

## ЗЕРКАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ И СОЦИАЛЬНАЯ КОГНИЦИЯ В НОРМЕ И ПРИ ШИЗОФРЕНИИ

Ю. С. Зайцева

*Московский научно-исследовательский институт психиатрии*

Открытие зеркальных нейронов считается одним из самых интересных среди последних достижений в нейробиологии. Впервые найденные у макака в премоторной коре зеркальные клетки активируются тогда, когда обезьяна выполняет действие (акт хватания), и когда она за ним наблюдает [110], знает, что [121] или слышит, что [81, 82] кто-то другой выполняет аналогичное действие. Эти нейроны были названы так потому, что они «отзеркаливают» действия других путем «перенесения» их с наблюдаемого на наблюдателя за счет активации своего собственного двигательного «репертуара», предполагая использование своего опыта для узнавания (различения) наблюдаемого действия.

Популярность зеркальных нейронов проявилась еще и потому, что они открыли доступ к нейронным механизмам, позволяющим понимать других людей (то, что занимало философов и психологов на протяжении веков). С открытием зеркальных нейронов, стало понятно, что мозг способен понимать действия других людей за счет воплощения собственных действий или, другими словами, чувствуя то, что чувствует другой во время выполнения аналогичного действия.

### **I. Методы изучения зеркальных клеток.**

Два метода внесли существенный вклад в изучение зеркальных клеток у человека. С одной стороны, транскраниальная магнитная стимуляция (ТМС) представила первые нейрофизиологические доказательства того, что двигательные программы запускаются при наблюдении за действиями других людей [41]. Один из самых показательных ТМС экспериментов, продемонстрировавший присутствие зеркальных нейронов в человеческой вентральной премоторной коре, показал, что наблюдение за действием повышает двигательные вызванные потенциалы в той же мышце, которая отвечает непосредственно за данное движение. Это говорит о том, что наблюдение является триггером для активации нейронов, ответственных за выполнение действий. Интеграция восприятия и действия происходит так же, как в мозге у обезьян [5].

Сканирование мозга, в частности, методы нейровизуализации [16–20, 61–63, 66, 74–76, 90, 91] позволили определить регионы, в которых зеркальные нейроны есть у людей. Проводились эксперименты, в которых участники сканировались в то время, как они выполняли действия и, когда они наблюдали за действием или слышали, что другие люди выполняют аналогичные действия. Эти исследования выявили активацию дорсальной и вентральной премоторной коры, дополнительной моторной и задней теменной и височной и иногда соматосенсорной коры во время выполнения действия и при его восприятии.

Дополнительные корковые области (такие как: дорсальная премоторная кора и верхняя теменная доля), как было показано, также активируются при наблюдении и выполнении действия [17, 18, 61]. Хотя их активацию связывают часто с «зеркальным механизмом», в равной степени, возможно, она отражает подготовку к движению [80].

Интересно, что такая активация является соматотопической: задние премоторные области более активны как при восприятии и выполнении мануальных действий, по сравнению с движениями губами, в то время как вентральные области более активны при восприятии движений губами по сравнению с мануальными [60].

Еще одна область, почти постоянно активна во время наблюдения действия и звуков, обозначающих действия [60] – это область Брока (ВА44, ВА45). Тот факт, что область Брока классически считается областью речи, предполагает возможную эволюционную связь между имплицитной коммуникацией, то есть пониманием действий у обезьян [81, 82], и эксплицитным вербальным общением, характеризующим человека [39, 41, 109].

Таким образом, эксперименты с применением функциональной нейровизуализации показали, что во время акта хватания, так же, как и во время наблюдения и воспроизведения действия, активируется в основном теменно-лобная нейронная сеть [73]. Один общий принцип, который также следует иметь в виду: система зеркальных нейронов (МНБ)

– это двигательная система высшего порядка, которая является билатеральной. Мета-анализы о подражании движениям пальцев действительно подтверждают двустороннюю активность [90].

### **Нейрофизиология зеркальных нейронов**

Задолго до открытия зеркальных нейронов, французские epileptологи Н. J. Gastaut, J. Bert [58] констатировали одинаковую билатеральную электрическую активность в сенсомоторной коре во время осуществления испытуемым движений руки, а также во время наблюдения двигающейся руки другого человека [92, 103, 104]. При закрытых глазах в спокойном состоянии сенсомоторные нейроны синхронно активируются и приводят к возникновению осцилляций в диапазоне частот 8–13 Гц,  $\mu$ -ритм [57]. Во время выполнения какого-либо действия эти нейроны асинхронно активируются, тем самым уменьшая мощность ЭЭГ колебаний в данном диапазоне [103, 114]. Подавление  $\mu$ -ритма считается признаком активации моторики в центральных районах, и его присутствие во время выполнения действия или наблюдения за действием считается вероятностным индексом активности зеркальных нейронов [67]. Было показано, что  $\mu$ -ритм в С3, СЗ, С4 отведениях снижается в норме не только при иницировании движений, но и при представлении движений (моторное воображение) и наблюдении за чьими-либо движениями [8, 104].

### **II. Возникновение и развитие системы зеркальных нейронов.**

В психологии развития считается, что у младенцев есть некоторые рудиментарные формы имитационного поведения на этапе раннего развития [89], предполагая, что ключевая форма обучения в раннем возрасте осуществляется через подражание. Происходит ли подражание у детей раннего возраста за счет функции зеркальных клеток пока не доказано, но вероятно. Интересно, что исследования доказывают, что подражание в раннем возрасте не является уникальным для человека. Детеныши шимпанзе [93] и макаки [43] подражают жестам и имитируют лицевую экспрессию, похожую на человека, тем самым обеспечивая косвенные доказательства существования функционирующей системы зеркальных клеток в раннем развитии приматов. Электроэнцефалографическое (ЭЭГ) исследование детей (моложе 11 лет) выявило подавление  $\mu$ -ритма во время выполнения и наблюдения за движениями рукой [84]. В другой группе исследовались 6–7-месячные младенцы с помощью метода инфракрасной спектроскопии (НИРС). Младенцы смотрели на действия, показанные экспериментатором, и действия, показанные по телевизору, при этом натуральные действия вызывали более выраженный ответ [118], что идентично реакции мозга во взрослом состоянии.

Таким образом, данные ЭЭГ и НИРС говорят о том, что система зеркальных клеток функционирует в начале жизни человека. Однако эти данные не подчеркивают как важны зеркальные клетки для развития социальной компетентности. В МРТ исследованиях наблюдения и имитации эмоциональных выражений лица у здоровых детей 10-ти лет было обнаружено, что активность зеркальных клеток коррелирует с эмпатией и внутриличностной компетенцией [102]. Эти корреляции поддерживают гипотезу о том, что зеркальные клетки являются одними из ключевых звеньев в нервной системе для обеспечения социальной когниции [55].

### **III. Функции зеркальных клеток.**

Функция зеркальных нейронов предполагает использование своего опыта для узнавания (различения) наблюдаемого действия, которое можно применять на разных уровнях социальной иерархии. Существовая как одна функциональная система, зеркальные нейроны имеют одну задачу по отражению собственного опыта. Учитывая общие закономерности такого функционирования, представляется возможным изучение функции зеркальных клеток на разных уровнях. Остается ответить на следующие вопросы: 1) Какие процессы кодирует система зеркальных клеток? 2) Как система зеркальных клеток участвует в процессах коммуникации, языке, социальных интеракциях? 3) Может ли принцип зеркальных нейронов быть экстраполирован на эмоции, чувства и мысли?

