

## Нейробиология системы внутреннего представления собственного тела: введение в проблему и прикладные аспекты

*Ю. С. Левик*

*доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории психологических и нейробиологических проблем адаптации в образовании Московского городского психолого-педагогического университета, заведующий лабораторией нейробиологии моторного контроля Института проблем передачи информации РАН, Москва*

На материале публикаций последних лет рассматривается роль системы внутреннего представления в организации двигательного поведения и сенсомоторного взаимодействия. Мозг не мог бы управлять сложными пространственно ориентированными движениями, затрагивающими большое число звеньев тела, если бы ЦНС не создавала внутреннее представление об управляемом объекте, его модель. Функции системы внутреннего представления обеспечивают такие чувства, как чувство нахождения внутри собственного тела, чувство контроля своих действий, ощущение границ между «я» и «не я», и принадлежности частей тела. Внутренняя модель позволяет осуществлять оперативное регулирование по таким параметрам, которые не могут быть непосредственно измерены рецепторами, например, по положению общего центра масс. Внутренняя модель, кроме оперативной, несомненно, должна включать и консервативную часть, которая тесно связана со стойкими неизменяемыми элементами схемы тела. Внутренняя модель тела является не блоком, оптимизирующим управление, которое, пусть менее точно, но могло бы осуществляться и без нее. Эту модель следует считать существенным и незаменимым элементом в системе регуляции позы и движений.

**Ключевые слова:** система внутреннего представления; схема тела; управление движениями; сенсомоторное взаимодействие.

### Вводная часть

Живая система не может не взаимодействовать с окружающей средой, и граница раздела организма и среды имеет совершенно исключительное значение как на уровне клетки с ее мембраной, ионными каналами и рецепторными белками, так и на уровне целостного многоклеточного организма. Животное, способное к активному перемещению, должно уметь соизмерять свои габариты с рас-

стояниями до объектов и между объектами, иначе оно будет постоянно наталкиваться на препятствия, получая травмы, которые рано или поздно приведут его к гибели. Поверхность тела является барьером, предотвращающим проникновение внутрь организма болезнетворных агентов и играющим важную роль в терморегуляции. Это возможно лишь в том случае, если поверхность поддерживается в хорошем состоянии, иначе она сама станет местом скопления грязи и паразитов

и не сможет осуществлять свои функции. Особенно тщательного ухода требуют перья и шерсть — иначе они быстро потеряют свои теплоизолирующие и защитные свойства. Поэтому мы видим, что в животном мире повсеместно распространено так называемое комфортное поведение, груминг и т. п.

Кожа, являясь барьером, выполняет и важные сенсорные функции — в ней локализованы тактильные рецепторы, рецепторы волосяных луковиц, терморецепторы, болевые рецепторы. Трудно понять, почему поверхность тела столь обильно оснащена рецепторами, если «организм не выделяет себя из окружающей среды».

Таким образом, можно сделать вывод, что для нормального функционирования организм должен иметь в мозгу представление о границе тела. Такое представление, по нашему мнению, должно основываться на внутренней модели поверхности, границе, разделяющей мир на «я» и «не я». Роль такой модели становится особенно очевидной в случае ее нарушений. Речь может идти, например, об опытах, показывающих, что разрушение определенных областей в мозгу жабы ведет к тому, что вместо подвижной добычи она начинает хватать кончики собственных пальцев или ходить по кругу, состоящему из нарисованных точек, и пытаться собирать и глотать их. Действительно, многие животные с относительно простым поведением рассматривают все небольшие движущиеся предметы как добычу; вместе с тем, в поле их зрения постоянно попадают движущиеся части тела, которые не должны провоцировать «охотничий инстинкт».

Может быть, для выделения поверхности тела достаточно рецепторов на его

поверхности? В пользу этого предположения могло бы говорить то, что в опытах с денервацией конечностей у животных они часто пытаются отгрызть деафферентированную лапу, видимо, не считая ее своей. Однако более глубокий анализ показывает, что этого недостаточно. Тело животного или человека включает подвижные звенья, поэтому ЦНС должна уметь ставить в соответствие тактильные сигналы и кинестезию. С другой стороны, мозг должен «понимать», что кинестетическая конечность и конечность, воспринимаемая зрительно, — это одна и та же конечность. Поэтому мозг должен иметь модель, являющуюся не одномодальной, а мультимодальной или даже, скорее, надмодальной. Таким образом, не следует отождествлять модель поверхности с сенсорным гомункулусом — наличие такого гомункулуса скорее является предпосылкой для ее построения и калибровки. В двигательном поведении организм должен выступать как единое целое, возникающим ситуациям должны соответствовать целесообразные действия, хорошо приуроченные к пространству и времени. Для реализации таких функций организм должен уметь формировать внутреннее представление об актуальном окружении (модель мира), а также иметь представление о собственном теле, его структурной организации, его сенсорных и моторных возможностях (модель самого себя), а не только его поверхности. Интересно, что такая же задача возникает и при создании искусственных систем: системы искусственного интеллекта, системы управления сложными робототехническими устройствами должны обладать способностью построения внутренней модели мира и модели

