

УДК 612.821

НАБЛЮДЕНИЕ МОТОРНЫХ ДЕЙСТВИЙ КАК ИНСТРУМЕНТ ДВИГАТЕЛЬНОЙ РЕАБИЛИТАЦИИ

© 2020 г. Ю. К. Столбков^а, *, Ю. П. Герасименко^а, **

^аФГБУН Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, 630099 Россия

*e-mail: stolbkovyk@infran.ru

**e-mail: gerasimenko@infran.ru

Поступила в редакцию 24.12.2019 г.

После доработки 18.01.2020 г.

Принята к публикации 19.05.2020 г.

Экспериментально показано, что наблюдение моторных действий вызывает у наблюдателя активацию тех же областей головного мозга, которые активируются при физическом выполнении этих действий и что оно может вызывать такие же пластические изменения в моторной системе наблюдателя, что и реальная физическая тренировка. В связи с этим возникает вопрос о возможности использования наблюдения моторных действий для восстановления утраченных двигательных навыков и приобретения новых. В обзоре представлены поведенческие и нейрофизиологические данные, касающиеся применения наблюдения моторных действий у здоровых людей и в клинических условиях для реабилитации (совершенствования) движений.

Ключевые слова: движения, моторные действия, обучение, реабилитация, наблюдение действия

DOI: 10.31857/S0301179820040050

Среди новых подходов в терапии моторных нарушений наиболее популярными являются так называемые “восходящие схемы лечения”, которые предусматривают интенсивное использование пораженных конечностей с целью фасилитации пластических изменений в головном мозге [82]. Основное предположение, лежащее в основе этих методов, заключается в том, что повторяющиеся, активные и индуцированные самими пациентом движения паретичной конечности могут способствовать улучшению ее функционирования за счет реорганизации центральной нервной системы [40]. Причем, тренируемое действие или движение следует выполнять без оглядки на качество исполнения — пациенты должны заново выучить движение, качество выполнения которого понизилось вследствие патологии [82].

Помимо “восходящих схем лечения”, новые подходы предусматривают и “нисходящие схемы”, при которых врачи пытаются воздействовать на головной мозг другим способом с целью инициации его пластических изменений: они используют нейронные активации, связанные с воображением моторного действия или с наблюдением за ним [40]. Этот способ базируется на данных, согласно которым воображение или даже простое наблюдение моторных действий, выполняемых человеком (или обезьяной), активирует в головном мозге наблюдателей те же моторные

структуры, которые активируются при физическом выполнении наблюдаемых действий [78, 80]. Хотя положительное влияние наблюдения моторных действий на моторное обучение было известно давно, использование этого подхода в нейрореабилитации началось сравнительно недавно, а теоретическая база этого терапевтического подхода связана с открытием, так называемых, зеркальных нейронов [40].

По сравнению с воображением движения, наблюдение моторного действия имеет некоторые преимущества. Например, наблюдение действия обеспечивает хорошо контролируемый и количественно измеряемый объем стимуляции. Тогда как воображение движений, напротив, плохо поддается объективному контролю, и при его использовании, в основном, можно полагаться только на отчеты пациентов, а способность воображать движения значительно варьирует от человека к человеку и может быть оценена только косвенно [6].

ЗЕРКАЛЬНЫЕ НЕЙРОНЫ

Интерес к процессам, связанным с наблюдением моторного действия, был вызван открытием зеркальных нейронов в коре головного мозга обезьян около трех десятилетий назад: исследователи случайно обнаружили, что, когда обезьяна

пассивно наблюдала за экспериментатором, бравшим кусок пищи, у нее в премоторной коре активировались те же нейроны, как если бы она выполняла это действие сама [64]. Нейроны, которые разряжаются как при выполнении моторного акта, так и при наблюдении за тем, как другие выполняют его, называют “зеркальными нейронами” [35]. Первоначально они были обнаружены в вентральной премоторной области F5 макака [37, 44], а затем – среди нейронов нижних париетальных долек [43]. Сеть, содержащую эти нейроны, стали называть “зеркальной нейронной системой” [75]. Однако позднее было показано, что и нейроны в дорсальной премоторной коре [72], в дополнительной моторной области [61], в первичной моторной коре [38, 71, 87], в верхних теменных, средних теменных, внутрипариетальных и теменно-затылочных областях коры [84] могут отвечать как на наблюдение, так и на выполнение действия. Более широкую сеть областей, участвующих в наблюдении действия, иногда называют “сетью наблюдения действия”, в которой вентрально расположенная “классическая зеркальная нейронная система” считается субкомпонентом, хотя функциональные различия и взаимосвязь между ними неясны [42]. Следует заметить, что еще в 1979 г. Дж. Хюваринен и Ю. Шелепин [51] сообщили о наличии в теменной коре нейронов, которые активировались как при действии визуальных стимулов, так и при выполнении движений руками или губами. Однако безоговорочно считать, что это были нейроны, которые позднее стали называться зеркальными, не представляется возможным, так как авторы цитируемой работы не оценивали связь между наблюдаемыми и выполняемыми движениями, тогда как отличительный признак зеркальных нейронов – активация при наблюдении и выполнении *одного и того же* движения (или одной и той же последовательности движений).

Со времени обнаружения этих нейронов у обезьян, исследователи пытаются установить наличие и характеристики аналогичной зеркальной нейронной системы у людей. Однако в подавляющем большинстве исследований для этой цели использовали косвенные методы, такие как функциональная магнитно-резонансная томография, электроэнцефалография и транскраниальная магнитная стимуляция [1]. Нейронные активации, обнаруженные с помощью томографии в связи с наблюдением за действием в областях, гомологичных системе зеркальных нейронов обезьян, весьма вероятно представляют активацию системы человеческих зеркальных нейронов. Существует очень мало прямых данных о наличии зеркальных нейронов в головном мозге человека. Однако есть множество свидетельств того, что простое наблюдение движения вызывает изменения в моторной системе человека и этот феномен

принимают в качестве доказательства некоей формы сопряжения наблюдения действия и его исполнения в человеческом мозге [64].

Поскольку этические соображения не позволяют регистрировать активность отдельных нейронов человека в чисто экспериментальных научных целях, до недавнего времени прямые доказательства наличия зеркальных нейронов человека не были доступны. Относительно недавно, во время диагностических записей с внутрочерепными электродами, в мозге человека были зарегистрированы ответы нейронов, реагировавших как на наблюдение действия, так и на его выполнение [61]. Эти данные, скорее всего, представляют собой давно ожидаемое прямое доказательство существования системы зеркальных нейронов человека. Они также подтверждают многочисленные результаты, полученные с помощью методов нейровизуализации, а также с использованием транскраниальной магнитной стимуляции. В работе [61] авторы регистрировали внеклеточно активность одиночных нейронов в медиальных лобных и височных областях коры, в то время как пациенты брали руками различные предметы или наблюдали за такими же действиями других пациентов. Значительная доля нейронов в дополнительной моторной области, а также в гиппокампе, отвечали как на наблюдение, так и на выполнение таких действий. Подгруппа этих нейронов показала активацию во время выполнения действия и торможение во время наблюдения действия [61].

