

**АКТИВАЦИЯ СТРУКТУР МОЗГА ПО ДАННЫМ фМРТ
ПРИ ПРОСМОТРЕ ВИДЕОСЮЖЕТОВ И ПРИПОМИНАНИИ
ПОКАЗАННЫХ ДЕЙСТВИЙ**

© 2010 г. В.Л.Ушаков¹, В.М. Верхлютов², П.А.Соколов¹, М.В. Ублинский¹,
В.Б.Стрелец², А.Ю. Аграфонов³, А.В. Петряйкин³, Т.А. Ахадов³

¹ Национальный исследовательский ядерный университет «МИФИ», Москва

² Учреждение Российской академии наук

Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва

³ НИИ неотложной детской хирургии и травматологии, Москва

e-mail: verkhliutov@mail.ru

Поступила в редакцию 10.08.2010 г.

Принята в печать 18.10.2010 г.

Регистрировали фМРТ у 10 здоровых испытуемых добровольцев с использованием томографа с полем постоянного магнита 3Т. Для стимуляции применяли эмоционально спокойный и эмоционально вовлекающий видеосюжеты. Эксперимент состоял из семи серий: две серии при просмотре точки фиксации и двух видов видеосюжетов, одна серия при последовательном просмотре двух видов видеосюжетов, две серии при просмотре видеосюжетов с последующим припоминанием и две серии при просмотре точки фиксации с последующим припоминанием видеосюжетов.

Просмотр видеосюжетов вызывал наибольшую степень повышения метаболизма с локализацией в зрительной коре. При этом активация была более выражена при предъявлении эмоционально вовлекающего видеосюжета. Кроме затылочной доли в активность включались височная, теменная и, в меньшей степени, лобная кора. Активация моторной коры выявлялась не у всех испытуемых.

При последовательной демонстрации видеосюжетов обнаружен эффект «интерференции», при котором повышение метаболизма было минимальным.

Немедленное припоминание видеосюжетов после их просмотра вызывало наибольшую активацию задней лобной и моторной коры. Отставленное припоминание в наибольшей степени активировало передние отделы лобной коры. При припоминании отмечалось снижение метаболизма в зрительной коре. Наибольшее снижение в зрительной коре наблюдалось при немедленном припоминании. Немедленное и отставленное припоминание активировало структуры, связанные с поддержанием сознания, памятью и системой зеркальных нейронов.

Ключевые слова: фМРТ, зеркальные нейроны, память, сознание.

Activation of Brain Structures to fMRI Data when Viewing the Video-entries and Recall Shown

V.L. Ushakov, V.M. Verhlyutov, P.A. Sokolov, M.V. Ublinskiy,
V.B. Strelets, A.J. Agrafonov, A.V. Petryaykin, T.A. Akhadov.

*National Nuclear Research University «MEPHI», Moscow
Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology RAS, Moscow
Research Institute of Emergency Children's Surgery and Traumatology, Moscow
e-mail: verkhliutov@mail.ru*

fMRI in 10 healthy volunteers using a tomograph with a 3T field of constant magnet was recorded. Emotionally neutral and emotionally involving videos we used for stimulation. Registration consisted of seven series: two series when viewing the fixation point and two kinds of video clips, one series of a consequent viewing of the two types of video-clips, two series when watching videos with subsequent recall, and two series when viewing the fixation point, followed by recall of content online.

Viewing content online caused the greatest degree of metabolism increase localized in the visual cortex. This activation was more pronounced during the presentation of an emotionally involving video-clip. In addition to the occipital lobe, it actively involved temporal, parietal and to a lesser extent, frontal cortex. Activation of the motor cortex was detected only in some subjects.

The "interference" effect in which the increase in metabolism was minimal was observed during a consequent demonstration of video-clips.

Immediate recall of video-clips after viewing caused the greatest activation of the posterior frontal and motor cortex. Delayed recall activated mostly the anterior frontal cortex. There was a decrease of metabolism in the visual cortex during the recall. The greatest reduction in the visual cortex was observed during immediate recall. Immediate and delayed recall activated the structures associated with the maintenance of consciousness, memory and a system of mirror neurons.

Key words: fMRI, mirror neurons, memory, consciousness.

Исследование метаболизма мозга при демонстрации и припоминании видеосюжетов, представлении себя в качестве участника, выполняющего показанные действия, позволяет изучать активность комплекса структур мозга, участвующих в процессах поддержания сознания, сохранения и извлечения следов памяти, а также обучения путем подражания и ментального вовлечения в демонстрируемую деятельность [26].