самой системы. Вопрос о том, как мозг формирует представление о собственном теле, ближнем экстраперсональном пространстве, выбирает систему отсчета для восприятия внешнего мира, лежит на стыке нейробиологии, психофизиологии и психологии; его актуальность определяется тем, что реакции, которые на животных считаются классическими примерами рефлекторных позных автоматизмов, в сильной степени определяются состоянием внутренней модели, т. е. тем, как описывается в мозгу взаимное положение звеньев в системе внутреннего представления. Прикладные аспекты интереса к проблеме формирования системы внутреннего представления также достаточно многообразны. В частности, они связаны с поиском новых методик реабилитации при двигательных нарушениях, методик с использованием технологий виртуальной реальности.

Обзор написан по работам последних пяти лет, опубликованных в ведущих нейрофизиологических журналах.

### Аналитическая часть

Исторически формированию представлений о схеме тела и системе внутреннего представления предшествовали многочисленные наблюдения фантома ампутированной конечности — феномена, известного с глубокой древности и впервые описанного Амбруазом Паре в XVI веке. Другим источником представлений о схеме тела явились клинические наблюдения, показывающие, что некоторые формы церебральной патологии приводят к возникновению искаженных представлений о собственном теле и окружающем пространстве. На основе этих

наблюдений Хэд и Холмс в 1911 году высказали предположение, что в течение жизни благодаря синтезу разнообразных ощущений, исходящих из различных частей тела, в коре головного мозга создается «постуральная модель тела», т. е. представление об относительной величине ее частей, их взаимосвязи, положении и т. д. В создании этого образа тела принимают участие тактильные, проприоцептивные и зрительные сигналы. Наблюдения изменений восприятия тела при различных нарушениях работы мозга и поныне являются одним из важнейших источников сведений о схеме тела. Работа [19] дает новую классификацию нарушений схемы тела, которая несколько отличается от классической классификации Кричли и дополняет ее. Эти нарушения включают такие феномены, как:

синдром «Алисы в стране чудес» — искаженное восприятие размера, массы и формы тела или его положения в пространстве (включая макросоматогнозию, микросоматогнозию и ОВЕ);

аллохирия (или дисхирия) — неверная локализация сенсорных стимулов (тактильных, зрительных, слуховых) — их отнесение к противоположной половине тела или внешнего пространства;

аллодиния — боль, обусловленная стимулом, который обычно не вызывает боли;

синдром «анархической руки» — не-намеренные, но целенаправленные и автономные движения верхней конечности и межконечностный конфликт;

анозогнозия — отсутствие осознания собственного дефекта, например гемиплегии;

аутоскопия — видение собственного тела в экстраперсональном пространстве;

аутопрозопагнозия — неспособность распознать свое собственное лицо;

аутоагнозия — ошибочная локализация частей тела и связанных с телом ощущений;

агнозия формы тела — дефицит распознавания частей тела;

Body Integrity Identity Disorder (BIID) — настойчивое требование ампутации совершенно здоровых частей тела

Специфическая афазия на названия частей тела

синдром Котара (Cotard) — иллюзорное представление, что человек мертв, не существует, разлагается или потерял свою кровь или внутренние органы;

деперсонализация — измененное, отстраненное или ослабленное субъективное восприятие;

дисморфофобия — искаженное восприятие собственного внешнего вида;

исчезающая конечность — неспособность к восприятию наличия и положения невидимой конечности;

агнозия пальцев — неспособность индивидуально распознать и назвать пальцы;

синдром Гершмана — пальцевая агнозия, аграфия, акалькулия и трудности различения правое-левое;

Heautoscopy — зрительная галлюцинация с восприятием собственного двойника на некотором расстоянии;

гетеротопагнозия — указание на части тела другого человека при задании показать части собственного тела;

макро/микросоматоагнозия — искаженное восприятие размера собственного тела или его частей (больше или меньше);

зеркальный синдром — неспособность распознать свое отражение в зеркале;

мизоплегия — ненависть по отношению к одной из частей собственного тела.

В итоге автор отмечает, что, по-видимому, нет таких функций, относящихся к собственному телу, которые не могут быть нарушены.