В целом, предполагается, что задняя часть нижней лобной извилины, включая область Брока и вентральную часть нижней прецентральной извилины, а также супрамаргинальная кора и роstralная часть нижней теменной доли, составляют основные элементы зеркальной нейронной системы человека [80].

Наблюдение действия изучали различными методами и показали, что оно вызывает не только визуальные представления высокого уровня, но, что более важно, задействует представления, которые возникают благодаря автоматическим визуо-моторным преобразованиям, называемым почти взаимозаменяемо “моторная имитация”, “моторный резонанс” или “зеркальный механизм” [14]. Зеркальный механизм характеризуют как “...механизм, который трансформирует сенсорные представления действий других в моторные представления тех же действий в мозгу наблюдателя” [78]. Согласно [76], “...всякий раз, когда люди наблюдают действие, совершаемое кем-то другим, в моторной системе наблюдателя активируется набор нейронов, обеспечивающих наблюдаемое действие”. Предполагается, что после обработки в зрительной системе визуальная информация проецируется на зеркальную ней-

ронную систему, ядро которой находится в фронтально-париетальных областях головного мозга [47].

Интересные данные относительно свойств зеркальных нейронов были получены Л. Каттанео и соавторами [34]. Они регистрировали моторные вызванные потенциалы в мышце, противопоставляющей большой палец кисти правой руки, при транскраниальной магнитной стимуляции, когда добровольцы наблюдали экспериментатора, работающего с двумя типами щипцов: со щипцами, открывающимися разгибанием пальцев и закрывающимися их сгибанием (“нормальные щипцы”) и щипцами, открывающимися при сгибании пальцев и закрывающимися их разгибанием (“обратные щипцы”). В одной из проб экспериментатор также просто открывал и закрывал щипцы, в другой — захватывал ими предмет. Кроме того, участники воображали работу с обычными и с обратными щипцами. Во время наблюдения действия, лишённого моторной цели (т.е. без захвата предмета), амплитуды моторных вызванных потенциалов, независимо от вида используемых щипцов, отражали паттерны активации мышц, вовлечённых в выполнение наблюдаемого действия. Во время наблюдения за целенаправленными действиями потенциалы были модулированы целью моторного действия: увеличивались во время захвата предмета, несмотря на разнонаправленные движения пальцев, использованные для его достижения. При воображении действий, естественные вызванные потенциалы отражали мышечный паттерн, необходимый для выполнения воображаемого действия. Авторы считают, что воображение себя выполняющим действия или наблюдение действий инструмента, лишённых цели, активируют представления движений пальцев, которые соответствуют наблюдаемым действиям. Напротив, наблюдение за действиями инструмента с конкретной целью включает дистальную часть инструмента в схему тела наблюдателя, что приводит к представлению более высокого порядка — представлению значения моторного акта [34].

Основная гипотеза о механизмах функционирования зеркальной нейронной системы постулирует ментальную имитацию наблюдаемых действий, используя которую, мы можем реактивировать представления действий, сохранённые в нашей моторной памяти, что может помочь нам понять смысл наблюдаемых действий и поддержать моторное обучение [40]. Вполне вероятно, что наблюдение действия может участвовать через систему зеркальных нейронов в обучении двигательным навыкам [25]. Согласно [33], свойства человеческих зеркальных нейронов не фиксированы, а развиваются через сенсорное обучение, например, в контексте социального взаимодействия. Эти результаты подтверждают идею о важной роли зеркальной нейронной си-

стемы в формировании памяти, например, в моторном обучении человека [33].

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ И НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ, СВЯЗАННЫЕ С НАБЛЮДЕНИЕМ ДЕЙСТВИЯ

Среди обширной литературы, касающейся сети зеркальных нейронов, в данном обзоре основное внимание уделено тем результатам, которые более тесно связаны с использованием наблюдения действия в клинической практике.

Наблюдение сложного моторного действия приводит к увеличению числа вовлекаемых в активность областей мозга по сравнению с наблюдением простого действия [46]. При этом наблюдение действия вызывает ранее неспецифическое облегчение кортикоспинальной возбудимости (примерно через 90 мс от начала наблюдения) с последующей более поздней модуляцией активности, специфичной для мышц, участвующих в наблюдаемом действии (после 200 мс) [64, 65].

Вовлечение областей мозга, активируемых наблюдением действия, зависит как от сложности действий [46], так и от индивидуального моторного опыта [31, 32]. На церебральную активацию может влиять и тип наблюдаемого/выполняемого действия. В частности, более высокая активация была обнаружена во время переходного процесса (то есть, во время целенаправленных движений с участием объекта, такого как захват чашки), чем во время непереходного (то есть, не связанного с конкретным объектом и целью) [9]. Знакомство с моторными действиями, определяемое тем, как часто они выполняются или наблюдаются [32], увеличивает рекрутирование зеркальных нейронов не только во время переходных [32], но также и во время непереходных процессов [70].

В работе [24] испытуемых во время сканирования в томографе просили наблюдать за движениями, связанными и не связанными с объектами, которые выполнял другой человек (движения руки, рта или ступни). Наблюдения действий, выполняемых разными эффекторами, активировали разные области премоторной и теменной коры. Следовательно, связанный с эффектом паттерн соматотопической активации имеет место не только во время физического выполнения и воображения движения, но также и во время его наблюдения. Эти авторы также обнаружили значимое различие между паттернами активации при действиях, связанных с объектом, и действиях, не связанных с ним: в последнем случае активация была значимо ниже или даже отсутствовала [24].

Наблюдение действий рукой даже без последующей его физической имитации предотвращало кортикотомоторную депрессию, вызванную десятичасовой иммобилизацией правой руки [15].

По данным [69], наблюдение биологического движения (идуший человек) активировало об-

ласть верхней височной борозды значимо больше, чем наблюдение небиологического (движения изолированных сегментов конечностей в пространстве). В работе [36] наблюдение биологических движений приводило к большему подавлению мю-ритма, чем наблюдение небиологических, а Шимада [85] показал, что активность системы зеркальных нейронов чувствительна к связи между внешним видом и кинематикой движений наблюдаемой особи, особенно когда она имеет человеческий облик. Согласно [81], хотя первоначальные данные указывали на то, что только биологические стимулы активируют сеть наблюдения действия, последние данные указывают на ее чувствительность и к небиологическим стимулам.

Первые результаты исследований на обезьянах показали, что зеркальные нейроны реагировали только на наблюдение и выполнение объектно-ориентированных действий (таких как захват предмета или размещение его в определенном месте), но не на наблюдение бессмысленных жестов (таких как поднятие рук, размахивание рукой, имитация хватания в отсутствие предмета) или на движения, выполняемые с помощью инструментов [44]. Однако данные об активности зеркальных нейронов у этих животных, полученные позже, показали: присутствие объекта не обязательно [54]; действия, выполняемые с помощью инструментов, влияют на зеркальные нейроны [41], наблюдение за бессмысленными, не направленными на объект движениями передних конечностей, также эффективны [73].