#### **1. Двигательные акты.**

##### **1.1. Намерения**

Когда мы наблюдаем за движением, как, например, кто-то берет чашку кофе, мы понимаем не только то, что делает другой, но и почему он это делает. Вывод о намерениях субъекта вытекает из контекста ситуации, в которой это действие происходит. Несколько лет назад МРТ-эксперимент показал, что, когда испытуемые делают вывод о намерениях субъекта в определенном контексте, селективно активируется правый лобный узелок зеркальной системы [76]. Было высказано предположение, что в сложных ситуациях предсказание результата может дополнить зеркальный механизм в понимании намерения [111].

Хотя мы практически ничего не знаем о нейрофизиологических механизмах, лежащих в основе умозаключений, данные, полученные при исследовании обезьян, предлагают нейрофизиологический механизм, который объясняет зеркальный механизм, лежащий в основе понимания намерений [46]. Так, у обезьян моторные акты организованы в цепочки, которые кодируют конкретные преднамеренные действия. Интересно, что эти цепи могут также полностью активироваться при наблюдении инициального действия в этой цепи, таким об-

разом предоставляя наблюдателю внутреннюю копию своего будущего акта.

Исследование с использованием электромиографии представили доказательства существования аналогичного механизма у человека. Так, при наблюдении за действием, состоящим из нескольких двигательных актов, мышцы, которые вовлечены в последний акт, становятся уже активными во время наблюдения за первым. Эти данные свидетельствуют о том, что система зеркальных нейронов обеспечивает наблюдателя копией всего действия, тем самым позволяя наблюдателю понять намерения другого человека, производящего это действие.

Свойством теменно-фронтальной зеркальной системы является кодирование целей. Тем не менее, с самого начала исследования системы зеркальных нейронов ТМС эксперименты обозначали, что двигательная система человека, в отличие от обезьяны, также реагирует на наблюдение движений, лишенных цели [38, 56]. Недавние исследования МРТ показали, что этот «двигательный зеркальный механизм» чрезвычайно чувствителен к кинетическому движению. E. Dapin и соавт. [32] исследовали мозговые ответы при наблюдении за изворачивающейся рукой, подчиняющейся или неподчиняющейся 2/3-степенному закону (закон, описывающий связь между движением кривизны и скорости). Зеркальные моторные области руки были более активированы во время наблюдения за движением, подчиняющимся этому закону, чем в ответ на движение другого типа.

### **1.2. Имитация**

Для исследования имитации (подражания) используются различные подходы многих дисциплин, включая антропологию, экономику, социологию, этологию, философию, робототехнику и социальную и экспериментальную психологию. Например, в литературе о подражательном поведении у животных упоминается, что ключевым вопросом в этой области является дифференциация между различными формами мимикрии и истинного подражания – то есть, добавляется ли что-то новое для собственного репертуара движений после наблюдения за поведением других [72]. Эта дифференциация отображается также в условиях взаимодействия между зеркальными нейронами префронтальной и моторной коры в процессе обучения и взаимодействия между системой зеркальных нейронов и лимбической системой во время социального подражания [76].

### **1.3. Моторное воображение**

В основе моторного воображения лежит подсознательная активация моторной системы, которая вовлечена не только в выполнение двигательных актов, но и воображаемых действий, узнавания инструментов и обучение посредством наблюдения [79]. Моторные акты направлены на цель, также

можно сказать, что они направлены на удовлетворение потребности, но не обязательно должны быть связаны с эксплицитной или сознательной репрезентацией такого условия.

Моторное воображение должно рассматриваться отдельно от другой формы воображения, которое включает предсказание пути и направление движений в пространстве. Интересно, в эксперименте [34], когда людей просили представить движение к определенной цели, расположенной перед ними, и указать, когда они придут, их оценки времени прохождения были удивительно похожи на фактическое время, которое они затрачивали на прохождение данного расстояния. Это предположение позволяет исследовать возможные когнитивные элементы нервной регуляции моторного поведения, даже без эксплицитного участия.

Нейронные механизмы, лежащие в основе моторного воображения, еще не до конца изучены, однако очевидно, что мы используем наши действия не только для действия «здесь и сейчас» (выполнения), но также и для некоторых автономных актов, таких, как воображение, наблюдательность. По мнению [83], ментальные образы полагаются на те же нейронные механизмы, что и восприятие в той же модальности, и могут участвовать в механизмах, используемых памятью, эмоциями и моторным контролем. Предполагается, что зеркальные нейроны могут играть ключевую роль в этом процессе [111].

## **2. Язык**

Существует несколько предпосылок связи зеркальных нейронов с языком. Эволюционный аргумент, предполагающий, что зеркальные нейроны могут быть предшественниками систем, связанных с языком в человеческом мозге [4, 109], базируется в основном на анатомической гомологии между областью F5 мозга макака и областью Бродмана 44 (зона Брока) задней нижней лобной извилины в человеческом мозге [109]. Этот аргумент также принимается в поддержку эволюционной теории происхождения языка жестов [27].

Тем не менее, еще один аргумент, касающийся функциональной роли зеркальных нейронов в языке, представлен в теории восприятия речи [86]. В соответствии с этой теорией, восприятие речи опирается на наблюдение за артикуляционными движениями жестов говорящего (например, движения рта, губ и языка), а не на акустические сигналы звуков речи. Для успешной обработки разговорного языка эти действия должны быть представлены в мозгу слушателя, так что регионы, необходимые для продукции речи активируются, когда слушатель видит артикуляционные жесты. Другими словами, для достижения общего понимания, необходим уровень синхронности в движениях между говорящим и слушателем.

Доказательства участия двигательной сферы в восприятии речи возникают в процессе нейрови-

зуализационных исследований у здоровых лиц. В МРТ эксперименте, когда участники читали предложения, содержащие слова, обозначающие движения (которые были связаны с движениями рук, ног, головы), соответствующие регионы сенсомоторной коры, как правило, становились активными [129]. Кроме того, прослушивание звуков речи активирует области, которые обычно активны при речевой продукции [128] (в частности, верхняя височная борозда и нижняя лобная извилина). Кроме того, исследования с использованием ТМС показали увеличение моторных вызванных потенциалов языка (tongue) в то время, когда участники слушали речь [40], и что возбудимость моторных регионов, связанных с производством речи, коррелирует с активностью в области Брока [126]. Поведенческие исследования также представили доказательства связи между моторными актами и речевой продукцией. Например, когда участники наблюдали за актом хватания объектов различной величины и одновременно произносили и слоги, ротовая полость открывалась больше, и голосовая амплитуда была больше, когда объект был большим по размеру (в отличие от малых) [64].

Существует немало доказательств того, что незязыковые зрительные или слуховые раздражители могут вызывать активацию в регионах сенсомоторной коры. Вид хорошо знакомых действий и/или слушание их звуков приводят к активности в премоторной и теменной областях мозга [9, 30, 69]. Таким образом, мозговые регионы участвуют в сенсомоторном отображении, независимо от того, является ли конкретное действие услышанным, увиденным или мануальным; в рамках системы зеркальных клеток лежит аналогичный механизм.

