии у человека рот бывает иногда крепко сжат, еще чаще — губы оттянуты, а зубы стиснуты или скрежещут. Недаром говорят, что в аду слышен «скрежет зубовный»; я явственно слышал, как корова, испытывавшая острые страдания при воспалении кишок, скрежетала коренными зубами. В Зоологическом саду самка гиппопотама, мучительно переносившая родовые муки, непрерывно ходила взад и вперед и то ложилась, то каталась с боку на бок, размыкая и смыкая челюсти и щелкая зубами. У человека в этом состоянии взор застывает совершенно так же, как это наблюдается в момент, когда он бывает поражен ужасом, а брови сильно сдвигаются. Пот покрывает все тело и каплями струится по лицу. Кровообращение и дыхание резко нарушаются. В связи с этим обычно наблюдается расширение и дрожание ноздрей, дыхание задерживается настолько, что лицо багровеет и кровь в нем застаивается. Когда мучительная боль становится невыносимой и продолжительной, все перечисленные признаки исчезают: наступает полный упадок сил с обмороком или судорогами[1].

[1] Darwin (1872, p. 69—70). Цит. по: Дарвин (2001, с. 65).

Или представьте, что вы чувствуете отвращение при виде или вкусе непривычной пищи:

> На Огненной Земле один туземец прикоснулся пальцем к холодному консервированному мясу, которое я ел на нашем бивуаке, и явно выразил свое отвращение к мягкости этой пищи. Со своей стороны, я сам почувствовал крайнее отвращение к этой пище, когда к ней прикоснулся голый дикарь, хотя его руки не казались грязными. Суп, которым запачкана борода мужчины, вызывает отвращение, хотя, конечно, в самом супе нет ничего отвратительного. Я предполагаю, что это происходит от зафиксированной в нашем уме прочной ассоциации между видом пищи и представлением о том, что мы ее едим. Так как чувство отвращения возникает первоначально в связи с актом еды или пробой еды на вкус, то естественно, что чувство это выражается главным образом в движении мышц вокруг рта. Но так как отвращение вызывает также и чувство досады, то оно обыкновенно сопровождается нахмуриванием, а часто и такими жестами, которыми мы как будто выражаем намерение оттолкнуть от себя противный предмет или оградить себя от него. […] Что касается лица, то отвращение в не сильно выраженной степени проявляется различно: широко раскрытым ртом, как бы демонстрирующим желание выплюнуть противный кусок, плеванием, выдуванием чего-то оттопыренными губами, издаванием звука как бы с целью прочистить горло. […] Очень сильное отвращение выражается движениями мышц вокруг рта, тождественными тем, какие бывают перед началом рвоты. Рот широко раскрывается, верхняя губа сильно оттягивается, образуя морщины по сторонам носа; нижняя губа оттопыривается и до предела отворачивается. Это последнее движение предполагает сокращение мышц, оттягивающих углы рта книзу. Замечательно, насколько легко и быстро у некоторых людей появляются позывы к рвоте или самая рвота при одной мысли, что они съели какую-нибудь необычную пищу, хотя бы в такой пище не содержалось ничего такого, что заставляло бы желудок извергнуть ее, например мясо животного, обычно не употребляемого в пищу. Когда рвота возникает рефлекторно под влиянием какой-нибудь реальной причины, например от слишком обильной пищи, от испорченного мяса или от принятия рвотного средства, она появляется не сразу, а обыкновенно после значительного промежутка времени. Поэтому, желая объяснить столь быстрое и легкое возникновение позывов к рвоте или самой рвоты под влиянием одного лишь представления, мы приходим к предположению, что наши предки (подобно жвачным и некоторым другим животным)

> первоначально обладали способностью произвольно извергать пищу, которая была им не по нутру или о которой они думали, что она им не по нутру. Хотя эта способность — в той мере, в какой она зависит от воли, — в настоящее время и утрачена, все же она может непроизвольно проявляться всякий раз, когда, содрогаясь от отвращения, мы живо представляем, что съели какую-нибудь гадкую пищу или что-нибудь противное[2].

Сейчас у нас начинают появляться довольно значительные знания об анатомии и функционирования основных нервных центров, отвечающих за первичные эмоции, такие как боль или отвращение, а также о роли этих центров в организации мозговой активности и регуляции процессов жизнедеятельности. Несмотря на это, исследования нейрофизиологических оснований эмоций не ограничиваются изучением механизмов, благодаря которым мозг регистрирует сигналы опасности или неприятные запахи и вкусы, а также запускает адаптивное поведение, столь ясно описанное Дарвином. Большая часть наших взаимодействий с окружающей средой и наше эмоциональное поведение зависят от нашей способности воспринимать и понимать эмоции других. Мы начинаем беспокоиться при виде того, как кто-то бледнеет и его бьет дрожь: если мы к тому же видим, что он начинает убегать, все это составляет для нас значимый эмоциональный стимул, гораздо более мощный, чем если бы мы увидели этого же человека спокойно уходящим прочь. Точно так же, если мы видим гримасу отвращения на лице человека, который что-то ест, вряд ли мы бросимся хватать кусочек той же самой пищи и съедать его.

У таких форм эмоционального поведения есть очевидные преимущества. Они не только обеспечивают способность отдельного индивида эффективно использовать возможности и избегать опасностей, но также способствуют созданию и укреплению первых межличностных связей. Известно, что уже на второй-третий день после рождения младенцы способны различать радостные и печальные лица[3], и что ко второму или третьему месяцу они начинают согласовывать свои эмоции с эмоциями матери — по крайней мере, они более или менее синхронно воспроизводят выражения лица и звуки голоса, которые передают ее эмоциональное состояние[4]. Первые попытки артикуляции и все более точное выражение эмоций, вызванных восприятием эмоциональных

---

[2] Darwin (1872, p. 257—259). Цит. по: Дарвин (2001, с. 241—242).

[3] Field *et al.* (1982).

[4] Stern (1995).

экспрессий окружающих, позволяют детям в возрасте нескольких месяцев формировать базовые социальные навыки, такие как предложение помощи и поддержки[5]. Это наиболее древние формы эмпатии, гораздо более простые, чем те, которые лежат в основе нашего социального поведения во взрослом возрасте. Но и те, и другие требуют способности понимать эмоции других людей, видеть знаки боли, страха, отвращения и радости в их мимике и жестах.

Какой же механизм использует наш мозг для обработки такого стимула, как, например, определенная эмоциональная экспрессия, и каким образом он распознает в ней *гримасу боли* или *отвращения*? Должны ли мы предположить, что активация зрительных зон запускает когнитивные процессы, позволяющие нам интерпретировать сенсорную информацию как содержащую определенное эмоциональное значение? Или нам лучше стоит предположить, что вид эмоционального лица вызовет у наблюдателя активацию тех же самых мозговых центров, которые активируются и при переживании этой же эмоции? Другими словами, основывается ли понимание эмоций других на системе корковых центров, которые, пусть и отличаясь от вовлеченных в процесс понимания действий, все же обладают зеркальными свойствами? Или это когнитивный процесс, по сути своей ничем не отличающийся от тех, что лежат в основе распознавания лиц или, более широко, сложных форм, кроме типа обрабатываемой информации?

Совместное отвращение на острове Рейля?

Давайте внимательнее присмотримся к отвращению. В самой примитивной своей форме эта первичная эмоция связана с глотанием, ощущениями от запаха и вкуса пищи, и характеризуется специфическими движениями рта и губ, наморщенным носом, и в наиболее выраженной форме — тошнотой и рвотой[6]. Ряд проведенных в последние годы экспериментальных исследований позволил выделить основные корковые зоны, включенные в реакции отвращения на вкусовые и обонятельные стимулы и установить, что ключевая роль принадлежит области коры, известной как островковая кора, или *островок Рейля* (рис. 7.1).

---

[5] Bretherton *et al.* (1986); Zahn-Waxler *et al.* (1992).

[6] Современную классификацию типичных реакций отвращения см. в работе Rozin *et al.* (2000).

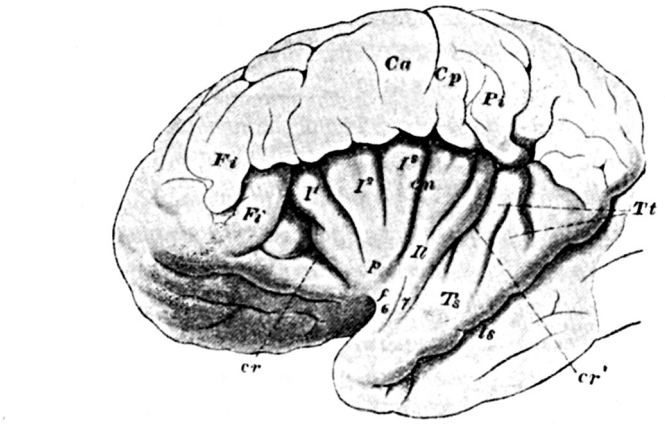


Рисунок 7.1. Островковая кора, или островок, расположен в глубине боковой борозды (также известной как Сильвиева борозда). На рисунке часть покрышки латеральной борозды удалена, височная доля отогнута вниз, чтобы показать островковую кору (Chiarugi 1954)

Уже давно стало известно, что структура островковой коры не гомогенна. Например, у обезьян она в основном разделена на три цитоархитектонические зоны: агранулярная, дисгранулярная и гранулярная островковая кора. Однако, если мы обратим наше внимание на ее связи с другими областями коры и подкорковыми центрами, мы сможем увидеть, что она делится на две большие части, обладающие разными свойствами: переднюю, «висцеральную» часть, в которую входят агранулярная кора и передняя часть дисгранулярной коры, и заднюю полимодальную часть, включающую гранулярную кору и заднюю часть дисгранулярной[7]. Передняя область тесно связана с вкусовыми и обонятельными центрами[8]; кроме того, она получает информацию из передней области вентральной части верхней височной борозды (STS), многие нейроны которой отвечают на восприятие лиц[9]. Задняя область, напротив, имеет связи со слуховой, соматосенсорной и премоторной корой и не связана напрямую с вкусовыми и обонятельными центрами.

[7] См. Mesulam and Mufson (1982a, b); Mufson and Mesulam (1982).
[8] Yaxley *et al.* (1990); Scott *et al.* (1991); Augustine (1996).
[9] Bruce *et al.* (1981); Perrett *et al.* (1982; 1984; 1985); Desimone *et al.* (1984).

Недавно было обнаружено, что островок является первичной корковой зоной не только для химической экстероцепции (восприятие запаха и вкуса), но также и для *интероцепции*, то есть, рецепции сигналов о состоянии внутренних органов. Эти сигналы поднимаются по спинному мозгу и достигают специфических секторов таламуса, который, в свою очередь, посылает топографические проекции в соответствующие области островковой коры[10]. Это станет еще более интересным, если мы вспомним, что островок, и в частности, его передняя часть, является центром висцеромоторной интеграции: его электростимуляция вызывает ряд движений тела, которые отличаются от движений, вызванных стимуляцией моторных зон, тем, что им сопутствуют висцеральные реакции, такие как увеличение частоты сердечного ритма, расширение зрачков, тошнота, и тому подобные ощущения[11].

У человека островковая кора гораздо больше, чем у обезьян, но их строение очень похоже[12]. В соответствии с только что приведенными анатомическими данными[13], результаты томографических исследований показали, что передняя часть островковой коры активируется в ответ на вкусовые и обонятельные стимулы (и во втором случае активация сильнее в левом полушарии, чем в правом)[14]. Кроме того, как и у обезьян, стимуляция островковой коры у пациентов после нейрохирургического вмешательства вызывает висцеромоторные реакции, такие как тошнота, рвота и неприятные, а иногда и невыносимые ощущения в области горла и рта[15].

Еще одним важным открытием является то, что передняя часть островковой коры активируется при восприятии мимического выражения гнева на лицах других людей[16]. Мэри Филлипс и ее коллеги показали, что интенсивность активации островковой коры пропорциональна степени выраженности наблюдаемой эмоции отвращения[17]. Их результаты были подтверждены Пьером Кролак-Сальмоном и его коллегами, которые, регистрируя в диагностических целях вызванные

---

[10] Craig (2002).

[11] Kaada *et al.* (1949); Frontera (1956); Showers and Lauer (1961).

[12] Mesulam and Mufson (1982a).

[13] Zald *et al.* (1998a); Zald and Pardo (2000); Royet *et al.* (2003).

[14] Royet *et al.* (2000; 2001; 2003); Zald and Pardo (1997); Zald *et al.* (1998b); Zald (2003).

[15] Penfield and Faulk (1955); Krolak-Salmon *et al.* (2003).

[16] Phillips *et al.* (1997; 1998); Sprengelmeyer *et al.* (1998); Schienle *et al.* (2002).

[17] Phillips *et al.* (1997).

потенциалы в островковой коре пациентов с эпилепсией, заметили, что передняя область островка избирательно активировалась в ответ на предъявление лиц, выражающих отвращение[18]. Кроме того, недавние клинические исследования предоставили ряд дальнейших доказательств важности активации островковой коры не только в формировании ощущений и реакций на стимулы, вызывающие отвращение, но и в восприятии отвращения, выраженного на лицах других.

Эндрю Кальдер и его коллеги[19] описали случай пациента (NK), который страдал от левостороннего повреждения островковой и прилежащей к ней коры после мозгового кровоизлияния. Он был неспособен распознавать эмоциональные выражения неприязни и отвращения, хотя его восприятие остальных эмоций не нарушилось. Он не мог воспринимать отвращение не только зрительно, но и на слух: к примеру, звук рвоты не имел для него никакого эмоционального значения, в отличие от смеха и других эмоциональных звуков. Это полимодальное нарушение также охватывало и его личный опыт: действительно, этот пациент утверждал, что несмотря на то, что он мог чувствовать страх или гнев, он был способен только на самое смутное чувство неприязни.

Ральф Адольфс и его коллеги[20] описали аналогичный случай. У пациента В были обширные билатеральные повреждения островковой коры. Как и NK, он был неспособен распознавать эмоциональные экспрессии отвращения. Чтобы подтвердить полимодальность нарушения, пациенту В предъявлялась серия ситуаций, которые типично вызывают реакции отвращения, такие как сглатывание, отрыжка, выплевывание пищи, сопровождаемые звуками рвоты и соответствующей мимикой. Пациент В не демонстрировал никаких признаков отвращения, продолжая утверждать, что пища очень вкусна. Его неспособность переживать отвращение подтверждалась тем фактом, что он не мог различать, что он ел, и продолжал глотать совершенно несъедобные вещи безо всякой реакции на пищу, которая была отвратительной для других.

Как можно видеть, данные клинических исследований, а также экспериментов с использованием томографических методов и электростимуляции говорят о том, что испытывание чувства отвращения и восприятие его у других основаны на едином нейронном субстрате,

---

[18] Krolak-Salmon *et al.* (2003).
[19] Calder *et al.* (2000).
[20] Adolphs *et al.* (2003).

и что в обоих случаях он включает в себя островок. Это позволяет предположить, что действительное понимание отвращения, переживаемого другими, то есть, явное осознание наблюдателем того, что чувствует в данный момент наблюдаемый, не предполагает и не основано на логических рассуждениях или ассоциативных когнитивных процессах. Однако, необходимо более явное доказательство существования соответствующего зеркального механизма и гарантий того, что при переживании отвращения и восприятии его у других активируется *одна и та же* область островковой коры.

Получение таких доказательств стало целью эксперимента, проведенного Бруно Викером и его коллегами[21]. Здоровые добровольцы участвовали в фМРТ-исследовании, состоящем из двух серий. В первой серии изучалось восприятие обонятельных стимулов: испытуемым предъявлялись приятные и неприятные запахи. Во второй серии, связанной с восприятием зрительных стимулов, им было предложено просмотреть видеоклипы, где люди нюхали три различных запаха: один приятный, один нейтральный и один неприятный, на которые они реагировали соответственно улыбкой, нейтральным выражением лица и гримасой отвращения (рис. 7.2).

Наибольший интерес представляет активация во время предъявления запахов двух мозговых структур: миндалины и островка. И приятные, и неприятные запахи активировали миндалину (подкорковую структуру, участвующую в различных эмоциональных процессах), причем области активации явно перекрывались (рис. 7.3 А, см. цв. вклейку).

Неприятные запахи, в свою очередь, активировали переднюю часть как правой, так и левой островковой коры, тогда как приятные — более заднюю область и только в правом полушарии (рис. 7.3 Б, см. цв. вклейку).

Во второй серии эксперимента только изображение гримасы отвращения активировало островок. Наиболее важно здесь то, что активация в передней части островка совпадала с той, которая возникала в ответ на вдыхание неприятных запахов (рис. 7.4).

Также наблюдалось определенное перекрытие зон в передней части правой поясной коры, активирующихся при вдыхании неприятных запахов и восприятии лиц, выражающих отвращении. И, напротив, при восприятии лиц не было обнаружено никакой активации в миндалине, что противоречит результатам некоторых более ранних

[21] Wicker *et al.* (2003).

Рисунок 7.2. Кадры из видеоклипов, использованных в качестве стимульного материала для исследования корковых зон и подкорковых центров, активирующихся при восприятии лиц, выражающих различные эмоции. Человек, которого снимали на видео, нюхал содержимое стаканов, в которых могли содержаться простая вода или раствор, обладающий приятным или неприятным запахом. На его лице, соответственно, выражались отвращение, удовольствие или нейтральное выражение в зависимости от содержимого стакана. В эксперименте были использованы видеозаписи шести человек, каждый из которых нюхал содержимое всех трех стаканов (Wicker et al. 2003)

исследований, где было показано различие между нейронными системами, обеспечивающими распознавание страха (в которое включена миндалина) и отвращения (в котором она практически не играет никакой важной роли)[22].

Эмпатия и эмоциональное окрашивание

Переживание отвращения и восприятие его у других, таким образом, имеют общий нейронный субстрат, в который входят передняя область левой островковой коры и правая поясная кора. Перекрытие зон, активирующихся при вдыхании неприятных запахов и наблюдении за выражением отвращения на лицах других людей, подтверждает гипотезу о том, что понимание эмоциональных состояний других

[22] См., например, работу Calder *et al.* (2001).

зависит от зеркального механизма, который кодирует сенсорную информацию непосредственно в терминах эмоций. Зрительные стимулы независимо и избирательно активируют те же области, которые включены в процесс эмоционального восприятия запахов, тем самым позволяя мгновенно понимать значение гримас отвращения и безо всякого труда отличать их от других эмоциональных выражений. Описанные выше случаи пациентов NK и B ясно показывают, насколько тесно их неумение понимать реакции окружающих было связано с неспособностью переживать собственные эмоции.

То, что мы сейчас так пространно излагали, верно для всех первичных эмоций, а не только для отвращения. К примеру, возьмем боль. Несколько лет назад Уильям Д. Хатчисон и его коллеги[23] провели эксперимент с регистрацией активности отдельных нейронов у пациентов, которые перенесли частичное удаление поясной коры в терапевтических целях. Было обнаружено, что в передней части этой коры имеются нейроны, отвечающие как на болевую стимуляцию руки пациента, так и при наблюдении пациентом за тем, как такую стимуляцию применяют к другим.

Не так давно Таня Сингер[24] и ее коллеги провели фМРТ-исследование, участники которого испытывали болезненный разряд электрического тока от электродов, расположенных на руке, тогда как в другом условии их просили смотреть, как те же электроды прикладывают к руке другого человека, к которому они испытывали сильную эмоциональную привязанность. Испытуемым говорили, что их близкий человек получит такой же удар током, который ранее получали они сами. В обоих экспериментальных условиях фокусы активности находились в передней островковой и поясной коре. Это говорит о том, что и за непосредственное переживание боли, и за ее представление отвечает один и тот же зеркальный механизм, такой же, как и в случае отвращения.

Таким образом, неудивительно, что представленная здесь интерпретация понимания эмоций не сильно отличается от предложенной Антонио Дамасио и его коллегами[25], хотя в одном аспекте они явно расходятся. С точки зрения Дамасио, в переживание эмоций и распознавание их у других включены области соматосенсорной и островковой коры. Восприятие выражения отвращения на лице другого

[23] Hutchison *et al.* (1999).

[24] Singer *et al.* (2004).

[25] См., например, Damasio (2003); Adolphs (2001; 2002; 2003).

человека в таком случае будет модифицировать активацию проекционных карт наблюдателя, так что он будет воспринимать эмоцию другого как свою собственную.

> Предполагаемый механизм такого рода переживаний есть разновидность того, что я назвал «воображаемой петлей тела» (*"as-if-body-loop"*). Она включает внутреннюю мозговую стимуляцию, состоящую из быстрой непрерывной модификации репрезентации собственного тела. Это происходит, когда определенные области мозга, такие как премоторная и префронтальная кора, передают сигналы непосредственно в зоны, отвечающие за восприятие собственного тела. Недавно были установлены наличие и локализация соответствующих типов нейронов. Они служат для репрезентации в мозге индивида движений, которые мозг сам видит у другого индивида, о чем и сигнализирует сенсомоторным структурам, так что соответствующие движения либо «просматриваются» заранее как потенциальные действия, либо выполняются явно[26].

Другими словами, наблюдение выражения эмоций на лицах других людей, по этой теории, активирует зеркальную систему в премоторной коре. Эти нейроны затем посылают копию своего паттерна активации (*эфферентную копию*) в соматосенсорную кору и островок. Активация этих зон, аналогично той, которая возникает при спонтанном выражении тех же эмоций («воображаемых») у наблюдателя, являлась бы корнем нашего понимания эмоциональных реакций окружающих.