Все больше авторов сходятся на том, что существуют, по крайней мере, два различных типа представлений о собственном теле: «схема тела» и «образ тела». Однако их разграничение зачастую неясно. Понятие «образ тела» (body image) вызывает больше всего споров из-за отсутствия единого позитивного определения. Понятие «схема тела», которое пользуется более широким консенсусом, охватывает многообразные виды сенсомоторного представительства. Это многообразие отражается и в многообразии ощущений, связанных с собственным телом. Работа системы внутреннего представления обеспечивает такие чувства, как чувство нахождения внутри собственного тела, чувство контроля своих действий, ощущение границ, разделяющих мир на «я» и «не я», и принадлежности частей тела. Эти чувства, выходящие за пределы традиционного круга исследований сенсорной физиологии, начинают привлекать к себе все большее внимание. Новой тенденцией в исследованиях схемы тела и системы внутреннего представления стали попытки привязки отдельных механизмов, входящих в эту систему, к деятельности конкретных мозговых структур с использованием современных методов визуализации мозговой активности. Это позволило по-новому подойти к анализу таких феноменов, которые раньше могли исследоваться только средствами психологии или путем наблюдений за пациентами с поражениями мозга. В результате появилось много экспериментальных данных, свидетельствующих, что система внут-

ренного представления имеет реальный нейрофизиологический субстрат и доступна изучению.

В предисловии к специальному выпуску журнала *Experimental Brain Research* [14] указывается, что вопросы представления тела в мозгу имеют отношение к широкому кругу проблем, начиная с базовых сенсорных и моторных процессов и кончая процессами высокого уровня, такими как осознание принадлежности частей тела, переживание эмоций, эстетическая оценка, имитация чужих действий и социальное взаимодействие. В этой области исследований есть еще много проблем, в частности, в установлении общепринятых договоренностей об общих понятиях и терминологии. Пока много вопросов остается без ответа. Есть области, которые только начинают привлекать внимание исследователей, такие как интерорецепции, восприятие внутренних частей тела [4].

Восприятие нахождения внутри собственного тела (*Embodiment*) — ощущение, что индивид локализован в пределах собственного физического тела, является фундаментальным аспектом восприятия себя. В последнее время появились данные, какие зоны мозга участвуют в обработке мультисенсорной информации, обеспечивающей формирование этого ощущения. По данным Arzu Shahar [2], восприятие себя и собственного тела обеспечивают несколько мозговых механизмов. Ключевыми областями являются височно-теменная область (*temporoparietal junction, TPJ*), участвующая в выработке представления о локализации точки отсчета и мультисенсорной интеграции, и экстрастриарное представительство тела (*extrastriate body area, EBA*), которая избирательно реагирует

на человеческое тело и части тела. Методом регистрации вызванных потенциалов было показано, что эти области активируются по-разному при предъявлении изображения фигуры человека, в зависимости от того, представляет ли обследуемый себя в образе этой фигуры, или нет. Активация ЕВА зависит еще от реальной позы обследуемого — сидя или лежа, а для ТРЖ такой зависимости не наблюдается. Отмечены также различия в мозговой активности при идентификации стимулов на фигурах, отождествляемых человеком с самим собой или со своим зеркальным отражением. В целом эти данные показывают, что распределенная активность мозга в областях ТРЖ и ЕВА и взаимодействие этих областей ответственны за выработку представления о собственном я как имеющем тело и находящемся в границах собственного тела.

В работе [4] также обсуждается вопрос о механизмах осознания собственного тела, а также тел других людей. G. Berlucchi обсуждает некоторые противоречия, касающиеся концепций схемы тела и образа тела в интерпретации разных авторов, пытавшихся объяснить феномены, связанные с осознанием собственного тела, а также предлагает некоторые новые гипотезы. Он описывает недавние открытия, касающиеся областей коры, специализированных для обработки информации, относящейся к форме тела и телесным действиям. Существование таких областей подтверждается методами нейровизуализации, нейрофизиологическими исследованиями и исследованиями мозговой патологии. Кроме того, в статье приводятся новые эмпирические и теоретические доказательства, что кроме экстероцепции

и проприоцепции для осознания собственного тела очень важен интероцептивный вход, который был ошибочно исключен из классической концепции проприоцептивно-тактильной схемы тела. Автор полагает, что конечной станцией назначения интерорецепции и других сигналов, связанных с собственным телом, является инсулярная кора, и поддерживает концепцию Крейга, согласно которой именно эта область коры ответственна за осознание тела и самого себя. Автор заключает, что осознание собственного тела зависит от распределенной в пространстве и времени деятельности многих представителей тела в головном мозгу, причем ни одно из этих представительства не изоморфно с фактическим телом.