В исследовании на обезьянах авторы [29] обнаружили, что у большинства протестированных зеркальных нейронов ответы изменялись при изменении точки, с которой наблюдалось действие. Ге и соавторы [48] показали, что наблюдение действия с точки зрения первого и третьего лица, были связаны со сходными паттернами активации в ключевых областях системы зеркальных нейронов, однако в первом случае возникала более сильная активация и, что помимо основной сети системы зеркальных нейронов, в наблюдение действия в обоих случаях были вовлечены части базальных ганглиев и лимбической системы, в том числе путамен, инсула и гиппокамп. Наблюдение действия от первого лица сопровождалось самым сильным подавлением мю-ритма [11]. Значимую мю-десинхронизацию во время наблюдения действия наблюдали также Хагер и соавторы [49], Лапента и соавторы [55] и Маршалл и соавторы [56].

Эрранте и Фогасси [39] изучали вопрос о модуляции сети наблюдения действия во время наблюдения новых сложных действий, выходящих за рамки личного моторного опыта. В их исследовании здоровые добровольцы без особых двигательных навыков наблюдали видеоролики, демонстрирующие манипуляции руками и предметами, выполняемые специалистом с высокой ловкостью рук, актером с промежуточным уровнем

подготовки и неумелым человеком. Результаты показали, что наблюдение за действиями, выполняемыми неумелым человеком, вызывало более сильную активацию в дорсо-медиальной парието-премоторной сети, включая верхнюю теменную долю и дорсальную премоторную кору, по сравнению с наблюдением за специалистом.

НАБЛЮДАТЕЛЬНОЕ ОБУЧЕНИЕ

Наблюдение за действием, совершаемым другим человеком для освоения нового движения, является обычной практикой во взрослой повседневной жизни, например в спорте; это особенно распространенная процедура при развитии двигательных навыков в детском возрасте [16]. Подражание (физическая имитация) – это способность людей учиться выполнять действие, наблюдая за ним; подражание подразумевает обучение и требует превращения видимого действия в идентичное моторное действие, выполняемое наблюдателем [25].

В работе [86] авторы показали, что физическая и наблюдательная тренировки (3 сеанса по 10 минут выполнения или наблюдения простых повторяющихся движений большого пальца руки) вызывали сходную функциональную реорганизацию представительства мышц этого пальца в первичной моторной коре, что проявлялось в качественно одинаковых изменениях соотношений моторных вызванных потенциалов в мышцах и в сходных изменениях кинематических характеристик движений пальца, вызываемых транскраниальной магнитной стимуляцией первичной моторной коры. Причем изменения, вызванные наблюдательной тренировкой сохранялись в течение 8 минут после окончания тренинга [86]. Эти данные свидетельствуют о том, что моторное функционирование может быть улучшено даже при наблюдении простых движений и при наблюдательных тренировках моторных задач, которые не имеют явных когнитивных компонентов [86].

В работе [13] здоровые добровольцы с помощью наблюдения моторных действий учились выполнять четыре различные последовательности нажатий 5 клавиш компьютера пальцами левой руки. До и после обучения проводили функциональную магнито-резонансную томографию. Сравнение результатов этой работы с результатами работы [84], в которой добровольцы обучались выполнению таких же последовательностей, но с помощью физической тренировки, показало хорошее соответствие результатов наблюдательной и физической тренировок, что свидетельствует об общности механизмов лежащих в основе обучения двигательным навыкам с помощью физической и наблюдательной практики [13]. Кроме того, авторы показали, что наблюдательное обучение приводило к формированию специфических паттернов активности во фронто-париетальной коре

способом, подобным тому, который наблюдался в результате физической тренировки, т.е. посредством функциональной реорганизации фронтально-париетальной коры [13].

На основании известных экспериментальных данных можно утверждать, что наблюдение действия является своего рода моторным праймингом, так как оно может облегчить выполнение следующего за ним движения (действия) [62]. Наблюдение действия — это подход, который способствует возникновению нейронной пластичности посредством активации зеркальной нейронной системы [21].

В работе [58] здоровые добровольцы смотрели видео, на котором человек учился двигаться в необычной силовой среде. Эти добровольцы показали значимо лучшие результаты при последующем тестировании в такой же среде, чем люди, которые не наблюдали движений в этой среде. Следовательно, наблюдая за попытками другого человека двигаться адекватно в новой силовой среде, наблюдатель смог сформировать представление о механических свойствах окружающей среды, которые можно было использовать для выполнения заданного движения [58].

По мнению [52] наблюдение действия автоматически запускает его ментальную имитацию, и поэтому облегчает последующее выполнение реального действия. Согласно [47], наблюдение действия не только разделяет паттерн церебральной активности с физическим исполнением, но также может способствовать повышению эффективности движений. Большинство исследований показали, что наблюдение за целенаправленными действиями стимулирует ментальную реконструкцию наблюдаемых действий и облегчает их физическую имитацию [83].

Проблема моторного обучения с помощью наблюдения действия была рассмотрена в работе [27], в которой церебральная активность “музыкально неграмотных” участников исследования оценивалась с помощью функциональной магнито-резонансной томографии в четырех ситуациях: (1) наблюдение за гитарными аккордами, выполняемыми профессиональным гитаристом, (2) пауза после наблюдения действий гитариста, (3) физическая имитация аккордов наблюдателем и (4) отдых. Результаты показали, что базовая сеть, лежащая в основе имитационного обучения, состоит из нижней теменной доли, нижней лобной извилины и примыкающих областей премоторной коры. Эта сеть начинает активироваться во время наблюдения за исполнением аккордов и остается активной до их физического исполнения наблюдателем. Во время паузы и последующей физической имитации, средняя лобная извилина (область ВА 46) плюс структуры, вовлеченные в двигательную подготовку и выполнение (дорсальная премоторная кора, верхняя теменная доля, ростральные мезиальные области, первичная моторная кора) также становятся актив-

ными. Сильная активация системы зеркальных нейронов во всех фазах от наблюдения действия до выполнения действия наблюдателем указывает на то, что ключевой процесс в физической имитации, то есть преобразование визуально закодированного действия в идентичное моторное действие, выполняемое наблюдателем, опирается на эту сеть.

Согласно [27], при освоении новых моторных паттернов с использованием наблюдения и физической имитации, наблюдаемые действия раскладываются на элементарные моторные акты, которые с помощью зеркального механизма активизируют соответствующие моторные представления в нижней теменной доле, в премоторной коре и в задней части (покрышечной части) нижней лобной извилины. Как только эти моторные представления активизируются, они рекомбинируются, чтобы соответствовать наблюдаемой модели. Эта рекомбинация, по-видимому, происходит в пределах областей гипотетической сети зеркальных нейронов человека, возможно, областью ВА 46, выполняющей организующую роль. Эту идею подкрепляют данные работы [88], в которой активацию в области ВА 46 сравнивали у опытных музыкантов и учеников. Результаты действительно показали более сильный рекруитмент области ВА 46 у учеников по сравнению с опытными музыкантами, как и ожидалось, на базе предположения о значении этой области в приобретении новых моторных навыков [88].