Сейчас уже нет никакого сомнения в том, что в действительности наша моторная система отзеркаливает мимические движения других людей, но, как мы уже видели, это происходит и при отсутствии какого-либо эмоционального значения. На наш взгляд, излишне считать, что сенсорные зоны коры включены в распознавание эмоций окружающих (Дамасио и сам признавал это, когда он отмечал, что островок является наиболее важной частью «воображаемой» системы)[27]. Информация, поступающая из зрительных зон, содержит описание телесных и мимических выражений эмоций и направляется непосредственно в островок, где она независимо и специфично активирует зеркальный механизм, немедленно перекодирующий это описание в переживание соответствующей эмоции. Островок является центром

---

[26] Damasio (2003, p. 115—116).

[27] Ibid., p. 133.

зеркальной системы не только потому, что в этой зоне коры представлены состояния внутренних органов, но и потому, что он является висцеромоторным центром интеграции, при активации которого начинается преобразование сенсорного входа в висцеральные реакции.

Эксперименты, проведенные Викером и коллегами и Сингер и коллегами, а также исследования с использованием электростимуляции, которые мы описывали ранее, показывают, насколько эти висцеральные реакции определяют эмоциональные ответы пациентов и испытуемых, а также их восприятие эмоциональных ответов окружающих[28]. Это не означает, что мы неспособны распознавать эмоции окружающих без участия островка, но, по словам Уильяма Джемса, их восприятие нами «было бы по форме чисто познавательным актом, бледным, лишенным колорита и эмоциональной теплоты»[29]. Значит, эта «эмоциональная теплота», то есть, эмоциональная окраска, будет зависеть от разделения с другими висцеромоторных реакций, которые способствуют определению актуального эмоционального состояния.

Хорошо известно, что вид человека, которого рвет, вызывает аналогичную реакцию у наблюдателя, которого, может быть, и не тошнило до этого, но он точно будет испытывать это чувство тошноты, спазмов в желудке, и т. д., как если бы он только что съел или вдохнул что-то чрезвычайно неприятное. Тот факт, что висцеромоторные реакции, вызванные активацией островковой коры, не обязательно оказывают влияние на периферические центры, не означает, что они не имеют абсолютно никакого значения. Как раз наоборот, они представляют потенциальные висцеромоторные акты, которые могут как воплотиться в жизнь, так и остаться на чисто потенциальном уровне, но в обоих случаях они неизбежно приведут к пониманию наблюдателем эмоций окружающих.

Нам необязательно воспроизводить поведение других людей, чтобы понимать его эмоциональное значение, так же, как и понимание действий не требует их воспроизведения. Даже если при этом активируются разные корковые центры, наше восприятие моторных актов и эмоциональных реакций других объединяется тем, что в обоих случаях зеркальный механизм позволяет нашему мозгу мгновенно понимать то, что мы видим, чувствуем или воображаем, что делают другие, так как он запускает работу тех же нейронных систем (моторных или висцеромоторных, соответственно), которые

[28] Damasio (2003, p. 145).

[29] James (1890, p. 450). Цит. по: Джемс (1991).

ответственны за наши собственные действия и эмоции. Мы уже упоминали, что эта зеркальная система — не единственный мозговой механизм для того, чтобы понять действия и намерения других, и то же самое верно и для эмоций. Их можно также понимать и с помощью рефлексивной переработки сенсорных характеристик, связанных с тем, как они передаются в эмоциональных экспрессиях или действиях других. Важно помнить, однако, что такая обработка в отсутствие поддержки со стороны висцеромоторной зеркальной системы останется тем самым «лишенным колорита» восприятием, не обладающим для Джемса никакой «эмоциональной теплотой».

Мгновенное понимание эмоций других, которое предположительно происходит благодаря эмоциональной зеркальной системе, является необходимым условием эмпатии, лежащей в основе большинства более сложных отношений между индивидами. Однако, разделение эмоционального состояния другого на уровне висцеромоторных реакций и эмпатия по отношению к этому человеку — это две совершенно разные вещи. К примеру, если мы видим, как кто-то испытывает боль, мы сами не начинаем автоматически чувствовать сострадание к нему. Так происходит довольно часто, но эти два процесса различаются в том смысле, что второй следует из первого, но не наоборот. Более того, сострадание зависит не только от распознавания боли, но и от многих других факторов. Вот, к примеру, некоторые из них: кем является этот человек, испытывающий боль, какие отношения нас с ним связывают, можем мы представить себя на его месте или нет, можем ли мы взять на себя ответственность за его эмоциональное состояние, желания и ожидания, и так далее. Если это человек, которого мы знаем и любим, отражение эмоций, возникающее при восприятии его в затруднительном положении, может вызвать наше горе или сочувствие. Если, напротив, этот человек — наш враг, или он делает что-то, представляющее для нас угрозу, или мы сами — отъявленные садисты, тогда ситуация меняется радикально. Во всех этих случаях мы понимаем, что другой испытывает боль, но совсем не обязательно чувствуем сострадание к нему.

Вы можете вспомнить, что в эксперименте Викера испытуемых просили только смотреть видеоклипы, не давая им никаких дополнительных инструкций. Их не просили, в частности, ставить себя (образно говоря) на место того человека, которого они видели на экране, или представлять, что они испытывали бы на его месте. Они не знали, почему им нужно было смотреть, как другие нюхают содержимое стаканов. Поэтому тот факт, что вид эмоции отвращения активировал

те же зоны, что и непосредственное вдыхание мерзко пахнущих субстанций, показывает, что распознавание эмоционального состояния другого является автоматическим и мгновенным. Зеркальный механизм работает только во время восприятия определенных зрительных стимулов, и избирательность его ответов зависит только от них.

И снова аналогия с пониманием действий поможет прояснить нашу идею. Читатель может вспомнить, что непосредственный характер такого понимания способствует созданию общего пространства действий, которое лежит в основе более сложных форм взаимодействия (подражание, целенаправленная коммуникация, и т. д.), в свою очередь, основанных на зеркальных системах, сложность и дифференцированность которых все увеличивается. Аналогично, способность мозга отражать восприятие лиц и жестов других людей и мгновенно кодировать их в терминах висцеромоторных реакций обеспечивает мозговой субстрат для эмпатии и сопереживания, которое на различных уровнях и различными путями регулирует и направляет наше поведение и взаимоотношения с другими. Здесь также можно ожидать, что зеркальные системы приобретают все более сложное строение и организацию в зависимости от сложности и многообразия соответствующего эмоционального поведения.

Необходимо признать тот факт, что эти механизмы строятся и функционируют по единому принципу, такому же, как и при восприятии действий. Независимо от того, какие конкретные корковые зоны включены в этот процесс — моторные или висцеромоторные, — на уровне нейронов зеркальные системы обеспечивают понимание нашим взаимодействиям с окружающими, прежде чем оно будет опосредовано какими-либо концептуальными или языковыми средствами.

Начав с простого действия — взять со стола чашку кофе — мы проанализировали организацию моторной системы и ее функции, выявили нейронные механизмы, регулирующие наше взаимодействие с объектами вокруг нас. Прояснение природы и сферы действия зеркальных систем позволяет нам, таким образом, подготовить основания для дальнейших исследований мозговых процессов, обеспечивающих широкий круг наших повседневных действий, а также социальные и межличностные связи.

Литература

ВУНДТ В. Проблемы психологии народов. М.: Академический проект, 2010. — 136 с.

ВЫГОТСКИЙ Л. С. Мышление и речь. М.: Лабиринт, 2005. — 352 с.

ГИБСОН Дж. Экологический подход к зрительному восприятию: Пер. с англ. / Общ. ред. и вступ. ст. А. Д. Логвиненко. М.: Прогресс, 1988. — 464 с.

ДАРВИН Ч. О выражении эмоций у человека и животных. СПб.: Питер, 2001. — 384 с.

ДЖЕМС В. Психология. М.: Педагогика, 1991. — 368 с.

КОНДИЛЬЯК Э. Б. ДЕ. Сочинения: В трех томах. Том 1 / Общ. ред. В. М. Богуславского. М.: Мысль, 1980. — 334 с.

ЛУРИЯ А. Р. Основы нейропсихологии. Учебное пособие. 2-е изд. М.: Academia, 2002. — 384 с.

МАХ Э. Познание и заблуждение. Очерки по психологии исследования / Э. Мах. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2003. — 456 с.

МЕРЛО-ПОНТИ М. Феноменология восприятия (1945) / Пер. с фр. под ред. И. С. Вдовиной, С. Л. Фокина. СПб.: Ювента; Наука, 1999. — 606 с.

ПУАНКАРЕ А. О науке: Пер. с фр. / Под ред. Л. С. Понтрягина. 2-е изд., стер. М.: Наука. Главная редакция физико-математической литературы, 1990. — 736 с.

ADOLPHS, R. (2001), ‘The neurobiology of social cognition’. In Current Opinion in Neurobiology, 11, pp. 231—239.

ADOLPHS, R. (2002), ‘Neural systems for recognizing emotion’. In Current Opinion in Neurobiology, 12, pp. 169—177.

ADOLPHS, R. (2003), ‘Cognitive neuroscience of human social behavior’. In Nature Reviews Neuroscience, 4, pp. 165—178.

ADOLPHS, R., TRANEL, D. DAMASIO, A. R. (2003), ‘Dissociable neural systems for recognizing emotions’. In Brain and Cognition, 52, pp. 61—69.

AGLIOTI, S., SMANIA, N., MANFREDI, M., BERLUCCHI, G. (1996), 'Disownership of left hand and objects related to it in a patient with right brain damage'. In Neuroreport, 8, pp. 293—296.

ALLISON, T., PUCE, A., MCCARTHY, G. (2000), 'Social perception from visual cues: role of the STS region'. In Trends in Cognitive Sciences, 4, pp. 267—278.

ALTSCHULER, E. L., VANKOV, A., WANG, V., RAMACHANDRAN, V. S., PINEDA, J. A. (1997), 'Person see, person do: human cortical electrophysiological correlates of monkey see monkey do cell'. In Society of Neuroscience Abstracts, 719.17.

ALTSCHULER, E. L., VANKOV, A., HUBBARD, E. M., ROBERTS, E., RAMACHANDRAN, V. S., PINEDA, J. A. (2000), 'Mu wave blocking by observation of movement and its possible use as a tool to study theory of other minds'. In Society of Neuroscience Abstracts, 68.1.

ANDERSEN, R. A. (1987), 'Inferior parietal lobule function in spatial perception and visuomotor integration. In BROOKHART, J. M., MOUNTCASTLE, V. B. (editors), Handbook of Physiology. The Nervous System. Higher Function of the Brain. Section 1, vol. 5, American Physiological Society, Bethesda (MD), pp. 483—518.

ANDERSEN, R. A., SNYDER, A. L., BRADLEY, D. C., XING, J. (1997), 'Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements'. In Annual Review of Neuroscience, 20, pp. 303—330.

ARBIB, M. A. (1981), 'Perceptual structures and distributed motor control'. In BROOKS, V. B. (editor), Handbook of Physiology. Section 2: The Nervous System. Vol. 11: Motor Control. Williams and Wilkins, Baltimore, pp. 1449—1480.

ARBIB, M. A. (2002), 'Beyond the mirror system: imitation and evolution of language'. In NEHANIV, C., DAUTENHAHN, K. (editors), Imitation in Animals and Artifacts. MIT Press, Boston (MA), pp. 229—280.

ARBIB, M. A. (2005), 'From monkey-like action recognition to human language: an evolutionary framework for neurolinguistics'. In The Behavioral and Brain Sciences, 28, pp. 105—167.

ARMSTRONG, D. F. (1999), Original Signs. Gesture, Sign and the Sources of Language. Gallauder, Washington.

ARMSTRONG, D. F., STOKOE, W. C., WILCOX, S. E. (1995), Gesture and the Nature of Language. Cambridge University Press, Cambridge.

AUGUSTINE, J. R. (1996), 'Circuitry and functional aspects of the insular lobe in primates including humans'. In Brain Research Reviews, 22, pp. 229—244.

BEKKERING, H. (2002), 'Imitation: common mechanisms in the observation and execution of finger and mouth movements'. In PRINZ, W.,

MELTZOFF, A. N. (editors), The Imitative Mind: Development, Evolution and Brain Bases. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 163—182.

BEKKERING, H., WOHLSCHLÄGER, A. (2002), 'Action perception and imitation: a tutorial'. In PRINZ, W., HOMMEL, B. (editors), Attention and Performance XIX: Common Mechanisms in Perception and Action. Oxford University Press, Oxford, pp. 294—333.

BEKKERING, H., WOHLSCHLÄGER, A., GATTIS, M. (2000), 'Imitation of gestures in children is goal-directed'. In The Quarterly Journal of Experimental Psychology, 53A, pp. 153—164.

BERTHOZ, A. (1997), The Sense of Movement. Editions Odile Jacob, Paris.

BERTI, A., FRASSINETTI, F. (2000), 'When far becomes near: re-mapping of space by tool use'. In Journal of Cognitive Neuroscience, 12, pp. 415—420.

BERTI, A., RIZZOLATTI, G. (1992), 'Visual processing without awareness: evidence from unilateral neglect'. In Journal of Cognitive Neuroscience, 4, pp. 345—351.

BERTI, A., RIZZOLATTI, G. (2002), 'Coding near and far space'. In KARNATH, H.-O., MILNER, D., VALLAR, G. (editors), The Cognitive and Neural Bases of Spatial Neglect. Oxford University Press, Oxford, pp. 119—129.

BERTI, A., SMANIA, N., ALLPORT, A. (2001), 'Coding of far and near space in neglect patients'. In Neuroimage, 14, pp. 98—102.

BICKERTON, D. (1995), Language and Human Behavior. University of Washington Press, Washington.

BINKOFSKI, F., DOHLE, C., POSSE, S., STEPHAN, K. M., HEFTER, H., SEITZ, R. J., FREUND, H. J. (1998), 'Human anterior intraparietal area subserves prehension: a combined lesion and functional MRI activation study'. In Neurology, 50, pp. 1253—1259.

BINKOFSKI, F., BUCCINO, G., POSSE, S., SEITZ, R. J., RIZZOLATTI, G., FREUND, H. J. (1999), 'A fronto-parietal circuit for object manipulation in man: evidence from an fMRI study'. In The European Journal of Neuroscience, 11, pp. 3276—3286.

BISIACH, E., VALLAR, G. (2000), 'Unilateral neglect in humans'. In BOLLER, F., GRAFMAN, J., RIZZOLATTI, G. (editors), Handbook of Neuropsychology, 2a ed. Elsevier, Amsterdam, vol. 1, pp. 459—502.

BLAKEMORE, S. J., DECETY, J. (2001),'From the perception of action to the understanding of intention'. In Nature Neuroscience, 2, pp. 561—567.

BONIN, VON G., BAILEY, P. (1947), The Neocortex of Macaca Mulatta. University of Illinois Press, Urbana (IL).

BREMMER, F., SCHLACK, A., SHAH, N. J., ZAFIRIS, O., KUBISCHIK, M., HOFFMANN, K., ZILLES, K., FINK, G. R. (2001), 'Polymodal motion processing in posterior parietal and premotor cortex: a human fMRI study

strongly implies equivalencies between humans and monkeys'. In Neuron, 29, pp. 287—296.

BRETHERTON, I., FRITZ, J., ZAHN-WAXLER, C., RIDGEWAY, D. (1986), 'The acquisition and development of emotion language: a functionalist perspective'. In Child Development, 57, pp. 529—548.

BRODMANN, K. (1909), Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues. Barth, Leipzig.

BRUCE, C. J. (1988), 'Single neuron activity in the monkey's prefrontal cortex'. In RAKIC, P., SINGER, W. (editors), Neurobiology of Neocortex, Wiley, New York, pp. 297—329.

BRUCE, C. J., DESIMONE, R., GROSS, C. G. (1981), 'Visual properties of neurons in a polisensory area in superior temporal sulcus of the macaque'. In Journal of Neurophysiology, 46, pp. 369—384.

BUBNER, R. (1976), Handlung, Sprache und Vernunft. Grundbegriffe praktischer Philosophie, Suhrkamp, Frankfurt am Main.

BUCCINO, G., BINKOFSKI, F., FINK, G. R., FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V., SEITZ, R. J., ZILLES, K., RIZZOLATTI, G., FREUND, H.-J. (2001), 'Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study'. In The European Journal of Neuroscience, 13, pp. 400—404.

BUCCINO, G., LUI, F., CANESSA, N., PATTERI, I., LAGRAVINESE, G., BENUZZI, F., PORRO, C. A., RIZZOLATTI, G. (2004a), 'Neural circuits involved in the recognition of actions performed by non con-specifics: an fMRI study'. In Journal of Cognitive Neuroscience, 16, pp. 114—126.

BUCCINO, G., VOGT, S., RITZL, A., FINK, G. R., ZILLES, K., FREUND, H.-J., RIZZOLATTI, G. (2004b), 'Neural circuits underlying imitation learning of hand actions: an event-related fMRI study'. In Neuron, 42, pp. 323—334.

BUTTERWORTH, G., HARRIS, M. (1994), Principles of Developmental Psychology. Lawrence Erlbaum Associates, Hove, East Sussex (UK).

BYRNE, R. W. (1995), The Thinking Ape. Evolutionary Origins of Intelligence. Oxford University Press, Oxford.

BYRNE, R. W. (2002), 'Seeing actions as hierarchically organized structures: great ape manual skills'. In PRINZ, W., MELTZOFF, A. N. (editors), The Imitative Mind: Development, Evolution and Brain Bases. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 122—140.

BYRNE, R. W. (2003), 'Imitation as behaviour parsing'. In Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, 358, pp. 529—536.

BYRNE, R. W., RUSSON, A. E. (1998), 'Learning by imitation: a hierarchical approach'. In The Behavioral and Brain Sciences, 21, pp. 667—712.

CALDER, A. J., KEANE, J., MANES, F., ANTOUN, N., YOUNG, A. W. (2000), 'Impaired recognition and experience of disgust following brain injury'. In Nature Neuroscience, 3, pp. 1077—1078.

CALDER, A. J., LAWRENCE, A. D., YOUNG, A. W. (2001), 'Neuropsychology of fear and loathing'. In Nature Reviews Neuroscience, 2, pp. 352—363.

CALVO-MERINO, B., GLASER, D. E., GRÉZES, J., PASSINGHAM, R. E., HAGGARD, P. (2005), 'Action observation and acquired motor skills: an fMRI study with expert dancers'. In Cerebral Cortex, 15, 8, pp. 1243—1249.

CAMINITI, R., FERRAINA, S., JOHNSON, P. B. (1996), 'The sources of visual information to the primate frontal lobe: a novel role for the superior parietal lobule'. In Cerebral Cortex, 6, pp. 319—328.

CAMPBELL, A. W. (1905), Histological Studies on the Localization of Cerebral Function. Cambridge University Press, Cambridge.

CHANGEUX, J.-P., RICOEUR, P. (1998), La nature et la régie: Ce qui fait que nous pensons. Paris, Odile Jacob.

CHAO, L. L., MARTIN, A. (2000), 'Representation of manipulable man-made objects in the dorsal stream'. In Neuroimage, 12, pp. 478—484.

CHENEY, D. L., SEYFARTH, R. M. (1990), How Monkeys See the World. Inside the Mind of Another Species. University of Chicago Press, Chicago/London.

CHIARUGI, G. (1954), Istituzioni di anatomia dell'uomo. Società editrice libraria, Milano.

CHIEFFI, S., FOGASSI, L., GALLESE, V., GENTILUCCI, M. (1992), 'Prehension movements directed to approaching objects: influence of stimulus velocity on the transport and the grasp components'. In Neuropsychologia, 30, pp. 877—897.

COCHIN, S., BARTHELEMY, C., LEJEUNE, B., ROUX, S., MARTINEAU, J. (1998), 'Perception of motion and qEEG activity in human adults'. In Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 107, pp. 287—295.

COCHIN, S., BARTHELEMY, B., ROUX, S., MARTINEAU, J. (1999), 'Observation and execution of movement: similarities demonstrated by quantified electroencephalography'. In The European Journal of Neuroscience, 11, pp. 1839—1842.

COHEN-SEAT, G., GASTAUT, H. J., FAURE, J., HEUYER, G. (1954), 'Études expérimentales de l'activité nerveuse pendant la projection cinematographique'. In Revue International de Filmologie, 5, pp. 7—64.

COLBY, C. L., DUHAMEL, J.-R. (1991), 'Heterogeneity of extrastriate visual areas and multiple parietal areas in the macaque monkeys'. In Neuropsychologia, 29, pp. 517—537.

COLBY, C. L., GOLDBERG, M. E. (1999), ‘Space and attention in parietal cortex’. In Annual Review of Neuroscience, 22, pp. 319—349.

COLBY, C. L., GATTASS, R., OLSON, C. R., GROSS, C. G. (1988),‘Topographical organization of cortical afferents to extrastriate visual area PO in the macaque: a dual tracer study’. In The Journal of Comparative Neurology, 269, pp. 392—413.

COLBY, C. L., DUHAMEL, J.-R., GOLDBERG, M. E. (1993), ‘Ventral intraparietal area of the macaque: anatomic location and visual response properties’. In Journal of Neurophysiology, 69, pp. 902—914.