### 3. Социальная когниция

В последнее время значительно возросло число исследований, которые отводят зеркальным нейронам существенную роль в переработке сложной социальной информации. В частности, речь идет об активном участии зеркальных нейронов в социально-когнитивных процессах. Социальные когнитивные функции включают получение информации, ее интерпретацию и формирование ответа на намерения, мнения и поведение других людей [13, 92] и лежат в основе социального взаимодействия. Другими словами, социальные функции определяют то, «как люди думают о себе и о других в социальном контексте». Главное отличие социальных когнитивных функций от несоциальных заключается в их содержании, связанном с социальными взаимодействиями (сценарии, роли, схемы интеракций).

#### 3.1. Внутренняя модель сознания другого (*theory of mind*)

«Theory of mind» (внутренняя модель сознания другого, ВМСД), присущая только человеку, имеет

отношение к способности понимать сознание другого человека и/или делать выводы о его намерениях. Термин охватывает широкий диапазон навыков и включает понимание ложных убеждений, намеков, намерений, обмана, метафор, иронии, ошибок [99]. Такое понимание, как было указано ранее, может осуществляться за счет двигательных механизмов, и зеркальные нейроны могут быть вовлечены в ВМСД [54]. Существуют, по крайней мере, три аргумента в пользу роли зеркальных нейронов в обеспечении ВМСД. Во-первых, сравниваются области мозга, вовлеченные в ВМСД, активность и систему зеркальных нейронов. Если ВМСД опирается на активность зеркальных клеток, то в заданиях на ВМСД ожидаемо увидеть активность зеркальных нейронов. Так, исследования ВМСД, часто с использованием МРТ или ПЭТ, дают схожие результаты активации мозговых структур, которые получены в исследованиях системы зеркальных клеток. При этом считается, что медиальная префронтальная кора, задняя височная извилина и височные полюса участвуют в формировании ВМСД [49]. Во-вторых, разрабатываются исследования, специально направленные на оценку понимания намерений, которые стоят за действием. Для оценки ВМСД используют рассказы [45, 125] и комиксы [14, 51]. И, в-третьих, исследуется функция зеркальных клеток у людей с нарушениями ВМСД.

Также является спорным, насколько важен язык в ВМСД. Предыдущие работы показали, что области, которые участвуют в языковом процессе, также обеспечивают ВМСД [11, 14]. Другие подходы указывают на то, что язык не требуется для ВМСД. Например, дети с определенными языковыми нарушениями [100] и даже пациенты с тяжелыми афазиями [123, 124] не испытывают трудности в ВМСД. Это означает, что язык не является обязательным требованием для ВМСД.

#### 3.2. Эмпатия

Эмпатия определяется способностью человека поставить себя на место другого, таким образом, приписывая мысли, убеждения или эмоции. Последние экспериментальные данные убедительно подтверждают мнение, что мы можем понимать чужие мысли, убеждения, эмоции или ощущения, имитируя их внутри, как будто мы переживаем похожие психические состояния, эмоции или ощущения. Это явление называется эффектом хамелеона [24]. Чем больше люди склонны подражать другим, тем больше они склонны быть эмпатичными [65]. Одним из способов сопереживания является имитация выражения лица и позы других людей. Учитывая роль зеркальных клеток в подражании, также логично предположить их роль в эмпатии.

Другой механизм известен как воплощенное модулирование [52, 53, 55, 108]. Целостность сенсорно-двигательной системы представляется

необходимой для распознавания эмоций, поскольку она позволяет «реконструировать» конкретную эмоцию с помощью модулирования соответствующего состояния.

Тактильные ощущения играют фундаментальную роль в социальных взаимодействиях и, следовательно, представляются одним из основных компонентов эмпатического опыта. В недавнем эксперименте, когда люди должны были судить о том, насколько прикосновение произошло преднамеренно или случайно [36], была выявлена следующая зависимость: преднамеренное действие приводило к большей активации соматосенсорной области. В исследовании боли T.Singer и соавт. [116] наблюдали активацию в передней поясной коре и переднем островке, когда люди сопереживали другому.

Очевидно, сопереживание также требует эмоциональной обработки и, следовательно, участия лимбической системы. Система зеркальных клеток и лимбическая система анатомически связаны в мозге приматов через передний островок (*insula*) [7]. Таким образом, крупномасштабная сеть, состоящая из системы зеркальных клеток, переднего островка и некоторых лимбических структур, дает возможность сочувствовать другим путем «внутренней имитации» действий других (лицевая экспрессия, поза) [22]. МРТ исследования, направленные на изучение роли зеркальных клеток в сопереживании, действительно продемонстрировали, что во время наблюдения и подражания эмоциональных лиц активируется сеть зеркальных нейронов, передний островок (*insula*) и миндалина (*amygdala*). Кроме того, активность всей сети увеличилась во время подражания, как это обычно наблюдается в системе зеркальных клеток, что может говорить о модулирующей активности зеркальных клеток других областей сети [22]. Другие исследования поддерживают концепцию сенсомоторного характера эмпатии [6, 85, 127].

### 3.3. Эмоции

Все эксперименты до сих пор показывают, что мозговые области, как правило, кодирующие специфические сенсорные модальности или эмоции, которые мы ощущаем, также становятся активными, когда мы смотрим на других лиц, чувствуем те же ощущения или эмоции. Предполагается, что зеркальный механизм вступает в действие не только тогда, когда мы оцениваем чужие поступки, но также, когда мы «переживаем» чужие ощущения. Так, просмотр фотографий или видео с различными выражениями лица, которые передают эмоции, будь то отвращение [78, 127], счастье [70, 78], боль [12] или комбинация различных эмоций [22], активирует регионы переднего островка (центральной доли) и прилегающей фронтальной покрывки (ФП), области, которые также активируются при различных эмоциональных состояниях, провоцируемых обо-

нительными [127], вкусовыми [78] или ноцицептивными [12] раздражителями. К примеру, вид частей тела раненных, подразумевающий чужую боль, может опосредованно вызывать активацию ФП [10]. В совокупности эти данные свидетельствуют о том, что представления об эмоциональных состояниях могут быть спровоцированы различными источниками информации, сигнализирующими, что другой индивидуум испытывает похожие эмоциональные состояния. Что остается неясным, это как содержание ощущения или эмоции, которые по определению являются «внутренним» опытом, может стать общим по содержанию. В самом деле, в этом отношении чувственный опыт существенно отличается от моторного опыта, который обычно направлен на внешний мир и становится результатом, который сразу видно наблюдателю, и, следовательно, так осуществляется обмен опытом между субъектом и наблюдателем.

### 3.4. Социальные интеракции

Предсказывая действия наблюдателя в социальном взаимодействии, зеркальные клетки «создают» связь между поведением социальных партнеров. Эта связь является взаимной. Во время большинства социальных взаимодействий нет одного наблюдаемого или одного наблюдателя: оба партнера выступают как источник и как цель социальной ситуации. Поэтому очень важно изучать характер взаимовлияния в социальных отношениях в рамках системы зеркальных клеток. N.Fujii и соавт. [50] провели исследование, записывая активность мозга одновременно у двух взаимодействующих обезьян, и продемонстрировали с помощью методов современного анализа, как участвует в этом система зеркальных клеток.

Всякий раз, когда люди сотрудничают для достижения цели вместе, важный элемент социального взаимодействия выходит за рамки самого действия: обоим партнерам нужно держать в уме цели и правила. Так, M.Plat и соавт. [117] дополнили концепцию зеркальных нейронов их участием в движении глаз, показав, что некоторые нейроны в латеральной области теменной доли головного мозга способны контролировать движения глаз, реагировать на вид глаз во время движения другой обезьяны [117].