Как уже упоминалась выше, система внутреннего представления должна обеспечивать выработку системы отсчета, привязку положения собственного тела к внешнему пространству. Необходимость осуществления этой функции часто игнорируется, и такая привязка считается сама собой разумеющейся. Однако иногда эта функция нарушается, что приводит к возникновению весьма нетривиальных и малоизученных феноменов. Речь идет о так называемых аутоскопических явлениях (AP), редко встречающейся форме иллюзорного визуального опыта, при котором человек переживает ощущение наличия второго собственного тела, видимого в экстраперсональном пространстве. Аутоскопические явления могут возникать в форме выхода за пределы собственного тела («out-of-body experience» (ОВЕ), аутоскопических галлюцинаций (АН) и так называемой heautoscopy (НАС, «опыт двойника»). В статье [5] дается обзор и статистический ана-

лиз феноменологических, функциональных и анатомических переменных при аутоскопических явлениях неврологического происхождения (41 пациент). Это было осуществлено с целью улучшения понимания основных механизмов аутоскопических феноменов и их «демистификации». Показано, что выраженность и тяжесть аутоскопических явлений коррелирует с наличием вестибулярных нарушений и с поражениями правой паритетальной коры. Авторы считают, что рациональный анализ и демистификация аутоскопических феноменов могут быть полезны для исследования когнитивных функций и областей мозга, которые опосредуют процессы осознания собственного тела и его привязки к пространству в нормальных условиях.

О том что система внутреннего представления собственного тела связана преимущественно с работой правого полушария, говорят многие исследования. Стоит упомянуть работу [1], в которой показано, что кроме различий между правым и левым полушарием существуют половые различия в активации корковых зон при предъявлении изображений человеческих фигур. Показано также, что правое полушарие меньше подвержено действию помех от внешних раздражителей, чем левое [18].

Работа [6] посвящена анализу различных типов представления тела. Автор считает, что чувство «воплощения» (embodiment) является жизненно важным для распознавания самого себя. Рассмотрение анозогнозии на гемиплегии — неспособности признать, наличие паралича одной стороны своего тела заставляет предположить, что существуют, как минимум, два представления тела: 'online' и 'offline', т. е. «актуальное» и «ав-

тономное». Актуальные представления тела — это представления тела в той конфигурации, в которой оно существует в настоящий момент, представления, строящиеся момент за моментом и прямо «подключенные» к текущему восприятию тела. Напротив, автономные представления тела — это представления тела в том виде, в котором оно обычно существует; эти представления относительно стабильны и формируются на базе актуальных представлений». Это различие подтверждается анализом явления фантомной конечности — ощущения, что ампутированная конечность по-прежнему присутствует и занимает привычное положение в пространстве. Могло бы показаться, что чувство «воплощения» может возникнуть на основе любого из этих типов представления, однако, по видимому, все же требуется наличие интегрального представления о теле. Предполагается, что в формировании этих представлений участвуют зрительная информация и эмоциональные факторы. Отсутствие доступа к актуальному представлению какого-либо из звеньев тела не обязательно ведет к потере чувства принадлежности этого звена. Интегрированные автономные представления тела могут быть ответственными за чувство «воплощения» и выполнять функции, приписываемые ему.

В пользу наличия множественных представлений тела у здоровых людей говорят и данные работы [12]. У неврологических пациентов известны случаи диссоциации со схемой тела, используемого для управления движениями конечности, и «образом тела», на основе которого выносятся перцептивные суждения. В двух экспериментах авторы использовали кинестетическую иллюзию, позво-

ляющую вызвать диссоциацию представлений о теле у здоровых людей. Вибрация сухожилия вызывает иллюзорное удлинение мышцы и кажущееся перемещение конечности. В эксперименте 1 были использованы два условия. В «прямом» условии при отсутствии зрительного контроля бицепс доминантной правой руки подвергали вибрации, вызывая у обследуемого иллюзорное разгибание локтя. В «непрямом» условии подвергаемая вибрации правая рука держалась за правое колено, из-за чего возникала иллюзия опускания ноги и колена. В обоих условиях испытуемые не подвергавшейся вибрации левой рукой показывали положение правой руки путем указания (pointing) или сопоставления (matching). Теоретически, в первом случае они должны были ориентироваться на схему тела, а во втором на образ тела. Результаты показали, что иллюзия была значительно сильнее для сопоставления по сравнению с указанием, причем наиболее сильное различие наблюдалось при «прямом» условии. В эксперименте 2 указание и сопоставление без вибрации и пассивное сравнение осуществлялись в «прямом» условии. Был обнаружен тот же самый дифференциальный характер иллюзии. Результаты показали также, что пассивное и активное сопоставление были статистически сходны, но достоверно отличались от ответов при указании. Был сделан вывод, что влияния кинестетической иллюзии в задачах на указание и сопоставление отличались, что согласуется с гипотезой о разных представлениях тела, лежащих в основе двигательных ответов в двух типах задач.

О разных представлениях тела для управления действиями и восприятия и запоминания говорится и в работе [7].