CONDILLAC, E. BONNOT DE (1746), An Essay on the Origin of Human Knowledge; being a supplement to Mr. Locke‘s Essay on the Human Understanding. Engl. Trans. Gainesville, Fla: Scholars’ Facsimiles and Reprints 1971.

CORBALLIS, M. C. (1992), ‘On the evolution of language and generativity’. In Cognition, 44, pp. 197—226.

CORBALLIS, M. C. (2002), From Hand to Mouth: The Origins of Language. Princeton University Press, Princeton.

CORBALLIS, M. C. (2003), ‘From hand to mouth: gestures, speech, and the evolution of right-handedness’. In The Behavioral and Brain Sciences, 26, pp. 199—260.

COWEY, A., SMALL, M., ELLIS, S. (1994), ‘Left visual-spatial neglect can be worse in far than in near space’. In Neuropsychologia, 32, pp. 1059—1066.

COWEY, A., SMALL, M., ELLIS, S. (1999), ‘No abrupt change in visual hemineglect from near to far space’. In Neuropsychologia, 37, pp. 1—6.

CRAIG, A. D. (2002), ‘How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body’. In Nature Reviews of Neuroscience, 4, pp. 2051—2062.

DAMASIO, A. R. (2003), Looking for Spinoza: Joy, Sorrow and the Feeling Brain. Harcourt, New York.

DARWIN, C. R. (1872), The Expression of the Emotions in Man and Animals. John Murray, London. First edition.

DECETY, J., PERANI, D., JEANNEROD, M., BETTINARDI, V., TADARY, B., WOODS, R., MAZZIOTTA, J. C., FAZIO, F. (1994), ‘Mapping motor representations with positron emission tomography’. In Nature, 371, pp. 600—602.

DE RENZI, E. (1982), Disorders of Space Exploration and Cognition. John Wiley, Chichester (UK).

DESIMONE, R., ALBRIGHT, T. D., GROSS, C. G., BRUCE, C. (1984), ‘Stimulus selective properties of inferior temporal neurons in the macaque’. In Journal of Neuroscience, 4, pp. 2051—2062.

DE WAAL, F. B. M. (1982), Chimpanzee Politics. Power and Sex among Apes. Harper & Row, New York.

DI PELLEGRINO, G., FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V., RIZZOLATTI, G. (1992), 'Understanding motor events: a neurophysiological study'. In Experimental Brain Research, 91, pp. 176—180.

DI PELLEGRINO, G., LÀDAVAS, E., FARNÉ, A. (1997), 'Seeing where your hands are'. In Nature, 388, p. 730.

DONALD, M. (1991), 'Origins of the modern mind: three stages in the evolution of cognition and culture'. Harvard University Press, Cambridge (MA), and London.

ECONOMO, C. VON, KOSKINAS, G. N. (1925), Die Cytoarchitektonik der Hirnrinde des erwachsenen Menschen. Springer, Wien.

EHRSSON, H. H., FAGERGREN, A., JONSSON, T., WESTLING, G., JOHANSSON, R. S., FORSSBERG, H. (2000), 'Cortical activity in precision- versus power-grip tasks: an fMRI study'. In Journal of Neurophysiology, 83, pp. 528—536.

EVARTS, E. V., SHINODA, Y., WISE, S. P. (1984), Neurophysiological Approaches to Higher Brain Functions. Wiley, New York.

FADIGA, L., FOGASSI, L., PAVESI, G., RIZZOLATTI, G. (1995), 'Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study'. In Journal of Neurophysiology, 73, pp. 2608—2611.

FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V., RIZZOLATTI, G. (2000), 'Visuomotor neurons: ambiguity of the discharge or 'motor' perception?'. In International Journal of Psychophysiology, 35, pp. 165—177.

FADIGA, L., CRAIGHERO, L., BUCCINO, G., RIZZOLATTI, G. (2002), 'Speech listening specifically modulates the excitability of tongue muscles: a TMS study'. In The European Journal of Neuroscience, 17, pp. 1703—1714.

FAGG, A. H., ARBIB, M. A. (1998), 'Modelling parietal-premotor interactions in primate control grasping'. In Neural Networks, 11, pp. 1277—1308.

FALK, D. (1983), 'The Taung endocast: a reply to Holloway'. In American Journal of Physical Anthropology, 60, pp. 17—45.

FERRARI, P. F., GALLESE, V., RIZZOLATTI, G., FOGASSI, L. (2003), 'Mirror neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex'. In The European Journal of Neuroscience, 17, pp. 1703—1714.

FIELD, T., WOODSON, R., GREENBERG, R., COHEN, D. (1982), 'Discrimination and imitation of facial expressions by neonates'. In Science, 218, pp. 179—181.

FOGASSI, L., FERRARI, P. F. (2005), 'Neurones miroir, gestes et évolution du langage'. In Primatologie, 6, pp. 263—286.

FOGASSI, L., GALLESE, V. (2002), ‘The neural correlates of action understanding in non-human primates’. In STAMENOV, M. I., GALLESE, V. (editors), Mirror Neurons and the Evolution of Brain and Language Advances in Consciousness Research. John Benjamins Publishing & Co., Amsterdam, pp. 13—55.

FOGASSI, L., GALLESE, V., DI PELLEGRINO, G., FADIGA, L., GENTILUCCI, M., LUPPINO, G., MATELLI, M., PEDOTTI, A., RIZZOLATTI, G. (1992), ‘Space coding by premotor cortex’. In Experimental Brain Research, 89, pp. 686—690.

FOGASSI, L., GALLESE, V., FADIGA, L., LUPPINO, G., MATELLI, M., RIZZOLATTI, G. (1996a), ‘Coding of peripersonal space in inferior premotor cortex (F4)’. In Journal of Neurophysiology, 76, pp. 141—157.

FOGASSI, L., GALLESE, V., FADIGA, L., RIZZOLATTI, G. (1996b), ‘Space coding in inferior premotor cortex (area F4): facts and speculations’. In LACQUANITI, F., VIVIANI, P. (editors), Neural Bases of Motor Behaviour. Kluwer, Dordrecht, pp. 99—120.

FOGASSI, L., GALLESE, V., FADIGA, L., RIZZOLATTI, G. (1998), ‘Neurons responding to the sight of goal-directed hand/arm actions in the parietal area PF (7b) of the macaque monkey’. In Society for Neuroscience Abstracts, 24, 257.5.

FOGASSI, L., GALLESE, V., BUCCINO, G., CRAIGHERO, L., FADIGA, L., RIZZOLATTI, G. (2001), ‘Cortical mechanisms for the visual guidance of hand grasping movements in the monkey: a reversible inactivation study’. In Brain, 124, pp. 571—586.

FOGASSI, L., FERRARI, P. F., GESIERICH, B., ROZZI, S., CHERSI, F., RIZZOLATTI, G. (2005), ‘Parietal lobe: from action organization to intention understanding’. In Science, 308, pp. 662—667.

FRASSINETTI, F., ROSSI, M., LÀDAVAS, E. (2001), ‘Passive limb movements improve visual neglect’. In Neuropsychologia, 39, pp. 725—733.

FREUND, H.-J. (1996), ‘Historical Overview’. In LUDERS, H. O. (editor), Supplementary Sensorimotor Area. Lippincott-Raven Publishing, Philadelphia, pp. 17—27.

FRONTERA, J. G. (1956), ‘Some results obtained by electrical stimulation of the cortex of the island of Reil in the brain of the monkey (Macaca mulatta)’. In The Journal of Comparative Neurology, 105, pp. 365—394.

FUNAHASHI, S., BRUCE, C. J., GOLDMAN-RAKIC, P. S. (1990), ‘Mnemonic coding of visual space in the monkey’s dorsolateral prefrontal cortex’. In Journal of Neurophysiology, 63, pp. 814—831.

FUSTER, J. M. (1989), The Prefrontal Cortex. Raven Press, New York.

FUSTER, J. M., ALEXANDER, G. E. (1971), ‘Neuron activity related to short-term memory’. In Science, 173, pp. 652—654.

GALEA, M. P., DARIAN-SMITH, I. (1994), 'Multiple corticospinal neuron populations in the macaque monkey are specified by their unique cortical origins, spinal terminations, and connections'. In Cerebral Cortex, 4, pp. 166—194.

GALLESE, V. (2000), 'The inner sense of action. Agency and motor representations'. In Journal of Consciousness Studies, 7, 10, pp. 23—40.

GALLESE, V. (2001), 'The "shared manifold" hypothesis: from mirror neuron to empathy'. In Journal of Consciousness Studies, 8, pp. 33—50.

GALLESE, V. (2005), 'Embodied simulation: from neurons to phenomenal experience'. In Phenomenology and the Cognitive Sciences, 4, pp. 23—48.

GALLESE, V., MURATA, A., KASEDA, M., NIKI, N., SAKATA, H. (1994), 'Deficit of hand preshaping after muscimol injection in monkey parietal cortex'. In Neuroreport, 5, pp. 1525—1529.

GALLESE, V., FADIGA, L., FOGASSI, L., RIZZOLATTI, G. (1996), 'Action recognition in the premotor cortex'. In Brain, 119, pp. 593—609.

GALLESE, V., CRAIGHERO, L., FADIGA, L., FOGASSI, L. (1999), 'Perception through action'. In Psyche, 5, p. 21.

GALLESE, V., FOGASSI, L., FADIGA, L., RIZZOLATTI, G. (2002), 'Action representation and the inferior parietal lobule'. In PRINZ, W., HOMMEL, B. (editors), Attention and Performance XIX: Common Mechanisms in Perception and Action. Oxford University Press, Oxford, pp. 335—355.

GALLESE, V., KEYSERS, C., RIZZOLATTI, G. (2004), 'A unifying view of the basis of social cognition'. In Trends in Cognitive Sciences, 8, 9, pp. 396—403.

GALLETTI, C., FATTORI, P., KUTZ, D. F., BATTAGLINI, P. P. (1999), 'Brain location and visual topography of cortical area V6A in the macaque monkey'. In The European Journal of Neuroscience, 11, pp. 575—582.

GALLETTI, C., GAMBERINI, M., KUTZ, D. F., FATTORI, P., LUPPINO, G., MATELLI, M. (2001), 'The cortical connections of area V6A: an occipito-parietal network processing visual information'. In The European Journal of Neuroscience, 13, pp. 1572—1588.

GAMBERINI, M., GALLETTI, C., LUPPINO, G., MATELLI, M. (2002), 'Cytoarchitectonic organization of the functionally defined areas V6 and V6A in the parieto-occipital cortex of macaque brain'. In Journal of Physiology, 543P, 113P.

GANGITANO, M., MOTTAGHY, F. M., PASCUAL-LEONE, A. (2001), 'Phase specific modulation of cortical motor output during movement observation'. In Neuroreport, 12, pp. 1489—1492.

GASTAUT, H. J., BERT, J. (1954), 'EEG changes during cinematographic presentation'. In Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 6, pp. 433—444.

GENTILUCCI, M. (2003), ‘Grasp observation influences speech production’. In The European Journal of Neuroscience, 17, pp. 179—184.

GENTILUCCI, M., SCANDOLARA, C., PIGAREV, I. N., RIZZOLATTI, G. (1983),‘Visual responses in the postarcuate cortex (area 6) of the monkey that are independent of eye position’. In Experimental Brain Research, 50, pp. 464—468.

GENTILUCCI, M., FOGASSI, L., LUPPINO, G., MATELLI, M., CAMARDA, R., RIZZOLATTI, G. (1988), ‘Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. I. Somatotopy and the control of proximal movements’. In Experimental Brain Research, 71, pp. 475—490.

GENTILUCCI, M., BENUZZI, F., GANGITANO, M., GRIMALDI, S. (2001), ‘Grasp with hand and mouth: a kinematic study on healthy subjects’. In Journal of Neurophysiology, 86, pp. 1685—1699.

GIBSON, J. J. (1979), The Ecological Approach to Visual Perception. Houghton Mifflin, Boston Houghton Mifflin.

GIBSON, K. R., JESSEE, S. (1999), ‘Language evolution and expansions of multiple neurological processing areas’. In KING, B. J. (editor), The Origins of Language. What Nonhuman Primates Can Tell Us. School of American Research Press, Santa Fe (NM), pp. 189—227.

GODSCHALK, M., LEMON, R. N., KUYPERS, H. G., RONDAY, H. K. (1984), ‘Cortical afferents and efferents of monkey postarcuate area: an anatomical and electrophysiological study’. In Experimental Brain Research, 56, pp. 410—424.

GOLDBERG, M. E., BRUCE, C. J. (1990), ‘Primate frontal eye fields. III. Maintenance of a spatially accurate saccade signal’. In Journal of Neurophysiology, 64, pp. 489—508.

GOLDBERG, M. E., COLBY, C. L., DUHAMEL, J.-R. (1990), ‘The representation of visuomotor space in the parietal lobe of the monkey’. In Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 55, pp. 729—739.

GOODALE, M. A., MILNER, A. D. (1992), ‘Separate visual pathways for perception and action’. In Trends in Neurosciences, 15, pp. 20—25.

GOODALL, J. (1986), The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior. Harvard University Press, Cambridge (MA).

GRAFTON, S. T., ARBIB, M. A., FADIGA, L., RIZZOLATTI, G. (1996), ‘Localization of grasp representations in humans by PET: 2. Observation compared with imagination’. In Experimental Brain Research, 112, pp. 103—111.

GRAFTON, S. T., FADIGA, L., ARBIB, M. A., RIZZOLATTI, G. (1996) ‘Premotor cortex activation during observation and naming of familiar tools’. In Neuroimage, 6, pp. 231—236.

GRAZIANO, M. S. A., GROSS, C. G. (1994), ‘Mapping space with neurons’. In Current Directions in Psychological Science, 3, 5, pp. 164—167.

GRAZIANO, M. S. A., GROSS, C. G. (1995), 'The representation of extrapersonal space. A possible role for bimodal, visual-tactile neurons'. In GAZZANIGA, M. S. (editor), The Cognitive Neurosciences. MIT Press, Cambridge (MA).

GRAZIANO, M. S. A., GROSS, C. G. (1998), 'Spatial maps for the control of movement'. In Current Opinion in Neurobiology, 8, pp. 195—201.

GRAZIANO, M. S. A., YAP, G. S., GROSS, C. G. (1994), 'Coding of visual space by premotor neurons'. In Science, 266, pp. 1054—1057.

GRAZIANO, M. S. A., HU, X., GROSS, C. G. (1997), 'Visuo-spatial properties of ventral premotor cortex'. In Journal of Neurophysiology, 77, pp. 2268—2292.

GRAZIANO, M. S. A., REISS, L. A. J., GROSS, C. G. (1999), 'A neural representation of the location of nearby sounds'. In Nature, 397, pp. 428—430.

GREENWALD, A. G. (1970), 'Sensory feedback mechanisms in performance control: with special reference to the ideo-motor mechanism'. In Psychological Review, 77, pp. 73—99.

GRÉZES, J., DECETY, J. (2001), 'Functional anatomy of execution, mental simulation, observation and verb generation of actions: a meta-analysis'. In Human Brain Mapping, 12, pp. 1—19.

GRÉZES, J., COSTES, N., DECETY, J. (1998), 'Top-down effect of strategy on the perception of human biological motion: a PET investigation'. In Cognitive Neuropsychology, 15, pp. 553—582.

HADAR, U., WENKERT-OLENIK, D., KRAUSS, R., SOROKER, N. (1998), 'Gesture and processing of the speech: neuropsychological evidence'. In Brain and Language, 62, pp. 107—126.

HALLIGAN, P. W., MARSHALL, J. C. (1991), 'Left neglect for near but not far space in man'. In Nature, 350, pp. 498—500.

HANLON, R. E., BROWN, J. W., GERSTMAN, L. J. (1990), 'Enhancement of naming in nonfluent aphasia through gesture'. In Brain and Language, 38, pp. 298—314.

HARI, R., FORSS, N., AVIKAINEN, S., KIRVESKARI S., SALENIUS, S., RIZZOLATTI, G. (1998), 'Activation of human primary motor cortex during action observation: a neuromagnetic study'. In Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America, 95, pp. 15061—15065.

HAUSER, M. D. (1996), The Evolution of Communication. MIT Press, Cambridge (MA).

HAUSER, M. D., CHOMSKY, N., FITCH, W. T. (2002), 'The faculty of language: what is it, who has it, and how did it evolve?'. In Science, 286, pp. 2526—2528.

HE, S. Q., DUM, R. P., STRICK, P. L. (1993), 'Topographic organization of corticospinal projections from the frontal lobe: motor areas on the lateral surface of the hemisphere'. In Journal of Neuroscience, 13, pp. 952—980.

HE, S. Q., DUM, R. P., STRICK, P. L. (1995), Topographic organization of corticospinal projections from the frontal lobe: motor areas on the medial surface of the hemisphere'. In Journal of Neuroscience, 15, pp. 3284—3306.

HEISER, M., IACOBONI, M., MAEDA, F., MARCUS, J., MAZZIOTTA, J. C. (2003), 'The essential role of Broca's area in imitation'. In The European Journal of Neuroscience, 17, pp. 1123—1128.

HENNEMAN, E. (1984), 'Organization of the motor system. A preview'. In MOUNTCASTLE, V. B., Medical Physiology, XIV Edition, The C. V. Mosby Company, Saint Louis, pp. 669—673.

HEYES, C. (2001), 'Causes and consequences of imitation'. In Trends in Cognitive Sciences, 5, pp. 253—261.

HOLLOWAY, R. L. (1983), 'Human paleontological evidence relevant to language behavior'. In Human Neurobiology, 2, pp. 105—114.

HOLLOWAY, R. L. (1985), 'The past, present, and future significance of the lunate sulcus in early hominid evolution'. In TOBIAS, P. V. (editor), Hominid Evolution. Past, Present, and Future. Allen R. Liss, New York, pp. 47—62.

HUTCHISON, W. D., DAVIS, K. D., LOZANO, A. M., TASKER, R. R., DOSTROVSKY, J. O. (1999), 'Pain related neurons in the human cingulate cortex'. In Nature Neuroscience, 2, pp. 403—405.

HYVÄRINEN, J. (1981), 'Regional distribution of functions in parietal association area 7 of the monkey'. In Brain Research, 206, pp. 287—303.

IACOBONI, M., WOODS, R. P., BRASS, M., BEKKERING, H., MAZZIOTTA, J. C., RIZZOLATTI, G. (1999), 'Cortical mechanisms of human imitation'. In Science, pp. 2526—2528.

IACOBONI, M., KOSKI, L. M., BRASS, M., BEKKERING, H., WOODS, R. P., DUBEAU, M. C., MAZZIOTTA, J. C., RIZZOLATTI, G. (2001), 'Reafferent copies of imitated actions in the right superior temporal cortex'. In Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America, 98, 24, pp. 13995—13999.

IACOBONI, M., MOLNAR-SZAKACS, I., GALLESE, V., BUCCINO, G., MAZZIOTTA, J. C., RIZZOLATTI, G. (2005), 'Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system'. In PLoS Biology, 3, pp. 529—535.

INGLE, D. (1967), 'Two visual mechanisms underlying the behavior of fish'. In Psychologische Forschung, 31, pp. 44—51.

INGLE, D. (1973), 'Two visual systems in the frog'. In Science, 181, pp. 1053—1055.

IRIKI, A., TANAKA, M., IWAMURA, Y. (1996), 'Coding of modified body schema during tool use by macaque postcentral neurons'. In Neuroreport, 7, pp. 2325—2330.

JACOB, P., JEANNEROD, M. (2003), Ways of Seeing. The Scope and Limits of Visual Cognition. Oxford University Press, New York.

JAMES, W. (1890), Principles of Psychology. Holt, Rinehart & Winston, New York.

JEANNEROD, M. (1988), The Neural and Behavioural Organization of Goal-directed Movements. Oxford University Press, Oxford.

JEANNEROD, M. (1994), 'The representing brain: neural correlates of motor intention and imagery'. In Behavioral Brain Sciences, 17, pp. 187—245.

JEANNEROD, M. (1997), The Cognitive Neuroscience of Action. Blackwell, Oxford.

JEANNEROD, M. (2006), Motor Cognition. Oxford University Press. Oxford.

JEANNEROD, M., ARBIB, M. A., RIZZOLATTI, G., SAKATA, H. (1995), 'Grasping objects: the cortical mechanisms of visuomotor transformation'. In Trends in Neuroscience, 18, pp. 314—320.

JELLEMA, T., BAKER, C. I., WICKER, B., PERRETT, D. I. (2000), 'Neural representation for the perception of the intentionality of actions'. In Brain and Cognition, 44, pp. 280—302.

JELLEMA, T., BAKER, C. I., ORAM, M. W., PERRETT, D. I. (2002), 'Cell populations in the banks of the superior temporal sulcus of the macaque monkey and imitation'. In MELTZOFF, A. N., PRINZ, W. (editors), The Imitative Mind: Development, Evolution and Brain Bases. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 267—290.

JÜRGENS, U. (1995), 'Neuronal control of vocal production in humans and non humans primates'. In ZIMMERMAN, E., NEWMAN, J. D., JÜRGENS, U. (editors), Current Topics in Primate Vocal Communication. Plenum Press, New York, pp. 199—206.

JÜRGENS, U. (2002), 'Neural pathways underlying vocal control'. In Neuroscience and Biobehavioral Review, 26, pp. 235—258.