Согласно [74], хотя наблюдение действия вызывает активность в областях мозга, аналогичных тем, которые участвуют в физическом его выполнении, и может служить эффективным инструментом для двигательного обучения (или переобучения), оптимальные условия для таких вмешательств еще предстоит установить. В этой связи, они изучали влияние манипулирования фоном на кортикоспинальную возбудимость. Их результаты показали, что наличие в фоне дополнительной визуальной информации, которая конгруэнтна наблюдаемому движению, способствует фасилитации кортикоспинальной возбудимости. Авторы считают, что предоставление конгруэнтной контекстуальной информации может повысить эффективность наблюдения действия для моторного обучения (переобучения).

Такие факторы, как структура наблюдаемых физических действий, уровень квалификации демонстратора и использование обратной связи являются важными модераторами эффективности наблюдательного обучения [50].

В работе [60] перед обучением с помощью наблюдения одна группа добровольцев тренировала свое проприоцептивное восприятие, тогда как другая не тренировала. Результаты наблюдательного обучения в первой группе были значимо выше, чем во второй. Следовательно, улучшение соматосенсорной функции может улучшить результаты последующего наблюдательного обучения,

что свидетельствует об участии соматосенсорной системы в наблюдательном обучении [60].

Большинство работ по наблюдению действия были сфокусированы на его визуальном восприятии. Однако на моторную систему можно воздействовать и другими сигналами, связанными с действием [8]. Это было показано вначале на обезьянах, где нейроны реагировали не только на наблюдение действия, но и на звуки, производимые действием [53]. У людей моторное облегчение при наблюдении действия становилось максимальным, когда слуховые и визуальные входные сигналы, связанные с действием, предъявлялись одновременно [59]. Следует отметить, что этот результат связан с особым моторным механизмом, основанным на интеграции мультимодальных сигналов, связанных с действием [16]. Действительно, моторное облегчение возрастало только тогда, когда имел место специфический акустический эффект действия, в то время как оно не модулировалось стимулами, не связанными с действием [10]. Эти результаты указывают на возможность сочетания визуальной информации со слуховыми стимулами, связанными с действиями, в реабилитационных протоколах для увеличения положительного эффекта от тренировок, базирующихся на наблюдении действия [16].

НАБЛЮДЕНИЕ МОТОРНЫХ ДЕЙСТВИЙ В КЛИНИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Новый подход в реабилитации движений, известный как лечение с помощью наблюдения действия (или – как “наблюдательная терапия”) использует в своих интересах зеркальный механизм для терапии моторных нарушений [21, 23, 83, 92]. Во время одного типичного сеанса пациенты наблюдают повседневное действие и затем выполняют (или пытаются выполнить) его [23, 51]. В настоящее время сочетание наблюдения действия с физической его имитацией, по-видимому, представляет собой наиболее плодотворный подход [40]. Активация моторных зон головного мозга вследствие наблюдения довольно быстро ослабевает и даже может исчезнуть, если наблюдение и физическая имитация движения разделены большим временным интервалом, что указывает на то, что временной интервал между этими двумя событиями играет важную роль в консолидации эффектов наблюдения действия [18]. Наблюдение действия без последующей физической имитации показало лишь тенденцию к улучшению пострурального контроля у здоровых субъектов [47].

Буччино [23] в своем обзоре приводит следующее описание сеанса реабилитации: “Пациенты наблюдают за определенным повседневным действием, связанным с использованием какого-либо объекта, действием, представленным через видеоклип на экране компьютера, а затем физически выполняют его. Обычно используют только

одно действие, которое делят на три–четыре моторных акта (например, действие “пить кофе” можно разделить на следующие моторные акты: (1) налить кофе в чашку, (2) положить в чашку сахар, (3) помешать ложкой содержимое чашки и, наконец, (4) поднести чашку с кофе ко рту). Каждый моторный акт показывают в различных ракурсах. После 3 мин наблюдения двигательного акта (фаза наблюдения), пациенты в течение 2 минут физически имитируют то, что они наблюдали (фаза выполнения). В целом, типичный сеанс реабилитационной терапии с помощью наблюдения действия занимает полчаса. Физиотерапевту требуется несколько минут, чтобы объяснить пациенту задание, затем 12 мин требуется для наблюдения (по 3 мин для каждого из моторных актов, на которые делится действие) и, наконец, 8 мин – на выполнение (2 мин для каждого моторного акта). Пациент на этапе выполнения должен выполнять наблюдаемый моторный акт в меру своих возможностей. Ему сообщают, что в центре внимания терапии лежит наблюдение за действием, а не его выполнение”.

Нетрудно заметить, что каждый из элементов сеанса реабилитации, описание которого мы представили, связан с определенной особенностью системы зеркальных нейронов, которые были отмечены выше. Например: “повседневность действия” связана с зависимостью рекрутирования зеркальных нейронов и их активации от степени знакомства исполнителя с наблюдаемым действием [31, 32]; “использование какого-либо объекта” связано со значимым различием между паттернами активации при действиях, связанных с объектом, и действиях, не связанных с ним [24]. Разделение моторного действия на отдельные моторные акты, возможно, связано со следующими особенностями парието-фронтальной сети зеркальных нейронов, отмеченными Риззолатти и Синигальи [79]: большинство этих нейронов кодируют моторные акты (то есть движения, связанные с определенной моторной целью, такой как захват предмета), а не собственно движения (то есть перемещения частей тела без конкретной цели, такие как сгибание пальцев) и эти нейроны сгруппированы в цепочки, в которых каждый нейрон кодирует отдельный моторный акт.

В своей работе Бурзи и соавторы [28] упоминают эффективность “наблюдательной терапии” для улучшения двигательной функции рук как у взрослых людей с инсультом, так и у детей с односторонним церебральным параличом, а Буччино [23] приводит данные трех конкретных рандомизированных контролируемых исследований, в которых терапия с помощью наблюдения действия была успешно применена в реабилитации моторных функций верхних конечностей у пациентов с инсультом, в моторном восстановлении пациентов с болезнью Паркинсона и у детей с церебральным параличом. Следует отметить, что хотя результаты этих рандомизированных контролируемых исследований подтверждают целе-

сообразность использования наблюдательной терапии в качестве инструмента реабилитации при некоторых неврологических заболеваниях, однако сам автор подчеркивает небольшое число пациентов (всего 21 пациент использовал наблюдательную терапию), которые участвовали в этих исследованиях. Этот недостаток был преодолен в работе Сарассо и соавторов [83], в которой были проанализированы результаты применения наблюдательной терапии в двадцати рандомизированных контролируемых исследованиях (13 – инсульт, 3 – болезнь Паркинсона, 2 – церебральный паралич, 2 – ортопедические проблемы), в которых участвовало 663 пациента и сообщили, что большинство проанализированных исследований предполагают эффективность “наблюдательной терапии” как дополнения к обычной физиотерапии для улучшения восстановления двигательной функции у людей с неврологическими и ортопедическими заболеваниями.

На основании анализа 12 рандомизированных контролируемых исследований, в которых участвовало 478 человек, Борхес и соавторы [21] сообщили о наличии доказательств того, что наблюдение действия полезно для улучшения двигательной функции верхних конечностей и независимости в повседневной жизни у людей с инсультом.