Изменение метаболизма мозга при представлении о выполнении действий было уже показано, например, в работе Оуэна с соавторами [16]. При этом была отмечена активация премоторной, теменной и парагиппокампальной коры. Гиппокамп и прилегающие корковые структуры отвечают за воспроизведение следов памяти и ориентацию в пространстве путем создания внутренней модели окружающего мира, что подтверждается недавно открытыми «клетками места» [17, 27]. Теменная кора наряду с префронтальной корой и таламусом являются критическими для поддержания сознания [14, 15].

Ментальное вовлечение в деятельность связано с активацией зеркальных нейронов. Впервые зеркальные нейроны были описаны итальянскими нейрофизиологами Джакомо Риццолатти, Витторио Галлезе и Леонардо Фогасси из университета города Парма [9,12,18]. В зоне F5 головного мозга макак при микроэлектродных исследованиях были выявлены нейроны, которые отвечают усилением импульсной активности, как при самостоятельном хватании изюма, так и в случае, если обезьяне демонстрируют такое хватание экспериментатором или другим животным. Вопрос о «зеркальных нейронах» до сих пор дискутируется [4]. Ряд специалистов строго ограничивают функциональные возможности зеркальных нейронов, считая, что они связаны с целью движений [18]. Данные нейроны не активируются, если экспериментальное животное видит предмет или имитацию манипуляций с этим предметом [19]. В других случаях понятие «зеркальные нейроны» расширяется на функции подражания, эмпатии (сопереживания), понимание сознания другого (theory of mind), речи [5]. Речевая функция может быть

наиболее тесно связана с классическим представлением о «зеркальных нейронах», так как зона F5 у макак соответствует 44-му полю по Бродманну у человека или моторной речевой зоне Брока. Однако анатомическая и функциональная взаимосвязь при реализации психических функций заставила распространить понятие о системе «зеркальных нейронов» на другие отделы мозга [4]. Такие нейронные сети были выявлены в нижней теменной доле, в *pars opercularis* нижней лобной извилины, в верхней височной борозде, в премоторной коре, в области островка и миндалины. Одновременно вышеперечисленные структуры участвуют в реализации таких функций как поддержание сознания (теменная кора, префронтальная кора) с подключением таламуса [24] и памяти (часть структур системы «зеркальных нейронов»), с подключением медиальной височной доли (MTL) и гиппокампа [20, 21].

МЕТОДИКА

Для регистрации фМРТ использовали томограф фирмы Philips Achieva с полем сверхпроводящего магнита 3.0 Тл и мощностью радиочастотной катушки 80 мТл/м. Поле обзора (FOV) составляло 30 см.

Анализ фМРТ-сигналов производили на основе корреляционного анализа, моделью которого служила «блоковая парадигма». Три ступеньки активации (10 временных точек – базовая линия, 10 временных точек – активация) занимали 180 секунд функционального сканирования. За это время получали 60 временных срезов МРТ, охватывающих весь объем головного мозга с размером вокселя 2.4x2.4x4 мм. 2.4x2.4x4 мм.

Эксперименты проводили с использованием стимуляции двух типов видеосюжетов. В первом случае во время регистрации фМРТ испытуемым демонстрировали эмоционально вовлекающий видеосюжет («прыжок с парашютом» - видео серии 1), а во втором - эмоционально нейтральный видеосюжет («чтение лекции» - видео серии 2). Всего в эксперименте приняло участие 10 человек в возрасте от 18 до 30 лет. Все испытуемые дали свое

согласие на участие в экспериментах. Методика эксперимента одобрена комитетом по этике при ИВНД и НФ РАН.

Испытуемому демонстрировали 7 блоков стимуляции. Каждый блок состоял из трех предъявлений, разделенных на две части по 30 сек. Вначале испытуемому через дисплей демонстрировали точку фиксации или видеосюжет, а затем демонстрировали видеосюжет или испытуемый должен был вспомнить видеосюжет и представить себе выполнение показанных действий. В первом блоке демонстрировали точку фиксации и видеосюжет «прыжок с парашютом» (экспериментальное задание 1). Во втором блоке предъявляли точку фиксации и видеосюжет «чтение лекции» (экспериментальное задание 2). В третьем блоке точку фиксации меняли на видеосюжет «чтение лекции», за которым следовал видеосюжет «прыжок с парашютом» (экспериментальное задание 3). В четвертом блоке после видеосюжета «прыжок с парашютом» испытуемый должен представить себя в качестве субъекта, выполняющего соответствующее показанному видеосюжету действие (экспериментальное задание 4). Пятый блок был аналогичен четвертому с заменой видеосюжета на «чтение лекции» (экспериментальное задание 5). В шестом и седьмом блоках после просмотра точки фиксации испытуемый представлял себя в качестве субъекта, выполняющего действия - «прыжок с парашютом» (экспериментальное задание 6) и «чтение лекции» (экспериментальное задание 7).