KAADA, B. R., PRIBRAM, K. H., EPSTEIN, J. (1949), 'Respiratory and vascular responses in monkeys from temporal pole, insula, orbital surface and cingulate gyrus'. In Journal of Neurophysiology, 12, pp. 347—356.

KAWATO, M. (1997), 'Bidirectional theory approach to consciousness'. In ITO, M., MIYASHITA, Y., ROLLS, E. T. (editors), Cognition, Computation and consciousness. Oxford University Press, Oxford, pp. 223—248.

KAWATO, M. (1999), 'Internal models for motor control and trajectory planning'. In Current Opinion in Neurobiology, 9, pp. 718—727.

KEIZER, K., KUYPERS, H. G. J. M. (1989), ‘Distribution of corticospinal neurons with collaterals to the lower brain stem reticular formation in monkey (Macaca fascicularis)’. In Experimental Brain Research, 74, pp. 311—318.

KEYSERS, C., KOHLER, E., UMILTÀ, M. A., FOGASSI, L., RIZZOLATTI, G., GALLESE, V. (2003), ‘Audio-visual mirror neurons and action recognition’. In Experimental Brain Research, 153, pp. 628—636.

KOHLER, E., KEYSERS, C., UMILTÀ, M. A., FOGASSI, L., GALLESE, V., RIZZOLATTI, G. (2002), ‘Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons’. In Science, 297, pp. 846—848.

KOSKI, L., WOHLSCHLÄGER, A., BEKKERING, H., WOODS, R. P., DUBEAU, M. C. (2002), ‘Modulation of motor and premotor activity during imitation of target-directed actions’. In Cerebral Cortex, 12, pp. 847—855.

KOSKI, L., IACOBONI, M., DUBEAU, M. C., WOODS, R. P., MAZZIOTTA, J. C. (2003), ‘Modulation of cortical activity during different imitative behaviors’. In Journal of Neurophysiology, 89, pp. 460—471.

KRAMS, M., RUSHWORTH, M. F., DEIBER, M. P., FRACKOWIAK, R. S., PASSINGHAM, R. E. (1998), ‘The preparation, execution and suppression of copied movements in the human brain’. In Experimental Brain Research, 120, pp. 386—398.

KROLAK-SALMON, P., HENAFF, M. A., ISNARD, J., TALLON-BAUDRY, C., GUENOT, M., VIGHETTO, A., BERTRAND, O., MAUGUIERE, F. (2003), ‘An attention modulated response to disgust in human ventral anterior insula’. In Annals of Neurology, 53, pp. 446—453.

LACQUANITI, F., GUIGON, E., BIANCHI, L., FERRAINA, S., CAMINITI, R. (1995), ‘Representing spatial information for limb movement: role of area 5 in the monkey’. In Cerebral Cortex, 5, pp. 391—409.

LÀDAVAS, E., DI PELLEGRINO, G., FARNÉ, A., ZELONI, G. (1998a), ‘Neuropsychological evidence of an integrated visuotactile representation of peripersonal space in humans’. In Journal of Cognitive Neuroscience, 10, pp. 581—589.

LÀDAVAS, E., ZELONI, G., FARNÉ, A. (1998b), ‘Visual peripersonal space centred on the face in humans’. In Brain, 121, pp. 2317—2326.

LEINONEN, L., NYMAN, G. (1979), ‘II. Functional properties of cells in anterolateral part of area 7 associative face area of awake monkeys’. In Experimental Brain Research, 34, pp. 321—333.

LEINONEN, L., HYVÄRINEN, J., NYMAN, G., LINNANKOSKI, I. (1979), ‘I. Function properties of neurons in lateral part of associative area 7 in awake monkeys’. In Experimental Brain Research, 34, pp. 299—320.

LIBERMAN, A. M. (1993), 'Some assumptions about speech and how they changed'. In Haskins Laboratories Status Report on Speech Research, 113, pp. 1—32.

LIEBERMAN, P. (1975), On the Origins of Language. An Introduction to the Evolution of Human Speech. MacMillan Publishing Co., New York.

LIBERMAN, A. M., WHALEN, D. H. (2000), 'On the relation of speech to language'. In Trends in Cognitive Neuroscience, 4, pp. 187—196.

LIVET, P. (1997), 'Modéles de la motricité et théorie de l'action'. In PETIT, J.-L. (editor), Les neurosciences et la philosophie de l'action. Vrin, Paris, pp. 341—361.

LOTZE, H. (1852), Medicinische Psychologie oder Physiologie der Seele. Weidmannsche Buchandlung, Leipzig.

LUPPINO, G., RIZZOLATTI, G. (2000), 'The organization of the frontal motor cortex'. In News in Physiological Sciences, 15, pp. 219—224.

LUPPINO, G., MATELLI, M., CAMARDA, R., GALLESE, V., RIZZOLATTI, G. (1991), 'Multiple representations of body movements in mesial area 6 and the adjacent cingulated cortex: an intercortical microstimulation study'. In The Journal of Comparative Neurology, 311, pp. 463—482.

LUPPINO, G., MATELLI, M., CAMARDA, R., RIZZOLATTI, G. (1993), 'Corticocortical connections of area F3 (SMA-Proper) and area F6 (Pre-SMA) in the macaque monkey'. In The Journal of Comparative Neurology, 338, pp. 114—140.

LUPPINO, G., MURATA, A., GOVONI, P., MATELLI, M. (1999), 'Largely segregated parietofrontal connections linking rostral intraparietal cortex (areas AIP and VIP) and the ventral premotor cortex (areas F5 and F4)'. In Experimental Brain Research, 128, pp. 181—187.

LURIJA, A. R. (1973), The Working Brain. An Introduction to Neuropsychology. Penguin Books, Harmondsworth.

MACH, E. (1905), Knowledge and Error. Sketches on the Psychology of Enquiry. Engl. Trans. Reidel, Dordrecht 1967.

MACNEILAGE, P. F. (1998), 'The frame/content theory of evolution of speech production'. In The Behavioral and Brain Sciences, 21, pp. 499—511.

MAEDA, F., KLEINER-FISMAN, G., PASCUAL-LEONE, A. (2002), 'Motor facilitation while observing hand actions: specificity of the effect and role of observer's orientation'. In Journal of Neurophysiology, 87, pp. 1329—1335.

MAESTRIPIERI, D. (1996), 'Gestural communication and its cognitive implications in pigtail macaques (Macaca nemestrina)'. In Behaviour, 133, pp. 997—1022.

MARSHALL, J. F., HALLIGAN, P. W. (1988), 'Blindsight and insight in visuo-spatial neglect'. In Nature, 311, pp. 445—462.

MARTIN, A., WIGGS, C. L., UNGERLEIDER, L. G. HAXBY, J. V. (1996), 'Neural correlates of category-specific knowledge'. In Nature, 379, pp. 649—652.

MASSARO, D. W. (1990), 'An information-processing analysis of perception and action'. In NEUMANN, O., PRINZ, W. (editors), Relationship between Perception and Action: Current Approaches. Springer, Berlin, pp. 133—166.

MATELLI, M., LUPPINO, G. (1998), 'Functional anatomy of human motor cortical areas'. In BOLLER, F., GRAFMAN, J. (editors), Handbook of Neurophysiology. Elsevier Science, Amsterdam, vol. 11, pp. 9—26.

MATELLI, M., LUPPINO, G., RIZZOLATTI, G. (1985), 'Patterns of cytochrome oxidase activity in the frontal agranular cortex of the macaque monkey'. In Behavioural Brain Research, 18, pp. 125—136.

MATELLI, M., CAMARDA, R., GLICKSTEIN, M., R1ZZOLATTI, G. (1986), 'Afferent and efferent projections of the inferior area 6 in the macaque monkey'. In The Journal of Comparative Neurology, 251, pp. 291—298.

MATELLI, M., LUPPINO, G., RIZZOLATTI, G. (1991), 'Architecture of superior and mesial area 6 and of the adjacent cingulate cortex'. In The Journal of Comparative Neurology, 311, pp. 445—462.

MATSUMARA, M., KUBOTA, K. (1979), 'Cortical projection of hand-arm motor area from postarcuate area in macaque monkey: a histological study of retrograde transport of horseradish peroxidase'. In Neuroscience Letters, 11, pp. 241—246.

MEAD, G. H. (1907), 'Concerning animal perception'. In Psychological Review, 14, pp. 383—390.

MEAD, G. H. (1910), 'Social consciousness and the consciousness of meaning'. Psychological Bulletin, 7 (12), 398, now also in Selected Writings: George Herbert Mead (1964) edited by Andrew J. Reck, p. 124.

MEAD, G. H. (1938), The Philosophy of the Act. Edited by C. W. Morris, J. M. Brewster, A. M. Dunham, D. Miller, University of Chicago, Chicago (IL).

MEISTER, I. G., BOROOJERDI, B., FOLTYS, H., SPARING, R., HUBER, W., TOPPER, R. (2003), 'Motor cortex hand area and speech: implications for the development of language'. In Neurophysiologia, 41, pp. 401—406.

MELTZOFF, A. N. (2002), 'Elements of a developmental theory of imitation'. In PRINZ, W., MELTZOFF, A. N. (editors), The Imitative Mind: Development, Evolution and Brain Bases. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 19—41.

MELTZOFF, A. N., MOORE, M. K. (1977), 'Imitation of facial and manual gestures by human neonates'. In Science, 198, pp. 75—78.

MELTZOFF, A. N., MOORE, M. K. (1997) 'Explaning facial imitation: a theoretical model'. In Early Development and Parenting, 6, pp. 179—192.

MERLEAU-PONTY, M. (1945), Phenomenology of Perception. Engl. Trans. Routledge, London and New York. 2002.

MESULAM, M. M., MUFSON, E. J. (1982a), 'Insula of the old world monkey. I. Architectonics in the orbito-temporal component of the paralimbic brain'. In The Journal of Comparative Neurology, 212, pp. 1—22.

MESULAM, M. M., MUFSON, E. J. (1982b), 'Insula of the old world monkey. III. Efferent cortical output and comments on function'. In The Journal of Comparative Neurology, 212, pp. 38—52.

MILNER, A. D. (1987), 'Animal model for the syndrome of spatial neglect'. In JEANNEROD, M. (editor), Neurophysiological and Neuropsychological Aspects of Spatial Neglect. North-Holland, Amsterdam, pp. 295—288.

MILNER, A. D., GOODALE, M. A. (1995), The Visual Brain in Action. Oxford University Press, Oxford.

MOUNTCASTLE, V. B. (1995), 'The parietal system and some higher brain functions'. In Cerebral Cortex, 5, pp. 377—390.

MOUNTCASTLE, V. B., LYNCH, J. C., GEORGOPULOS, A., SAKATA, H., ACUNA, C. (1975), 'Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operations within extrapersonal space'. In Journal of Neurophysiology, 38, pp. 871—908.

MUAKKASSA, K. F., STRICK, P. L. (1979), 'Frontal lobe inputs to primate motor cortex: evidence for four somatotopically organized 'premotor' areas'. In Brain Research, 177, pp. 176—182.

MUFSON, E. J., MESULAM, M. M. (1982), 'Insula of the old world monkey. II. Afferent cortical output and comments on the claustrum'. In The Journal of Comparative Neurology, 212, pp. 23—37.

MURATA, A., GALLESE, V., KASEDA, M., SAKATA, H. (1996), 'Parietal neurons related to memory-guided hand manipulation'. In Journal of Neurophysiology, 75, pp. 2180—2185.

MURATA, A., FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V., RAOS, V., RIZZOLATTI, G. (1997), 'Object representation in the ventral premotor cortex (area F 5) of the monkey'. In Journal of Neurophysiology, 78, pp. 2226—2230.

MURATA, A., GALLESE, V., LUPPINO, G., KASEDA, M., SAKATA, H. (2000), 'Selectivity for the shape, size and orientation of objects for grasping in neurons of monkey parietal area AIP'. In Journal of Neurophysiology, 79, pp. 2580—2601.

NELISSEN, K., LUPPINO G., VANDUFFEL,W., RIZZOLATTI, G., ORBAN, G. A. (2005), 'Observing others: multiple action representation in the frontal lobe'. In Science, 14, 310, pp. 332—336.

NISHITANI, N., HARI, R. (2000), ‘Temporal dynamics of cortical representation for action’. In Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America, 97, pp. 913—918.

NISHITANI, N., HARI, R. (2002), ‘Viewing lip forms: cortical dynamics’. In Neuron, 36, pp. 1211—1220.

PAGET, R. (1930), Human Speech. Keegan Paul, London.

PANDYA, D. N., SELTZER, B. (1982), ‘Intrinsic connections and architectonics of posterior parietal cortex in rhesus monkey’. In The Journal of Comparative Neurology, 204, pp. 196—210.

PASSINGHAM, R. E. (1993), The Frontal Lobe and Voluntary Action. Oxford University Press, Oxford.

PASSINGHAM, R. E., TONI, I., RUSHWORTH, M. F. S. (2000), ‘Specialisation within the prefrontal cortex: the ventral prefrontal cortex and associative learning’. In Experimental Brain Research, 133, pp. 103—113.

PENFIELD, W., FAULK, M. E. (1955), ‘The insula: further observations on its function’. In Brain, 78, pp. 445—470.

PENFIELD, W., RASMUSSEN, T. (1950), The Cerebral Cortex of Man. A Clinical Study of Localization of Function, Macmillan, New York.

PERANI, D., CAPPA, S. F., BETTINARDI, V. (1995), ‘Different neural systems for the recognition of animals and man-made tools’. In Neuroreport, 6, pp. 1637—1641.

PERRETT, D. I., ROLLS, E. T., CAAN, W. (1982), ‘Visual neurons responsive to faces in the monkey temporal cortex’. In Experimental Brain Research, 47, pp. 329—342.

PERRETT, D. I., SMITH, P. A. J., POTTER, D. D., MISTLING, A. J., HEAD, A. S., MILNER, A. D., JEVES, M. A. (1984), ‘Neurons responsive to faces in the temporal cortex: studies of functional organization, sensitivity to identity and relation to perception’. In Human Neurobiology, 3, pp. 197—208.

PERRETT, D. I., SMITH, P. A. J., POTTER, D. D., MISTLING, A. J., HEAD, A. S., MILNER, A. D., JEVES, M. A. (1985), ‘Visual cells in the temporal cortex sensitive to face view and gaze direction’. In Proceedings of Royal Society of London Series B Biological Sciences, 223, pp. 293—317.

PERRETT, D. I., HARRIES, M. H., BEVAN, R., THOMAS, S., BENSON, P. J., MISTL1N, A. J., CHITTY, A. J., HIETANEN, J. K., ORTEGA, J. E. (1989), ‘Frameworks of analysis for the neural representation of animate objects and actions’. In Journal of Experimental Biology, 146, pp. 87—113.

PERRETT, D. I., MISTLIN, A. J., HARRIES, M. H., CHITTY, A. J. (1990), ‘Understanding the visual appearance and consequence of hand actions’. In GOODALE, M. A. (editor), Vision and Action: The Control of Grasping. Ablex, Norwood, pp. 163—180.

PETIT, J.-L. (1999), 'Constitution by movement: Husserl in light of recent neurobiological findings'. In PETITOT, J., VARELA, F. J., PACHOUD, B., ROY, J.-M. (editors), Naturalizing Phenomenology: Issues in Contemporary Phenomenology and Cognitive Science. Stanford University Press, Stanford (CA), pp. 220—244.

PETRIDES, M., PANDYA, D. N. (1984), 'Projections to the frontal cortex from the posterior parietal region in the rhesus monkey'. In The Journal of Comparative Neurology, 228, pp. 105—116.

PETRIDES, M., PANDYA, D. N. (1997), 'Comparative architectonic analysis of the human and the macaque frontal cortex'. In BOLLER, F., GRAFMAN, J. (editors), Handbook of Neuropsychology. Elsevier, Amsterdam, vol. 9, pp. 17—58.

PHILLIPS, M. L., YOUNG, A. W., SENIOR, C., BRAMMER, M., ANDREW, C., CALDER, A. J., BULLMORE, E. T., PERRETT, D. I., ROWLAND, D., WILLIAM, S. C., *et al.* (1997), 'A specific neural substrate for perceiving facial expressions of disgust'. In Nature, 389, pp. 495—498.

PHILLIPS, M. L., YOUNG, A. W., SKOTT, S. K., CALDER, A. J., ANDREW, C., GIAMPIETRO, V., WILLIAM, S. C., BULLMORE, E. T., BRAMMER, M., GRAY, J. A. (1998), 'Neural responses to facial and vocal expressions of fear and disgust'. In Proceedings of Royal Society of London Series B Biological Sciences, 265, pp. 1089—1817.

PIAGET, J. (1936), La naissance de l'intelligenze chez l'enfant. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.

PINKER, S. (1994), The Language Instinct. William Morrow & Company, New York.

POINCARÉ, J.-H. (1908), Science and Method. Engl. Trans. Routledge, London 1996.

POINCARÉ, J.-H. (1913), Derniéres pensées, Edition Ernest Flammarion, Paris.

PORTER, R., LEMON, R. (1993), Corticospinal Function and Voluntary Movement. Clarendon Press, Oxford.

PRINZ, W. (1987), 'Ideomotor action'. In HEUER, H., SANDERS, A. F. (editors), Perspectives on Perception and Action. Erlbaum, Hillsdale (NJ), pp. 47—76.

PRINZ, W. (1990), 'A common-coding approach to perception and action'. In NEUMANN, O., PRINZ, W. (editors), Relationship between Perception and Action: Current Approaches. Springer, Berlin, pp. 167—203.

PRINZ, W. (2002), 'Experimental approaches to imitation'. In PRINZ, W., MELTZOFF, A. N. (editor), The Imitative Mind: Development, Evolution and Brain Bases. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 143—162.

RIZZOLATTI, G. (2005), 'The mirror neuron system and imitation'. In HURLEY, S., CHATER, N. (editors), Perspectives on Imitation. From Neuroscience to Social Science. MIT Press, Cambridge (MA), vol. 1, pp. 55—76.

RIZZOLATTI, G., ARBIB, M. A. (1998), 'Language within our grasp'. In Trends in Neuroscience, 21, pp. 188—194.

RIZZOLATTI, G., BERTI A. (1990), 'Neglect as a neural representational deficit'. Revue Neurologique, 146 (10), 624—634.

RIZZOLATTI, G., BERTI, A. (1993), 'Neural mechanisms of spatial neglect'. In ROBERTSON, I. H., MARSHALL, J. C. (editors), Unilateral Neglect: Clinical and Experimental Studies, 87 105, Taylor & Francis, London (UK).

RIZZOLATTI, G., BUCCINO, G. (2005), 'The mirror neuron system and its role in imitation and language'. In DEHAENE, S., DUHAMEL, J.-R., HAUSER, M. D., RIZZOLATTI, G. (editor), From Monkey Brain to Human Brain. A Fyssen Foundation Symposium. MIT Press, Cambridge (MA), pp. 213—233.

RIZZOLATTI, G., CRAIGHERO, L. (2004), 'The mirror neuron system'. In Annual Reviews of Neuroscience, 27, pp. 169—192.

RIZZOLATTI, G., FADIGA, L. (1998), 'Grasping objects and grasping action meanings: the dual role of monkey rostroventral premotor cortex (area F5)'. In BOCK, G. R., CODE, J. A. (editors), Sensory Guidance of Movement. Novartis Foundation Symposium 218, John Wiley & Sons, Chichester (UK), pp. 269—284.

RIZZOLATTI, G., GALLESE, V. (1988), 'Mechanisms and theories of spatial neglect'. In BOLLETT, F., GRAFMAN, J. (editors), Handbook of Neuropsychology. Elsevier, Amsterdam, vol. 1, pp. 223—246.

RIZZOLATTI, G., GALLESE, V. (1997), 'From action to meaning: a neurophysiological perspective'. In PETIT, J.-L. (editor), Les neurosciences et la philosophie de l'action. Vrin, Paris, pp. 217—229.

RIZZOLATTI, G., GENTILUCCI, M. (1988), 'Motor and visual-motor functions of the premotor cortex'. In RAKIC, P., SINGER, W. (editors), Neurobiology of Neocortex. John Wiley & Sons, Chichester (UK), pp. 269—284.

RIZZOLATTI, G., LUPPINO, G. (2001), 'The cortical motor system'. In Neuron, 31, pp. 889—901.

RIZZOLATTI, G., MATELLI, M. (2003), 'Two different streams form the dorsal visual stream: anatomy and functions'. In Experimental Brain Research, 153, pp. 146—157.

RIZZOLATTI, G., SCANDOLARA, C., GENTILUCCI, M., MATELLI, M. (1981a), 'Afferent properties of periarcuate neurons in macaque monkeys. I. Somatosensory responses'. In Experimental Brain Research, 2, pp. 125—146.

RIZZOLATTI, G., SCANDOLARA, C., MATELLI, M., GENTILUCCI, M. (1981b), 'Afferent properties of periarcuate neurons in macaque monkeys. II. Visual responses'. In Experimental Brain Research, 2, pp. 147—163.

RIZZOLATTI, G., MATELLI, M., PAVESI, G. (1983), 'Deficits in attention and movement following the removal of postarcuate (area 6) and periarcuate (area 8) cortex in macaque monkeys'. In Brain, 206, pp. 655—673.

RIZZOLATTI, G., GENTILUCCI, M., FOGASSI, L., LUPPINO, G., MATELLI, M., PONZONI MAGGI S. (1987), 'Neurons related to goal-directed motor acts in inferior area 6 of the macaque monkey'. In Experimental Brain Research, 67, pp. 220—224.