Бучино и соавторы [26] выполнили рандомизированное контролируемое исследование, в котором участвовали 18 детей (в возрасте 5–11 лет) с церебральным параличом: 11 были включены в экспериментальную группу, а 7 служили в качестве контроля. Состояние двигательных функций верхних конечностей оценивали по двум функциональным шкалам в моменты времени T1–T3. Определяли функциональные показатели до лечения (в момент времени T1), в конце лечения (в момент времени T2) и через два месяца после (в момент времени T3). По сравнению с контролем, дети, получавшие наблюдательную терапию, значительно улучшили свои показатели по обеим шкалам в T2, и это улучшение сохранялось в T3. Двенадцать из 18 детей прошли также функциональное магнитно-резонансное обследование в моменты времени T1 и T2. По сравнению с контрольной группой, в T2 у детей с наблюдательной терапией в парието-премоторной сети имела место более сильная активация при взаимодействии между рукой и объектом. Эти результаты подтверждают мнение о том, что такая терапия способствует реорганизации мозговых сетей [26].

Согласно обзору [67], результаты исследований, проведенных на пациентах, свидетельствуют о том, что наблюдение действия в качестве дополнительной терапии улучшало показатели локомоции и функции равновесия после короткого периода реабилитации; при болезни Паркинсона наблюдение действия, по-видимому, способствует мобильности и уменьшению эпизодов “замораживания походки”, тогда как после замены су-

става или инсульта оно значительно улучшало ходьбу и равновесие по целому ряду показателей.

В работе [89] лица с хроническим инсультом в ходе моторной тренировки паретичной руки с помощью робота либо наблюдали, либо не наблюдали на видео движений своей паретичной руки (видео было сфабриковано в результате монтажа). Помощь робота либо управлялась, либо не управлялась ЭЭГ-сигналами пациентов. Действия робота в первой группе активировались только тогда, когда возникало значимое мю-подавление ЭЭГ-сигнала в пораженном полушарии, в то время как содействие робота во второй группе было активировано независимо от сигналов ЭЭГ. Паретические моторные функции верхних конечностей оценивали до, сразу после и через 6 месяцев после тренировки. Только первая группа показала долговременное значимое улучшение моторных функций верхних конечностей. Кроме того, значимые изменения нейропластичности (по результатам нейровизуализации) наблюдались только в первой группе. Авторы работы считают, что устойчивое улучшение двигательной функции может быть достигнуто с помощью надлежащего нейронного управления, а нейропластичность может быть усилена благодаря адекватной нейро-обратной связи [89].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обнаружение церебральных корковых нейронов, чувствительных как к наблюдению за моторным действием другого человека, так и к физическому выполнению такого же действия наблюдателем, побудило ученых использовать этот феномен для реабилитации движений [67]. Терапия с помощью наблюдения моторных действий (“наблюдательная терапия”) является новым подходом в реабилитации движений [16, 23, 26]. Она базируется на данных, согласно которым наблюдение моторных действий, совершаемых другими индивидами, активирует у наблюдателя те же нейронные структуры, которые отвечают за физическое выполнение наблюдаемых действий [78]. “Наблюдательная терапия” использует этот нейрофизиологический механизм для реабилитации двигательных функций. В тех случаях, когда повторяющиеся физические упражнения невозможны из-за серьезности нарушения (особенно в острой фазе после травмы), из-за боли, мышечной усталости или воспаления, наблюдение за действием может рассматриваться как альтернативная возможность для активации моторной системы [16]. До настоящего времени этот подход был успешно применен в реабилитации моторных функций верхних конечностей у пациентов с хроническим инсультом [21, 23], при моторном восстановлении пациентов с болезнью Паркинсона [30] и у детей с церебральным параличом [26]; этот же подход улучшал моторные функции нижних конечностей у постоперационных ортопедических пациентов [17]. Идея о том, что люди мо-

гут совершенствовать существующие двигательные навыки посредством наблюдения, недавно получила внимание в контексте реабилитации ходьбы, однако она может предложить значительные перспективы в качестве дополнительной терапии к рутинной тренировке равновесия [67]. Этот вид терапии хорошо обоснован в фундаментальной неврологии, а результаты, касающиеся его эффективности, были собраны в рандомизированных контролируемых исследованиях [26].

Моторная фасилитация посредством наблюдения моторных действий хорошо известна [30]. Тем не менее, лучшее понимание этого процесса может повысить результаты применения “наблюдательной терапии” [67, 73]. Для этого необходимы более крупные рандомизированные контролируемые исследования, которые позволят определить лучший способ применения этого вида терапии в клинической практике и группы пациентов, которые могут извлечь из этого наибольшую пользу [23]. Систематические оценки когнитивного и сенсорного дефицитов, дефицитов, которые, вероятно, мешают моторному облегчению, вызываемому наблюдением действия, могут улучшить индивидуально-ориентированную терапию; наконец, особенно интересной для детей является возможность применения тренировки с использованием наблюдения действия на ранних стадиях патологии, имея в виду, что ее возможные полезные эффекты связаны не только с тренировкой моторных навыков, но и с развитием связанных с ней когнитивных аспектов [16].

Современная “наблюдательная терапия” для реабилитации движений использует переходные повседневные действия (т.е. действия, связанные с использованием предметов, например, пить кофе, очистить стол от посуды и т.д.), которые следует выполнить физически после их наблюдения [23], что, вероятно, ограничивает применимость этой терапии, так как пациенты с тяжелыми моторными нарушениями верхних конечностей вряд ли смогут ее использовать. Однако применение знакомой непереходной задачи вместо переходной, возможно, может быть приемлемым вариантом для пациентов, для которых переходная задача физически неосуществима [46]. Поэтому, одна из задач в области “наблюдательной терапии” заключается в обеспечении ее влияния на моторную функцию пациентов, у которых эта терапия является не аддитивной, а скорее единственно возможной, то есть у пациентов, которые полностью иммобилизованы или имеют очень слабую моторную функцию [90]. В этой связи выглядят многообещающими данные Бизио и соавторов [19, 20], которые использовали демонстрацию повторений простых непереходных моторных действий: сведение—разведение кончиков большого и указательного пальцев (в течение 14 мин) в сочетании с периферической электрической стимуляцией срединного нерва [19] и сгибание большого пальца руки (т.е. его отклонение в сторону мизинца) в течение 250 с в сочетании с

вибрационным воздействием на сухожилие мышцы, обеспечивающей это движение [20]. Результатом применения этих методик было не только повышение возбудимости первичной моторной коры, специфичное для мышц, обеспечивающих наблюдаемые движения, но и длительное последствие: возбудимость первичной моторной коры оставалась повышенной в течение 60 мин после окончания наблюдательной тренировки в сочетании с вибрацией и в течение 45 мин после тренировки в сочетании с электростимуляцией. Причем, все эти воздействия при изолированном их применении в тех же объемах (наблюдательные тренировки, электростимуляция, вибрация) не вызывали изменений возбудимости моторной коры. Авторы [19, 20], полагают, что эти результаты позволяют предположить, что наблюдательная тренировка в сочетании с электростимуляцией и вибростимуляцией может вызывать долговременные пластические изменения в первичной моторной коре, что позволяет использовать эти методики в качестве реабилитационных вмешательств для пациентов, которые не могут выполнять произвольные движения, и, кроме того, что эти результаты указывают на важность объединения различных сенсорных входов для стимулирования пластических изменений в первичной моторной коре. Однако очевидно, что для подтверждения и развития этих результатов, а также для их внедрения в практику необходимы дальнейшие фундаментальные исследования.

