

## ФИЗИОЛОГИЯ

УДК 612.821

doi: 10.17223/19988591/56/4

**Ю.В. Бушов<sup>1</sup>, В.Л. Ушаков<sup>2,3,4</sup>, М.В. Светлик<sup>1</sup>,  
С.И. Карташов<sup>5</sup>, В.А. Орлов<sup>5</sup>**

<sup>1</sup>Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия

<sup>2</sup>Институт перспективных исследований мозга, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия

<sup>3</sup>НИИУ МИФИ, г. Москва, Россия

<sup>4</sup>ГБУЗ «Психиатрическая клиническая больница № 1 им. Н.А. Алексеева Департамента здравоохранения города Москвы», г. Москва, Россия

<sup>5</sup>Национальный исследовательский центр «Курчатовский институт», г. Москва, Россия

### **Роль зеркальных нейронов в интерпретации действий и намерений**

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 18-013-00758.

*Показано, что наблюдение за транзитивными действиями, связанными с репродукцией пятисекундного ритма и речевыми действиями, связанными с произнесением незмоционального слова, сопровождается активацией не только тех зон коры, где расположены соответствующие «двигательные» или «коммуникативные» зеркальные нейроны, но и других зон ассоциативной, сенсорной и двигательной коры, а также базальных ганглиев. Полученные данные свидетельствуют о том, что сами по себе зеркальные нейроны не обеспечивают понимание действий и намерений, хотя и участвуют в этих процессах. Предполагается, что эти нейроны обеспечивают взаимодействие между префронтальной корой, сенсорными и двигательными областями коры, а также местами хранения в мозге двигательных программ. Результат взаимодействия этих структур, по-видимому, – понимание действий и намерений других людей.*

**Ключевые слова:** зеркальные нейроны; корковые взаимодействия; интерпретация действий и намерений

**Для цитирования:** Бушов Ю.В., Ушаков В.Л., Светлик М.В., Карташов С.И., Орлов В.А. Роль зеркальных нейронов в интерпретации действий и намерений // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 86–107. doi: 10.17223/19988591/56/4

### **Введение**

В последние десятилетия пристальное внимание исследователей привлекают так называемые зеркальные нейроны, которые обнаружены у животных и человека. К настоящему времени выделены три вида зеркальных нейронов: «двигательные», «коммуникативные» и «эмоциональные», которые отличаются выполняемыми функциями и локализацией [1].

Считается, что характерным ЭЭГ-коррелятом активации зеркальных нейронов является депрессия мю-ритма частотой 8–13 Гц, который регистрируется в центральных областях коры и не подавляется при зрительной и слуховой стимуляции [2]. В исследованиях с одновременной регистрацией фМРТ и ЭЭГ обнаружена связь мощности мю-ритма с BOLD-сигналом в сенсомоторной сети, сети контроля внимания, предполагаемой системы зеркальных нейронов, передней поясной извилины и островка [3]. Вместе с тем проведенные в этом направлении исследования дали неоднозначные результаты. В частности, при изучении электрической активности мозга при наблюдении за движениями рук и калейдоскопически движущимися стимулами авторы приходят к выводу, что подавление мю-ритма может быть использовано как индикатор активации зеркальных нейронов человека, но эффект слабый и ненадежный и легко смешивается с подавлением затылочного альфа-ритма [4]. Для разграничения затылочного альфа- и сенсомоторного мю-ритмов определяют индивидуальный частотный диапазон сенсомоторного ритма [5] или проводят регистрацию затылочного альфа-ритма [6].

Кроме того, некоторые исследователи [7] выделяют в мю-ритме два поддиапазона 8–10 и 10–12 Гц, которые, по их мнению, функционально различаются. Показано, что снижение мощности мю-ритма в задачах, связанных с наблюдением, мысленным представлением и выполнением движений, наблюдается только в верхнем частотном диапазоне 10,5–13 Гц [8].

В ряде исследований обнаружены значительные индивидуальные различия реактивности мю-ритма при выполнении двигательных задач. В частности, при изучении изменений реактивности мю-ритма у испытуемых от 10 до 86 лет при наблюдении за действиями обнаружено, что выраженность модуляции мю-ритма увеличивается с возрастом [9]. В недавнем исследовании [10] показано, что величина снижения амплитуды мю-ритма и скорость моторной адаптации связаны с уровнем невербального интеллекта [10]. Имеются данные о гендерных различиях в системе зеркальных нейронов у людей [11]. Некоторые исследователи отмечают, что при изучении процессов сенсомоторной координации речи целесообразно учитывать не только изменения мю-ритма в альфа-, но и в бета-диапазоне частот [12].

Согласно популярной в настоящее время гипотезе [13], зеркальные нейроны могут служить нейрональной основой для интерпретации действий, подражательного обучения и имитации поведения других людей. По мнению исследователей [13], это достигается путем копирования мозгом наблюдателя действий другого человека посредством актуализации соответствующих двигательных программ. Однако не все исследователи разделяют эту точку зрения. В частности, Грег Хикок [14] на основе анализа имеющихся данных приходит к выводу, что «ранняя гипотеза о том, что эти клетки лежат в основе понимания действия, является интересной и, на первый взгляд, разумной идеей. Однако, несмотря на широкое признание, это предположение никогда не было адекватно проверено у обезьян, а у людей есть эмпирические

данные против нее». В. Косоногов [15] видит другое противоречие. По мнению автора, сторонники теории зеркальных нейронов в качестве нейрофизиологической основы понимания действий постулируют, что активность зеркальных нейронов отражает цели чужих действий, потому что они активируются, если наблюдаемое действие целенаправленно. Однако остается неясным, откуда они (зеркальные нейроны) «знают», что определенное действие целенаправленно? На какой стадии их активации они обнаруживают цель движения или ее отсутствие? Автор считает, что система зеркальных нейронов может быть активирована только после того, как цель наблюдаемого действия определяется некоторыми другими структурами мозга [15]. С возражениями против того, что зеркальные нейроны ответственны за понимание намерений других людей, выступили и некоторые нейрофилософы. В частности, Патриция Чёрчлэнд [16] считает, что понимание намерений другого человека осуществляется на уровне более сложной нейронной активности, чем уровень отдельных нейронов. Таким образом, вопрос об участии зеркальных нейронов в интерпретации действий и намерений требует дополнительного изучения.

Цель данного исследования – изучение роли зеркальных нейронов в интерпретации действий и намерений.

### **Материалы и методики исследования**

В ходе предварительного обследования изучены особенности латеральной организации мозга с определением ведущей руки. Для выявления ведущей руки использована анкета Аннет [17]. По результатам анкетирования подсчитывали показатель мануального предпочтения (ПМП). В качестве модели когнитивной деятельности испытуемым предлагали деятельность, связанную с наблюдением и репродукцией пятисекундного ритма, с наблюдением и произнесением неэмоционального слова. В качестве маркеров активности зеркальных нейронов использовали депрессию мю-ритма ЭЭГ, корковые взаимодействия на частоте этого ритма, результаты фМРТ-сканирования мозга. В электроэнцефалографическом исследовании участвовали добровольцы, практически здоровые мужчины (31 человек) и женщины (34 человека), студенты в возрасте от 18 до 23 лет. Все испытуемые дали информированное согласие на участие в нем. Данное исследование разрешено комиссией по биоэтике Биологического института Томского государственного университета. Для решения поставленных задач проведены несколько серий экспериментов. В первой серии («Наблюдение за репродукцией ритма») испытуемый наблюдал за рукой оператора, который вначале запоминал пятисекундный ритм, затем средним и указательным пальцами ведущей руки воспроизводил этот ритм, периодически нажимая на клавишу «Пробел». Период ритма задавался зрительным стимулом (светлый квадрат со стороной 2 см, появляющийся периодически на 200 мс в центре затем-