RIZZOLATTI, G., CAMARDA, R., FOGASSI, L., GENTILUCCI, M., LUPPINO, G., MATELLI, M. (1988), 'Functional organization of area 6 in the macaque monkey. II. Area F5 and the control of distal movements'. In Experimental Brain Research, 71, pp. 491—507.

RIZZOLATTI, G., RIGGIO, L., SHELIGA, B. M. (1994), 'Space and selective attention'. In UMILTÀ, C., MOSCHOVITCH, M. (editor), Attention and Performance XV. MIT Press, Cambridge (MA), pp. 231—265.

RIZZOLATTI, G., FADIGA, L., GALLESE, V., FOGASSI, L. (1996a), 'Premotor cortex and the recognition of motor actions'. In Cognitive Brain Research, 3, pp. 131—141.

RIZZOLATTI, G., FOGASSI, L., MATELLI, M., BETTINARDI, V., PAULESU, E., PERANI, D., FAZIO, F. (1996b), 'Localization of grasp representations in humans by PET: 1. Observation versus execution'. In Experimental Brain Research, 111, pp. 246—252.

RIZZOLATTI, G., FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V. (1997), 'The space around us'. In Science, 277, pp. 190—191.

RIZZOLATTI, G., LUPPINO, G., MATELLI, M. (1998), 'The organization of the cortical motor system: new concepts'. In Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 106, pp. 283—296.

RIZZOLATTI, G., FOGASSI, L., GALLESE, V. (1999a), 'Cortical mechanisms subserving object grasping and action recognition: a new view on the cortical motor functions'. In GAZZANIGA, M. S. (editor), The Cognitive Neurosciences. 2a ed. MIT Press, Cambridge (MA), pp. 539—552.

RIZZOLATTI, G., FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V. (1999b), 'Resonance behaviors and mirror neurons'. In Archives Italiennes de Biologie, 137, pp. 83—99.

RIZZOLATTI, G., BERTI, A., GALLESE, V., (2000) 'Spatial neglect: neurophysiological bases, cortical circuits and theories'. In BOLLER, F., GRAFMAN, J. (editors), Handbook of Neurophysiology. 2a ed., Elsevier, Amsterdam, pp. 503—537.

RIZZOLATTI, G., FOGASSI, L., GALLESE, V. (2001), ‘Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action’. In Nature Reviews Neuroscience, 2, pp. 661—670.

RIZZOLATTI, G., FOGASSI, L., GALLESE, V. (2002a), ‘Motor and cognitive functions of the ventral premotor cortex’. In Current Opinion in Neurobiology, 12, pp. 149—154.

RIZZOLATTI, G., FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V. (2002b), ‘From mirror neurons to imitation: facts and speculations’. In MELTZOFF, A. N., PRINZ, W. (editors), The Imitative Mind. Development, Evolution, and Brain Bases. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 247—266.

ROWE, J. B., TONI, I., JOSEPHS, O., FRACKOWIACK, R. S., PASSINGHAM, R. E. (2000), ‘The prefrontal cortex: response selection or maintenance within working memory’. In Science, 288, pp. 1656—1660.

ROYET, J. P., ZALD, D., VERSACE, R., COSTES, N., LAVENNE, F., KOENIG, O., GERVAIS, R. (2000), ‘Emotional responses to pleasant and unpleasant olfactory, visual and auditory stimuli: a positron emission tomography study’. In Journal of Neuroscience, 20, pp. 7752—7759.

ROYET, J. P., HUDRY, J., ZALD, D. H., GODINOT, D., GREGOIRE, M. C., LAVENNE, F., COSTES, N., HOLLEY, A. (2001), ‘Functional neuroanatomy of different olfactory judgements’. In Neuroimage, 13, pp. 506—519.

ROYET, J. P., PLAILLY, J., DELON-MARTIN, C., KAREKEN, D. A., SEGEBARTH, C. (2003), ‘fMRI of emotional responses to odors: influence of hedonic valence and judgement, handedness, and gender’. In Neuroimage, 20, pp. 713—728.

ROZIN, R., HAIDT, J., MCCAULEY, C. R. (2000), ‘Disgust’. In LEWIS, M., HAVILAND-JONES, J. M. (editor), Handbook of Emotions. 2a ed., Guilford Press, New York, pp. 637—653.

SAKATA, H., TAIRA, M., MURATA, A., MINE, S. (1995), ‘Neural mechanisms of visual guidance of hand action in the parietal cortex of the monkey’. In Cerebral Cortex, 5, pp. 429—438.

SCHIEBER, M. H., POLIAKOV, A. V. (1998), ‘Partial activation of the primary motor cortex hand area: effects of individuated movements’. In Journal of Neuroscience, 18, pp. 9038—9054.

SCHIENLE, A., STARK, R., WALKER, B., BLECKER, C., OTT, U., KIRSCH, P., SAMMER, G., VAITI, D. (2002), ‘The insula is not specifically involved in disgust processing: an fMRI study’. In Neuroreport, 13, pp. 2023—2036.

SCHNEIDER, E. G. (1969), ‘Two visual systems’. In Science, 163, pp. 895—902.

SCOTT, T. R., PLATA-SALAMAN, C. R., SMITH, V. L., GIZA, B. K. (1991), 'Gustatory neural coding in the monkey cortex: stimulus intensity'. In Journal of Neurophysiology, 65, pp. 76—86.

SELTZER, B., PANDYA, Y. (1994), 'Parietal temporal and occipital projections to cortex of the superior temporal sulcus in the rhesus monkey: a retrograde trace study'. In The Journal of Comparative Neurology, 243, pp. 445—463.

SEYAL, M., MULL, B., BHULLAR, N., AHMAD, T., GAGE, B. (1999), 'Anticipation and execution of a simple reading task enhance corticospinal excitability'. In Nature Reviews Neuroscience, 2, pp. 661—670.

SHIKATA, E., TANAKA, Y., NAKAMURA, H., TAIRA, M., SAKATA, H. (1996), 'Selectivity of the parietal visual neurons in 3D orientation of surface of stereoscoric stimuli'. In Neuroreport, 7, pp. 2389—2394.

SHOWERS, M. J. C., LAUER, E. W. (1961), 'Somatovisceral motor patterns in the insula'. In The Journal of Comparative Neurology, 117, pp. 107—115.

SINGER, T., SEYMUR, B., O'DOHERTY, J., KAUBE, H., DOLAN, R. J., FRITH, C. D. (2004), 'Empathy for pain involves the affective but not the sensory components of pain'. In Science, 303, pp. 1157—1162.

SMALL, D. M., GREGORY, M. D., MAK, Y. E., GITELMAN, D., MESULAM, M. M., PARRISH, T. (2003), 'Dissociation of neural representation of intensity and affective valuation in human gustation'. In Neuron, 39, pp. 701—711.

SPERRY, R. W. (1952), 'Neurology and the mind-brain problem'. In American Scientist, 40, pp. 291—312.

SPRENGELMEYER, R., RAUSCH, M., EYSEL, U. T., PRZUNTEK, H. (1998), 'Neural structures associated with recognition of facial expressions of basic emotions'. In Proceedings of Royal Society of London Series B Biological Sciences, 265, pp. 1927—1931.

STEIN, J. F. (1992), 'The representation of egocentric space in the posterior parietal cortex'. In The Behavorial and Brain Sciences, 15, pp. 691—700.

STERN, D. N. (1985), The interpersonal world of the infant. New York.

SWADESH, M. (1972), The Origin and Diversification of Language. Routledge & Kegan Paul, London.

TAIRA, M., MINE, S., GEORGOPULOS, A. P., MURATA, A., SAKATA, H. (1990), 'Parietal cortex neurons of the monkey related to the visual guidance of hand movement'. In Experimental Brain Research, 83, pp. 29—36.

TANIJ, J. (1994), 'The supplementary motor area in the cerebral cortex'. In Neuroscience Research, 19, pp. 251—268.

TANNÉ, J., BOUSSAOUD, D., BOYERZELLER, N., ROUILLER, E. M. (1995), 'Direct visual pathways for reaching movements in the macaque monkeys'. In Neuroreport, 7, pp. 267—272.

TANNER, J. E., BYRNE, R. W. (1996), ‘Representation of action through iconic gesture in a captive lowland gorilla’. In Current Anthropology, 37, pp. 162—173.

TOBIAS, P. V. (1987), ‘The brain of Homo habilis: a new level of organization in cerebral evolution’. In Journal of Human Evolution, 16, pp. 741—761.

TOKIMURA, H., TOKIMURA, Y., OLIVIERO, A., ASAKURA, T., ROTHWELL, J. C. (1996), ‘Speech-induced changes in corticospinal excitability’. In Annual of Neurology, 40, pp. 628—634.

TOMASELLO, M., CALL, J. (1997), Primate Cognition. Oxford University Press, Oxford.

TOMASELLO, M., CALL, J., WARREN, J., FROST, G. T., CARPENTER, M., NAGEL, K. (1997), ‘The ontogeny of chimpanzee gestural signals: a comparison across groups and generations’. In Evolution of Communication, 1, pp. 223—259.

TREVARTHEN, C. B. (1968), ‘Two mechanisms of vision in primates’. In Psychologische Forschung, 31, pp. 299—337.

UMILTÀ, M. A., KOHLER, E., GALLESE, V., FOGASSI, L., FADIGA, L., KEYSERS, C., RIZZOLATTI, G. (2001), ‘I know what you are doing: a neurophysiological study’. In Neuron, 32, pp. 91—101.

UNGERLEIDER, L., MISHKIN, M., (1982), ‘Two cortical visual systems’. In INGLE, D. J., GOODALE, M. A., MANSFIELD, R. J. W. (editors), Analysis of Visual Behavior. MIT Press, Cambridge (MA), pp. 549—586.

VAN HOOF, J. A. R. A. M. (1962), ‘Facial expressions in higher primates’. In Symposium of the Zoological Society of London, pp. 97—125.

VAN HOOF, J. A. R. A. M. (1967), ‘The facial displays of the catarrhine monkeys and apes’. In MORRIS, D. (editor), Primate Ethology. Weidenfield & Nicholson, London, pp. 7—68.

VISALBERGHI, E., FRAGASZY, D. (1990), ‘Do monkeys ape?’. In PARKER, S. T., GIBSON K. R. (editor), ‘Language’ and Intelligence in Monkeys and Apes. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 247—273.

VISALBERGHI, E., FRAGASZY, D. (2002), ‘Do monkeys ape? Ten years after’. In DAUTENHAHN, K., NEHANIV, C. (editors), Imitation in Animals and Artifacts, MIT Press, Boston (MA), pp. 471—499.

VOLPE, B. T., LEDUOUX, J. E., GAZZANIGA, M. S. (1979), ‘Information processing of visual stimuli in an “extinguished” field’. In Nature, 282, p. 722.

VUILLEUMIER, P., VALENZA, N., MAYER, E., REVERDIN, A., LANDIS, T. (1998), ‘Near and far space in unilateral neglect’. In Annals of Neurology, 43, pp. 406—410.

VYGOTSKIJ, L. S. (1934), Thought and Language. MIT Press, Cambridge (MA) p. 66.

WATKINS, K. E., STRAFELLA, A. P., PAUS, T. (2003), 'Seeing and hearing speech excites the motor system involved in speech production'. In Neurophysiologia, 41, pp. 989—994.

WEINRICH, M., WISE, S. P. (1982), 'The premotor cortex of the monkey'. In Journal of Neuroscience, 2, pp. 1329—1345.

WELFORD, A. T. (1968), Fundamentals of Skill. Methuen, London.

WICKER, B., KEYSERS, C., PLAILLY, J., ROVET, J. P., GALLESE, V., RIZZOLATTI, G. (2003), 'Both of us disgusted in my insula: the common neural basis of seeing and feeling disgust'. In Neuron, 40, pp. 655—664.

WISE, S. P., BOUSSAOUD, D., JOHNSON, P. B., CAMINITI, R. (1997), 'Premotor and parietal cortex: corticocortical connectivity and combinatorial computations'. In Annual Reviews of Neuroscience, 20, pp. 25—42.

WOHLSCHLÄGER, A., GATTIS, M., BEKKERING, H. (2003), 'Action generation and action perception in imitation: an instance of ideomotor principle'. In Philosophical Transactions of Royal Society of London Series B Biological Sciences, 358, pp. 501—515.

WOOLSEY, C. N. (1958), 'Organization of somatic sensory and motor areas of the cerebral cortex'. In HARLOW, H. F., WOOLSEY, C. N. (editor), Biological and Biochemical Bases of Behavior. University of Wisconsin Press, Madison (WI), pp. 63—81.

WOOLSEY, C. N., SETTLAGE, P. H., MEYER, D. R., SENCER, W., PINTO HAMUY, T., TRAVIS, A. M. (1952), 'Patterns of localization in precentral and 'supplementary' motor areas and their relation to the concept of a premotor area'. In Research publications — Association for Research in Nervous and Mental Disease, 30, pp. 238—264.

WUNDT, W. (1916), Elements of Folk Psychology. Engl. Trans. MacMillan, New York 1921.

YAXLEY, S., ROLLS, E. T., SIENKIEWICZ, Z. J. (1990), 'Gustatory responses of single neurons in the insula of macaque monkey'. In Journal of Neurophysiology, 63, pp. 689—700.

YOKOCHI, H., TANAKA, M., KUMASHIRO, M., IRIKI, A. (2003), 'Inferior parietal somatosensory neurons coding face-hand coordination in Japanese macaques'. In Somatosensory & Motor Research, 20, pp. 115—125.

ZAHN-WAXLER, C., RADKE-YARROW, M., WAGNER, E., CHAPMAN, M. (1992), 'Development of concern of others'. In Developmental Psychology, 28, pp. 126—136.

ZALD, D. H. (2003), 'The human amygdala and the emotional evaluation of sensory stimuli'. In Brain Research Reviews, 41, pp. 88—123.

ZALD, D. H., PARDO, J. V. (1997), 'Emotion, olfaction, and the human amygdala: amygdale activation during aversive olfactory stimulation'. In Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America, 94, pp. 4119—1124.

ZALD, D. H., PARDO, J. V. (2000), ‘Functional neuroimaging of the olfactory system in humans’. In International Journal of Psychophysiology, 36, pp. 165—181.

ZALD, D. H., DONNDELINGER, M. J., PARDO, J. V. (1998a), ‘Elucidating dynamic brain interactions with across-subjects correlational analyses of positron emission tomographic data: the functional connectivity of the amygdala and orbitofrontal cortex during olfactory tasks’. In Journal of Cerebral Blood Flow Metabolism, 18, pp. 896—905.

ZALD, D. H., LEE, J. T., FLUEGEL, K. W., PARDO, J. V. (1998b), ‘Aversive gustatory stimulation activates limbic circuits in humans’. In Brain, 121, pp. 1143—1154.

ZIPSER, D., ANDERSEN, R. A. (1988), A back propagation programmed network that simulates response properties of a subset of posterior parietal neurons’. In Nature, 331, pp. 679—684.

Указатель *

Homo erectus 142
Homo habilis 142

Агранулярная лобная кора 22
см. также фронтальные моторные зоны
Адольфс, Ральф *и др.* (Adolphs, Ralph *et al.*) 156
альфа-ритм 109
анатомическая согласованность при подражании 129—130
анатомо-функциональное деление фронтальной моторной коры 25, *27, рис. 1.4*
антиципация контакта 63, 67
Арбиб, Майкл (Arbib, Michael) 141—142
аркообразная борозда *26, рис. 1.3*
ассоциативные зоны 22, 30, 32—33
аудиовизуальные зеркальные нейроны *100—101, рис. 4.10*, 102
афазия и использование жестов 145

Берти, Анна и Фрассинетти, Франческа (Berti, Anna and Frassinetti, Francesca) 79—80
Бертоз, Ален (Berthoz, Alain) 63
бимодальные нейроны зоны F4 62—63
рецептивные поля 64—67
изменение глубины 78
Бирн, Ричард (Byrne, Richard) 130
боль 150
зеркальный механизм 159
брахиомануальные движения, их роль в эволюции языка 141—146
Бродман, Корбиниан (Brodmann, Korbinian) 23, *26, рис. 1.3*

* Курсивом обозначены ссылки на страницы с рисунками и на рисунки в цветной вклейке.

Брук, Питер (Brook, Peter) 17, 20
Буччино, Джованни *и др.* (Buccino, Giovanni *et al.*) 113—114
быстрые движения глаз (саккады) 68

Вентральная межтеменная зона (VIP) *цв. вкл., рис. 1.5*, 61
вентральная премоторная кора, полимодальная конвергенция в ней 71—72
вентральный зрительный поток (путь «что») 49, 50—51, 58, 82, 99
вентро-дорзальный зрительный поток 52, *53, рис. 2.8*, *цв. вкл., рис. 2.9*
верхневисочная полисенсорная зона (STP) 53
верхнетеменная кора (SPL) 30, 31, 52, 53
верхняя височная борозда (STS), ее нейроны 93—94, 122—123
  активация при подражании 127, 129—130
  зрительные свойства 99
  связи с островком 155
верхняя височная извилина 22, *цв. вкл., рис. 1.1*
взаимная поднастройка 135, 136
Викер Бруно *и др.* (Wicker, Bruno *et al.*) 157, 161, 162
височная кора *цв. вкл., рис. 1.1*
висцеромоторная интеграция 155, 156, 160—161
вкусовые центры, их связи с островком 154
внешние связи в моторной коре 29, 30, *цв. вкл., рис. 1.6, 1.7*
внутренние вербальные репрезентации 113—114
внутренние моторные репрезентации 96—97, 101
внутренние связи моторной системы 29
возможности 45—46, 48, 116
вокализации у приматов 138—140
«воображаемая петля тела» (*"as-if-body-loop"*), ее механизм 160
восприятие
  роль дорзального зрительного потока 51—52
  роль руки 57—59
  эффект пространственного игнорирования 81
воспроизведение действий 125
  механизмы 126—130
время выполнения действия, его воспроизведение зеркальными нейронами человека 110—111
вторичная соматосенсорная зона (SII), полимодальная конвергенция в ней 71—72
Вулси, Клинтон (Woolsey, Clinton) 23, *24, рис. 1.2*, 28
Вундт, Вильгельм (Wundt, Wilhelm) 140
Выготский, Лев 137
«Выражение эмоций» Чарльза Дарвина 150—152

вытягивание губ 136
ответ зеркальных нейронов *92, рис. 4.7*

Гамма-аминомасляная кислота (ГАМК) 44
Гасто, Анри (Gastaut, Henri) 109
Гентилуччи, Маурицио *и др.* (Gentilucci, Maurizio *et al.*) 144—145
гибкость человеческого языка 139
Гибсон, Джеймс Джером (Gibson, James Jerome) 45—46
гипотеза вербального опосредования 112—114
глазодвигательная кора 68
эффект повреждения 70
гомункулус 23, *24, рис. 1.2*
Гринвальд, Энтони Г. (Greenwald, Anthony G.) 127
груминг 92—93
губы, регистрация ДВП 147
Гудэйл, Мелвин и Милнер, Дэвид (Goodale, Melvyn and Milner, David) 48, 49—50, 51

Дамасио, Антонио *и др.* (Damasio, Antonio *et al.*) 159—160
Дарвин, Чарльз (Darwin, Charles)
«Выражение эмоций» 150—152
о псевдоподражательном поведении 134
двигательные вызванные потенциалы (ДВП) 110—111, 114
регистрация от языка и губ 147, *148, рис. 6.4*
двигательные схемы, не раскладывающиеся в последовательность, их усвоение 131
движения гортани (ороларингальные движения), их связь с жестами рук 144—146
движения пальцев, роль первичной моторной коры 35—36
де Ренци, Эннио (de Renzi, Ennio) 52
действия поедания, фМРТ-исследования 120—122
дети
категоризация объектов 56
подражание 133—134
понимание эмоций 152—153
развитие пространственной ориентации 76
Джемс, Уильям (James, William) 126, 161
ди Пеллегрино, Джузеппе *и др.* (di Pellegrino, Giuseppe *et al.*) 71
динамическая теория пространства 77—80
дополнительная моторная зона (SMA, M2) 23, 25, 28
дорзальный зрительный поток (путь «где») 49—53, *49, рис. 2.6*, 58, 82
дорзо-дорзальный зрительный поток 52, *53, рис. 2.8*, *цв. вкл., рис. 2.9*

дотягивание 21, 35, 61, 80
антиципация контакта 63, 67

Жанро, Марк (Jeannerod, Marc) 51, 96
жестовая коммуникация 134—137
жестовое общение у животных 136
жестовое происхождение языка 140—148
жесты рук, связь с движениями гортани 144—146
жесты, их понимание 118—119
животные
жестовое общение 136
реакция на боль 150