В заключение следует сказать следующее. Наблюдения моторных действий используют в различных видах терапий: в “зеркальной терапии” [3, 4], в “наблюдательной терапии” [28, 67], в терапии с помощью виртуальной реальности [2, 5, 7, 12]. Эти виды терапий отличаются по своим механизмам, но все они используют наблюдение моторных действий. Поэтому “наблюдательная терапия” — это не совсем удачное название для терапии, рассмотренной в нашей работе. Скорее — это одна из разновидностей наблюдательной терапии, но в литературе она фигурирует под использованным нами названием. Она непосредственно ориентирована на зеркальные нейроны и зеркальный механизм для терапии моторных нарушений: каждый из элементов сеанса реабилитации при помощи этой терапии связан с определенной особенностью системы зеркальных нейронов, которые были отмечены различными авторами. Это, по-видимому, простейший вариант терапий с помощью наблюдения моторных действий. Ее отличают простота использования, дешевизна и доступность данной реабилитационной технологии, которая может применяться пациентом самостоятельно в домашних условиях.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Программы фундаментальных научных исследований государственных академий на 2013–2020 гг. (ГП-14, раздел 63) и программы фундаментальных исследований президиума

РАН по теме 1.43 “Фундаментальные основы технологии физиологических адаптаций”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лебедева Н.Н., Зуфман А.И., Мальцев В.Ю. Система зеркальных нейронов мозга: ключ к обучению, формированию личности и пониманию чужого сознания // Успехи физиологических наук. 2017. Т. 48. № 4. С. 16–28.
2. Муравьева С.В., Шелепин Ю.Е. Восстановление нарушенной целенаправленной деятельности у пациентов с психоневрологической патологией путем погружения в интерактивную виртуальную среду // В книге: Нейротехнологии / Под ред. Ю.Е. Шелепина и В.Н. Чихмана. Санкт-Петербург: ВВМ. 2018. С. 368–384.
3. Назарова М.А., Пирадов М.А., Черникова Л.А. Зрительная обратная связь – зеркальная терапия в нейрореабилитации // Анналы клинической и экспериментальной неврологии. 2012. Т. 6. № 4. С. 36–41.
4. Назарова М.А., Пирадов М.А. Зеркальная терапия в нейрореабилитации // РМЖ. 2014. Т. 22. № 22. С. 1563–1566.
5. Скворцова В.И., Иванова Г.Е., Скворцов Д.В. Способ реабилитации больных в острой стадии инсульта с использованием биологической обратной связи и виртуальной реальности. Патент RU 2432971 С1. 10.11.2011.
6. Столбков Ю.К., Мошонкина Т.Р., Орлов И.В. и др. Воображаемые движения как средство совершенствования и реабилитации моторных функций // Успехи физиологических наук. 2018. Т. 49. № 2. С. 45–59.
7. Шелепин Е.Ю., Муравьева С.В., Якимова Е.Г., Шелепин Ю.Е. Нейротехнологии управления целенаправленной деятельностью человека в условиях виртуальной среды // В книге: Нейротехнологии / Под ред. Ю.Е. Шелепина и В.Н. Чихмана. Санкт-Петербург: ВВМ. 2018. С. 349–367.
8. Aglioti S.M., Pazzaglia M. Representing actions through their sound // Exp. Brain Res. 2010. V. 206. P. 141–51.
9. Agnew Z.K., Wise R.J., Leech R. Dissociating object directed and non-object directed action in the human mirror system; implications for theories of motor simulation // PloS One. 2012. № 7. e32517.
10. Alaerts K., Swinnen S.P., Wenderoth N. Interaction of sound and sight during action perception: evidence for shared modality dependent action representations // Neuropsychologia. 2009. V. 47. P. 2593–9.
11. Angelini M., Fabbri-Destro M., Lopomo N.F. et al. Perspective-dependent reactivity of sensorimotor mu rhythm in alpha and beta ranges during action observation: an EEG study // Sci. Rep. 2018. V. 8. № 1: 12429. P. 1–11.
12. Apfelbaum H, Pelah A, Peli E. Heading assessment by “tunnel vision” patients and control subjects standing or walking in a virtual reality environment // ACM Trans. Appl. Percept. 2007. V.4. № 1. Article 8. P. 1–16.
13. Apšvalka D., Cross E.S., Ramsey R. Observing Action Sequences Elicits Sequence-Specific Neural Representations in Frontoparietal Brain Regions // J. Neurosci. 2018. V. 38. № 47. P. 10114–128.
14. Barchiesi G., Cattaneo L. Motor resonance meets motor performance // Neuropsychol. 2015. V. 69. P. 93–104.
15. Bassolino M., Campanella M., Bove M. et al. Training the motor cortex by observing the actions of others during immobilization // Cereb. Cortex. 2014. V. 24. № 12. P. 3268–76.
16. Bassolino M., Sandini G., Pozzo T. Activating the motor system through action observation: is this an efficient approach in adults and children? // Dev. Med. Child. Neurol. 2015. V. 57. Suppl. 2. P. 42–5.
17. Bellelli G., Buccino G., Bernardini B. et al. Action observation treatment improves recovery of postsurgical orthopedic patients: evidence for a top-down effect? // Arch. Phys. Med. Rehabil. 2010. V. 91. P. 1489–94.
18. Bisio A., Avanzino L., Biggio M. et al. Motor training and the combination of action observation and peripheral nerve stimulation reciprocally interfere with the plastic changes induced in primary motor cortex excitability // Neuroscience. 2017. V. 348. P. 33–40.
19. Bisio A., Avanzino L., Gueugneau N. et al. Observing and perceiving: A combined approach to induce plasticity in human motor cortex // Clin. Neurophysiol. 2015. V. 126. № 6. P. 1212–20.
20. Bisio A., Biggio M., Avanzino L. et al. Kinaesthetic illusion shapes the cortical plasticity evoked by action observation // J. Physiol. 2019. V. 597. № 12. P. 3233–45.
21. Borges L.R., Fernandes A.B., Melo L.P. et al. Action observation for upper limb rehabilitation after stroke // Cochrane Database Syst. Rev. 2018. Oct 31; 10:CD011887.
22. Brass M., Bekkering H., Wohlschlaeger A., Prinz W. Compatibility between observed and executed finger movements: comparing symbolic, spatial and imitative cues // Brain Cogn. 2000. V. 44. P. 124–143.
23. Buccino G. Action observation treatment: a novel tool in neurorehabilitation // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 2014. V. 369(1644). P. 20130185.
24. 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. V. 13. P. 400–404.
25. Buccino G., Binkofski F., Riggio L. The mirror neuron system and action recognition // Brain Lang. 2004. V. 89. № 2. P. 370–376.
26. Buccino G., Molinaro A., Ambrosi C. et al. Action Observation Treatment Improves Upper Limb Motor Functions in Children with Cerebral Palsy: A Combined Clinical and Brain Imaging Study // Neural Plast. 2018. Jul 4; 2018:4843985.
27. Buccino G., Vogt S., Ritzl A. et al. Neural circuits underlying imitation learning of hand actions: an event-related fMRI study // Neuron. 2004. V. 42. № 2. P. 323–34.
28. Burzi V., Tealdi G., Boyd R.N., Guzzetta A. Action observation in infancy: implications for neuro-rehabilitation // Dev. Med. Child. Neurol. 2016. V. 58. Suppl. 4. P. 74–7.
29. Caggiano V., Giese M., Thier P., Casile A. Encoding of point of view during action observation in the local field potentials of macaque area F5 // Eur. J. Neurosci. 2015. V. 41. № 4. P. 466–76.
30. Caligiore D., Mustile M., Spalletta G., Baldassarre G. Action observation and motor imagery for rehabilitation in Parkinson’s disease: A systematic review and an integrative hypothesis // Neurosci. Biobehav. Rev. 2017. V. 72. P. 210.
31. Calvo-Merino B., Glaser D. E., Grezes J. et al. Action observation and acquired motor skills: an fMRI study with expert dancers // Cereb. Cortex. 2005. V. 15. P. 1243–1249.