ненного экрана монитора). Во второй и третьей сериях испытуемый вначале запоминал пятисекундный ритм, после этого воспроизводил этот ритм пальцами левой руки, а затем – правой руки. В четвертой серии испытуемый наблюдал за оператором, который беззвучно одними губами произносил слово «раз», когда стрелка секундомера на экране монитора пересекала деления 0, 5, 10 и т.д. секунд. Всего стрелка секундомера совершала 5 оборотов. В пятой серии испытуемый в указанные моменты времени сам беззвучно произносил слово «раз». В ходе эксперимента оператор располагался за столом, на котором на расстоянии 40–50 см от него находился монитор компьютера. Испытуемый при этом находился спереди и справа на расстоянии 70–80 см от него и, в зависимости от инструкции, следил за его рукой или губами. При репродукции ритма или произнесении слов испытуемый занимал место оператора. Перед выполнением предлагаемой деятельности и в процессе ее выполнения регистрировали ЭЭГ монополярно с помощью 24-канального энцефалографа-анализатора «Энцефалан-131-03» (фирма «Медиком», г. Таганрог, Россия) в лобных (F3, F4, Fz, F7, F8), центральных (C3, C4, Cz), височных (T3, T4, T5, T6), теменных (P3, P4, Pz) и затылочных (O1, O2) отведениях по системе «10–20%». В качестве референтных использовали отведения A1 и A2, расположенные справа и слева на сосцевидных отростках височной кости. Для снижения уровня сетевой помехи также устанавливался заземляющий электрод (N). С целью исключения артефактов, связанных с движением глаз и мышечной активностью, регистрировали ЭОГ и ЭМГ мышц шеи и лба. Electroды для регистрации ЭОГ устанавливали над бровью и у нижнего края глазной впадины левого глаза испытуемого. При вводе аналоговых сигналов в ЭВМ частота дискретизации составляла 250 Гц. С целью выделения мю-ритма частотой 8–13 Гц ЭЭГ предварительно фильтровали. Для этого применялся полосовой фильтр Баттерворта 20-го порядка с коэффициентом подавления частот выше 13 Гц не менее 80 дБ и частот ниже 8 Гц не менее 40 дБ. Этот фильтр обеспечивает эффективное (с минимальными искажениями) выделение интересующей полосы частот. При обработке полученных данных подсчитывали максимальные значения кросскорреляционных функций и оценки спектральной мощности на коротких (1,5 с), лишенных артефактов, отрезках записи ЭЭГ за 3 с («Фон») и 1,5 с («Подготовка») до выполнения транзитивного действия (нажатие на клавишу) или речевого действия, выполняемых испытуемым или оператором, и сразу после указанного события («Выполнение действия»). При подсчете кросскорреляционных функций учитывали, что максимальный временной сдвиг должен быть не более одной десятой длины реализации, которая выбиралась больше или равной десяти периодам мю-ритма (1,5 с). Для описания спектра мощности использовалась «нефильтрованная» ЭЭГ и применялось преобразование Фурье. Расчет спектра выполнялся с аппроксимацией на целые гармоники (8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15 Гц), что позволяло существенно упростить последующую статистическую обработку

и сравнительный анализ результатов. При статистической обработке данных использовали пакет «MatLab v6.5» и критерий Вилкоксона для связанных и независимых выборок.

В части опытов при наблюдении и репродукции ритма, при наблюдении и произнесении слов исследовали активность мозга методом фМРТ. В этих исследованиях участвовали добровольцы – 20 мужчин и 20 женщин в возрасте от 19 до 27 лет, учащиеся вузов. От каждого испытуемого получено согласие на участие в экспериментах, также заполнены форма добровольного информированного согласия, опросный лист и согласие на обработку персональных данных. Разрешение на проведение исследований на людях предоставлено Этической комиссией НИЦ «Курчатовский институт». В ходе предварительного обследования с помощью анкеты Аннет выявляли ведущую руку. Исследование включало несколько серий экспериментов. В первой серии испытуемому предварительно демонстрируют видеоролик, в котором в центре экрана периодически (через 5 с) появляется белый квадрат со стороной 2 см. Испытуемый должен запомнить этот ритм. Затем демонстрируют видеоролик, где показана рука оператора, который воспроизводит пятисекундный ритм, нажимая средним и указательным пальцами ведущей руки на клавишу «Пробел». После этого демонстрируют видеоролик с изображением неподвижной руки оператора. Во второй и третьей сериях испытуемый сам воспроизводит пятисекундный ритм, нажимая кнопки левой или правой рукой в зависимости от инструкции. Затем испытуемому демонстрируют видеоролик с изображением стимула (белый крест на темном фоне в центре экрана), на который должен быть направлен его взор во время отдыха. В четвертой серии испытуемому вначале демонстрируют видеоролик с изображением лица оператора, который в моменты перехода стрелки секундомера через деления 0, 5, 10 и т.д. секунд произносит слово «раз». Затем демонстрируют видеоролик с изображением неподвижного лица оператора. В пятой серии испытуемому вначале демонстрируют видеоролик с изображением движущейся стрелки секундомера. Затем в указанные моменты времени (0, 5, 10 и т.д. секунд) испытуемый сам произносит слово «раз».

Результаты структурной и функциональной МРТ получены в НБИКС-технологий НИЦ «Курчатовский институт» на томографе SIEMENS Magnetom Verio 3 Tesla. Для получения структурного изображения мозга с высоким разрешением (T1-взвешенное изображение) использованы следующие параметры последовательности быстрого градиентного эхо (rapid gradient echo): 176 срезов, TR (время повторения) = 1 900 мс, TE (время эхо) = 2,19 мс, толщина среза = 1 мм, угол поворота = 90, время инверсии = 900 мс, поле наблюдения = 250×218 мм. Для получения данных фМРТ использованы следующие параметры: TR = 2 с, TE = 20 мс, количество срезов – 42, размер вокселя – 2×2×2 мм. Дополнительно получены данные для уменьшения пространственных искажений эхо-планарных изображений.

Все фМРТ-данные предварительно обработаны с помощью пакета SPM8. В рамках каждой из парадигм выполнены попарные сравнения на основании статистики Стьюдента и получены индивидуальные и групповые карты с уровнем значимости  $p < 0,001$ . Все полученные статистические карты носились на шаблонное T-1 изображение и производилась анатомическая привязка «активных» вокселей к атласу CONN.

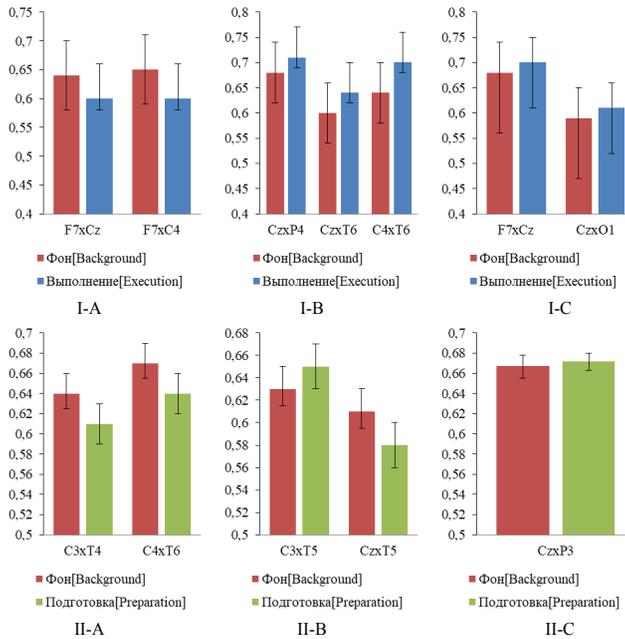
### Результаты исследования и обсуждение

*Результаты исследования электрической активности мозга при наблюдении и репродукции пятисекундного ритма.* Изучение латеральной организации мозга испытуемых показало, что среди мужчин преобладают правши (27 человек), имеются амбидекстры (4 человека) и отсутствуют левши. Среди женщин также преобладали правши – 31, имелись амбидекстры – 1 и левши – 2.

Изучение корреляционных и спектральных характеристик мю-ритма при наблюдении и репродукции пятисекундного ритма позволило обнаружить у мужчин и женщин зависимость изменений этих характеристик от частоты мю-ритма, вида и этапа выполняемой деятельности. В частности, в серии «Наблюдение за репродукцией ритма» на этапе «Выполнение действия» по сравнению с фоном у мужчин наблюдается статистически значимое снижение спектральной мощности ЭЭГ в отведении С3 на частоте 9 Гц на 10,1% ( $p < 0,005$ ), а на частоте 10 Гц – на 9,4% ( $p < 0,05$ ). В то же время на этапе «Подготовка» по сравнению с фоном статистически значимые изменения спектральной мощности ЭЭГ на частотах мю-ритма у мужчин отсутствовали. Сходные изменения спектральной мощности ЭЭГ на частотах мю-ритма обнаружены при репродукции ритма левой и правой рукой. Так, в серии с репродукцией ритма правой рукой на этапе «Выполнение действия» по сравнению с фоном у мужчин наблюдается статистически значимое снижение спектральной мощности ЭЭГ в отведении С3 на частоте 9 Гц на 22% ( $p < 0,01$ ), а на частоте 11 Гц – на 33,5% ( $p < 0,001$ ), в отведении С4 на частоте 8 Гц – на 18,5% ( $p < 0,001$ ), а на частоте 11 Гц – на 2,1% ( $p < 0,02$ ). Зависимость изменений спектральных характеристик мю-ритма от его частоты, вида и этапа выполняемой деятельности обнаружена и у женщин. В частности, при репродукции пятисекундного ритма правой рукой на этапе «Выполнение действия» по сравнению с фоном у них наблюдается в отведении С4 на частоте 8 Гц статистически значимое повышение спектральной мощности ЭЭГ ( $p < 0,01$ ), а на частоте 9 Гц в том же отведении – снижение на 10,8% ( $p < 0,02$ ). Вероятно, обнаруженное на отдельных частотах снижение спектральной мощности мю-ритма на этапах «Подготовка» и «Выполнение действия» отражает активацию «двигательных» зеркальных нейронов [1].