Заднетеменная кора 30—31, 32, 33
роль в сенсомоторных преобразованиях *цв. вкл., рис. 2.5*, 48
задние моторные зоны 30—31
запахи, фМРТ-исследования 157—158, *цв. вкл., рис. 7.3, 7.4*
затылочная кора 23, *цв. вкл., рис. 1.1*
звучание слов, параллели со значением 143
зеленые мартышки
вокальная коммуникация 138, 139
цитоархитектонические карты *26, рис. 1.3*
зеркальная система для речи 146—147
зеркальные нейроны 19, 83—84
аудиовизуальные *100—101, рис. 4.10*, 102
классификация 83—84
коммуникативные 88, *91, рис. 4.6*, 92
корковые связи 93—94
механизмы контроля 132—133
поедания 87—88
роль в подражании 132—134
воспроизведение увиденных действий 127—130
освоение новой двигательной схемы 130—132
роль в происхождении языка 137—138, 139
согласованность 85—87
теменные 94
активация при хватании 103—106
у человека 114—115
анатомические зоны 112, *цв. вкл., рис. 5.1, 5.2*
первые данные 109—111
различия в «словарях действий» 119—123
роль в понимании намерений 116—119
томографические исследования 111—114

функции 95—98, 103—108
понимание действий других 98—103
«хватания при помощи рта» *90, рис. 4.5*
эволюция 141—142
«зеркальные нейроны взаимодействия с руками» 83
«зеркальные нейроны для коммуникации» 88, 89—90, *91, рис. 4.6*
«зеркальные нейроны размещения» 84
«зеркальные нейроны поедания» 87—88
«зеркальные нейроны хватания ртом» *90, рис. 4.5*
«зеркальные нейроны хватания рукой» 83, *85, рис. 4.1*, *96, рис. 4.8*
зеркальные нейроны человека 114—115
анатомические зоны 112, *цв. вкл., рис. 5.1, 5.2*
и различия в моторных репертуарах 119—123
первые данные 109—111
роль в понимании намерений 116—119
томографические исследования 111—114
зеркальный механизм для эмоций 158—159, 160—161, 162—163
значение слов, параллели со звучанием 143
зона 40 по Бродману 112
зона 44 по Бродману 112, 113
зона 46 по Бродману, ее роль в научении путем подражания 131, *цв. вкл., рис. 6.3*, 131—132
зона F1, *см.* первичная моторная кора
зона F4 25, *27, рис. 1.4*, 29, *цв. вкл., рис. 1.5*, 61—63
бимодальные нейроны
рецептивные поля 64—67, 72, 78
внешние афферентные связи *цв. вкл., рис. 1.6*
система VIP —F4 68—71
эффект повреждения 70
зона F5 25, 29, 141
взаимодействие с передней межтеменной зоной 45—48, 56
внешние афферентные связи *цв. вкл., рис. 1.6*
гомолог у человека 29, 139
зрительно-моторные свойства 39—45
роль в моторных актах 36—37
роль в понимании объектов 57—59
роль в хватании 36
словарь моторных актов 54—56
см. также зеркальные нейроны
зона MT/V5 52, *цв. вкл., рис. 2.9*
зона PF
гомолог у человека 112
рецептивные поля 67

зона V6 52, *цв. вкл., рис. 2.9*
зона Брока 112, 113, 114, 122, 139, 141
исследования с повторяемой ТМС 129
происхождение 143
зрение при помощи руки 57—59
зрительная информация, ее координация с моторным знанием 99—103
зрительно доминантные нейроны зоны AIP 42, *43, рис. 2.3*
избирательность ответов 45
зрительно и моторно доминантные нейроны зоны AIP 42, *43, рис. 2.3*
избирательность ответов 45
зрительно-моторные свойства нейронов зоны F5 39—45, 54—56
зрительные зоны 22, *цв. вкл., рис. 1.1*, *26, рис. 1.3*
зрительные потоки 48—53, 58, 82
зрительные рецептивные зоны
бимодальные нейроны зоны F4 62—63, 72
их связь с соматосенсорными рецептивными полями 64—67
нейроны системы LIP—FEF 68—69
зрительные свойства нейронов верхней височной борозды (STS) 98
зрительные стимулы, ответ на них бимодальных нейронов зоны F4 62—64

Игра на гитаре, научение путем подражания 131—132
идеомоторная совместимость 126—127
избирательность теменных зеркальных нейронов 104—105, *цв. вкл., рис. 4.13*
избирательные ответы
зеркальных нейронов 84—85
нейронов зон F5 и AIP 45
изображение движений, реакция на него зеркальных нейронов у человека 113, *цв. вкл., рис. 5.2*
имитация 97
интероцепция, роль островка 155
Ирики, Ацуси *и др.* (Iriki, Atsushi *et al.*) 78—79
использование инструментов, его влияние на рецептивные поля 78—80
исследование с частичным перекрытием 101—102, *цв. вкл., рис. 4.9*
исследования отдельных нейронов 25—28, 36—37
зоны F4 61—62
зрительно-моторных нейронов зоны F5 *41, рис. 2.2*
моторных нейронов зоны F5 *38, рис. 2.1*

Кальво-Мерино, Беатрис *и др.* (Calvo-Merino, Beatriz *et al.*) 122—123
Кальдер, Эндрю *и др.* (Calder, Andrew *et al.*) 156

канонические нейроны 83
капоэйра, фМРТ-исследование 123
категоризация объектов 56
Келер, Эвелин *и др.* (Kohler, Evelyn *et al.*) *100—101, рис. 4.10*, 102
кинетические мелодии 107—108
коммуникативные действия, фМРТ-исследования 120—122
коммуникация
жестовая 136—137
зона Брока 139
происхождение от движений глотания 92
требование взаимосоответствия 134—135
у приматов 137—139
Кондильяк, Этьен Бонно де (Condillac, Etienne Bonnot de) 140
концепция единой пространственной карты 67
Корбаллис, Майкл (Corballis, Michael) 141
кортикоспинальный тракт 29
кортикоспинальный тракт, связь с моторной системой 29—30
Коуи, Алан *и др.* (Cowey, Alan *et al.*) 70—71
Кочин, Стефани *и др.* (Cochin, Stéphanie *et al.*) 110
крики зеленых мартышек 138
Кролак-Сальмон, Пьер *и др.* (Krolak-Salmon, Pierre *et al.*) 155—156
круговая мышца рта (*orbicularis oris*), регистрация ДВП 147
Кэмпбелл, Альфред Уолтер (Campbell, Alfred Walter) 112

Латеральная борозда *цв. вкл., рис. 1.1*
латеральная межтеменная зона (LIP) *цв. вкл., рис. 1.5*
роль в пространственной локализации 69
система LIP—FEF 68
Либерман, Элвин (Liberman, Alvin) 146
личное (ближнее) пространство 68, 72—73
калибровка у младенцев 76—77
кодирование 71
описание Пуанкаре 73—75
поражения зоны F4 70
эффект от использования инструмента 78—79
лобная кора *цв. вкл., рис. 1.1*
роль в научении путем подражания 131
роль в хватании 47
лобные моторные зоны 22—25, 32
сложное строение 25—28
цитоархитектонические карты по Бродману 24—26
локализация объектов 61, 80—81

Лотце, Герман (Lotze, Hermann) 126
Лурия, Александр Романович 107—108

Магнитно-резонансная томография, *см.* функциональная магнитно-резонансная томография (фМРТ)
магнитоэнцефалография (МЭГ) 110
исследования подражания 128
МакНелидж, Питер (MacNeilage, Peter) 141
Маршалл, Джон С. и Халлиган, Питер У. (Marshall, John C. and Halligan, Peter W.) 70, 81
Мах, Эрнст (Mach, Ernst) 73
медиальная межтеменная зона (medial intraparietal area, MIP) *цв. вкл., рис. 1.5*
медиальные корковые зоны, их роль в подражании 133
межличностные связи, роль эмоций 152—153
межтеменная борозда (IP) 30, *цв. вкл., рис. 1.5*
полимодальные зоны у человека 71
межтеменная зона PE (PEIp) *цв. вкл.*, *рис. 1.5*
Мельцофф, Эндрю (Meltzhoff, Andrew) 134
Мерло-Понти, Морис (Merleau-Ponty, Maurice) 58, 81, 118
механизмы подражания 132—134
воспроизведение наблюдаемых действий 125—130
освоение новых двигательных схем 130—132
Мид, Джордж Герберт (Mead, George Herbert) 57, 136
микроэлектродные исследования моторной коры 25
Милнер, Дэвид и Гудэйл, Мелвин (Milner, David and Goodale, Melvyn) 48—49
миндалина (амигдала) 158
активация на запахи 157, *цв. вкл., рис. 7.3*
младенцы, *см.* дети
множественные репрезентации в моторной коре 28
моторная зона правой руки, ее возбудимость при чтении и говорении 144
моторная система 18—19, 21—22, 29—30, 31, 32—33
внешние афферентные связи *цв. вкл., рис. 1.6, 1.7*
лобнотеменная система 30—31
лобные моторные зоны 22—28
моторно доминантные нейроны зоны AIP 42, *43, рис. 2.3*
моторное знание, его важность для понимания действий 104—108
моторное подкрепление 54
моторные акты 80
включение нейронов зоны F5 36—39
понимание 97—98

связи с пространственным вниманием 73—76
словарь действий 53—56
моторные навыки, их влияние на активность мозга 123
Мурата, Акира *и др.* (Murata, Akira *et al.*) 39—41, 42—43
мусцимол, исследования зон AIP и F5 с его введением 43—45
мю-ритм 109—110

Намерения, их понимание 106, 107, 108, 116—119
направление взгляда
избирательность нейронов верхней височной борозды 99—100
независимость от зрительных рецептивных полей 64—67
научение путем подражания 125
роль зеркальных нейронов 130—133
нетранзитивные действия 88, *89, рис. 4.4*
происхождение у детей 137
реакция коммуникативных зеркальных нейронов 89
регистрация ДВП 110
нижнелобная извилина
активация при подражании 128
локализация зеркальных нейронов у человека 112, *цв. вкл., рис. 5.1*
нижнетеменная кора (IPL) 30, 52—53
локализация зеркальных нейронов у человека 112, *цв. вкл., рис. 5.1*, 113
роль в научении путем подражания 131
связи с зонами F5 и STS 93—94
см. также теменные зеркальные нейроны
нисходящие связи моторной системы 29
Ниситани, Нобуяки и Хари, Ритта (Nishitani, Nobuyaki and Hari, Riitta) 128

Обезьяны, их коммуникативные жесты 136—137
обонятельные центры, их связи с островком 154—155
общая репрезентативная основа 127
общее пространство действий 119
окуломоторная система и система координат 69
островок (Рейля) 159
анатомия *154, рис. 7.1*—155
висцеромоторная интеграция 155, 156
роль в эмоции отвращения 153, 155—157
отвращение 151—152, 158—159, 162
роль островка 153—157

Пауш, Томаш М. (Paus, Tomas M.) 147
Пенфилд, Уайлдер (Penfield, Wilder) 23, 32
первичная моторная кора (M1, F1) 23, 25, 28, 29
активация при хватании 35
внешние афферентные связи *цв. вкл., рис. 1.6*
передача умений путем подражания 126
передняя межтеменная зона (anterior intraparietal area, AIP) *цв. вкл., рис. 1.5*
взаимодействие с зоной F5 45—48, 56
включение в зрительно-моторные преобразования 43—45, 56
роль в понимании объектов 57—59
типы нейронов 42—43
передняя моторная кора 31
внешние афферентные связи *цв. вкл., рис. 1.7*
Перретт, Дэвид И. *и др.* (Perrett, David *et al.*) 93, 99
Пиаже, Жан (Piaget, Jean) 76
Пинкер, Стивен (Pinker, Stephen) 138, 148
плавность движений 105
плод, его моторная активность 76
повреждения лобной коры и подражательное поведение 133
повторяемая транскраниальная магнитная стимуляция (пТМС) 129—130
подготовительные нейроны 95
подражание, определение 125—126
подражательное поведение и повреждения лобной коры 133
поедание пищи, его связь с общением 92, 136—137, 140
позитронно-эмиссионная томография (ПЭТ) 111—112
полимодальные зоны мозга человека 71
понимание действий 97—98, 99—103, 114, 115, 122, 123, 163
понимание объектов 57—59
понимание эмоций 152, 161—163
«воображаемая петля тела» (*"as-if-body-loop"*), ее механизм 160,
отвращение 155—159
потенциальные моторные акты 31, 46—47, *цв. вкл., рис. 2.5*, 55—56, 96—97, 101—102, 119
поясная кора 30, 31
роль в вокализациях не-приматов 139
роль в отвращении 157, 158
роль в хватании 47
премоторная вентральная кора (PMv) 25
премоторная дорзальная кора (PMd) 25
префронтальная кора *цв. вкл., рис. 1.1*, 30, 32
связи с зонами F5 и STS 94

прецентральная извилина, локализация зеркальных нейронов у человека 112, *цв. вкл., рис. 5.1*, 113
приматы, их вокализации 138—140
Принц, Вольфганг *и др.* (Prinz, Wolfgang *et al.*) 126
принятие решений при хватании 47—48
проблема соответствия при подражании 125
произнесение слогов, его влияние на хватательные движения 144—145
промежуточная прецентральная кора 112
промежуточный мозг, его роль в вокализациях не-приматов 139
пространственная согласованность при подражании 129—130
пространственное внимание 80—81
  динамическая концепция 77—80
  развитие у младенцев 76
  различение ближнего и дальнего поля 67—71
  связь с моторными актами 72—76
пространственное игнорирование 51, 70—71, 79—80, 81—82
«прото-знаки» 143, 147
«прото-язык» 143—144, 147
псевдоподражательное поведение 133—134
Пуанкаре, Жюль Анри (Poincaré, Jules-Henri) 73—75, 77, 78
путь «где», *см.* дорзальный зрительный поток
путь «что», *см.* вентральный зрительный поток
Пэджет, Ричард (Paget, Richard) 143

Различение ближнего и дальнего поля 68—71, 75
  динамическая концепция 77—80
  эффект от использования инструмента 78—80
Рамачандран, Вилейанур С. *и др.* (Ramachandran, Vilayanur *et al.*) 110
распознавание страха 158
распознавание, его роль при хватании 48
разбиение действия на составные части 130
рвота как реакция на отвращение 151—152
резонанс 99
рецептивные поля
  нейроны зоны F4 62—63
    изменение глубины 77
    независимость от направления взгляда 63—67
  теменные зеркальные нейроны 105—106
  эффект от использования инструмента 78—80
рука, ее роль в восприятии 57—59

Саката, Хидео *и др.* (Sakata, Hideo *et al.*) 42
сенсомоторные теории происхождения речи 140
сенсорные зоны 22
сетчаточные координаты 68, 69
сила захвата, роль нейронов зоны F5 38
Сильвиева борозда *цв. вкл., рис. 1.1*
симиункулус 23, *24, рис. 1.2*, 25, 28
Сингер, Таня *и др.* (Singer, Tania *et al.*) 159, 161
система PF—PFG 94
система VIP—F4 68—71
система, кодирующая хватание 45—48
системы координат 64—67
  сетчаточные координаты 67, 68—69
  система VIP—F4 69—70
скорость движения стимулов, ее влияние на глубину рецептивного поля 78
«словарь действий» 53—56, 119
слуховые зоны 22, *цв. вкл., рис. 1.1*
собачий лай, его понимание 120—122
согласованность
  зеркальные нейроны зоны F5 84—87
  отсутствие у зеркальных нейронов для коммуникации 88—91
  теменные зеркальные нейроны 95, 105, *цв. вкл., рис. 4.14*
соматосенсорное нарушение 71
соматосенсорные зоны 22, *цв. вкл., рис. 1.1*
соматосенсорные нейроны зоны F4 62
соматосенсорные рецептивные зоны
  бимодальные нейроны зоны F4 61—62
    их связь со зрительными рецептивными полями 64—67
  теменные зеркальные нейроны 105, 196
соматотопическая организация зеркальной нейронной системы у человека 113, 114—116
социальное (дальнее) пространство 68
  при повреждении глазодвигательной коры (FEF) 70
  формирование у детей 76
сострадание 162
Спербер, Лео (Sperber, Leo) 123
Сперри, Роджер (Sperri, Roger) 58
стволовые структуры, их роль в вокализации у не-приматов 139
Суодеш, Моррис (Swadesh, Morris) 143

Театр, участие зрителя 17, 20
теменная кора *цв. вкл., рис. 1.1*
теменнозатылочная система 30—31, 33
теменные зеркальные нейроны 94
активация во время хватания 103—108
избирательность 105, *цв. вкл., рис. 4.14*
согласованность 105, *цв. вкл., рис. 4.14*
соматосенсорные рецептивные поля 105, 106
см. также зеркальные нейроны
томографические исследования мозга 111—114, 115—116, 117, 120—122, 123
исследования подражания 127—128
фМРТ-исследования
боли 159
зрительно-моторные 40
отвращения 157—*158, рис. 7.2*, *цв. вкл., рис. 7.3, 7.4*
точный захват, роль нейронов зоны F5 38
транзитивные действия 87—88, *89, рис. 4.4*
фМРТ-исследования 113—114
регистрация ДВП 110—111
транскраниальная магнитная стимуляция (ТМС) 109—111, 114
исследования чтения и говорения 144
повторяемая 129—130
требование взаимосоответствия в коммуникации 134—136, 146
тримодальные нейроны зоны F4 62

Узко согласованные зеркальные нейроны 85, *86, рис. 4.2*
Умильта, Мария Алессандра *и др.* (Umiltà, Maria Alessandra *et al.*) 101, *цв. вкл., рис. 4.9*
Унгерлейдер, Лесли и Мишкин, Мортимер (Ungerleider, Leslie and Mishkin, Mortimer) 48—49
условие «действие» в фМРТ-исследованиях 115—117
условие «контекст» в фМРТ-исследованиях 115—117
условие «намерение» в фМРТ-исследованиях 115—117

Фадига, Лучано *и др.* (Fadiga, Luciano *et al.*) 110, 147—148
Филлипс, Мэри *и др.* (Phillips, Mary *et al.*) 155
Фогасси, Леонардо *и др.* (Fogassi, Leonardo *et al.*) 103—108, 117
форма ладони, ее кодирование нейронами зоны F5 38
функциональная магнитно-резонансная томография (фМРТ) 111, 112, 113—114, 115—117, 120—121, 122—123
зрительно-моторные исследования 40

исследования боли 159
исследования отвращения 157—158, *цв. вкл., рис. 7.4*

Халлиган, Питер У. и Маршалл, Джон С. (Halligan, Peter W. and Marshall, John C.) 70, 81
Хатчисон, Уильям Д. (Hutchison, William D.) 159
хватание 21—22, 35—36
исследование теменных зеркальных нейронов 103—108
зрительно-моторные преобразования 39—45
роль нейронов зоны F5 36—39
хватательные движения, их влияние на произнесение слогов 144—145
Хеннеман, Элвуд (Henneman, Elwood) 25
Хюваринен, Яри *и др.* (Hyvärinen, Jari *et al.*) 94

Целенаправленная пространственная ориентация 73—76
центральная борозда *цв. вкл., рис. 1.1*
цитоархитектонические карты 23—24, *26, рис. 1.3*

Человек прямоходящий (*см. Homo erectus*)
человек умелый (*см. Homo habilis*)
чередование открытого — закрытого рта 140
Чини, Дороти и Сейфарт, Роберт (Cheney, Dorothy and Seyfarth, Robert) 138
чмокание губами 92, 136

Шанжё, Жан-Пьер и Рико, Поль (Changeux, Jean-Pierre and Ricoeur, Paul) 59
широко согласованные зеркальные нейроны 85, *87, рис. 4.3*

Эволюция зеркальных нейронов 142
эксперименты на животных 18
электроэнцефалографические (ЭЭГ) исследования, данные о зеркальных нейронах 109—110
эмоции
понимание 152, 153, 159—163
разделение 20
роль в псевдоподражательном поведении 134—135
роль 149—153
связь с вокализациями у не-приматов 138—139
см. также отвращение
эмпатия 152, 161—163
эхопраксия 133

Язык, его жестовое происхождение 140—148
язык, регистрация его ДВП 147, *148, рис. 6.4*
языковой контроль, возможное происхождение от зеркальной нейронной системы 137, 140
Якобони, Марко *и др.* (Iacoboni, Marco *et al.*) 115—117, 127—128

Джакомо Риццолатти, Коррадо Синигалья
(Giacomo Rizzolatti, Corrado Sinigaglia)

ЗЕРКАЛА В МОЗГЕ

О механизмах совместного действия и сопереживания

Издатель А. Кошелев

Корректор О. Куракова
Оригинал-макет подготовлен Е. Морозовой
Художественное оформление переплета С. Жигалкина

Подписано в печать 11.05.2012. Формат 60×90 1/16.
Бумага офсетная № 1, печать офсетная. Гарнитура Times.
Усл. печ. л. 14. Тираж 400. Заказ №

Издательство «Языки славянских культур»
№ госрегистрации 1037789030641
Phone: 95-95-260 E-mail: Lrc.phouse@gmail.com
Site: http://www.lrc-press.ru, http://www.lrc-lib.ru

Рисунок 1.1. Латеральная поверхность коры головного мозга человека. Затылочная доля и часть височной доли, находящаяся под височной бороздой (нижневисочная кора), выполняют функции зрительной коры. Первичные слуховые зоны находятся в глубине латеральной борозды (также называемой Сильвиевой бороздой). Верхняя височная извилина (область коры над верхней височной бороздой) выполняет в основном функции слухового восприятия. В верхней височной борозде расположены зрительные зоны высокого уровня, а также полимодальные области (в которых конвергирует информация от зрительной, слуховой и тактильной модальностей). Передняя часть теменной доли содержит области, отвечающие на тактильную и проприоцептивную стимуляцию, тогда как задняя часть включает зоны, традиционно определяемые как ассоциативные. Задняя часть лобной доли состоит из моторных зон, а передняя (префронтальная кора) выполняет когнитивные функции