32. 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. V. 16. P. 1905–1910.
33. Catmur C., Walsh V., Heyes C. Sensorimotor learning configures the human mirror system // *Curr. Biol.* 2007. V. 17. № 17. P. 1527–31.
34. Cattaneo L., Caruana F., Jezzini A., Rizzolatti G. Representation of goal and movements without overt motor behavior in the human motor cortex: a transcranial magnetic stimulation study // *J. Neurosci.* 2009. V. 29. № 36. P. 11134–8.
35. Cattaneo L., Rizzolatti G. The mirror neuron system // *Arch. Neurol.* 2009. V. 66. № 5. P. 557–60.
36. Desy M.C., Lepage J.F. Skin color has no impact on motor resonance: evidence from mu rhythm suppression and imitation // *Neurosci. Res.* 2013. V. 77. № 1. P. 58–63.
37. Di Pellegrino G., Fadiga L., Fogassi L. et al. Understanding motor events: a neurophysiological study // *Exp. Brain Res.* 1992. V. 91. P. 176–180.
38. Dushanova J., Donoghue J. Neurons in primary motor cortex engaged during action observation // *Eur. J. Neurosci.* 2010. V. 31. № 2. P. 386–398.
39. Errante A., Fogassi L. Parieto-frontal mechanisms underlying observation of complex hand-object manipulation // *Sci. Rep.* 2019. V. 9. № 1:348.
40. Ertelt D., Binkofski F. Action observation as a tool for neurorehabilitation to moderate motor deficits and aphasia following stroke // *Neural Regen. Res.* 2012. V. 7. № 26. P. 2063–74.
41. Ferrari P.F., Rozzi S., Fogassi L. Mirror neurons responding to observation of actions made with tools in monkey ventral premotor cortex // *J. Cog. Neurosci.* 2005. V. 17. P. 212–226.
42. Filimon F., Rieth C.A., Sereno M.I., Cottrell G.W. Observed, Executed, and Imagined Action Representations can be Decoded From Ventral and Dorsal Areas // *Cereb. Cortex.* 2015. V. 25. № 9. P. 3144–58.
43. Fogassi L., Luppino G. Motor functions of the parietal lobe // *Curr. Opin. Neurobiol.* 2005. V. 15. № 6. P. 626–31.
44. Gallese V., Fadiga L., Fogassi L., Rizzolatti G. Action recognition in the premotor cortex // *Brain.* 1996. V. 119. P. 593–609.
45. Gallese V., Lakoff G. The Brain's concepts: the role of the sensorimotor system in conceptual knowledge // *Cogn. Neuropsychol.* 2005. V. 22. № 3. P. 455–479.
46. Gatti R., Rocca M.A., Fumagalli S. et al. The effect of action observation/execution on mirror neuron system recruitment: an fMRI study in healthy individuals // *Brain Imaging. Behav.* 2017. V. 11. № 2. P. 565–576.
47. Gatti R., Sarasso E., Pelachin M. et al. Can action observation modulate balance performance in healthy subjects? // *Arch. Physiother.* 2019. V. 22. № 9:1.
48. Ge S., Liu H., Lin P. et al. Neural Basis of Action Observation and Understanding From First- and Third-Person Perspectives: An fMRI Study // *Front. Behav. Neurosci.* 2018. V. 12:283.
49. Hager B.M., Yang A.C., Gutsell J.N. Measuring Brain Complexity During Neural Motor Resonance // *Front. Neurosci.* 2018. V. 12:758.
50. Harris D.J., Vine S.J., Wilson M.R. et al. Action observation for sensorimotor learning in surgery // *Br. J. Surg.* 2018. V. 105. № 13. P. 1713–20.
51. Hyvärinen J., Shelepin Y. Distribution of visual and somatic functions in the parietal associative area 7 of the monkey // *Brain Res.* 1979. V. 169. № 3. P. 561–4.
52. Jayasinghe S.A.L. The role of sensory stimulation on motor learning via action observation: a mini review // *J. Neurophysiol.* 2019. V. 121. № 3. P. 729–31.
53. Jeannerod M. Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition // *Neuroimage.* 2001. V. 14. S103–S109.
54. Kohler E., Keysers C., Umiltà M.A. et al. Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons // *Science.* 2002. V. 297. Issue 5582. P. 846–8.
55. Kraskov A., Dancause N., Quallo M.M. et al. Corticospinal neurons in macaque ventral premotor cortex with mirror properties: a potential mechanism for action suppression? // *Neuron.* 2009. V. 64. P. 922–930.
56. Lapenta O.M., Ferrari E., Boggio P.S. et al. Motor system recruitment during action observation: No correlation between mu-rhythm desynchronization and corticospinal excitability // *PLoS One.* 2018. V. 13. № 11:e0207476.
57. Marshall P.J., Meltzoff A.N. Neural mirroring mechanisms and imitation in human infants // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2014. V. 369. № 1644:20130620.
58. Mattar A.G., Gribble P.L. Motor learning by observation // *Neuron.* 2005. V. 46. P. 153–160.
59. McGarry L.M., Russo F.A., Schalles M.D., Pineda J.A. Audio-visual facilitation of mu rhythm // *Exp. Brain Res.* 2012. V. 218. P. 527–38.
60. McGregor H.R., Cashaback J.G.A., Gribble P.L. Somatosensory Perceptual Training Enhances Motor Learning by Observing // *J. Neurophysiol.* 2018. V. 120. № 6. P. 3017–3025.
61. Mukamel R., Ekstrom A.D., Kaplan J. et al. Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions // *Curr. Biol.* 2010. V. 20. № 8. P. 750–6.
62. Mulder T. Motor imagery and action observation: cognitive tools for rehabilitation // *J. Neural. Transm. (Vienna).* 2007. V. 114. № 10. P. 1265–78.
63. Naish K.R., Barnes B., Obhi S.S. Stimulation over primary motor cortex during action observation impairs effector recognition // *Cognition.* 2016. V. 149. P. 84–94.
64. Naish K.R., Houston-Price C., Bremner A.J., Holmes N.P. Effects of action observation on corticospinal excitability: Muscle specificity, direction, and timing of the mirror response // *Neuropsychol.* 2014. V. 64. P. 331–48.
65. Naish K.R., Obhi S.S. Timing and specificity of early changes in motor excitability during movement observation // *Exp. Brain Res.* 2015. V. 233. № 6. P. 1867–74.
66. Paracampo R., Montemurro M., de Vega M., Avenanti A. Primary motor cortex crucial for action prediction: A tDCS study // *Cortex.* 2018. V. 109. P. 287–302.
67. Patel M. Action observation in the modification of postural sway and gait: Theory and use in rehabilitation // *Gait Posture.* 2017. V. 58. P. 115–120.
68. Peeters R., Simone L., Nelissen K. et al. The representation of tool use in humans and monkeys: common and uniquely human features // *J. Neurosci.* 2009. V. 29. № 37. P. 11523–39.
69. Pelphey K.A., Mitchell T.V., McKeown M.J. et al. Brain activity evoked by the perception of human walking: controlling for meaningful coherent motion // *J. Neurosci.* 2003. V. 23. P. 6819–6825.