Эмпирические исследования физического «я» только недавно обратились к вопросу, как формируется связь между телом и восприятием этого тела как своего, как она развивается, поддерживается или нарушается. [17]. Иллюзия «резиновой руки» была использована в качестве модели для исследования процессов, лежащих в основе формирования представления о собственном теле. В этой работе предлагается нейрокогнитивная модель, согласно которой в основе субъективного ощущения владения собственным телом лежит функция правой задней инсулы. В этой модели важнейшая роль приписывается взаимодействию между текущими мультисенсорными входами и внутренними моделями тела, которое может влиять на важные физические и психологические аспекты личности. Прежде всего, предсуществующая модель тела различает объекты, которые могут или не могут быть частью тела. Затем актуальные анатомические и поструральные представления тела модулируют интеграцию мультисенсорной информации, осуществляя рекалибровку визуальных и тактильных систем координат. В-третьих, в результате поступления тактильных ощущений вызывается субъективное восприятие принадлежности части тела. Эти процессы включают такие нейронные структуры, как правая височно-теменная область, которая проверяет возможность включения внешнего предмета в схему тела; вторичная соматосенсорная кора, которая поддерживает актуальное представление о теле; задняя теменная кора и вентральная премоторная кора, которые рекалибруют связанную с рукой систему координат; правая задняя инсула, которая ле-

жит в основе субъективного переживания принадлежности.

Что касается систем координат, используемых мозгом, то система внутреннего представления о конфигурации тела и его положении относительно внешнего пространства базируется на четком представлении о вертикальности и горизонтальности.

Так, человек определяет, симметрична фигура или нет, быстрее и с меньшим числом ошибок, если ось симметрии расположена вертикально или горизонтально, чем при ее наклонном расположении (*oblique-effect*). Представление о вертикальности может формироваться на основе восприятия вертикальных объектов из зрительного окружения, гравитационной вертикали, восприятия ориентации оси тела или головы. Во всяком случае, уже на уровне зрительных областей V2 и V3 наблюдается вертикально-горизонтальная анизотропия [3].

Исследования системы внутреннего представления тесно связаны с общей проблематикой управления позой и движениями. Изменения в этой системе отражаются не только в субъективном представлении о положении или размерах частей собственного тела или объектах внешнего мира. Такие изменения находят отражение и в двигательных реакциях и в особенностях работы сенсомоторных механизмов. С другой стороны, и решение ряда ментальных задач основывается на механизмах мысленного выполнения движений, например, мысленного вращения объектов. Так, в работе [11] показано, что суждения человека во время выполнения задачи оценки латеральности руки в усложненных условиях подвержены ограничениям, связанным с его телом. В частности, эти ис-

следования показали, что время реакции зависит от позы человека или отличается для руки, повернутой латерально или медиально. Эти данные указывают на использование когнитивного процесса, связанного с мысленными движениями. Была выдвинута гипотеза, что число осей вращения предъявляемого стимула является критическим фактором для демонстрации участия мысленного вращения в решении задачи, увеличение числа осей ведет к облегчению вовлечения моторных представлений. Для проверки этой гипотезы использовали парадигму оценки латеральности руки, в которой трудность задачи варьировали за счет манипуляции числом осей вращения предъявляемого стимула. Оказалось, что факторы, связанные с телом, увеличивают свое значение с ростом числа осей вращения. Конкретно, если набор стимулов содержал стимулы, повернутые относительно одной оси, влияния факторов, связанных с собственным телом, не было. Если набор стимулов содержал стимулы, повернутые друг относительно друга вокруг более чем одной оси, наблюдалось явное влияние таких факторов на время реакции. Эти результаты дополняют прежние представления о роли моторики в анализе зрительных сцен и показывают, что эта роль зависит от числа осей вращения в наборе стимулов.

В исследовании [10] для изменения системы внутреннего представления использовался феномен «возврата головы». Этот феномен заключается в том, что если человек длительное время поддерживает голову в измененном положении — повернутой или наклоненной, постепенно его субъективное восприятие ее положения меняется — кажется, что она со временем возвращается к нормально-

му положению. Таким образом, возникает диссоциация между воспринимаемым и фактическим наклоном головы. Было известно, что статические наклоны головы во фронтальной плоскости вызывают смещение траектории верхней конечности при произвольных движениях. Целью эксперимента было изучение, зависит ли это смещение от восприятия конфигурации тела в системе внутреннего представления или от текущей реальной конфигурации. Испытуемый поддерживал статический наклон головы 15 минут, в течение которых он периодически устно оценивал наклон головы относительно туловища и проводил указательным пальцем правой руки прямые линии в направлении оси туловища. Через 15 минут субъективное положение головы относительно туловища выравнивалось, и начальное угловое отклонение линии в направлении, противоположном направлению наклона головы, постепенно уменьшалось. Адаптация была заметна уже в первые 3-5 минут наклона, а затем скорость ее развития уменьшалась. Вербальные оценки подтвердили явление возвращения, т. е. человек после нескольких минут постоянного наклона воспринимал голову как постепенно возвращающуюся к своей нейтральной позиции. Когда голова возвращалась в исходное положение, соответствующее ориентации продольной оси туловища, испытуемые испытывали иллюзию, что их голова отклонена в направлении, противоположном направлению начального наклона (последствие), и проводимые ими линии тоже начинали отклоняться в другую сторону. Эти результаты показывают, что угловое отклонение в ходе выполнения моторной программы в условиях статического

наклона головы в значительной степени связано с воспринимаемой конфигурацией тела, что говорит в пользу гипотезы, что осознанное восприятие конфигурации тела в системе внутреннего представления играет ключевую роль в организации сенсомоторных задач.