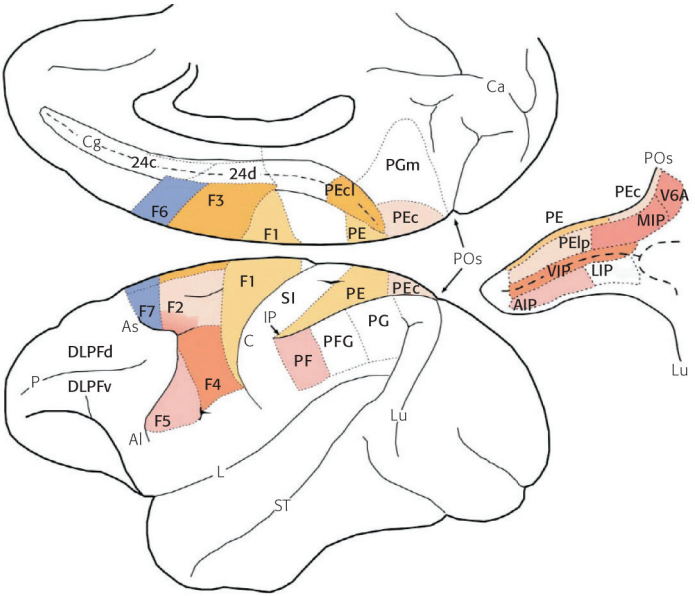


Рисунок 1.5. Медиальная и латеральная поверхности коры головного мозга обезьяны. Моторная кора и часть задней теменной коры разделены на ряд анатомических и функциональных зон. Зоны, относящиеся к задней теменной коре, обозначены аббревиатурами, начинающимися с буквы P (parietal). В правой части рисунка показаны зоны, скрытые в межтеменной извилине (IP): AIP — передняя межтеменная зона (anterior intraparietal area); LIP — латеральная межтеменная зона (lateral intraparietal area); MIP — медиальная межтеменная зона (medial intraparietal area); PEIp — межтеменная зона PE (intraparietal PE area); VIP — вентральная межтеменная зона (ventral intraparietal area). Другие обозначения: Cg — поясная кора (cingulate sulcus); DLPFd — дорзальная дорзолатеральная префронтальная кора (dorsal dorsolateral prefrontal cortex); DLPFv — вентральная дорзолатеральная префронтальная кора (ventral dorsolateral prefrontal cortex); SI — первичная соматосенсорная кора (primary somatosensory cortex); Pos — теменнозатылочная борозда (parietooccipital sulcus). Остальные сокращения см. на рисунке 1.4 (Luppino, Rizzolatti 2000)

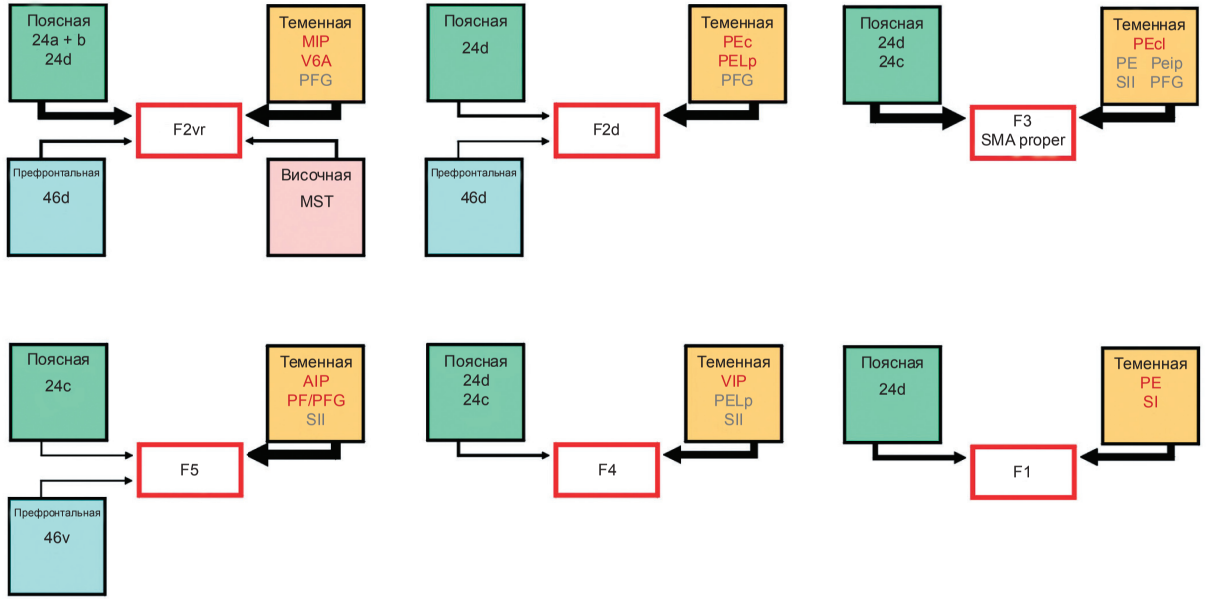


Рисунок 1.6. Схематичное изображение внешних афферентных связей задних моторных зон. Толщина стрелок показывает мощность связей. Теменные отделы, посылающие наибольшую афферентацию к моторным зонам, обозначены красным цветом, остальные — черным (Rizzolatti, Luppino 2001)

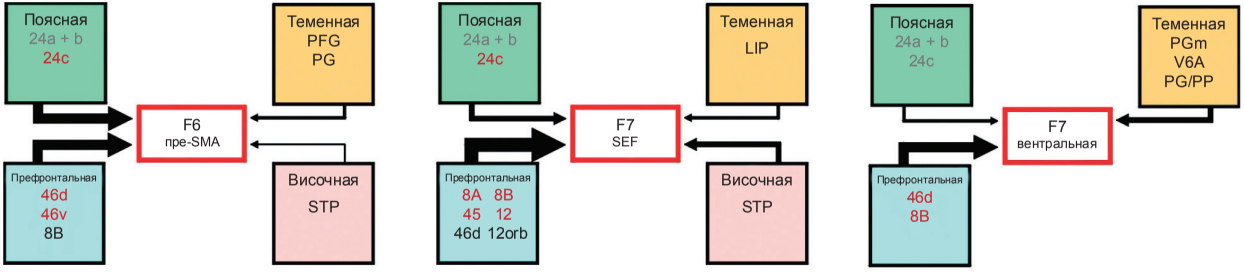


Рисунок 1.7. Схематичное изображение внешних афферентных связей передних моторных зон. Как и на предыдущем рисунке, толщина стрелок показывает мощность связей. Отделы лобной и поясной коры, посылающие наибольшую афферентацию к моторным зонам, обозначены красным цветом, остальные — черным (Rizzolatti, Luppino 2001)

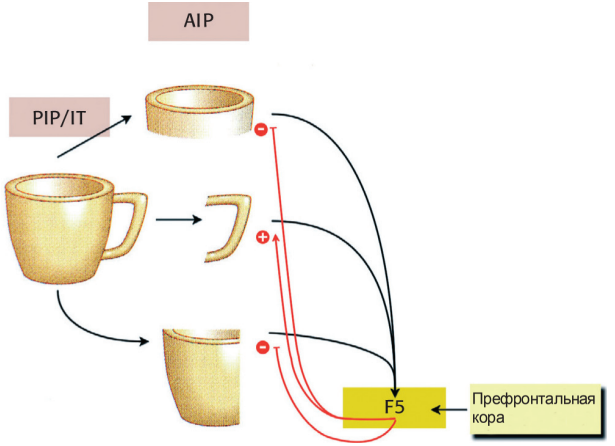


Рисунок 2.5. Схематичное изображение связей между F5 и AIP, возникающих, когда субъект берет чашку кофе. AIP — передняя межтеменная зона; IT — нижневисочная кора; PIP — задние теменные отделы, связанные с зоной AIP. На рисунке показано, как зона AIP извлекает зрительные возможности, предоставляемые объектами, на основании их физических признаков (зрительная информация приходит из заднетеменной коры — PIP) и значений (информация, полученная из нижневисочной коры — IT) и запускает потенциальные моторные программы (в данном случае, хватательные движения) в зоне F5. На основании намерений субъекта (эта информация приходит из префронтальной коры) в зоне F5 происходит выбор программы (в данном случае, точный захват чашки за ручку), которая затем передается в зону AIP, вследствие чего определенные возможности чашки становятся более значимыми (красные линии со знаком «+»), а другие — менее значимыми (красные линии со знаком «–»). Преобразование потенциальной моторной программы (выбранной в зоне F5) в исполняемый акт требует активации медиальных зон коры

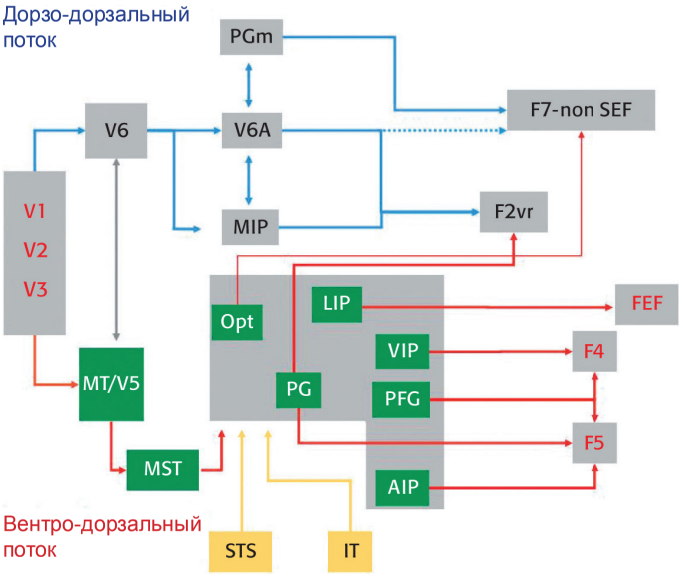


Рисунок 2.9. На схеме показаны анатомические связи двух дорзальных потоков. В верхней части рисунка — дорзо-дорзальный поток (серые прямоугольники), в нижней — вентро-дорзальный (зеленые прямоугольники). Вентро-дорзальный поток получает афферентацию из зон (обозначены желтым), расположенных в верхней височной борозде (STS) и в нижней височной коре (IT)

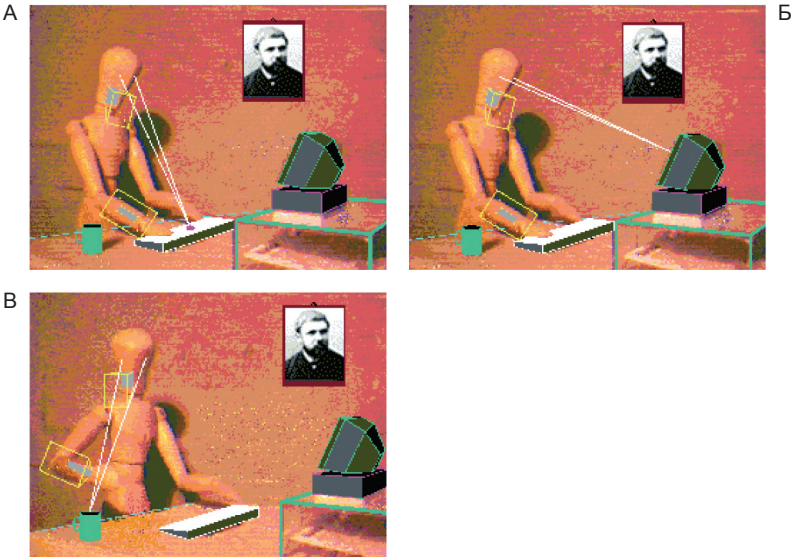


Рисунок 3.3. Эти три рисунка иллюстрируют независимость зрительных рецептивных полей нейронов зоны F4 от направления взгляда. Подробное описание дано в тексте. От внимательного читателя не укроется портрет Жюля Анри Пуанкаре: мы уверены, что французскому математику понравились бы и эксперимент, и его результаты (Адаптировано из работы Rizzolatti et al. 1997)

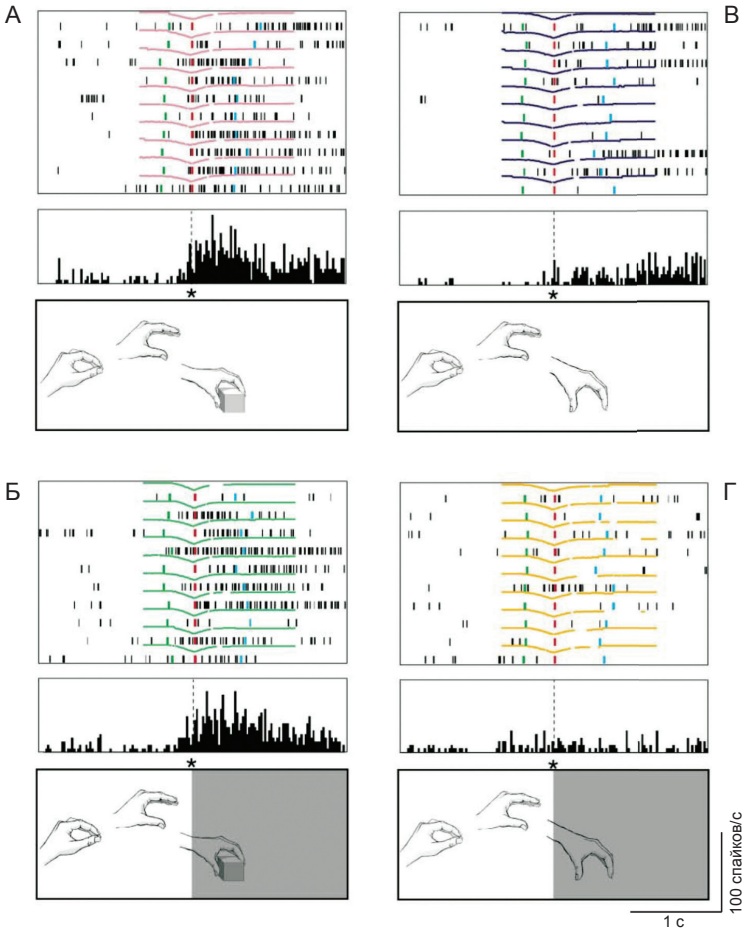


Рисунок 4.9. Пример зеркального нейрона захватывания зоны F5, который активен, даже когда рука, берущая объект, не видна. В нижней части каждого из рисунков изображено соответствующее действие экспериментатора, как его видит обезьяна. В условиях А и Б экспериментатор протягивает свою руку к объекту и берет его. В условиях В и Г он изображает это действие. Экспериментальный план состоял из двух основных условий — наблюдение за хватающей рукой (А и В) и наблюдение за тянущейся к объекту рукой (Б и Г). В условиях Б и Г закрашенная область рисунка обозначает экран, который лишал обезьяну возможности видеть руку экспериментатора. В верхней части каждого из рисунков — ответы нейронов и результирующие гистограммы; регистрация активности велась во время движений руки экспериментатора. Вертикальная линия обозначает момент, когда рука экспериментатора замыкала цепь фотоэлемента (для синхронизации по времени), а в условиях Б и Г это был момент, когда рука начинала скрываться за экраном. Обратите внимание на сходство нейронного ответа в условиях А и Б и его полное отсутствие в условиях В и Г (Umiltà et al. 2001)

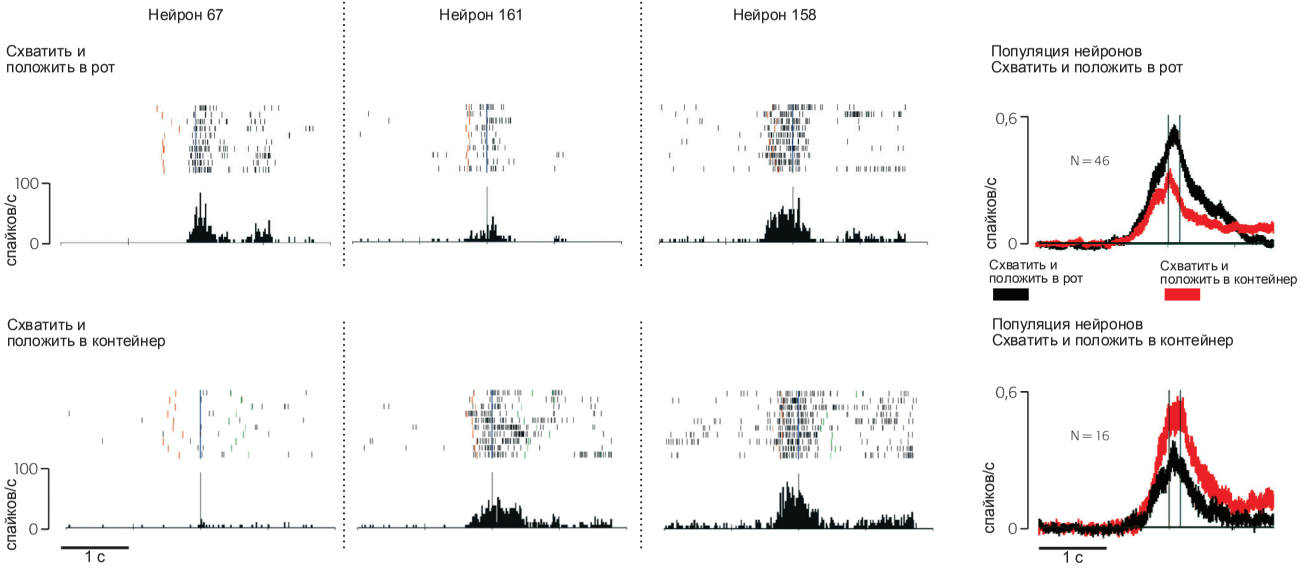


Рисунок 4.12. Слева: активность трех нейронов нижней теменной коры в процессе хватания пищи для того, чтобы положить ее в рот или в контейнер. Отдельные записи и обобщенные гистограммы синхронизированы относительно момента, когда обезьяна дотрагивается до объекта, чтобы его схватить. Красные линии — начало движения руки со стартовой позиции, зелены линии — прикосновение к объекту. Справа: активность популяции нейронов, избирательно реагирующих на хватание для еды (вверху) и хватание для перекладывания на другое место (внизу). Две вертикальные линии показывают момент прикосновения к контейнеру и окончания движения захвата, соответственно (Fogassi et al. 2005)

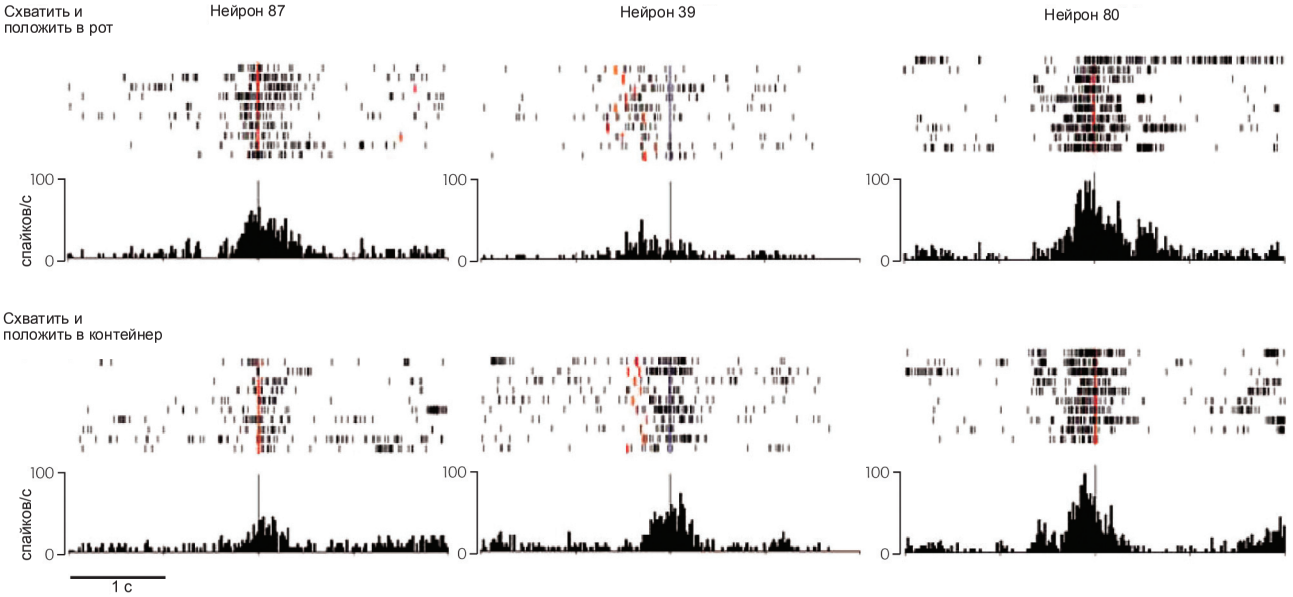


Рисунок 4.13. Ответы на зрительные стимулы трех нейронов теменной коры (нейроны 87, 39 и 80), зарегистрированные, когда обезьяна наблюдала за тем, как экспериментатор берет пищу с целью съесть ее либо положить в контейнер. Нейрон 87 разряжается с высокой интенсивностью, когда обезьяна смотрит на экспериментатора, кладущего пищу в рот, и ответ нейрона гораздо слабее, когда пища кладется в контейнер. Нейрон 39 ведет себя противоположным образом. В ответах нейрона 80 в обоих условиях нет принципиальной разницы (Fogassi et al. 2005)