70. *Plata Bello J., Modrono C., Marcano F., Gonzalez-Mora J.L.* Observation of simple intransitive actions: the effect of familiarity // *PloS One*. 2013. V. 8. e74485.
71. *Raos V., Evangeliou M.N., Savaki H.E.* Observation of action: grasping with the mind's hand // *NeuroImage*. 2004. V. 23. № 1. P. 193–201.
72. *Raos V., Evangeliou M.N., Savaki H.E.* Mental simulation of action in the service of action perception // *J. Neurosci*. 2007. V. 27. № 46. P. 12675–83.
73. *Raos V., Kilintari M., Savaki H.E.* Viewing a forelimb induces widespread cortical activations // *NeuroImage*. 2014. V. 89. P. 122–142.
74. *Riach M., Holmes P.S., Franklin Z.C., Wright D.J.* Observation of an action with a congruent contextual background facilitates corticospinal excitability: A combined TMS and eye-tracking experiment // *Neuropsychol*. 2018. V. 119. P. 157–164.
75. *Rizzolatti G., Craighero L.* The mirror-neuron system // *Annu. Rev. Neurosci*. 2004. V. 27. P. 169–192.
76. *Rizzolatti G., Fabbri-Destro M., Cattaneo L.* Mirror neurons and their clinical relevance // *Nat. Clin. Pract. Neurol*. 2009. V. 5. № 1. P. 24–34.
77. *Rizzolatti G., Fadiga L., Gallese V., Fogassi L.* Premotor cortex and the recognition of motor actions // *Cogn. Brain Res*. 1996. V. 3. P. 131–141.
78. *Rizzolatti G., Rozzi S.* The mirror mechanism in the parietal lobe // *Handb. Clin. Neurol*. 2018. V. 151. P. 555–573.
79. *Rizzolatti G., Sinigaglia C.* The functional role of the parieto-frontal mirror circuit: interpretations and misinterpretations // *Nat. Rev. Neurosci*. 2010. V. 11. № 4. P. 264–74.
80. *Rizzolatti G., Sinigaglia C.* The mirror mechanism: a basic principle of brain function // *Nat. Rev. Neurosci*. 2016. V. 17. № 12. P. 757–65.
81. *Roberts J.W., Bennett S.J., Elliott D., Hayes S.J.* Top-down and bottom-up processes during observation: implications for motor learning // *Eur. J. Sport Sci*. 2014. V. 14. Suppl. 1. S250–6.
82. *Rossetti Y., Rode G., Goldenberg G.* Perspectives in higher-order motor deficits rehabilitation: which approach for which ecological result? In: *Freund H.J., Jeannerod M., Hallett M.*, editors. *Higher-order Motor Disorders From Neuroanatomy and Neurobiology to Clinical Neurology*. Oxford: Oxford University Press? 2005. P. 475–97.
83. *Sarasso E., Gemma M., Agosta F. et al.* Action observation training to improve motor function recovery: a systematic review // *Arch. Physiother*. 2015. V. 5:14.
84. *Savaki H.E.* How do we understand the actions of others? By mental simulation, NOT mirroring // *Cogn. Critique*. 2010. V. 2. P. 99–140.
85. *Shimada S.* Deactivation in the sensorimotor area during observation of a human agent performing robotic actions // *Brain Cognition*. 2010. V. 72. Issue 3. P. 394–399.
86. *Stefan K., Cohen L.G., Duque J. et al.* Formation of a motor memory by action observation // *J. Neurosci*. 2005. V. 25. № 41. P. 9339–46.
87. *Vigneswaran G., Philipp R., Lemon R.N., Kraskov A.* M1 corticospinal mirror neurons and their role in movement suppression during action observation // *Curr. Biol*. 2013. V. 23. № 3. P. 236–43.
88. *Vogt S., Buccino G., Wohlschläger A.M. et al.* Prefrontal involvement in imitation learning of hand actions: effects of practice and expertise // *Neuroimage*. 2007. V. 37. № 4. P. 1371–83.
89. *Wang X., Wong W.W., Sun R. et al.* Differentiated Effects of Robot Hand Training With and Without Neural Guidance on Neuroplasticity Patterns in Chronic Stroke // *Front. Neurol*. 2018. V. 9:810.
90. *Wenderoth N.* Changing the brain with multimodal mirrors: Combining visual and somatosensory stimulation to enhance motor plasticity // *Clin. Neurophysiol*. 2015. V. 126. № 6. P. 1065–66.
91. *Wiestler T., Diedrichsen J.* Skill learning strengthens cortical representations of motor sequences // *Elife*. 2013. V. 2:e00801.
92. *Zhang J.J.Q., Fong K.N.K., Welage N., Liu K.P.Y.* The Activation of the Mirror Neuron System during Action Observation and Action Execution with Mirror Visual Feedback in Stroke: A Systematic Review // *Neural Plast*. 2018:2321045.

Observation of Motor Actions as a Tool of Motor Rehabilitation

Y. K. Stolbkov^{1,*} and Yu. P. Gerasimenko^{1,**}

¹*Pavlov Institute of Physiology of Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg, 630099 Russia*

**e-mail: stolbkovyk@infran.ru*

***e-mail: gerasimenko@infran.ru*

It has been experimentally shown that the observation of motor actions activates the same areas of the brain that are activated during real performing of these motor actions, and that it can cause the same plastic changes in the observer's motor system as a real physical training. In this connection, the question arises about the possibility of using observation of motor actions to restore of lost motor skills and acquire new ones. The review is described behavioral and neurophysiological data regarding the use of observation of motor actions in healthy people and in clinical settings for the rehabilitation of motor function.

Keywords: movements, motor actions, training, rehabilitation, action observation