Анализ корковых взаимодействий на частоте мю-ритма между центральными и другими зонами коры при наблюдении и репродукции пятисекунд-

ного ритма позволил обнаружить у мужчин и женщин зависимость этих взаимодействий от вида и этапа выполняемой деятельности. Зависимость корковых взаимодействий от вида и этапа выполняемой деятельности у мужчин и женщин при наблюдении и репродукции пятисекундного ритма иллюстрирует рис. 1.



**Рис. 1.** Зависимость корковых взаимодействий на частоте мю-ритма от вида и этапа выполняемой деятельности у мужчин (I) и женщин (II) в сериях «Наблюдение за репродукцией ритма» (A), «Репродукция ритма левой рукой» (B) и «Репродукция ритма правой рукой» (C).

*Примечание:* на оси ординат отложены значения коэффициента корреляции в отн. ед.; приведены только статистически значимые ( $p < 0,05$ ) различия [Fig. 1. Dependence of the found cortical interactions at the frequency of the mu rhythm on the type and stage of the performed activity in men (I) and women (II) in the series “Observation of rhythm reproduction” (A), “Rhythm reproduction with the left hand” (B) and “Rhythm reproduction with the right hand” (C).

*Note:* the values of the correlation coefficient in relative units are plotted on the ordinate axis; only statistically significant ( $p < 0.05$ ) differences are shown]

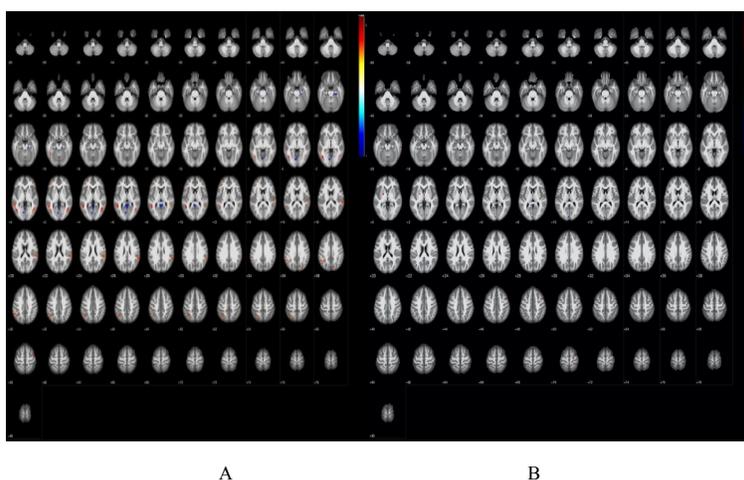
**Результаты фМРТ-исследования активности мозга при наблюдении и репродукции пятисекундного ритма.** Изучение латеральной организации мозга испытуемых показало, что среди 20 мужчин преобладают правши (18 человек), имеются левши (2 человека) и отсутствуют амбидекстры. Среди 20 женщин также преобладают правши (17 человек), имеется левша и 2 амбидекстра.

Сравнение условий наблюдения за рукой оператора, который воспроизводит пятисекундный ритм, с состоянием, связанным с наблюдением за не-

подвижной рукой оператора, позволило обнаружить у мужчин активацию сенсорных, двигательных и ассоциативных зон коры и в частности верхней лобной извилины слева, средней лобной извилины справа и слева, прецентральной извилины слева, прекунеуса, затылочной веретеновидной извилины справа, парагиппокамповой извилины слева, язычной извилины справа и некоторых других зон коры, а также хвостатого ядра.

У женщин в тех же условиях обнаружена активация верхней, средней и нижней лобных извилин справа, прецентральной извилины справа и слева, надкраевой извилины справа, средней и нижней височных извилин, справа и слева, угловой извилины справа и других зон коры, а также бледного шара и скорлупы.

Групповые статистические карты, полученные у мужчин и женщин при сравнении между собой условий наблюдения за рукой оператора, который воспроизводит пятисекундный ритм, и состоянием, связанным с просмотром видеоролика с изображением неподвижной руки оператора, нанесенные на шаблонное T-1 изображение высокого разрешения, представлены на рис. 2.



**Рис. 2.** Групповые статистические карты, нанесенные на шаблонное T-1 изображение высокого разрешения, полученные у мужчин (A) и женщин (B) при сравнении условий наблюдения за рукой оператора, который воспроизводит заданный ритм, нажимая на клавишу, и состоянием покоя, когда испытуемому демонстрируется видеоролик с изображением неподвижной руки оператора. Здесь и далее цветовые шкалы характеризуют разные уровни активации/деактивации мозговых структур: красный цвет – максимальная активация, синий – максимальная деактивация [Fig. 2. Group statistical maps plotted on a high-resolution template T-1 image obtained in men (A) and women (B) when comparing the conditions for observing the operator's hand, which reproduces a given rhythm by pressing a key, and the state of rest when a video with the image of the stationary hand of the operator is shown to the subject. Hereinafter, color map scales characterized different levels of activation/deactivation of the brain structures: red - Maximum activation and, blue - Maximum deactivation]

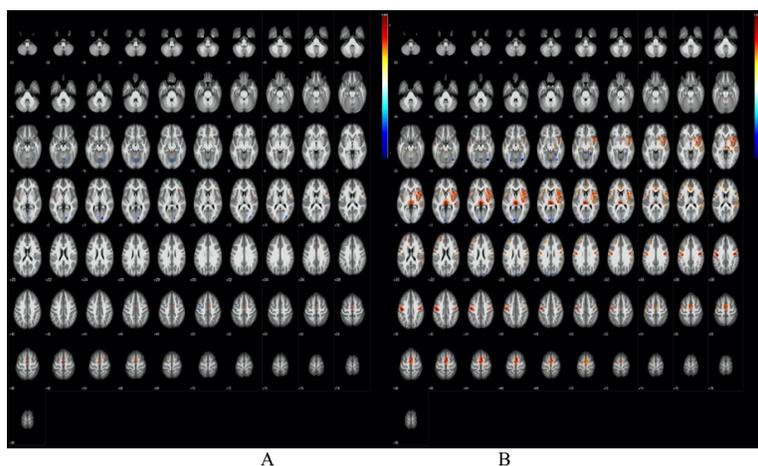
Гендерные различия проявились и в разной численности активированных мозговых структур, и в разном уровне их активации. Так, если у мужчин при наблюдении за оператором, который воспроизводит заданный ритм, активируются в верхней лобной извилине справа – 0, слева – 43 воксела, то у женщин в той же извилине активируются слева – 0, справа – 17 вокселей. Вероятно, обнаруженные различия связаны с особенностями латеральной организации мозга у мужчин и женщин.

Сравнение результатов фМРТ-сканирования мозга при репродукции пятисекундного ритма с состоянием покоя позволило обнаружить у мужчин и женщин частично активацию тех же областей мозга, что и при наблюдении за репродукцией ритма, а именно верхней лобной извилины справа и слева, средней лобной извилины справа, нижней лобной извилины справа, прецентральной извилины справа и слева, средней височной извилины справа, базальных ганглиев, а также сингулярной извилины справа, гиппокампа, инсулярной коры справа, миндалин справа и других областей мозга. Однако и общая численность активированных структур, и уровень их активации отличаются при наблюдении и репродукции ритма.

Групповые статистические карты, полученные у мужчин и женщин при сравнении условий воспроизведения пятисекундного ритма левой рукой по отношению к состоянию покоя с фиксацией взгляда на белый крест в центре экрана, нанесенные на шаблонное T-1 изображение высокого разрешения, представлены на рис. 3. Оказалось, что при репродукции ритма левой рукой гендерные различия проявляются наиболее ярко. Так, если у мужчин число активированных вокселей в области прецентральной извилины справа и слева составляет соответственно 36 и 15 вокселей, то у женщин – соответственно 387 и 589 вокселей.