Другим примером влияние иллюзий на моторный ответ может быть модуляция величины саккад при зрительных иллюзиях. В исследовании [9] изучали эти модуляции в зависимости от пространственной предсказуемости стимула, длительности предъявления стимула и латентности саккад. Обследуемые совершали саккадические движения от одного конца фигуры Мюллера-Лайера до другого ее конца. Путем изменения пространственной предсказуемости стимула показали, что иллюзия оказывала явное влияние на саккады (16 %), когда стимул имел высокую предсказуемость локализации. Однако даже более сильное действие иллюзии проявлялось, когда локализация стимула становилась более непредсказуемой (19-23 %). С другой стороны, при манипулировании длительностью стимула не удалось выявить четких различий в эффекте иллюзии. Наконец, вычисляя эффект иллюзии для различной латентности саккад, обнаружили максимальное проявление эффекта иллюзии (около 30 %) для очень коротких латентностей. Выраженность эффекта снижалась на 7 % с увеличением латентности на каждые 100 мс. Был сделан вывод, что пространственная предсказуемость стимулов и латентность саккад играют роль в воздействии иллюзии Мюллер-Лайера на саккады.

Наличием сложно организованной мультимодальной или надмодальной системы внутреннего представления соб-

ственного тела можно объяснить большие адаптационные ресурсы мозга, способного адекватно реагировать на искусственную манипуляцию одним из сенсорных входов и осуществлять необходимую рекалибровку. Например, человек адаптируется к телестереоскопическому зрению. Телестереоскопическое зрение дает метод искажения восприятия расстояния в эгоцентрической системе отсчета за счет искусственного увеличения межзрачкового расстояния. Адаптация к такой перестройке зрительного восприятия изучена недостаточно. В работе [15] были проведены два эксперимента в попытке разделить эффект увеличения усилий, необходимых для вергенции, от эффектов активной рекалибровки соотношения вергенция/расстояние. Оценка эгоцентрических расстояний в пределах манипуляторного пространства изучалась путем регистрации указывания на малые мишени в темноте. Во время предварительного обучения в первом эксперименте обследуемые показывали мишени без обратной связи, а во втором имелась зрительная обратная связь по положению руки, что приводило к изменению соотношения между дистанцией, определяемой по вергенции, и дистанцией, определяемой по положению руки. Зрительный компонент адаптации во втором эксперименте оценивался на необученной руке. На втором этапе обоих экспериментов обследуемые постоянно переоценивали расстояние до всех мишеней, причем послеэффект во втором эксперименте был более чем в два раза больше, чем в первом. Эти результаты указывают на наличие двух различных процессов: (1) изменения усилий вергенции после периода, когда она была устойчиво повышена, (2) перека-

либровку отношений вергенция / расстояние до цели.

Человек адаптируется и к смещению зрительной мишени. Исследования [16] подтверждают, что направления движений глаз и рук могут быть адаптивно изменены с использованием парадигмы двойного шага. При этом человеку показывают мишень, в которую он должен попасть рукой или отследить взором, но сразу после начала показа она смещается на заданное расстояние. Обследуемый сначала показывает на место появления мишени и поправляется, но затем адаптируется и показывает сразу в место нового положения мишени. В статье сообщается, что обе моторные системы (глаза и руки) адаптируются не только к маленьким смещениям (5 угловых градусов), но также и к более крупным (28 угловых градусов).

Примечательной особенностью сенсомоторной системы человека является способность к переносу двигательного обучения. Давно известно, что после обучения одной рукой выполнение той же задачи другой рукой может значительно облегчаться. Эффект такого положительного переноса был продемонстрирован на разнообразных мануальных задачах, таких как рисование фигур, прохождение лабиринта, последовательные движения пальцев, адаптация к призмам и необычному силовому полю. Некоторые авторы указывают на лучший перенос с доминантной на недоминантную руку, другие — наоборот. В ряде работ обнаружен одинаковый перенос в обоих направлениях. В работе [13] исследовали влияние руки, используемой в сенсомоторном обучении, на усвоение последовательности движений пальцев в задаче на последовательное время реакции.

