

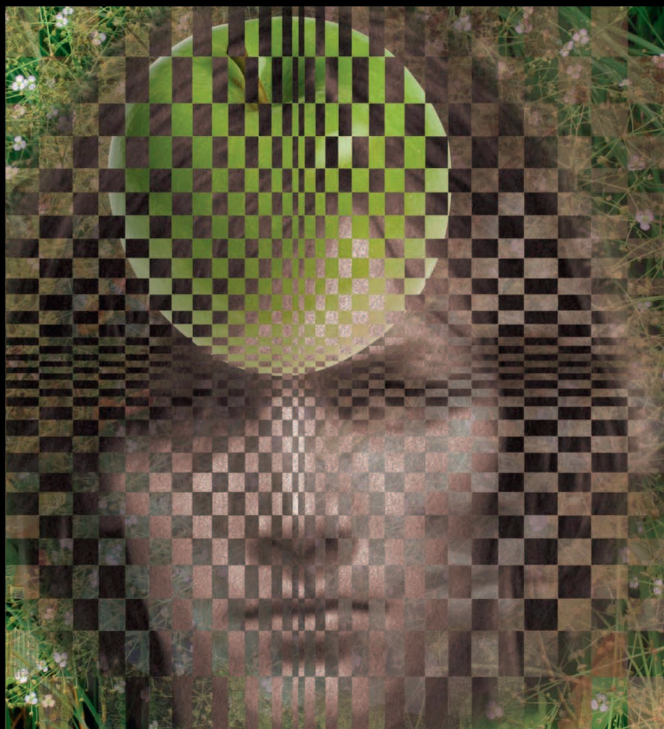


РАЗУМНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ЯЗЫК  
LANGUAGE AND REASONING

ДЖАКОМО РИЦЦОЛАТТИ,  
КОРРАДО СИНИГАЛЬЯ

# ЗЕРКАЛА В МОЗГЕ

О МЕХАНИЗМАХ  
СОВМЕСТНОГО ДЕЙСТВИЯ  
И СОПЕРЕЖИВАНИЯ



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 Корrado

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 Корrado 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

<i>Вступительная статья</i> . . . . .	7
<i>Благодарности</i> . . . . .	15
<i>Предисловие</i> . . . . .	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
<i>Литература</i> . . . . .	165
<i>Указатель</i> . . . . .	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 Корrado 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 Риццоллатти и Корrado Синигальи дает возможность получить достоверное и полное знание о зеркальных нейронах «из первых рук»: именно в работах исследовательской группы Дж. Риццоллатти 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 неправилен. 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 нетранзитивных, 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»*<sup>1</sup>. 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 отношении 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 Вильянура Рамачандран в 2009 г. назвал свою лекцию, посвященную зеркальным нейронам, «Нейроны, создавшие цивилизацию»<sup>2</sup>.

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

---

<sup>1</sup> 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.

<sup>2</sup> 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](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. Риццоллатти и К. Синигальи на сегодняшний день (напр., Rizzolatti, Sinigaglia 2010). Анализируя накопленные к настоящему времени данные о работе зеркальных нейронов лобной и теменной коры («фронтально-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 связана эмпатия как одно из важных условий адекватного социального поведения и зеркальные нейроны. С точки зрения Дж. Риццоллатти, 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. Ризцоллатти 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 биологическими факторами, связанными с работой мозга. Настало время узнать больше о биологической природе «социального» в человеке и прочесть 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*

## 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 фoveальную 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 сделано, 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 закружаться, 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 друга 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*)<sup>1</sup>. 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 citoархитектонической организации задних отделов лобной доли (моторной коры) у приматов, как она была описана Корбинианом Бродманом<sup>2</sup> 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 citoархитектоническое различие между зонами 4 и 6 не предполагает функционального различия, а только является другим способом соматотопической репрезентации.

---

<sup>1</sup> Woolsey *et al.* (1952); Woolsey (1958); Penfield and Rasmussen (1950).