Другое открытие связано с модуляцией активности зеркальных нейронов при наблюдении за социальными интеракциями [76]. В данном МРТ исследовании, участникам демонстрировали видеоклипы, изображающие повседневные взаимодействия между людьми. Клипы были разделены на сегменты, в которых один актер делает сначала повседневные действия, например, готовит еду или работает на компьютере, и сегменты, в которых тот же актер взаимодействует с другим актером. Деятельность зеркальных клеток возрастала при наблюдении за социальными интеракциями [76]. Несмотря

на то, что в принципе эта повышенная активность может быть просто из-за присутствия двух людей, действующих одновременно по сравнению с одним человеком, также возможно, что эта повышенная активность отражает кодирование скоординированных действий, которые обычно возникают в социальных взаимодействиях.

Дополнительные исследования показывают, что  $\mu$ -ритм особенно чувствителен к стимулам с социальным контекстом, с участием именно биологических субъектов, в отличие от неодушевленных предметов [95]. Исследования также подтверждают подавление  $\mu$ -ритма при переработке социальной информации [95], ВМСД [101, 105] и связь с эмпатией [26].

#### **IV. Нарушения функции зеркальных клеток при шизофрении**

Нарушения функции зеркальных нейронов неоднократно отмечались при шизофрении и аутизме. ЭЭГ-исследования проводились в основном при аутизме и демонстрировали снижение функции при собственных движениях, но не в случае, когда приходилось наблюдать за другим человеком [88, 96]. В исследовании L.M.McCormick [87] с использованием магнитоэнцефалографии (МЭГ) были обследованы пациенты с шизофренией без нейролептической терапии, в то время как они наблюдали за биологическими движениями (движение челюсти другого человека). По сравнению с нормальным контролем, пациенты с шизофренией демонстрируют aberrantную (отклоняющуюся от нормы) активность мозга в результате нарушения функции правой нижней теменной коры.

##### **1. Шизофрения и ВМСД**

Оценка ВМСД при шизофрении обычно проводится с помощью тестов, в которых оценивается понимание взаимоотношений между людьми на примере ситуаций, включающих построение умозаключений по поводу намерений, убеждений других людей, распознавания сарказма, лжи и тому подобное. В целом, для пациентов, страдающих шизофренией, свойственен дефицит построения внутренней модели сознания другого (ВМСД), и это является их характерной чертой [14, 28, 68]. По мнению ряда авторов [106], нейробиология социальных когнитивных функций в основном затрагивает области префронтальной коры и задней височной борозды, височных полюсов, структурные или функциональные нарушения которых часто констатируются при шизофрении. Это может свидетельствовать об общем биологическом механизме, лежащем в основе нарушения социально-когнитивных функций и возникновения психозов.

Исследования социальных когнитивных функций в основном проводились у хронически больных шизофренией. Между тем, в немногочисленных исследова-

ниях были обнаружены нарушения социальной когниции у пациентов, ранее не получавших медикаментозного лечения или с недавним началом терапии [71, 107]. Больные шизофренией часто имеют трудности в распознавании эмоций других людей и не в состоянии выразить эмоции с помощью мимики в словесной коммуникации [98]. В недавнем исследовании МРТ J.Quintana и соавт. [97], у пациентов с шизофренией была выявлена большая активация, чем у здоровых участников, в областях движения лица в моторной и премоторной коре во время демонстрации им выражений лиц, что может говорить о существенно больших мозговых затратах на переработку эмоциональной информации у больных шизофренией.

Исследования функций зеркальных нейронов при шизофрении с использованием различных методов нейровизуализации показали, что у больных шизофренией наблюдается снижение их активности [37], что может также ассоциироваться со сниженной способностью различать действия себя и других [113] или сопереживать [122]. Также предполагается, что сниженная степень эмпатии и социальной когниции при шизофрении может быть непосредственно связана с болезненным состоянием (острый психоз) [2, 42, 48, 115]. Так, наибольшее подавление  $\mu$ -ритма коррелирует с психотическими симптомами: чем больше тяжесть психопатологической симптоматики, тем больше подавляется  $\mu$ -ритм [119].

##### **2. Зеркальные клетки и психопатологическая симптоматика при шизофрении**

Существует мнение, что нарушения эмпатии и ВМСД тесно связаны с шизофренией [1, 97]. Так, в МРТ исследовании C.Fahim и соавт. [42] сравнивали реакции больных шизофренией с уплощением аффекта и без во время просмотра фотографий негативного содержания. Они обнаружили активацию левой медиальной префронтальной коры, правой и левой орбитофронтальной коры, передней части поясной извилины у пациентов без уплощения аффекта, то, что обычно наблюдается в норме при восприятии негативных эмоций. Те же области не были активированы у пациентов с уплощенным аффектом, поддерживая тем самым представление об отсутствии эмоционального резонанса в последней группе пациентов.

Что касается позитивных симптомов, они часто рассматриваются как дисфункции самоконтроля и неправильное присвоение намерения. E.Darpati и соавт. [31] и N.Frank и соавт. [47] попросили пациентов с шизофренией с или без галлюцинаций и/или с бредовыми идеями выполнить простые движения руками без возможности видеть эти движения. В ходе эксперимента пациентам нужно было судить о том, является ли рука на экране их собственной или нет. Больные шизофренией были не в состоянии от-

личать свои руки, а иногда приписывали «чужую руку» себе. М.А.Аrbib и Т.Н.Mundhenk [4] предположили, что во время выполнения действия здоровые испытуемые сохраняют память о намерениях, лежащих в основе выполненного действия, и ожидаемый результат самого действия. Это позволяет обеспечить возможность сличения между планируемой деятельностью и ее результатом. У пациентов с шизофренией формирование этих следов памяти может быть нарушено, так что у них есть трудности в мониторинге выполнения действия и приписывание намерений. Если это так, то можно предположить, что дисфункция системы зеркальных клеток может быть нарушена за счет снижения оперативной памяти; пациенты с шизофренией не могут сохранять следы своих собственных действий, и, следовательно, могут иметь трудности в признании действия собственным, то есть соотносить их с конкретным источником.

### V. Перспективы изучения зеркальных нейронов

Открытие системы зеркальных клеток обозначило новые перспективы в понимании того, как люди могут взаимодействовать на нейрональном уровне. На данном этапе существуют вопросы, представляющие большой интерес для социального познания, которые еще не решены.

Учитывая роль системы зеркальных клеток в различных высших когнитивных функциях, дальнейшие исследования должны быть направлены на определение возможной роли их дисфункции в поведенческих реакциях. При этом, три основных вопроса должны быть рассмотрены в будущих исследованиях: может ли нарушение функции зеркальных клеток быть в основе неправильного кодирования намерений других лиц (что приводит к диспропорции в социальных взаимодействиях и, как следствие, к социальной дезадаптации); как наруше-

ния системы зеркальных клеток соотносятся с нарушениями в обработке языка; лежит ли нарушение функции зеркальных клеток в основе шизофрении или, наоборот, этот эпифеномен возникает за счет основных структурных поражений мозга или дисфункции некоторых нейромедиаторных систем?

Является ли механизм зеркальных клеток врожденным или он приобретается с опытом? Существует достаточно доказательств того, что зеркальная система является чрезвычайно пластичной и специфические двигательные акты модифицируют ее способность к реагированию [21]. Известно, что образование воспоминаний о моторных актах сильно облегчается, когда участники одновременно наблюдают и выполняют какие-либо действия [120] и, что зеркальные ответы, вызванные соответствующим движением, могут быть модифицированы за счет повторных связываний движений с наблюдаемым действием [23].