**Результаты исследования электрической активности мозга при наблюдении и произнесении незмоционального слова.** Проведенные исследования позволили обнаружить у мужчин и женщин в центральных областях коры статистически значимые изменения спектральной мощности ЭЭГ на частотах мю-ритма при наблюдении и произнесении незмоционального слова. Оказалось, что характер этих изменений зависит от частоты данного ритма, вида и этапа выполняемой деятельности. В частности, у мужчин в серии «Наблюдение за произнесением незмоционального слова» на этапе «Выполнение действия» обнаружено статистически значимое ( $p < 0,05$ ) по сравнению с фоном снижение спектральной мощности ЭЭГ на 1,8% в отведении С3 только на частоте 8 Гц. Наряду с этим обнаружены статистически значимые межполушарные различия изменений спектральной мощности мю-ритма на разных этапах выполняемой деятельности. Так, если у мужчин в серии «Наблюдение за произнесением незмоционального слова» на этапе «Выполнение действия» в отведении С3 на частоте 8 Гц спектральная мощность мю-ритма по сравнению с фоном снижается ( $p < 0,05$ ) на 1,8%, то в отведении С4 на той же частоте наблюдается повышение мощности этого

ритма на 6,3% ( $p < 0,02$ ). По-видимому, обнаруженное на некоторых частотах снижение спектральной мощности мю-ритма отражает активацию «коммуникативных» зеркальных нейронов [1], а найденные межполушарные различия в изменении спектральной мощности мю-ритма свидетельствуют о преимущественной активации левополушарных «коммуникативных» нейронов.

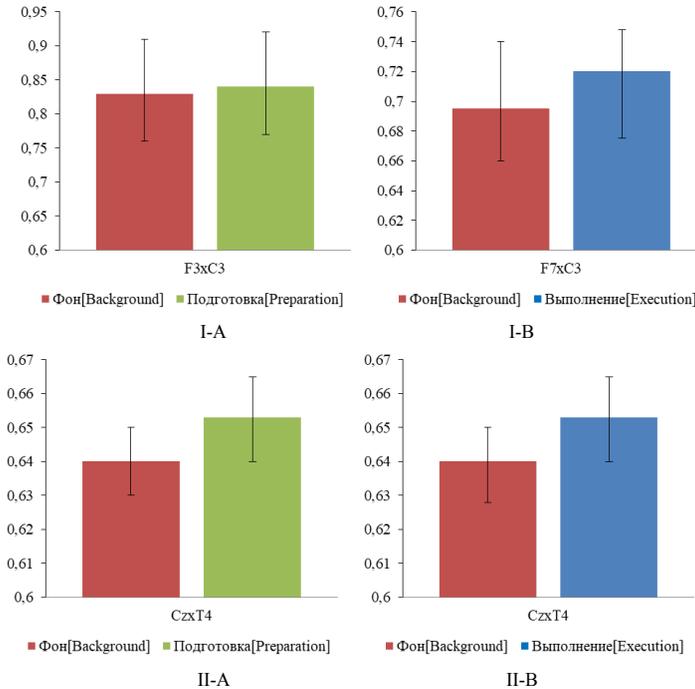


**Рис. 3.** Групповые статистические карты, нанесенные на шаблонное T-1 изображение высокого разрешения, полученные у мужчин (A) и женщин (B) при сравнении условий воспроизведения пятисекундного ритма левой рукой и состояния покоя с фиксацией взгляда на белом кресте в центре затемненного экрана [Fig. 3. Group statistical maps plotted on a high-resolution template T-1 image obtained in men (A) and women (B) when comparing the conditions for reproducing a five-second rhythm with the left hand and at rest with fixation of the gaze on a white cross in the center of a darkened screen]

Зависимость изменений спектральных характеристик мю-ритма от его частоты, вида и этапа выполняемой деятельности обнаружена и у женщин. Так, если при наблюдении за произнесением неэмоционального слова на этапе «Подготовка» в отведении СЗ на частоте 10 Гц наблюдается статистически значимое ( $p < 0,05$ ) по сравнению с фоном снижение спектральной мощности ЭЭГ на 59,4%, то на этапе «Выполнение действия» в том же отведении обнаружено статистически значимое по сравнению с фоном снижение спектральной мощности ЭЭГ на частотах мю-ритма 10 Гц (на 26,6%,  $p < 0,01$ ), 12 Гц (на 33,2%,  $p < 0,01$ ) и 13 Гц (на 56,5%,  $p < 0,01$ ).

Анализ корковых взаимодействий на частоте мю-ритма между центральными и другими зонами коры позволил обнаружить у мужчин и женщин при наблюдении и произнесении слов зависимость этих взаимодействий от вида и этапа выполняемой деятельности. Это проявилось, в частности, у мужчин и женщин в статистически значимом ( $p < 0,05$ ), по сравнению с фоном, повышении уровней корковых связей на частоте мю-ритма на этапах

«Подготовка» и «Выполнение действия» при наблюдении за произнесением неэмоционального слова. Зависимость корковых взаимодействий от этапа выполняемой деятельности у мужчин и женщин при наблюдении за произнесением неэмоционального слова иллюстрирует рис. 4.



**Рис. 4.** Различия уровней корковых связей на частоте мю-ритма между этапами выполняемой деятельности «Фон» – «Подготовка» (А), «Фон» – «Выполнение» (В) у мужчин (I) и женщин (II) в серии «Наблюдение за произнесением неэмоционального слова». *Примечание:* на оси ординат отложены значения коэффициента корреляции в отн. ед.; на рисунке приведены только статистически значимые различия ( $p < 0,05$ )

[Fig. 4. Differences in the levels of cortical connections at the frequency of the mu rhythm between the stages of the performed activity “Background” - “Preparation” (A) and “Background” - “Execution” (B) in men (I) and women (II) in the series “Observation of pronouncing non-emotional words”.

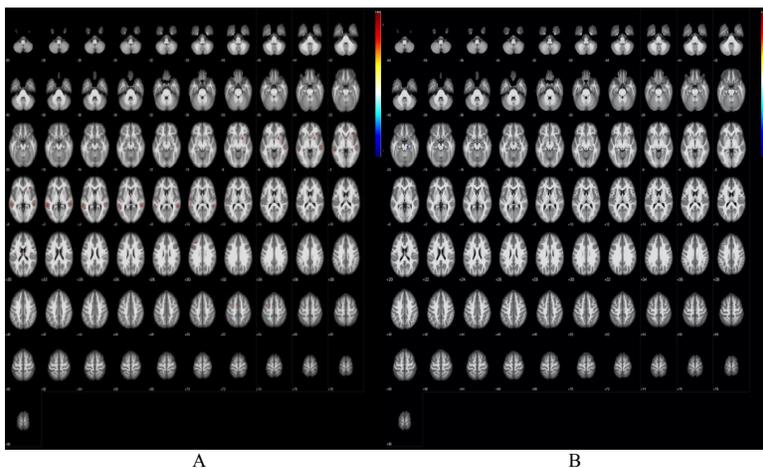
*Note:* the y-axis shows the values of the correlation coefficient in relative units; the figure shows only statistically significant differences ( $p < 0.05$ )]

Гендерные различия проявились, в частности, в том, что если у мужчин на этапах подготовки и выполнении речевого действия наблюдается усиление связей между лобной и центральной зонами коры левого полушария (рис. 4, I), то у женщин – между центральной и височной зонами коры правого полушария (рис. 4, II)

**Результаты фМРТ-исследования активности мозга при наблюдении и произнесении неэмоционального слова.** Сравнение условий наблюде-

ния за оператором, который произносит слово «раз» в моменты перехода стрелки секундомера через деления 0, 5, 10 и т.д. секунд с состоянием покоя (просмотр видеоролика с изображением неподвижного лица оператора), позволило обнаружить у мужчин активацию средней лобной извилины слева, лобной орбитальной коры справа, фронтального полюса справа и слева, верхней височной извилины справа и слева, средней височной извилины справа и слева, височной площадки слева, надкраевой извилины справа, а также таламуса справа и слева, хвостатого ядра, бледного шара и скорлупы. Гендерные различия проявились, в частности, в том, что у мужчин при наблюдении за произнесением слова «раз» активируется и большее количество мозговых структур, и они активируются сильнее. Так, если у мужчин при наблюдении за оператором, который произносит неэмоциональное слово, активируются в области верхней височной извилины справа – 28, слева – 33 воксела, то у женщин активируются в той же извилине справа – 7, слева – 0 вокселов.