<sup>2</sup> Brodmann (1909).





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»<sup>3</sup>. 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»<sup>4</sup>. 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 исполнительской роли.

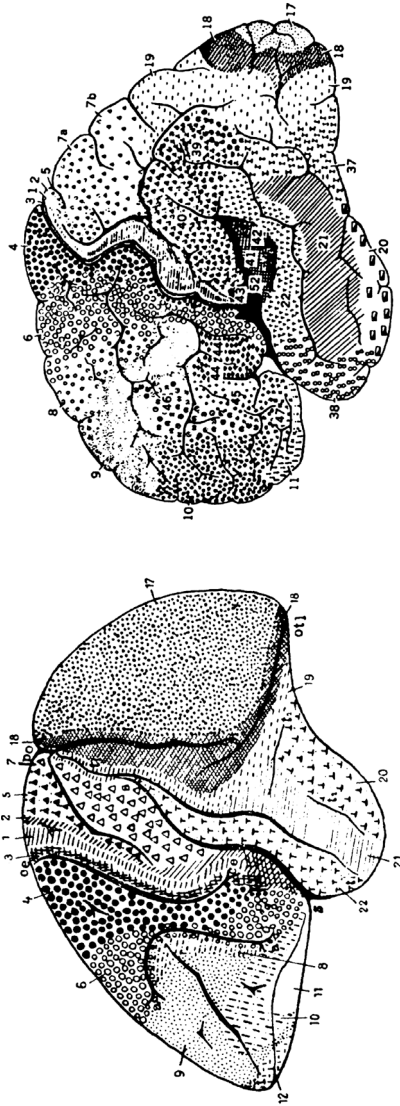
Корковая моторная система отнюдь не состоит только из двух областей, M1 и SMA, а образована целой плеядой различных зон<sup>5</sup>. Сравнение современной точки зрения на анатоμο-функциональное выделение агранулярной коры, как оно представлено на рисунке 1.4, с картами зон коры на рисунках 1.2 и 1.3 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 — живления 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

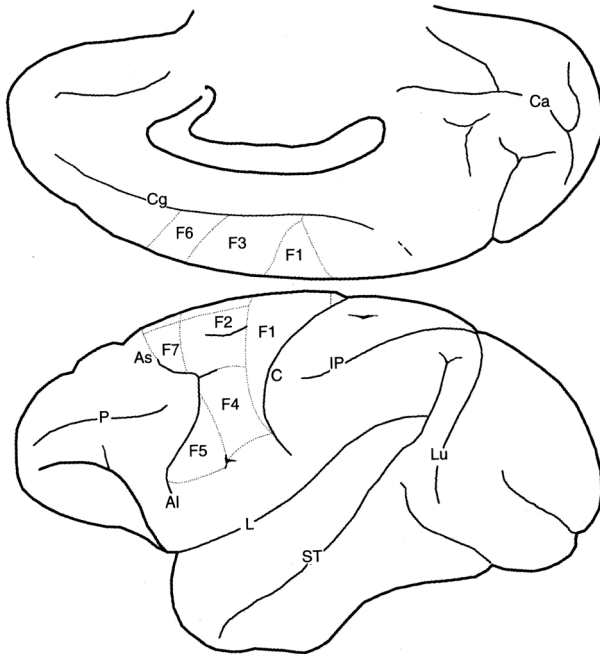
<sup>3</sup> Henneman (1984, p. 670).

<sup>4</sup> Ibid.

<sup>5</sup> 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 ПНО (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 (включая зона 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, Koscinas, 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 вентральное 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 *симпункулах*, 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<sup>6</sup>. 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<sup>7</sup>.

Интересно отметить, что волокна, начинающиеся в зоне F1, оканчиваются в средней части спинного мозга и в покрывке, 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

---

<sup>6</sup> См. работы Matsumara and Kubota (1979); Muakkassa and Strick (1979); Matelli *et al.* (1986); Lupino *et al.* (1993).

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