Недавние исследования показали, что активность зеркальных клеток может меняться в результате обучения. Используя ТМС, С.Сатмур и соавт. [23] обнаружили, что относительно короткий период сенсомоторной тренировки (выполнение движения указательным пальцем, наблюдая за движением мизинца) был достаточным для того, чтобы изменить картину ожидаемых ответов зеркальных нейронов. Это означает, что зависящая от опыта пластичность также существует в системе зеркальных клеток. Этот вывод согласуется с большим объемом литературы по изменениям в мозге, следующим за тренингом сенсомоторных навыков [33] и сенсорной депривацией [94]. То, что системой зеркальных клеток можно управлять через обучение, является серьезной предпосылкой для включения моторного компонента в лечение психических и поведенческих расстройств при шизофрении и аутизме, которые могут быть связаны с нарушением функции зеркальных клеток.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Abu-Akel A., Bailey A.L. The possibility of different forms of theory of mind impairment in psychiatric and developmental disorders // *Psychol. Med.* 2000. Vol. 30. P. 735–738.
2. Andreasen N.C., Nasrallah H.A., Dunn V. et al. Structural abnormalities in the frontal system in schizophrenia. A magnetic resonance imaging study // *Arch. Gen. Psychiatry.* 1986. Vol. 43. P. 136–144.
3. Arbib M.A. From monkey-like action recognition to human language: an evolutionary framework for neurolinguistics // *Behav. Brain Sci.* 2005. Vol. 28. P. 105–124.
4. Arbib M.A., Mundhenk T.N. Schizophrenia and the mirror system: an essay // *Neuropsychologia.* 2005. Vol. 43. P. 268–280.
5. Avenanti A., Bolognini N., Maravita A., Aglioti S.M. Somatic and motor components of action simulation // *Curr. Biol.* 2007. Vol. 17, N 24. P. 2129–2135.
6. Avenanti A., Buetti D., Galati G., Aglioti S.M. Transcranial magnetic stimulation highlights the sensori-motor side of empathy for pain // *Nature Neurosci.* 2005. Vol. 8. P. 955–960.
7. Augustine J.R. Circuitry and functional aspects of the insular lobes in primates including humans // *Brain Res. Rev.* 1996. Vol. 2. P. 229–294.
8. Babiloni C., Curducci F., Cincotti F. et al. Human movement related potentials vs desynchronization of EEG alpha rhythm: a high resolution EEG study // *Neuroimage.* 1999. Vol. 10. P. 658–665.
9. Bangert M., Peschel T., Schlaug G. et al. Shared networks for auditory and motor processing in professional pianists: evidence from fMRI conjunction // *Neuroimage.* 2006. Vol. 30. P. 917–926.
10. Bastiaansen J.A., Thioux M., Keysers C. Evidence for mirror systems in emotions // *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B Biol. Sci.* 2009. Vol. 27. P. 2391–2404.
11. Baron-Cohen S., Ring H.A., Wheelwright S. et al. Social intelligence in the normal and autistic brain: an fMRI study // *Eur. J. Neurosci.* 1999. Vol. 11. P. 1891–1898.
12. Botvinick M., Jha A.P., Bylsma L.M. et al. Viewing facial expressions of pain engages cortical areas involved in the direct experience of pain // *Neuroimage.* 2005. Vol. 25, N 1. P. 312–319.
13. Brothers L., Ring B., Kling A. Response of neurons in the macaque amygdala to complex social stimuli // *Behav. Brain Res.* 1990. Vol. 21, N 3. P. 199–213.
14. Brunet E., Sarfati Y., Hardy-Bayle M.C., Decety J. A PET investigation of the attribution of intentions with a nonverbal task // *NeuroImage.* 2000. Vol. 11. P. 157–166.
15. Brune M. “Theory of mind” in schizophrenia: a review of the literature // *Schizophr. Bull.* 2005. Vol. 31. P. 21–42.
16. Buccino G., Binkofski F., Fink G.R. et al. Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: An fMRI study // *Eur. J. Neurosci.* 2001. Vol. 13, N 2. P. 400–404.
17. Buccino G., Lui F., Canessa N. et al. Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspecifics: An fMRI study // *J. Cogn. Neurosci.* 2004. Vol. 16, N 1. P. 114–126.