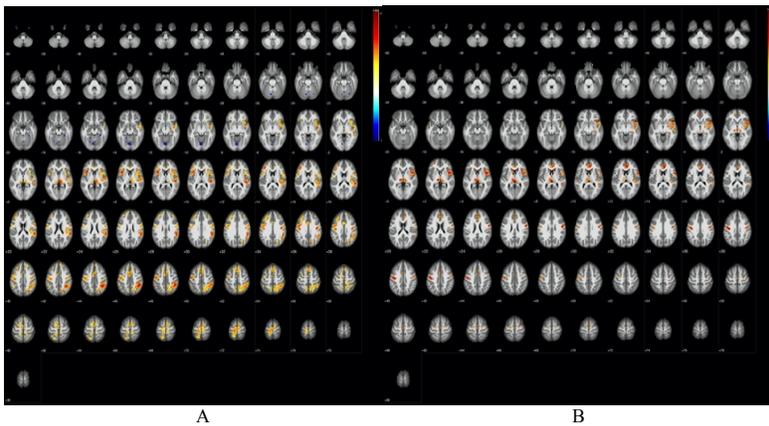
Групповые статистические карты, нанесенные на шаблонное T-1 изображение высокого разрешения, полученные у мужчин и женщин при сравнении условий наблюдения за оператором, который произносит слово «раз» в моменты перехода стрелки секундомера через деления 0, 5, 10 и т.д. секунд, и состоянием покоя (просмотр видеоролика с изображением неподвижного лица оператора), представлены на рис. 5.



**Рис. 5.** Групповые статистические карты, нанесенные на шаблонное T-1 изображение высокого разрешения, полученные у мужчин (A) и женщин (B) при сравнении условий наблюдения за оператором, который произносит слово «раз» в моменты перехода стрелки секундомера через деления 0, 5, 10 и т.д. секунд, и состоянием покоя (просмотр видеоролика с изображением неподвижного лица оператора) [Fig. 5. Group statistical maps plotted on a high-resolution template T-1 image obtained in men (A) and women (B) when comparing observation conditions for an operator who pronounces the word “RAZ” at the moments of transition of the stopwatch hand through divisions 0, 5, 10, etc. seconds, and a state of rest (viewing a video with an image of the stationary operator’s face)]

Сравнение условий произнесения слова «раз» с состоянием покоя позволило обнаружить у мужчин и женщин частично активацию тех же областей мозга, что и при наблюдении за произнесением этого слова, а также активацию верхней, средней и нижней лобной извилин, дополнительной моторной коры, прецентральной и постцентральной извилин, средней и верхней височной извилин, предклинья, язычной и клиновидной коры, таламуса, гиппокампа, базальных ганглиев и мозжечка. Гендерные различия проявились, в частности, в том, что у мужчин «заинтересованные» области мозга активируются сильнее. Так, если у мужчин число активированных вокселей в области прецентральной извилины справа и слева, составляет соответственно 545 и 1 152 вокселя, то у женщин – соответственно 446 и 388 вокселей.

Групповые статистические карты, нанесенные на шаблонное Т-1 изображение высокого разрешения, полученные у мужчин (А) и женщин (В) при сравнении между собой условий произнесения слова «раз» вслух в моменты перехода стрелки секундомера через деления 0, 5, 10 и т.д. секунд и состоянием покоя (просмотр видеоролика с изображением движущейся стрелки секундомера), представлены на рис. 6.



**Рис. 6.** Групповые статистические карты, нанесенные на шаблонное Т-1 изображение высокого разрешения, полученные у мужчин (А) и женщин (В) при сравнении между собой условий произнесения слова «раз» вслух в моменты перехода стрелки секундомера через деления 0, 5, 10 и т.д. секунд, и состоянием покоя (просмотр видеоролика с изображением движущейся стрелки секундомера)

[Fig. 6. Group statistical maps plotted on a high-resolution template T-1 image obtained in men (A) and women (B) when comparing the conditions for pronouncing the word “RAZ” aloud at the moments of transition of the stopwatch hand through divisions 0, 5, 10, etc. seconds, and a state of rest (watching a video with a moving stopwatch hand)]

Проведенные исследования показали, что предлагаемая деятельность, связанная с наблюдением и репродукцией ритма, с наблюдением и произнесением слов, сопровождается активацией зеркальных нейронов, что проявилось в депрессии мю-ритма на отдельных частотах на этапах подготовки

и выполнения транзитивных и речевых действий. Оказалось, что активация этих нейронов чаще всего сопровождается усилением корковых связей на частоте мю-ритма между центральными и другими зонами коры. Вероятно, это усиление корковых связей обусловлено передачей сигналов из сенсорных, двигательных и ассоциативных зон коры в те области коры, где расположены «двигательные» и «коммуникативные» зеркальные нейроны [1].

Установлено, что характер обнаруженных изменений зависит от частоты мю-ритма, вида и этапа выполняемой деятельности и гендерных различий. Эти результаты согласуются с литературными данными, которые свидетельствуют о том, что мю-ритм неоднороден, включает ряд частот, которые, вероятно, имеют разное функциональное значение [7, 8], а также о том, что реактивность мю-ритма, а следовательно, и активность зеркальных нейронов существенно зависит от индивидуальных особенностей человека [9, 10].

Какую же роль играют зеркальные нейроны в интерпретации действий и намерений?

Согласно популярной в настоящее время гипотезе [13], зеркальные нейроны могут служить нейрональной основой для интерпретации действий, подражательного обучения и имитации поведения других людей. Предполагается, что понимание действий и намерений другого человека достигается путем копирования его действий мозгом наблюдателя посредством актуализации соответствующих двигательных программ [18]. Однако с этой точки зрения неясно, почему зеркальные нейроны активируются не только при наблюдении, но также при выполнении и мысленном воспроизведении одного и того же действия [1]. Можно ожидать, что во всех этих случаях указанные нейроны выполняют одну и ту же функцию.

Как показали результаты наших томографических исследований, выполнение деятельности, связанной с наблюдением за репродукцией ритма, сопровождается у мужчин активацией верхней лобной извилины слева, средней лобной извилины справа и слева, прецентральной извилины слева, прекунеуса, затылочной веретеновидной извилины справа, парагиппокамповой извилины слева, язычной извилины справа и некоторых других зон коры, а также хвостатого ядра. У женщин в тех же условиях активируются области верхней, средней и нижней лобных извилин справа, прецентральной извилины справа и слева, надкраевой извилины справа, средней и нижней височных извилин справа и слева, угловой извилины справа и других зон коры, а также бледного шара и скорлупы. Вероятно, эти структуры образуют функциональную систему, которая обеспечивает понимание транзитивных действий и намерений. Важно отметить, что в состав этой системы помимо областей коры (передняя часть нижнетеменной коры, нижняя часть прецентральной извилины, задняя часть нижнелобной извилины), где находятся «двигательные» зеркальные нейроны [1], входят и другие зоны коры, а также базальные ганглии, которые считаются местом хранения двигательных программ. Это позволяет думать, что сами по себе «двигательные» зер-

кальные нейроны не обеспечивают понимание действий и намерений, хотя и участвуют в этих процессах. В этом плане мы солидарны с мнением некоторых исследователей, которые также считают, что сами по себе зеркальные нейроны не обеспечивают понимание действий и намерений других людей [14–16]. Важно отметить, что активацию зон коры при наблюдении, выполнении и мысленном представлении действий, которые не входят в ядро зеркальной системы, отмечали и другие исследователи [19, 20].

Проведенные томографические исследования также показали, что репродукция ритма сопровождается у мужчин и женщин частичной активацией тех же областей мозга, что и при наблюдении за репродукцией ритма, а именно верхней лобной извилины справа и слева, средней лобной извилины справа, нижней лобной извилины справа, прецентральной извилины справа и слева, средней височной извилины справа, базальных ганглиев, а также сингулярной извилины справа, гиппокампа, инсулярной коры справа, миндалины, справа и других областей мозга. Вероятно, перечисленные структуры образуют функциональную систему, которая обеспечивает репродукцию ритма. Участие указанных структур в процессах восприятия и репродукции ритма подтверждают и некоторые литературные данные, свидетельствующие о том, что важную роль в этих процессах играют обширные области слуховой и моторной коры, дополнительная моторная кора, префронтальные области, нижняя теменная доля, базальные ганглии и мозжечок [21].

Поскольку речь, как и репродукция ритма, являются частными случаями сложной сенсомоторной деятельности, следовало ожидать, что закономерности, обнаруженные при восприятии времени, будут справедливы и в отношении речи.