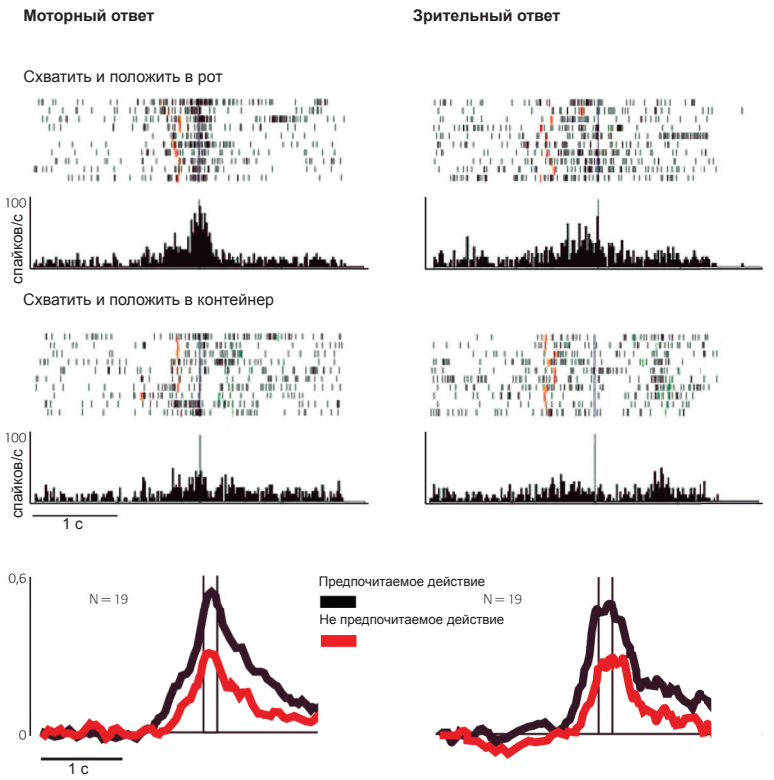


Рисунок 4.14. Вверху: согласованность между зрительным и моторным ответами теменного зеркального нейрона. Нейрон разряжается сильнее при выполнении действия хватания для того, чтобы положить в рот, чем при хватании, чтобы положить в контейнер. Это происходит и когда обезьяна сама выполняет действие, и когда она наблюдает за его выполнением экспериментатором (Fogassi et al. 2005). Внизу: усредненные по популяции нейронов ответы во время моторного и зрительного условий

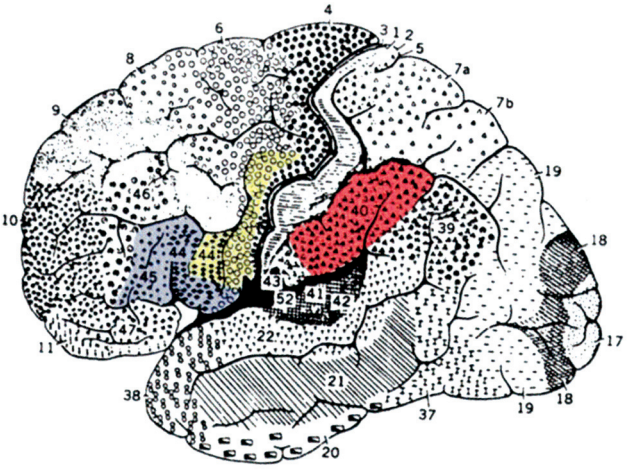


Рисунок 5.1. Зеркальная система для действий у человека. На латеральной поверхности мозга показаны цитоархитектонические зоны по Бродману. Красным закрашена область в затылочной коре, активирующаяся при выполнении действий и наблюдении за действиями других. Желтым закрашена область в лобной коре, активная в тех же экспериментальных условиях. Эти две области формируют зеркальную систему для действий. Некоторые авторы включают в нее также зону 6. Однако, активация этой зоны может быть связана скорее с процессом подготовки к действию, а не к работе зеркальной системы. Голубым закрашена область лобной коры, активирующаяся в определенных экспериментальных условиях при наблюдении за действиями других. Нужно с осторожностью подходить к включению этой зоны в зеркальную систему: как и нейроны верхней височной борозды, нейроны этой зоны не обладают моторными свойствами. Описанная здесь зеркальная система кодирует действия без эмоционального контекста. Действия в эмоциональном контексте описаны в главе 7

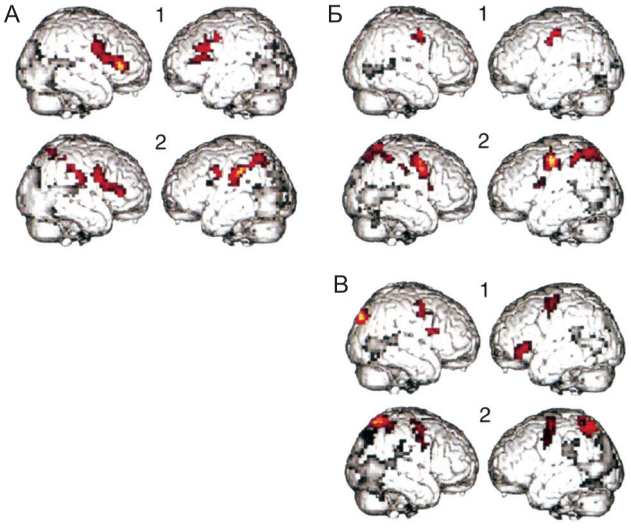


Рисунок 5.2. Области коры, активирующиеся при наблюдении за изображением действий (1) и выполнением транзитивных действий (2) при помощи рта (А), руки (Б) и ноги (В) (Buccino et al. 2001)

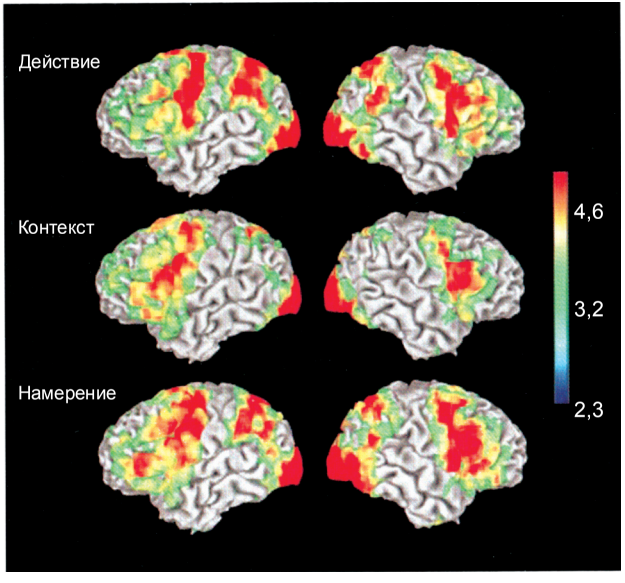


Рисунок 5.4. Корковые зоны, активные в процессе рассматривания сцены (контекст), действий без контекста (действие), действий, включенных в контекст (намерение). Цветом отмечены зоны активации — красный соответствует максимальной активации (Iacoboni et al. 2005)

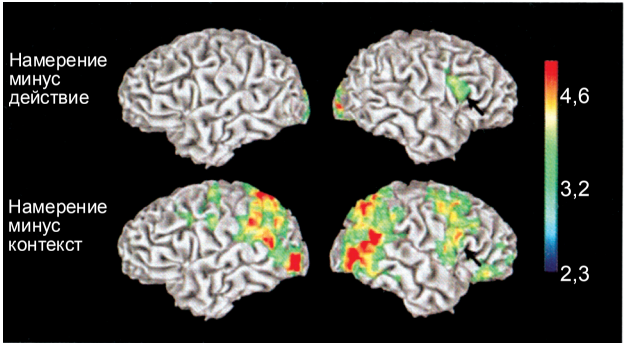


Рисунок 5.5. Корковые зоны, активные, когда наблюдатели пытаются понять намерения других. Вверху (намерение минус действие): контраст между зонами, активированными в условии намерение (в котором участники пытались на основании зрительной сцены понять, почему выполняется то или иное действие) и в условии действие (когда они видели, как выполняется действие, но не имели никакого контекста, позволяющего понять, зачем); внизу (намерение минус контекст): контраст между зонами, активированными в условии намерение и при рассматривании зрительной сцены (контекст). В обоих случаях активируется задняя часть нижней лобной извилины. Эта зона, являющаяся частью зеркальной системы, сильно вовлечена в понимание намерений других (Iacoboni et al. 2005)

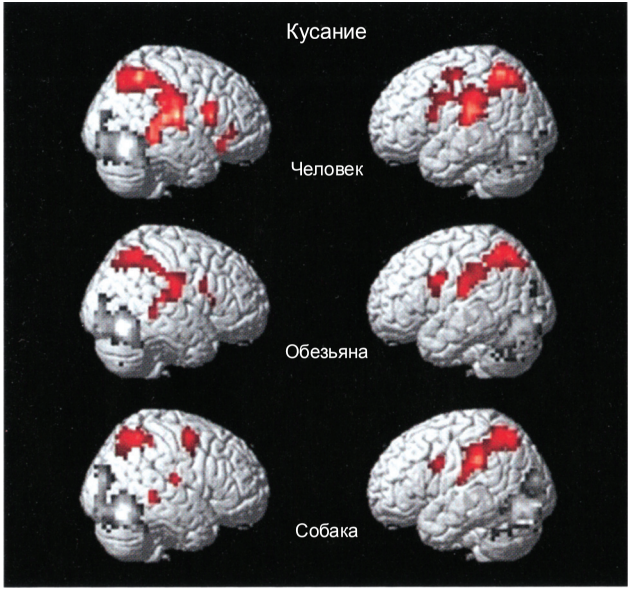


Рисунок 5.9. Корковые зоны, активирующиеся в процессе наблюдения за откусыванием кусочка пищи (см. рис. 5.7) человеком, обезьяной и собакой, соответственно (Buccino et al. 2004a)

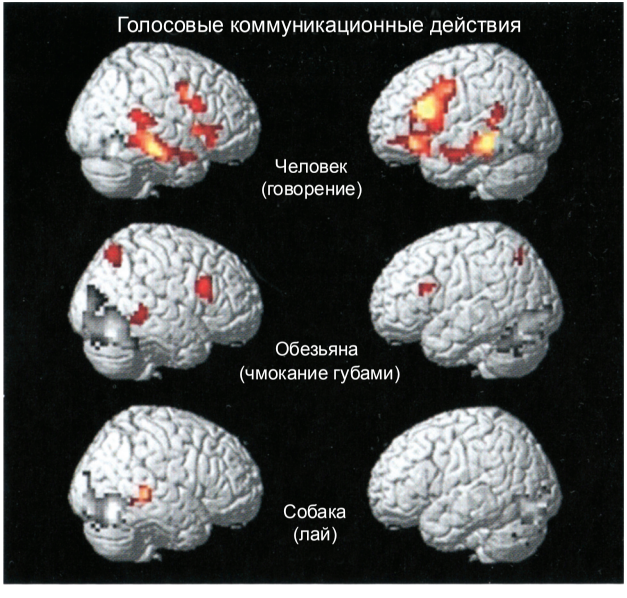


Рисунок 5.10. Корковые зоны, активирующиеся при наблюдении за голосовой коммуникацией (см. рис. 5.8) человека, обезьяны и собаки, соответственно (Buccino et al. 2004a)

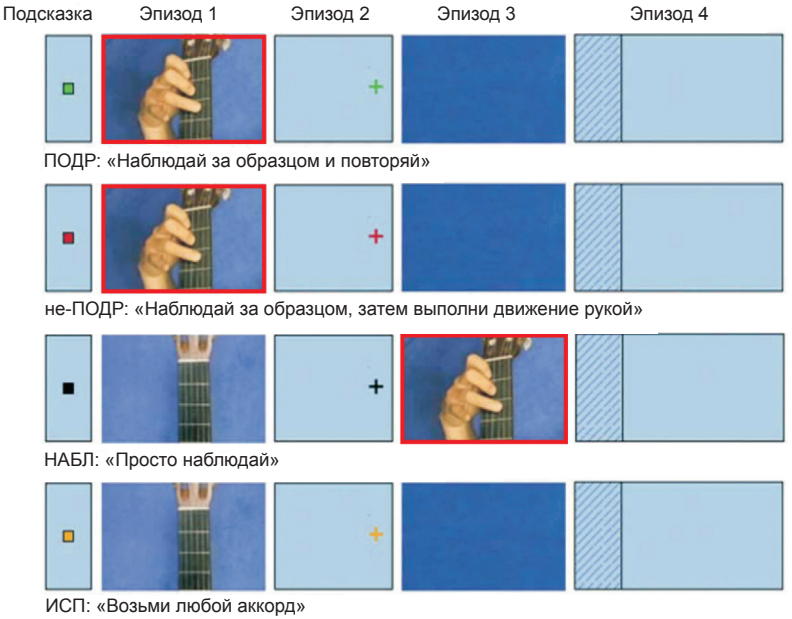


Рисунок 6.1. Сигнал. Эпизод 1, Эпизод 2, Эпизод 3, Эпизод 4. ПОДР: «наблюдай за образцом и повторяй». Не-ПОДР: «наблюдай за образцом, затем выполни движение рукой». НАБЛ: «просто наблюдай». ИСП: «возьми любой аккорд».

Научение через подражание: методика исследования. Эксперимент включал четыре условия, каждое состояло из четырех эпизодов. Условие ПОДР (подражание): по сигналу, состоящему в предъявлении зеленой точки, испытуемые начинают смотреть на руку наставника, берущего определенный аккорд (ПОДР-1); после краткого перерыва (ПОДР-2) они должны повторить этот аккорд (ПОДР-3). Условие не-ПОДР: после предъявления красной точки (не-ПОДР-1) испытуемые начинают смотреть на руку наставника и, после краткого перерыва (не-ПОДР-2), прикасаются к грифу гитары, не беря при этом никакого аккорда (не-ПОДР-3). Условие НАБЛ (наблюдение): после предъявления синей точки (НАБЛ-1) испытуемые начинают следить за грифом гитары и, после краткого перерыва (НАБЛ-2), смотрят, как наставник берет определенный аккорд (НАБЛ-3). Условие ИСП (исполнение): после предъявления желтой точки (ИСП-1) участники эксперимента начинают следить за грифом гитары и, после краткого перерыва (ИСП-2), берут любой аккорд по собственному усмотрению (ИСП-3). Во всех четырех условиях эксперимент завершался периодом неподвижности испытуемых (эпизод 4) (Buccino et al. 2004b)

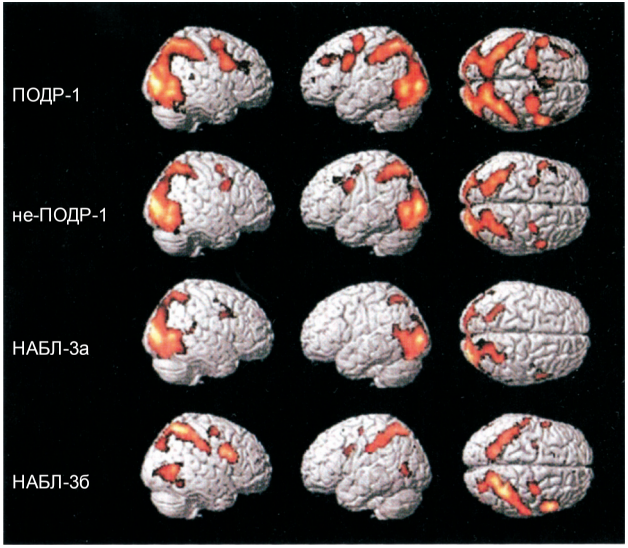


Рисунок 6.2. Научение через подражание: корковая активация во время наблюдения. Активация участков коры в ходе наблюдения за наставником, берущим на гитаре определенный аккорд, с целью повторить его действие (ПОДР-1), без цели повторить его действие (не-ПОДР-1) или просто после наблюдения за грифом гитары (НАБЛ-3а, б). Активация в условиях ПОДР-1, не-ПОДР-1 и НАБЛ-3а сопоставлялась с активацией во время эпизода 4 (завершающая пауза), а условие НАБЛ-3б сопоставлялось с НАБЛ-1 (зрительная фиксация гитарного грифа) (Buccino et al. 2004b)

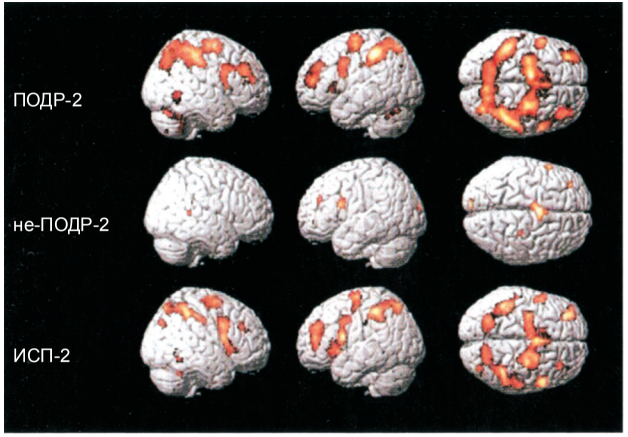


Рисунок 6.3. Научение через подражание: корковая активация во время паузы перед выполнением действий, как подражательных по сути, так и нет. Все три экспериментальных условия сопоставлялись с эпизодом 4 (завершающая пауза). В условии ПОДР-2 испытуемые готовились подражать наставнику, который только что взял на гитаре определенный аккорд; в условии не-ПОДР-2, пронаблюдав тот же образец, что и в ПОДР-2, они должны были спланировать движение собственной руки (но не выстраивание аккорда) по направлению к грифу гитары; в условии ИСП-2 они могли взять любой аккорд по собственному усмотрению после предъявления им гитарного грифа (Buccino et al. 2004b)

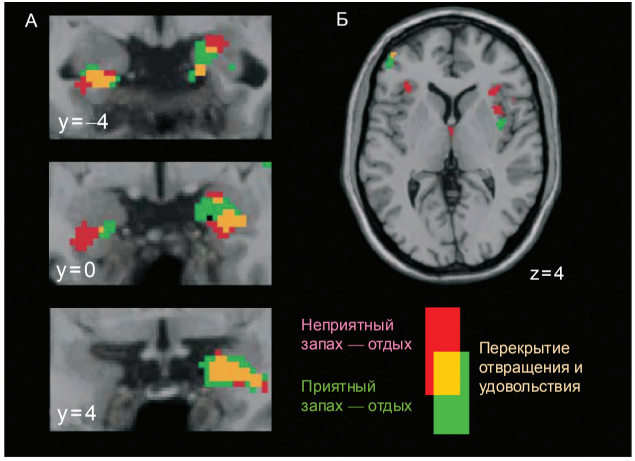


Рисунок 7.3. Активация в серии с обонятельной стимуляцией. Данные об активированных областях наложены на анатомический срез стандартного мозга (по версии MNI — Монреальского неврологического института), согласно неврологической конвенции. (правое полушарие справа). А — срезы в фронтальной проекции, проходящие через миндалины. Отметим, насколько велики перекрывающиеся области активации в правой миндалине (показаны желтым), вызванной неприятным (красный) и приятным (зеленый) запахами. Б — горизонтальная проекция, показывающая активацию в островке. Активация на неприятный запах расположена билатерально и кпереди, а на приятный — ограничена правым полушарием и расположена кзади. Зоны активации для двух типов запахов не перекрываются (Wicker et al. 2003)

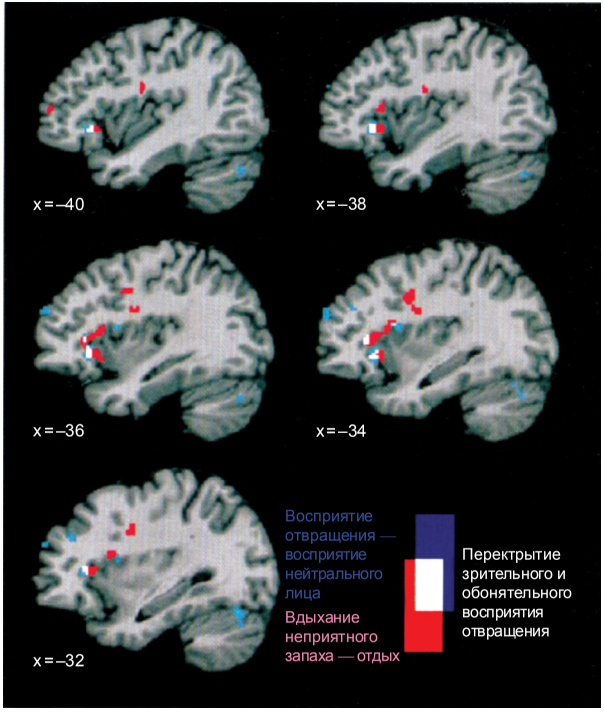


Рисунок 7.4. Активация при обонятельной стимуляции неприятными запахами и при зрительном восприятии лиц с гримасой отвращения. Синим показаны области активации при восприятии лиц, выражающих отвращение, красным — при восприятии неприятных запахов, белым — зоны, в которых активация наблюдается в обоих случаях. Области активации наложены на сагиттальный срез стандартного мозга по версии MNI — Монреальского неврологического института (Wicker et al. 2003)

ISBN 978-5-9551-0561-1