В ходе обучения обследуемых многократно просили переключиться на выполнение задания другой рукой, либо отвечая на исходную последовательность стимулов негомологичными пальцами, либо на зеркальную последовательность стимулов движениями гомологичных пальцев. При исходном обучении правой руки перенос при ответах на ту же последовательность стимулов улучшался с обучением. Напротив, при обучении левой руки улучшался перенос при ответах гомологичными пальцами. Результаты указывают на качественные различия в усвоении последовательности действий между системами управления доминантной и недоминантной рукой.

Можно предполагать, что нарушения сенсомоторной интеграции, связанные с изменениями механизмов системы внутреннего представления, лежат в основе многих неврологических расстройств. Здесь в качестве примера можно привести Аутистический спектр расстройств (ASD), который включает нарушения развития нервной системы, характеризующиеся дефицитом общения и взаимного социального взаимодействия, а также повторяющимися действиями и ограниченными интересами. О расстройствах чувствительности также часто сообщается в клинических и автобиографических документах. Однако существует удивительно мало эмпирических исследований, характеризующих основные черты процессов обработки сенсорной и мультисенсорной информации при ASD. В работе [8] исследовались потенциальные различия мультисенсорной временной функции при ASD. Использовалась временная зависимость в мультисенсорной иллюзии низкого уровня. В этой иллюзии предьявление единичной вспыш-

ки света в сопровождении нескольких звуков часто приводит к иллюзорному восприятию нескольких вспышек. Путем изменения временной структуры аудиовизуальных стимулов было определено «временное окно», в котором эти стимулы с высокой вероятностью связываются в единый перцептивный феномен. Результаты исследования показали, что дети с аутистическим спектром расстройств воспринимали аудиовизуальную иллюзию в более широком временном окне сдвига стимулов, с более широким диапазоном стимулов. Таким образом, у детей с аутистическим спектром расстройств изменены временные параметры мультисенсорного синтеза. Изучение мультисенсорных связей имеет большое значение для понимания процессов сенсорной обработки при ASD и разработки более чувствительных методов диагностики и стратегии реабилитационных мероприятий.

### **Выводы**

Исследование системы внутреннего представления является одним из магистральных путей развития современной нейробиологии. В живых системах мы имеем дело с объектами, имеющими большое число степеней свободы. Состояние сегментов тела связано с афферентацией очень сложным образом; для выполнения осмысленных движений необходима привязка к внешнему пространству. Поэтому можно полагать, что сам по себе управляющий центр не мог бы справиться с управлением сложными пространственно ориентированными движениями, затрагивающими большое число звеньев тела, если бы ЦНС не со-

здавала внутреннее представление об управляемом объекте, его интегральный образ. Анализ физиологических и клинических данных заставляет предположить, что система внутреннего представления является комплексом сложных мозговых механизмов, лежащих в основе многих функций, связанных с собственным телом и ближним внешним пространством.

Функции этой системы обеспечивают такие чувства, как чувство нахождения внутри собственного тела, чувство контроля за своими действиями, ощущение границ, разделяющих мир на «я» и «не я», и принадлежности частей тела. Внутренняя модель тела является не блоком, оптимизирующим или адаптирующим управление, которое, пусть менее точно, но могло бы осуществляться и без нее. Эту модель следует считать существенным и незаменимым элементом в системе регуляции позы и движений.

Наличие внутренней модели позволяет осуществлять оперативное регулирование по таким параметрам, которые не могут быть непосредственно измерены рецепторами, например, по положению общего центра масс. Оперативное регулирование проявляется, например, в почти мгновенном переключении активности с разгибателей на сгибатели при переходе в состояние невесомости.

Кроме оперативных регуляторов система регуляции позы, несомненно, должна включать и некоторую консервативную часть. Эта консервативная часть тесно связана со стойкими, неизменяемыми элементами схемы тела и задает, в частности, «установки» для оперативных регуляторов, т. е. оптимальные значения параметров, относительно которых осуществляется регулирование.