Проведенные нами исследования показали, что наблюдение за оператором, который произносит слово «раз» в моменты перехода стрелки секундомера через деления 0, 5, 10 и т.д. секунд, сопровождается у мужчин активацией различных областей мозга и среди них средней лобной извилины слева, лобной орбитальной коры справа, фронтального полюса справа и слева, верхней височной извилины справа и слева, средней височной извилины справа и слева, височной площадки слева, надкраевой извилины справа, а также таламуса справа и слева, хвостатого ядра, бледного шара и скорлупы. Гендерные различия проявились, в частности, в том, что у мужчин при наблюдении за произнесением слова «раз» активируется и большее количество мозговых структур, и они активируются сильнее. Вероятно, указанные структуры относятся к системе, которая обеспечивает интерпретацию речевых действий.

Согласно имеющимся данным «коммуникативные» зеркальные нейроны, отвечающие за формирование речи у человека, находятся в вентральной области премоторной коры и близко расположенной к ней зоне Брока [22]. Однако полученные нами результаты свидетельствуют о том, что в интерпретации речевых действий помимо указанных структур участвуют лобные,

височные и теменные зоны коры, а также базальные ганглии. Эти данные показывают, что сами по себе «коммуникативные» зеркальные нейроны не обеспечивают понимание речевых действий другого человека, хотя и участвуют в этом процессе.

Установлено, что произнесение слова «раз» вслух сопровождается у мужчин частично активацией тех же областей мозга, что и при наблюдении за произнесением этого слова, а также активацией верхней, средней и нижней лобной извилин, дополнительной моторной коры, прецентральной и постцентральной извилин, средней и верхней височной извилин, предклинья, язычной и клиновидной коры, таламуса, гиппокампа, базальных ганглиев и мозжечка. Гендерные различия проявились, в частности, в том, что у мужчин заинтересованные области мозга активируются сильнее. Вероятно, перечисленные мозговые структуры образуют систему, которая обеспечивает продукцию речи. Это подтверждают и результаты томографических исследований [23], свидетельствующие о том, что в обеспечении речевой функции, помимо речевых центров Брока и Вернике, участвуют значительные области мозга и в частности лимбическая кора и подкорковые структуры.

Обнаруженные в наших исследованиях усиление корковых связей на частоте мю-ритма между центральными и другими зонами коры и активация базальных ганглиев при наблюдении и репродукции ритма, при наблюдении и произнесении слов позволяют предположить, что «двигательные» и «коммуникативные» зеркальные нейроны выполняют функцию посредника и обеспечивают взаимодействие между префронтальной корой, которая участвует в планировании, постановке целей и инициации действия, двигательными и сенсорными зонами коры, а также местами хранения в мозге двигательных программ. Результатом взаимодействия этих структур, вероятно, и является понимание действий и намерений другого человека. Эта «посредническая» функция зеркальных нейронов объясняет, почему они активируются не только при наблюдении, но также при выполнении или мысленном воспроизведении действий.

Проведенные нами исследования позволили обнаружить отчетливые гендерные различия активности зеркальных нейронов при наблюдении и выполнении транзитивных и речевых действий, что соответствует литературным данным [11]. Вероятно, эти различия связаны главным образом с особенностями латеральной организации мозга у мужчин и женщин, которые оказывают существенное влияние на речь [24] и другие когнитивные функции человека [10, 25, 26].

### **Заключение**

Таким образом, проведенные исследования показали, что когнитивная деятельность, связанная с наблюдением и репродукцией ритма, с наблюдением и произнесением слов, сопровождается депрессией мю-ритма на

отдельных частотах и, чаще всего, усилением уровней корковых связей на частоте этого ритма между центральными и другими зонами коры. Характер этих изменений существенно зависит от гендерных различий, частоты мю-ритма, вида и этапа выполняемой деятельности.

Результаты фМРТ-сканирования мозга показали, что наблюдение за выполнением транзитивных и речевых действий сопровождается активацией не только тех зон коры, где расположены соответствующие «двигательные» или «коммуникативные» зеркальные нейроны, но также других зон коры и базальных ганглиев. Полученные результаты свидетельствуют о том, что сами по себе «двигательные» и «коммуникативные» зеркальные нейроны не обеспечивают понимание действий и намерений, хотя и участвуют в этих процессах. Предполагается, что они обеспечивают взаимодействие между префронтальной корой, сенсорными и двигательными зонами коры, а также местами хранения в мозге двигательных программ. Результатом взаимодействия указанных структур, по-видимому, и является понимание действий и намерений других людей. Эта «посредническая» функция зеркальных нейронов позволяет понять их участие и активность при наблюдении, выполнении и мысленном воспроизведении действий.

#### *Литература*

1. Риццолатти Дж., Синигалья К. Зеркала в мозге: О механизмах совместного действия и сопереживания. М.: Языки славянских культур, 2012. 208 с.
2. Аликина М.А., Махин С.А., Павленко В.Б. Амплитудно-частотные, топографические, возрастные особенности и функциональное значение сенсомоторного ритма ЭЭГ // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология и химия. 2016. Т. 2 (68), № 2. С. 3–24.
3. Yin S., Liu Y., Ding M. Amplitude of sensorimotor mu rhythm is correlated with BOLD from multiple brain regions: A simultaneous EEG-fMRI study // *Front Hum Neurosci.* 2016. № 10. PP. 364.
4. Hobson H.M., Bishop D.V.M. Mu suppression a good measure of the human mirror neuron system? // *Cortex.* 2016. № 82. PP. 290–310.
5. Gundlach C., Muller M.M., Nierhaus T., Villringer A., Sehm B. Modulation of somatosensory alpha rhythm by transcranial alternating current stimulation at mu-frequency // *Front Hum Neurosci.* 2017. № 11. PP. 432.
6. Hobson H.M., Bishop D.V.M. Reply to Bowman et al: building the foundations for moving mu suppression research forward // *Cortex.* 2017. № 96. PP. 126–128.
7. Pfurtscheller G., Neuper C., and Krausz G. Functional dissociation of lower and upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement // *Clin. Neurophysiol.* 2000. № 111. PP. 1873–1876.
8. Лебедева Н.Н., Буркитбаев С.Е., Каримова Е.Д. Активация зеркальной системы мозга зависит от способа предъявления стимулов: непосредственно экспериментатором или как видеоролик // *Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова.* 2020. № 70 (4). С. 460–472.
9. Brunsdon V.E.A., Bradford E.E.F., Ferguson H.J. Sensorimotor mu rhythm during action observation changes across the lifespan independently from social cognitive processes // *Dev Cogn Neurosci.* 2019. № 38. PP. 100659.