18. Buccino G., Vogt S., Ritzl A. et al. Neural circuits underlying imitation learning of hand actions: An event-related fMRI study // *Neuron*. 2004. Vol. 42, N 2. P. 323–334.
19. Calvo-Merino B., Glaser D.E., Grezes J. et al. Action observation and acquired motor skills: An fMRI study with expert dancers // *Cerebral Cortex*. 2005. Vol. 15, N 8. P. 1243–1249.
20. Calvo-Merino B., Grezes J., Glaser D.E. et al. Seeing or doing? Influence of visual and motor familiarity in action observation // *Curr. Biol*. 2006. Vol. 16, N 19. P. 1905–1910.
21. Calvo-Merino B., Grezes J., Glaser D.E. et al. Seeing or doing? Influence of visual and motor familiarity in action observation // *Curr. Biol*. 2006. Vol. 16. P. 1905–1910.
22. Carr L., Iacoboni M., Dubeau M.C. et al. Neural mechanisms of empathy in humans: a relay from neural systems for imitation to limbic areas // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2003. Vol. 100. P. 5497–5502.
23. Catmur C., Walsh V., Heyes C. Sensory-motor learning configures the human mirror system // *Curr. Biol*. 2007. Vol. 17. P. 1527–1531.
24. Chartrand T.L., Bargh J.A. The chameleon effect: the perception-behaviour link and social interaction // *J. Pers. Soc. Psychol*. 1999. Vol. 76. P. 893–910.
25. Cheng Y., Lee P.L., Yang C.Y. et al. Gender differences in the mu rhythm of the human mirror-neuron system // *PLoS One*. 2008. Vol. 3, N 5. P. 2113.
26. Cheng Y., Yang C.Y., Lin C.P. et al. The perception of pain in others suppresses somatosensory oscillations: a magnetoencephalography study // *Neuroimage*. 2008. Vol. 40, N 4. P. 1833–1840.
27. Corballis M. C. From mouth to hand: gesture, speech, and the evolution of right-handedness // *Behav. Brain Sci*. 2003. Vol. 26. P. 199–208.
28. Corcoran R., Frith C.D. Autobiographical memory and theory of mind: evidence of a relationship in schizophrenia // *Psychol. Med*. 2003. Vol. 33, N 5. P. 897–905.
29. Crammond D.J., Kalaska J.F. Prior information in motor and premotor cortex: activity during the delay period and effect on pre-movement activity // *J. Neurophysiol*. 2000. Vol. 84. P. 986–1005.
30. D'Ausilio A., Altenmueller E., Belardinelli M.O., Lotze M. Cross-modal plasticity of the motor cortex while listening to a rehearsed musical piece // *Eur. J. Neurosci*. 2006. Vol. 24. P. 955–958.
31. Daprati E., Franck N., Georgieff N. et al. Looking for the agent: an investigation into consciousness of action and self-consciousness // *Cognition*. 1997. Vol. 65. P. 71–86.
32. Dayan E., Casile A., Levit-Binnun N. et al. Neural representations of kinematic laws of motion: evidence for action-perception coupling // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2007. Vol. 104. P. 20582–20587.
33. Draganski B., Gaser C., Busch V. et al. Neuroplasticity: changes in grey matter induced by training – newly honed juggling skills show up as a transient feature on a brain-imaging scan // *Nature*. 2004. Vol. 427. P. 311–312.
34. Decety J., Jeannerod M. Mentally stimulated movements in visual reality: does Fitt's law hold in motor imagery? // *Behav. Brain Res*. 1989. Vol. 72, N 1–2. P. 127–134.
35. de Vreis S., Mulder T. Motor imagery and stroke rehabilitation: a critical discussion // *J. Rehab. Med*. 2007. Vol. 39. P. 5–13.
36. Ebisch S.J.H., Perrucci M.G., Ferretti A. et al. The sense of touch: embodied simulation in a visuo-tactile mirroring mechanism for the sight of any touch // *J. Cogn. Neurosci*. 2008.
37. Enticott P.G., Hoy K.E., Herring S.E. et al. Reduced motor facilitation during action observation in schizophrenia: a mirror neuron deficit? // *Schizophr. Res*. 2008. Vol. 102, N 1–3. P. 116–121.
38. Fadiga L., Fogassi L., Pavesi G., Rizzolatti G. Motor facilitation during action observation: A magnetic stimulation study // *J. Neurophysiology*. 1995. Vol. 73, N 6. P. 2608–2611.
39. Fadiga L., Craighero L., Destro M.F. et al. Language in shadow // *Soc. Neurosci*. 2006. Vol. 1, N 2. P. 77–89.
40. Fadiga L., Craighero L., Buccino G., Rizzolatti G. Speech listening specifically modulates the excitability of tongue muscles: a TMS study // *Eur. J. Neurosci*. 2002. Vol. 15. P. 399–402.
41. Fadiga L., Roy A.C., Fazio P., Craighero L. From hand actions to speech: Evidence and speculations // *Sensorimotor foundations of higher cognition: Attention and performance / P.Haggard, Y.Rossetti, M.Kawato (Eds.)*. Oxford: Oxford University Press, 2007.
42. Fahim C., Stip E., Mancini-Marie A. et al. Negative socio-emotional resonance in schizophrenia: a functional magnetic resonance imaging hypothesis // *Med. Hypotheses*. 2004. Vol. 63. P. 467–475.
43. Ferrari P.F. et al. Neonatal imitation in rhesus macaques // *PLoS Biol*. 2006. Vol. 4. E302.
44. Fiske S.T. Thinking is for doing: portraits of social cognition from daguerreotype to laser photo // *J. Pers. Soc. Psychol*. 1992. Vol. 63, N 6. P. 877–889.
45. Fletcher P.C., Happe F., Frith U. et al. Other minds in the brain: a functional imaging study of "theory of mind" in story comprehension // *Cognition*. 1995. Vol. 57. P. 109–128.
46. Fogassi L., Ferrari P.F., Gesierich B. et al. Parietal lobe: from action organization to intention understanding // *Science*. 2005. Vol. 308. P. 662–667.
47. Franck N., Farrer C., Georgieff N. et al. Defective recognition of one's own actions in patients with schizophrenia // *Am. J. Psychiatry*. 2001. Vol. 158. P. 454–459.
48. Frith C.D., Corcoran R. Exploring 'theory of mind' in people with schizophrenia // *Psychol. Med*. 1996. Vol. 26. P. 521–530.
49. Frith U., Frith C.D. Development and neurophysiology of mentalizing // *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B Biol. Sci*. 2003. Vol. 358. P. 459–473.
50. Fujii N., Hihara S., Iriki A. Social cognition in premotor and parietal cortex // *Soc. Neurosci*. 2008. Vol. 3, N 3–4. P. 250–260.
51. Gallagher H.L., Happe F., Brunswick N. et al. Reading the mind in cartoons and stories: an fMRI study of 'theory of mind' in verbal and nonverbal tasks // *Neuropsychologia*. 2000. Vol. 38. P. 11–21.
52. Gallese V. The 'shared manifold' hypothesis: from mirror neurons to empathy // *J. Conscious Studies*. 2001. Vol. 8, N 5–7. P. 33–50.
53. Gallese V. The roots of empathy: the shared manifold hypothesis and the neural basis of intersubjectivity // *Psychopathology*. 2003. Vol. 36. P. 171–180.
54. Gallese V., Goldman A. Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading // *Trends Cogn. Sci*. 1998. Vol. 2. P. 493–501.
55. Gallese V., Keysers C., Rizzolatti G. A unifying view of the basis of social cognition // *Trends Cogn. Sci*. 2004. Vol. 8. P. 396–403.
56. Gangitano M., Mottaghy F.M., Pascual-Leone A. Phase specific modulation of cortical motor output during movement observation // *Neuro Rep*. 2001. Vol. 12. P. 1489–1492.
57. Gastaut H. Etude electrocorticographique de al reactive des rythmes rolandique // *Rev. Neurol*. 1952. Vol. 87. P. 176–182.
58. Gastaut H.J., Bert J. EEG changes during cinematographic presentation; moving picture activation of the EEG // *Electroencephalography Clin. Neurophysiol*. 1954. Vol. 6. P. 433–444.
59. Grezes J., Armony J.L., Rowe J., Passingham R.E. Activations related to "mirror" and "canonical" neurones in the human brain: An fMRI study // *NeuroImage*. 2003. Vol. 18, N 4. P. 928–937.
60. Gazzola V., Aziz-Zadeh L., Keysers C. Empathy and the somatotopic auditory mirror system in humans // *Curr. Biol*. 2006. Vol. 16, N 18. P. 1824–1829.
61. Gazzola V., Keysers C. The observation and execution of actions share motor and somatosensory voxels in all tested subjects: single-subject analyses of unsmoothed fMRI data // *Cerebral Cortex*. 2009. Vol. 19. P. 1239–1255.
62. Gazzola V., Rizzolatti G., Wicker B., Keysers C. The anthropomorphic brain: The mirror neuron system responds to human and robotic actions // *Neuroimage*. 2007. Vol. 35, N 4. P. 1674–1684.
63. Gazzola V., van der Worp H., Mulder T. et al. Apathics born without hands mirror the goal of hand actions with their feet // *Curr. Biol*. 2007. Vol. 17, N 14. P. 1235–1240.
64. Gentilucci M. Object motor representation and language // *Exp. Brain Res*. 2003. Vol. 153. P. 260–265.
65. Gentilucci M., Fogassi L., Luppino G. Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. I. Somatotopy and the control of proximal movements // *Exp. Brain Res*. 1988. Vol. 71. P. 475–490.
66. Hamilton A.F., Grafton S.T. Goal representation in human anterior intraparietal sulcus // *J. Neurosci*. 2006. Vol. 26, N 4. P. 1133–1137.
67. Hari R., Forss N., Avikainen S. et al. Activation of human primary motor cortex during action observation: a neuromagnetic study // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1998. Vol. 95. P. 15061–15065.
68. Harrington L., Siegert R.J., McClure J. Theory of mind in schizophrenia: a critical review // *Cogn. Neuropsychiatry*. 2005. Vol. 10, N 4. P. 249–286.
69. Hasegawa T., Matsuki K.I., Ueno T. et al. Learned audiovisual cross-modal associations in observed piano playing activate the left planum temporale. An fMRI study // *Brain Res. Cogn. Brain Res*. 2004. Vol. 20. P. 510–518.
70. Hennenlotter A., Schroeder U., Erhard P. et al. A common neural basis for receptive and expressive communication of pleasant facial affect // *Neuroimage*. 2005. Vol. 26, N 2. P. 581–591.
71. Herbener E.S., Harrow M. Are negative symptoms associated with functioning deficits in both schizophrenia and nonschizophrenia patients? A 10-year longitudinal analysis // *Schizophr. Bull*. 2004. Vol. 30, N 4. P. 813–825.
72. Heyes C. Causes and consequences of imitation // *Trends Cogn. Sci*. 2001. Vol. 5. P. 253–261.
73. Iacoboni M., Dapretto M. The mirror neuron system and the consequences of its dysfunction // *Nature Rev. Neurosci*. 2006. Vol. 7, N 12. P. 942–951.
74. Iacoboni M., Woods R.P., Brass M. et al. Cortical mechanisms of human imitation // *Science*. 1999. Vol. 286. P. 2526–2528.
75. Iacoboni M., Koski L.M., Brass M. et al. Reafferent copies of imitated actions in the right superior temporal cortex // *Proceedings of the Na-*