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Aleong R., Paus T.* Neural Correlates of Human Body Perception // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2009. Vol. 22. № 3. P. 482–495.
2. *Shahar A.* Neural Basis of Embodiment: Distinct Contributions of Temporoparietal Junction and Extrastriate Body Area / A Shahar., G. Thut, C. Mohr, C.M. Miche, O. Blanke // *The Journal of Neuroscience*. 2006 Vol. 26. № 31. Aug. P. 8074–8081.
3. *Aspell J.E.* Differential human brain activation by vertical and horizontal global visual textures / J.E. Aspell, J. Wattam-Bell, J. Atkinson, O.J. Braddick // *Experimental Brain Research*. 2010. Vol. 202. № 3. P. 669–679.
4. *Berlucchi G., Aglioti S.M.* The body in the brain revisited // *Experimental Brain Research*. 2010. Vol. 200. № 1. P. 25–35.
5. *Blanke O., Mohr C.* Out-of-body experience, heautoscopy, and autoscopic hallucination of neurological origin. Implications for neurocognitive mechanisms of corporeal awareness and self consciousness // *Brain Research Reviews*. 2005. Vol. 50. № 1. P. 184–199.
6. *Carruthers G.* Types of body representation and the sense of embodiment // *Consciousness and Cognition*. 2008. Vol. 17. Iss. 4. P. 1302–1316.
7. *Dijkerman H.C., de Haan E.H.F.* Somatosensory processes subserving perception and action // *Behavioral and brain sciences*. 2007. Vol. 30. Iss. 2. P. 189–239.
8. *Foss-Feig J.H.* An extended multisensory temporal binding window in autism spectrum disorders / J.H. Foss-Feig, L.D. Kwakye, C.J. Cascio, C.P. Burnette, H. Kadivar, W.L. Stone, M.T. Wallace // *Experimental Brain Research*. 2010. Vol. 203. № 2. P. 381–389.
9. *Grave de D.D.J., Bruno N.* The effect of the Muller-Lyer illusion on saccades is modulated by spatial predictability and saccadic latency // *Experimental Brain Research*. 2010. Vol. 203. № 4. P. 671–679.
10. *Guerraz M.* Perceived versus actual head-on-trunk orientation during arm movement control / M. Guerraz, J. Navarro, F. Ferrero, J. Cremieux, J. Blouin // *Experimental Brain Research*. 2006. Vol. 172. № 2. P. 221–229.
11. *Horst A.C., van Lier R., Steenbergen B.* Mental rotation task of hands: differential influence number of rotational axes // *Experimental Brain Research*. 2010. Vol. 203. № 2. P. 347–354.
12. *Kammers M.P.M., van der Ham I.J.M., Dijkerman H.C.* Dissociating body representations in healthy individuals: Differential effects of a kinaesthetic illusion on perception and action // *Neuropsychologia*. 2006. Vol. 44. Iss. 12. P. 2430–2436.
13. *Kirsch W., Hoffmann J.* Asymmetrical intermanual transfer of learning in a sensorimotor task // *Experimental Brain Research*. 2010. Vol. 202. № 4. P. 927–934.
14. *Poliakoff E.* Introduction to special issue on body representation: feeling, seeing, moving and observing // *Experimental Brain Research*. 2010. Vol. 204. № 3. P. 289–293.
15. *Priot A.-E.* Adaptation of egocentric distance perception under telestereoscopic viewing within reaching space / A.-E. Priot, R. Laboissiere, O. Sillan, C. Roumes, C. Prablanc // *Experimental Brain Research*. 2010. Vol. 202. № 4. P. 825–836.
16. *Schmitz G.* Adaptation of eye and hand movements to target displacements of different size / G. Schmitz, O. Bock., V. Grigorova, M. Ilieva // *Experimental Brain Research*. 2010. Vol. 203. № 2. P. 479–484.

17. *Tsakiris M.* My body in the brain: A neurocognitive model of body-ownership // *Neuropsychologia*. 2010. Vol. 48. Iss. P. 703–712.
18. *Verleger R.* The left visual-field advantage in rapid visual presentation is amplified rather than reduced by posterior-parietal rTMS / R. Verleger, F. Moeller, M. Kuniecki, K.S. Migasiewicz, S. Groppa, H.R. Siebner // *Experimental Brain Research*. 2010. Vol. 203. № 2. P. 355–365.
19. *Vignemont F.* Body schema and body image – Pros and cons // *Neuropsychologia*. 2010. Vol. 48. Iss. 3. P. 669–80.

### **Neurobiology of the system of internal representation of own body: introduction to the problem and applied aspects**

*Yu.S. Levik*

*doctor of biology, leading research fellow of the laboratory of psychological and neurobiological problems of adaptation in education, Moscow State University of Psychology and Education, head of the laboratory of neurobiology and motorial control, Institute for Information transmission Problem RAS, Moscow*

The role of the internal representation in the organization of motor behavior and sensory-motor interaction is discussed on the basis of recent publications. The brain won't be able to handle complex spatial-oriented movements, affecting many parts of the body, if the CNS does not create an internal representation of the controlled object — its internal model. The system of internal representation provides humans with such feelings as a sense of being inside one's own body, a sense of control of one's own actions, a sense of boundary between «me» and «not me», and body parts' belonging to a someone. The internal model provides operative control through such parameters as a common center of mass, which cannot be directly measured by any receptors. In addition to operative part the internal model should certainly include the conservative part, which is closely linked with persistent, immutable elements of the body scheme. The internal model of the body is not a unit, optimizing regulation, which, though less precise, could be accomplished without it. This model should be considered as essential and indispensable element in the regulation of posture and movement.

**Keywords:** the system of internal representation; body scheme; motor control; sensory-motor interaction.