10. Anwar M.N., Navid M.S., Khan M., Kitajo K. A possible correlation between performance IQ, visuomotor adaptation ability and mu suppression // *Brainresearch*. 2015. № 1603. PP. 84–93.
11. Базян А.С. Зеркальные нейроны, физиологическая роль, особенности функционирования и эмоционально насыщенная карта мозга // *Успехи физиологических наук*. 2019. Т. 50, № 2. С. 42–62.
12. Saltuklaroglua T., Bowersb A., Harkridera A.W., Casenhiser D., Reillya K, Jensonc D.E., Thorntond D. EEG mu rhythms: Rich sources of sensorimotor information in speech processing // *Brain and language*. 2018. Vol. 187. PP. 41–61. doi: [10.1016/j.bandl.2018.09.005](https://doi.org/10.1016/j.bandl.2018.09.005)
13. Skoyles J. R. Gesture Language Origins and Right Handedness // *Psychology*. 2000. № 11. PP. 24–29.
14. Hickok G. Eight problems for the mirror neuron theory of action understanding in monkeys and humans // *Journal of cognitive neuroscience*. 2009. Т. 21, № 7. PP. 1229–1243.
15. Kosonogov V. Why the mirror neurons cannot support action understanding // *Neurophysiology*. 2012. Т. 44, № 6. PP. 499–502.
16. Churchland P.S. *Braintrust: What neuroscience tells us about morality*. Princeton : Princeton University Press, 2011. 288 p.
17. Леутин В.П., Николаева Е.И. Психофизиологические механизмы адаптации и функциональная асимметрия мозга. Новосибирск : Наука, 1988. 193 с.
18. Schippers M.B., Roebroec A., Renken R., Nanetti L., Keysers C. Mapping the information flow from one brain to another during gestural communication // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2010. Vol. 107, № 20. PP. 9388–9393.
19. Лебедева Н.Н., Каримова Е.Д., Карпычев В.В., Мальцев В.Ю. Зеркальная система мозга при наблюдении, выполнении и представлении моторных задач – нейрофизиологическое отражение восприятия чужого сознания // *Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова*. 2018. Т. 68, № 2. С. 204–215.
20. Mukamel R., Ekstrom A.D., Kaplan J., Iacoboni M., Fried I. Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions // *Curr Biol*. 2010. № 20. PP. 750–756.
21. Ковалева А.В. Физиологические основы восприятия и воспроизведения ритма в неврологии // *Русский медицинский журнал*. 2018. № 12 (1). С. 61–65.
22. Buccino G., Lui F., Canessa N., Patteri I., Lagravinese G., Benuzzi F., Porro C.A., Rizzolatti G. Neural circuits involved in recognition of actions performed by non conspecifics: an fMRI study // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2004. № 16. PP. 114–126.
23. Кремнева Е.И., Коновалов Р.Н., Кротенкова М.В., Кадыков А.С., Боголепова И.Н., Белонасова А.В. Функциональная асимметрия речевых структур у здоровых людей, выявляемая при помощи функциональной магнитно-резонансной томографии // *Современные направления исследований функциональной межполушарной асимметрии и пластичности мозга. Экспериментальные и теоретические аспекты нейропластичности : материалы Всерос. конф. с междунар. участием / под общ. ред. С.Н. Иллариошкина, В.Ф. Фокина. М. : Научный мир, 2010. С. 361–368.*
24. Вольф Н.В. Половые различия функциональной организации процессов полушарной обработки речевой информации. Ростов н/Д : Изд-во ООО «ЦВВР», 2000. 240 с.
25. Игнатова Ю.П., Макарова И.И., Зенина О.Ю., Аксенова А.В. Современные аспекты изучения функциональной межполушарной асимметрии мозга (обзор литературы) // *Экология человека*. 2016. № 9. С. 30–39.
26. Хорольская Е.Н., Погребняк Т.А. Гендерные особенности функциональной асимметрии полушарий мозга и каналов восприятия учебной информации у 14–15-летних подростков // *Научный результат. Физиология*. 2017. № 3 (1). С. 19–24.

*Поступила в редакцию 30.06.2021 г.; повторно 02.12.2021 г.;  
принята 17.12.2021 г.; опубликована 29.12.2021 г.*

**Авторский коллектив:**

**Бушов Юрий Валентинович**, д-р биол. наук, профессор кафедры физиологии человека и животных, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0596-383X>

E-mail: [bushov1945@mail.ru](mailto:bushov1945@mail.ru)

**Ушаков Вадим Леонидович**, канд. биол. наук, в.н.с. Института перспективных исследований мозга, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (Россия, 119991, г. Москва, Ленинские горы, д. 1); с.н.с. НИЯУ МИФИ (Россия, 115409, г. Москва, Каширское шоссе 31); руководитель отдела ГБУЗ «Психиатрическая клиническая больница № 1 им. Н.А. Алексеева Департамента здравоохранения города Москвы» (Россия, 117152, г. Москва, Загородное шоссе д. 2).

E-mail: [tiuq@yandex.ru](mailto:tiuq@yandex.ru)

**Светлик Михаил Васильевич**, канд. биол. наук, доцент кафедры физиологии человека и животных, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: [mihav@mail.tsu.ru](mailto:mihav@mail.tsu.ru)

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0990-2580>

**Карташов Сергей Иванович**, н.с. НИЦ «Курчатовский институт» (Россия, 123182, г. Москва, пл. Академика Курчатова, д. 1).

E-mail: [sikartashov@gmail.com](mailto:sikartashov@gmail.com)

**Орлов Вячеслав Андреевич**, н.с. НИЦ «Курчатовский институт» (Россия, 123182, г. Москва, пл. Академика Курчатова, д. 1).

E-mail: [ptica89@bk.r](mailto:ptica89@bk.r)

**For citation:** Bushov Yuri V, Ushakov Vadim L, Svetlik Mikhail V, Kartashov Sergey I, Orlov Vyacheslav A. The role of mirror neurons in the interpretation of actions and intentions. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;56:86-107. doi: 10.17223/19988591/56/4

**Yuri V. Bushov<sup>1</sup>, Vadim L. Ushakov<sup>2,3,4</sup>, Mikhail V. Svetlik<sup>1</sup>,  
Sergey I. Kartashov<sup>5</sup>, Vyacheslav A. Orlov<sup>5</sup>**

<sup>1</sup>*Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

<sup>2</sup>*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

<sup>3</sup>*MEPhI Research Institute, Moscow, Russian Federation*

<sup>4</sup>*State Medical Institution "N.A. Alekseev Psychiatric Clinical Hospital No. 1 of the Moscow City Health Department", Moscow, Russian Federation*

<sup>5</sup>*SIC "Kurchatov Institute", Moscow, Russian Federation*

### **The role of mirror neurons in the interpretation of actions and intentions**

The study of mirror neuron functions is an important problem of modern neurophysiology. According to the currently popular hypothesis, mirror neurons can serve as the neural basis for interpreting actions, mimicking the learning process, and imitating other people's behavior. However, not all researchers share this view point. The aim of this study was to investigate the role of mirror neurons in interpreting the actions and intentions. The aim of the research was to study the activity of "motor" and "communicative" mirror neurons, as well as cortical interactions at the frequency of the mu rhythm in men and women when observing and reproducing the rhythm, as well as when observing and pronouncing words. Depression of mu rhythm EEG cortical interactions at the frequency on the mu-rhythm band and the results fMRT brain scanning were used as mirror neuron activity markers.

The electroencephalographic study involved volunteers, practically healthy men (31) and women (34), students aged 18 to 23 years. During the preliminary examination, we used the Annett questionnaires to identify the leading hand. In the first series, the subject observed the operator's hand and at the start memorized a five-second rhythm,

then with the middle and forefinger of the dominant hand reproduced this rhythm, periodically pressing the space bar. The period of the rhythm was set by a visual stimulus (a white square with a side of 2 cm, periodically appearing for 200 ms in the center of the black screen). In the second and third series, the subject at the start memorized a five-second rhythm, after which he reproduced this rhythm with the fingers of his left hand, and then with the right hand. In the fourth series, the subject watched the operator who silently uttered the word "RAZ" with his lips only when the stopwatch hand on the monitor screen crossed divisions 0, 5, 10, etc. seconds. In total, the stopwatch hand made 5 revolutions. In the fifth series, the subject himself silently pronounced the word "RAZ" at the indicated times. Before performing the proposed activity and during its implementation, EEG was recorded monopolar in the frontal (F3, F4, Fz, F7, F8), central (C3, C4, Cz), temporal (T3, T4, T5, T6), parietal (P3, P4, Pz) and occipital (O1, O2) leads according to the "10-20%" system. When processing the obtained data, the maximum values of the cross-correlation functions were calculated and the spectral power was estimated for short (1.5 s), free of artifacts EEG recording segments before 3 s ("Background") and 1.5 s ("Preparation") until the moment of transitive action (pressing a key) or speech action and immediately after the specified event 1.5 s ("Performing an action").

In a part of the experiments in the series, observation and reproduction of the rhythm and observation and pronunciation of words allowed us to study the activity of the brain using the fMRI method. These studies involved volunteers: 20 men and 20 women, aged 19 to 27 years, university students. During the preliminary examination, using the Annett questionnaire, the leading hand was identified. The fMRI results were obtained on a SIEMENS Magnetom Verio 3 Tesla tomography. All fMRI data were pre-processed using the SPM8 package. Within each of the paradigms, pairwise comparisons were performed based on Student's t-test and individual and group maps were obtained with a significance level of  $P < 0.001$ . All obtained statistical maps were plotted on a template T-1 image and anatomical binding of the "active" voxels to the CONN atlas was made.

Our studies have shown that cognitive activity associated with the observation and reproduction of the rhythm, with the observation and pronunciation of words (See Fig. 2, 3, 5 and 6), is accompanied by depression of the mu rhythm at certain frequencies and, most often, an increase in the levels of cortical connections at the frequency of this rhythm between the central and other zones of the cortex. The nature of these changes significantly depends on gender differences, the frequency of the mu rhythm, as well as the type and stage of the performed activity (See Fig. 1 and Fig. 4). The results of fMRI scanning of the brain showed that the observation of transitive actions associated with the reproduction of a five-second rhythm and speech actions associated with the pronunciation of words is accompanied by the activation not only of those areas of the cortex where the corresponding "motor" or "communicative" mirror neurons are located, but also other zones of the associative, sensory and motor cortex, as well as the basal ganglia (See Fig. 2 and Fig. 5). The obtained data indicate that mirror neurons by themselves do not provide an understanding of actions and intentions, although they take part in these processes. It is assumed that mirror neurons are involved in mediating interactions between the prefrontal cortex, sensory and motor cortical regions, as well as storage sites of motor programs in the brain. The interaction of these structures appears to result in an understanding of actions and intentions of other people. This «mediating» function of mirror neurons allows us to understand their involvement and activity in observing, performing and mental reproducing of actions.