- tional Academy of Sciences of the United States of America. 2001. Vol. 98, N 24. P. 13995–13999.
76. Iacoboni M., Molnar-Szakacs I., Gallese V. et al. Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system // *PLoS Biol.* 2005. Vol. 3, N 3. P. 79.
  77. Iacoboni M., Lieberman M.D., Knowlton B.J. et al. Watching social interactions produces dorsomedial prefrontal and medial parietal BOLD fMRI signal increases compared to a resting baseline // *NeuroImage.* 2004. Vol. 21. P. 1167–1173.
  78. Jabbi M., Swart M., Keysers C. Empathy for positive and negative emotions in the gustatory cortex // *NeuroImage.* 2007. Vol. 34, N 4. P. 1744–1753.
  79. Jeannerod M., Frak V. Mental imaging of motor activity in humans // *Curr. Opin. Neurobiol.* 1999. Vol. 9. P. 735–739.
  80. Kalaska J.F., Crammond D.J. Deciding not to go: neuronal correlates of response selection in a go/nogo task in primate premotor and parietal cortex // *Cerebral Cortex.* 1995. Vol. 5. P. 410–428.
  81. Keysers C., Kohler E., Umiltà M.A. et al. Audiovisual mirror neurons and action recognition // *Exp. Brain Res.* 2003. Vol. 153, N 4. P. 628–636.
  82. Kohler E., Keysers C., Umiltà M.A. et al. Hearing sounds, understanding actions: Action representation in mirror neurons // *Science.* 2002. Vol. 297. P. 846–848.
  83. Kosslyn S.M., Ganis G., Thompson W.L. Neural foundations of imagery // *Nature Rev.* 2001. Vol. 2. P. 635–642.
  84. Lepage J.F., Theoret H. EEG evidence for the presence of an action observation-execution matching system in children // *Eur. J. Neurosci.* 2006. Vol. 23. P. 2505–2510.
  85. Leslie K.R., Johnson-Frey S.H., Grafton S.T. Functional imaging of face and hand imitation: towards a motor theory of empathy // *NeuroImage.* 2004. Vol. 21. P. 601–607.
  86. Liberman A.M., Mattingly I.G. The motor theory of speech perception revised // *Cognition.* 1985. Vol. 21. P. 1–36.
  87. McCormick L.M., Brumm M.C., Beadle J.N. et al. Mirror neuron function, psychosis, and empathy in schizophrenia // *Psychiatry Res.* 2012. Vol. 201, N 3. P. 233–239.
  88. Martineau J., Cochin S., Magne R., Barthelemy C. Impaired cortical activation in autistic children: is the mirror neuron system involved? // *Int. J. Psychophysiol.* 2008. Vol. 68. P. 35–40.
  89. Meltzoff A.N., Moore M.K. Imitation of facial and manual gestures by human neonates // *Science.* 1977. Vol. 198. P. 74–78.
  90. Molnar-Szakacs I., Iacoboni M., Koski L., Mazziotta J.C. Functional segregation within pars opercularis of the inferior frontal gyrus: Evidence from fMRI studies of imitation and action observation // *Cerebral Cortex.* 2005. Vol. 15, N 7. P. 986–994.
  91. Molnar-Szakacs I., Kaplan J., Greenfield P.M., Iacoboni M. Observing complex action sequences: The role of the fronto-parietal mirror neuron system // *NeuroImage.* 2006. Vol. 33, N 3. P. 923–935.
  92. Muthukumaraswamy S.D., Johnson B.W., McNair N.A. Mu rhythm modulation during observation of an object-directed grasp // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 2004. Vol. 19. P. 195–201.
  93. Myowa-Yamakoshi M., Tomonaga M., Tanaka M., Matsuzawa T. Imitation in neonatal chimpanzees (Pantroglydotes) // *Dev. Sci.* 2004. Vol. 7. P. 437–442.
  94. Neville H.J., Bavelier D. Effects of auditory and visual deprivation on human brain development // *Clin. Neurosci. Res.* 2001. Vol. 1. P. 248–257.
  95. Oberman L.M., Pineda J.A., Ramachandran V.S. The human mirror neuron system: a link between action observation and social skills // *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.* 2007. Vol. 2, N 1. P. 62–66.
  96. Oberman L.M., Ramachandran V.S. Preliminary evidence for deficits in multisensory integration in autism spectrum disorders: The mirror neuron hypothesis // *Soc. Neurosci.* 2008. Vol. 3, N 3–4. P. 348–355.
  97. Quintana J., Davidson T., Kovalik E. et al. A compensatory mirror cortical mechanism for facial affect processing in schizophrenia // *Neuropsychopharmacology.* 2001. Vol. 25. P. 915–924.
  98. Penn D.L., Combs D. Modification of affect perception deficits in schizophrenia // *Schizophr. Res.* 2000. Vol. 46. P. 217–229.
  99. Penn D.L., Sanna L.J., Roberts D.L. Social cognition in schizophrenia: an overview // *Schizophr. Bull.* 2008. Vol. 34. P. 408–411.
  100. Perner J., Leekam S.R., Wimmer H. Three year olds' difficulty with false belief: the case for a conceptual deficit // *Br. J. Dev. Psychol.* 1987. Vol. 5. P. 125–137.
  101. Perry A., Troje N.F., Bentin S. Exploring motor system contributions to the perception of social information: Evidence from EEG activity in the mu/alpha frequency range // *Soc. Neurosci.* 2010. Vol. 5, N 3. P. 272–284.
  102. Pfeifer H., Iacoboni M., Mazziotta C., Dapretto M. Mirror neuron system activity in children and its relation to empathy and interpersonal competence, in *Abstract Viewer/Itinerary Planner* // *Soc. Neurosci. Abstr.* 2005. Vol. 660. P. 24.
  103. Pfurtscheller G., Brunner C., Schlogl A., Lopes da Silva F.H. Mu rhythm (de)synchronization and EEG single-trial classification of different motor imagery tasks // *NeuroImage.* 2006. Vol. 31. P. 153–159.
  104. Pineda J.A., Allison B.Z., Vankov A. The effects of self-movement, observation, and imagination on mu rhythms and readiness potentials (RP's): toward a brain computer interface (BCI) // *IEEE Transactions on Rehabilitation Engineering.* 2000. Vol. 8. P. 219–222.
  105. Pineda J.A., Hecht E. Mirroring and mu rhythm involvement in social cognition: are there dissociable subcomponents of theory of mind? // *Biol. Psychol.* 2009. Vol. 80, N 3. P. 306–314.
  106. Pinkham A.E., Penn D.L., Perkins D.O., Lieberman J. Implications for the neural basis of social cognition for the study of schizophrenia // *Am. J. Psychiatry.* 2003. Vol. 160. P. 815–824.
  107. Pinkham A.E., Penn D.L. Neurocognitive and social cognitive predictors of interpersonal skill in schizophrenia // *Psychiatr. Res.* 2006. Vol. 143. P. 167–178.
  108. Preston S.D., De Waal F.B.M. Empathy: its ultimate and proximate bases // *Behav. Brain Sci.* 2002. Vol. 25. P. 1–71.
  109. Rizzolatti G., Arbib M.A. Language within our grasp // *Trends Neurosci.* 1998. Vol. 21, N 5. P. 188–194.
  110. Rizzolatti G., Fadiga L., Gallese V., Fogassi L. Premotor cortex and the recognition of motor actions // *Cogn. Brain Res.* 1996. Vol. 3, N 2. P. 131–141.
  111. Rizzolatti G., Fogassi L., Gallese V. Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action // *Nat. Rev. Neurosci.* 2001. Vol. 2. P. 661–670.
  112. Saarela M.V., Hari R. Listening to humans walking together activates the social brain circuitry // *Soc. Neurosci.* 2008. Vol. 3, N 3–4. P. 401–409.
  113. Schurmann M., Jarvelainen J., Avikainen S. et al. Manifest disease and motor cortex reactivity in twins discordant for schizophrenia // *Br. J. Psychiatry.* 2007. Vol. 191. P. 178–179.
  114. Salmein R., Hari R. Spatiotemporal characteristics of sensorimotor neuromagnetic rhythms related to thumb movement // *Neuroscience.* 1994. Vol. 60. P. 537–550.
  115. Salvatore G., Dimaggio G., Lysaker P.H. An intersubjective perspective on negative symptoms of schizophrenia: implications of simulation theory // *Cogn. Neuropsychiatry.* 2007. Vol. 12. P. 144–164.
  116. Singer T., Seymour B., O'Doherty J. et al. Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pain // *Science.* 2004. Vol. 303. P. 1157–1162.
  117. Shepherd S.V., Deaner R.O., Klein J.T., Platt M.L. Latency of social-cued attention signals in macaque area LIP. Paper presented at Neuroscience. 2007. The 37th annual meeting of the Society for Neuroscience, San Diego, CA.
  118. Shimada S., Hiraki K. Infant's brain responses to live and televised action // *NeuroImage.* 2006. Vol. 32. P. 930–939.
  119. Singh F., Pineda J., Cadenhead K.S. Association of impaired EEG mu wave suppression, negative symptoms and social functioning in biological motion processing in first episode of psychosis // *Schizophr. Res.* 2011. Vol. 130, N 1–3. P. 182–186.
  120. Stephens C.E. Spontaneous imitation by children with autism during a repetitive musical plays routine // *Autism.* 2008. Vol. 12. P. 645–671.
  121. Umiltà M.A., Kohler E., Gallese V. et al. "I know what you are doing": A neurophysiological study // *Neuron.* 2001. Vol. 31, N 1. P. 155–165.
  122. Varcin K.J., Bailey P.E., Henry J.D. Empathic deficits in schizophrenia: the potential role of rapid facial mimicry // *J. Int. Neuropsychol. Soc.* 2010. Vol. 16. P. 621–629.
  123. Varley R., Siegal M. Evidence for cognition without grammar from causal reasoning and 'theory of mind' in an agrammatic aphasic patient // *Curr. Biol.* 2000. Vol. 10. P. 723–726.
  124. Varley R., Siegal M., Want S.C. Severe impairment in grammar does not preclude theory of mind // *Neurocase.* 2001. Vol. 7. P. 489–493.
  125. Voegeley K., Bussfeld P., Newen A. et al. Mind reading: neural mechanisms of theory of mind and self perspective // *NeuroImage.* 2001. Vol. 14. P. 170–181.
  126. Watkins K.E., Strafella A.P., Paus T. Seeing and hearing speech excites the motor system involved in speech production // *Neuropsychologia.* 2003. Vol. 41. P. 989–994.
  127. Wicker B., Keysers C., Plailly J. et al. Both of us disgusted in my insula: The common neural basis of seeing and feeling disgust // *Neuron.* 2003. Vol. 40, N 3. P. 655–664.
  128. Wilson S.M., Iacoboni M. Neural responses to non-native phonemes varying in producibility: evidence for the sensorimotor nature of speech perception // *NeuroImage.* 2006. Vol. 33. P. 316–325.
  129. Wilson S.M., Saygin A.P., Sereno M.I., Iacoboni M. Listening to speech activates motor areas involved in speech production // *Nature Neurosci.* 2004. Vol. 7. P. 701–702.

## ЗЕРКАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ И СОЦИАЛЬНАЯ КОГНИЦИЯ В НОРМЕ И ПРИ ШИЗОФРЕНИИ

Ю. С. Зайцева

В обзоре обобщены основные направления изучения зеркальных клеток в современной нейробиологии в норме и при шизофрении. В частности, рассматриваются вопросы развития и локализации зеркальных клеток у человека, нейрофизиология зеркальных нейронов ( $\mu$ -ритм), участие системы зеркальных нейронов в обеспечении сложных двигательных актов, процессов их инициации на этапе формирования намерения, имитации и моторного воображения, вклад зеркальных нейронов в понимание языка, а также обеспечение более иерархически сложных процессов социального познания, таких как

распознавание намерений и действий окружающих (theory of mind), эмпатия, эмоции и социальное взаимодействие. Нарушение в системе зеркальных клеток при шизофрении рассматривается с позиции их вклада в трудности построения адекватной внутренней модели сознания другого (theory of mind), ее связи с психопатологической симптоматикой.

**Ключевые слова:** зеркальные клетки, двигательные акты, язык, социальная когнция, внутренняя модель сознания другого, шизофрения.

### MIRROR NEURONS AND SOCIAL COGNITION IN NORM AND IN SCHIZOPHRENIA

Yu. S. Zaitseva

The review summarizes current directions in studying of mirror neurons in the contemporary neurobiology. It covers questions on the development of mirror neurons and their spatial distribution in the brain, neurophysiology ( $\mu$ -rhythm) of mirror neurons and their functional properties: mirror neuron system in motor acts and specifically in the development of intentions, imitation and motor imagery, mirror neuron system in language understanding, and also impact of mirror neuron system on the hierarchi-

cally more complex social cognitive processes, such as understanding of the intentions and acts of the others (theory of mind), empathy, emotions, social interactions. Dysfunction in mirror neuron system in schizophrenia is shown as a major contributor in the disturbances in the construction of the adequate theory of mind, its connection with psychopathology.

**Key words:** mirror neurons, motor acts, language, social cognition, theory of mind, schizophrenia.

---

**Зайцева Юлия Станиславовна** – кандидат медицинских наук, старший научный сотрудник отдела внебольничной психиатрии и организации психиатрической помощи ФГБУ «Московский научно-исследовательский институт психиатрии» Министерства здравоохранения Российской Федерации; e-mail: crrata@googlegmail.com