*The paper contains 6 Figures and 26 References.*

**Key words:** mirror neurons; cortical interactions; interpretation of actions and intentions.

*The Authors declare no conflict of interest.*

### References

1. Rizzolatti J, Sinigaglia K. Mirrors in the brain: On the mechanisms of joint action and empathy. Moscow: Languages of Slavic Cultures Publ.; 2012. 208 p. In Russian
2. Alikina MA, Makhin SA, Pavlenko VB. EEG sensorimotor rhythm: amplitude, frequency, topography, age-dependency and functional meaning. *Scientific Notes of V.I. Vernadsky Crimean Federal University. Biology. Chemistry*. 2016;2(68):3-24. In Russian, English Summary
3. Yin S, Liu Y, Ding M. Amplitude of sensorimotor mu rhythm is correlated with BOLD from multiple brain regions: A simultaneous EEG-fMRI study. *Front Hum Neurosci*. 2016;10:364. doi: 10.3389/fnhum.2016.00364
4. Hobson HM, Bishop DVM. Mu suppression – A good measure of the human mirror neuron system? *Cortex*. 2016;82:290-310. doi: 10.1016/j.cortex.2016.03.019
5. Gundlach C, Muller MM, Nierhaus T, Villringer A, Sehm B. Modulation of somatosensory alpha rhythm by transcranial alternating current stimulation at mu-frequency. *Front Hum Neurosci*. 2017;11:432. doi: 10.3389/fnhum.2017.00432
6. Hobson HM, Bishop DVM. Reply to Bowman et al: building the foundations for moving mu suppression research forward. *Cortex*. 2017;96:126-128. doi: 10.1016/j.cortex.2017.06.012
7. Pfurtscheller G., Neuper C. and Krausz G. Functional dissociation of lower and upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement. *Clin. Neurophysiol*. 2000;111:1873-1876.
8. Lebedeva NN, Burkitbaev SE, Karimova ED. The mirror neuron system activation depends on how the stimuli are demonstrated: directly by the experimenter or via video. *Zh Vyssh Nerv Deiat IP Pavlova = I.P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*. 2020;70(4):460-472. In Russian, English Summary
9. Brunsdon VEA, Bradford EEF, Ferguson HJ. Sensorimotor mu rhythm during action observation changes across the lifespan independently from social cognitive processes. *Dev Cogn Neurosci*. 2019;38:100659. doi: 10.1016/j.dcn.2019.100659
10. Olonenko ES, Kodochigova AI, Kirichug VF, Deeva MA. Psychophysiological aspects of gender differentiation. *Psychosomatic and Integrative Studies*. 2016;2(1):1-4.
11. Bazyan AS. Mirror neurons, physiological role, functioning features and emotionally saturated brain map. *Advances in Physiological Sciences*. 2019;50(2):42-62.
12. Saltuklaroglu T, Bowers B, Harkrider AW, Casenhiser D, Reilly KJ, Jenson DE, Thornton D. EEG mu rhythms: Rich sources of sensorimotor information in speech processing. *Brain and Language*. 2018;187:41-61. doi: 10.1016/j.bandl.2018.09.005
13. Skoyles JR. Gesture, language, origins, and right handedness. *Psychology*. 2000;11:24-29.
14. Hickok G. Eight problems for the mirror neuron theory of action understanding in monkeys and humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2009;21(7):1229-1243. doi: 10.1162%2Fjocn.2009.21189
15. Kosonogov V. Why the mirror neurons cannot support action understanding. *Neurophysiology*. 2012;44(6):499-502. doi: 10.1007/s11062-012-9327-4
16. Churchland-Braintrust PS. What neuroscience tells us about morality. Princeton: Princeton University Press; 2011. 288 p. doi: 10.1515/9781400838080
17. Leutin VP, Nikolaeva EI. Psikhofiziologicheskie mekhanizmy adaptatsii i funktsional'naya asimmetriya mozga [Psychophysiological mechanisms of adaptation and the functional asymmetry of the brain]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1988. 193 p. In Russian
18. Schippers MB, Roebroeck A, Renken R, Nanetti L, Keysers C. Mapping the information flow from one brain to another during gestural communication. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2010;107(20):9388-9393. doi: 10.1073/pnas.1001791107

19. Lebedeva NN, Karimova ED, Karpychev VV, Maltsev VYu. The human brain mirror system in the observation, implementation and representation motor tasks - neurophysiological reflection of another conscious perception. *Zh Vyssh Nerv Deiat IP Pavlova = I.P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*. 2018;68(2):204-215. In Russian, English Summary
20. Mukamel R, Ekstrom AD, Kaplan J, Jacoboni M, Fried I. Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions. *Curr Biol*. 2010;20(8):750-756. doi: [10.1016/j.cub.2010.02.045](https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.02.045)
21. Kovaleva AV. Physiological basis of rhythm perception and reproduction in neurology. *Russian Medical Journal*. 2018;12(1):61-65.
22. Buccino G, Lui F, Canessa N, Patteri I, Lagravinese G, Benuzzi F, Porro CA, Rizzolatti G. Neural circuits involved in recognition of actions performed by non conspecifics: an fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2004;16:114-126. doi: [10.1162/089892904322755601](https://doi.org/10.1162/089892904322755601)
23. Kremneva EI, Kononov RN, Krotenkova MV, Kadykov AS, Bogolepova IN, Belonasova AV. Functional asymmetry of speech structures in healthy people, detected using functional magnetic resonance imaging. In: *Modern directions of research of functional interhemispheric asymmetry and brain plasticity. Experimental and theoretical aspects of neuroplasticity. Materials of the All-Russian conference with international participation*. Illarionshkina S and Fokine VF, editors. Moscow: Scientific World; 2010. pp. 361-368.
24. Wolf NV. Sex differences in the functional organization of the processes of hemispheric processing of speech information. Rostov-on-Don: Publishing House of LLC TsVVR; 2000. 240 p. In Russian
25. Ignatova YuP, Makarova II, Zenina OYu, Aksenova AV. Current aspects of functional hemispheric asymmetry studying (literature review). *Human Ecology*. 2016;9:30-39. In Russian
26. Khorolskaya EN, Pogrebnyak TA. Gender features of functional asymmetry of the brain hemispheres and channels of perception of educational information in 14-15-year-old adolescents. *Nauchnyy rezul'tat. Seriya Fiziologiya*. 2017;3(1):19-24. doi: [10.18413/2409-0298-2017-3-1-19-24](https://doi.org/10.18413/2409-0298-2017-3-1-19-24)

*Received 30 June, 2021; Revised 02 December, 2021;  
Accepted 17 December, 2021; Published 29 December, 2021.*

**Author info:**

**Bushov Yuri V**, Dr. Sci. (Biol.), Professor of the Department of Human and Animal Physiology, Biological Institute, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [bushov1945@mail.ru](mailto:bushov1945@mail.ru)

**Ushakov Vadim L**, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher of the Institute for Advanced Brain Research, Lomonosov Moscow State University, 1 Leninskie Gory, 119991 Moscow, Russian Federation; Senior Researcher of the MEPhI Research Institute, 31v Kashirskoe shosse, 115409 Moscow, Russian Federation; Head of the Department of the State Medical Institution "N.A. Alekseev Psychiatric Clinical Hospital No. 1 of the Moscow City Health Department", 2 Zagorodnoye Shosse, 117152 Moscow, Russian Federation.

E-mail: [tiuq@yandex.ru](mailto:tiuq@yandex.ru)

**Svetlik Mikhail V**, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Professor of the Department of Human and Animal Physiology, Biological Institute, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [mihav@mail.tsu.ru](mailto:mihav@mail.tsu.ru)

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0990-2580>

**Kartashov Sergey I**, Researcher of the SIC "Kurchatov Institute", 1 Akademika Kurchatov Square, 1123182 Moscow, Russian Federation.

E-mail: [sikartashov@gmail.com](mailto:sikartashov@gmail.com)

**Orlov Vyacheslav A**, Researcher of the SIC "Kurchatov Institute", 1 Akademika Kurchatov Square, 1123182 Moscow, Russian Federation.

E-mail: [ptica89@bk.ru](mailto:ptica89@bk.ru)