Обработку результатов проводили с помощью программного обеспечения SPM 8 [7]. Определяли зоны гемодинамического ответа с уровнем значимости $p < 0.05$. На основе кластерного анализа были локализованы кластеры (скопления) BOLD-контрастных вокселей (рис. 1) и вычислены их координаты в Тайларах-пространстве [22].

Идентифицировали структуры мозга и корковые поля по Бродманну с использованием программы Talairach Client [13]. В качестве параметра, связанного со степенью активации, подсчитывали сумму вокселей для всех испытуе-

мых, достоверно указывающих на повышение или понижение степени активации с принадлежностью к определенной анатомической структуре.

Статистическую оценку различий изменений метаболизма для зон мозга в группе испытуемых проводили с использованием одностороннего Т-теста.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Распределение сумм всех вокселей МРТ-сканов, уровень контраста которых достоверно отличался ($p < 0.05$) от базовой величины, в зависимости от их локализации и парадигм эксперимента представлены в таблицах (табл.1-4). Воксели были распределены по отношению их локализации к определенным анатомическим структурам мозга (табл. 1,3) или корковым полям по Бродманну (табл. 2-3). Парадигмы стимуляции, описанные выше в разделе «методика», обозначены цифрами 1-7.

В таблицах 1 и 2 приведены данные о повышении метаболизма. Снижение метаболизма не обнаружили при пассивном просмотре видеосюжетов (экспериментальные задания 1,2). Таким образом, в таблицах 3 и 4 представлены данные о снижении метаболизма при экспериментальных заданиях 3-7.

Наибольшие суммы вокселей активации для всех видов стимуляции наблюдали в средней затылочной извилине, в клиновидной дольке и прилегающих к ней областях, в задней затылочной извилине, в медиальной височной извилине, в задней височной извилине, в передней лобной извилине (табл.1), что соответствует 19,18,37,39,10 корковым полям по Бродманну (табл.3).

Максимальное повышение метаболизма отмечается при пассивном просмотре видеосюжетов (табл. 1,3). При этом видеоклип «прыжок с парашютом» вызывал больший эффект, чем видеоклип «чтение лекции» ($p < 0.01$). Последовательный просмотр видеосюжетов вызывал наименее значительное повышение метаболизма, чем их отдельный просмотр. У одного

испытуемого данная экспериментальная парадигма вызывала как повышение, так и снижение метаболизма.

При немедленном припоминании и представлении показанных действий повышение метаболизма было минимальным. Отставленное припоминание и представление показанных действий снова повышало уровень метаболизма, но не за счет сенсорных областей коры головного мозга (табл. 1,3). В этом случае, кроме поля 18 (по Бродманну), подключались другие области - корковые поля 6, 8, 9, 13, 39 и гиппокамп. Отставленное припоминание и представление показанных действий в видеоклипе «прыжок с парашютом» вызывало больший эффект, чем отставленное припоминание и представление показанных действий в видеоклипе «чтение лекции» ($p < 0.05$).

Наиболее отчетливая активация суммарно для всех парадигм эксперимента наблюдалась в корковых полях 6,7,9,10,18,19,37,39. Эти корковые поля занимают наибольшую площадь, и их активность легче всего обнаружить. Для более детального анализа зоны мозга были сгруппированы по отношению к определенной его функции. Выделили зоны, связанные с поддержанием сознания, «зеркальными нейронами», сенсорными функциями и памятью. Активность корковых полей, согласно их функциональной принадлежности и в зависимости от парадигмы эксперимента, показана на рис.2,А. Активация сенсорных зон достоверно ($p < 0.01$) снижалась при припоминании и последовательной демонстрации видеоклипов. При припоминании достоверно повышалась ($p < 0.05$) активность структур, связанных с «зеркальными нейронами» и функцией памяти. Демонстрация видеоклипа «прыжок с парашютом» достоверно повышала ($p < 0.05$) активность «зеркальных нейронов» в сравнении с их активностью при демонстрации видеосюжета «чтение лекции». Такая же реакция отмечалась со стороны структур, участвующих в поддержании сознания и уровня внимания. Метаболизм последних достоверно возрастал ($p < 0.05$) при отсроченном припоминании и представлении показанных действий в сравнении с немедленным припоминанием и представлением.

Разнонаправленная тенденция наблюдалась в префронтальной коре для полей 9 и 10. Активность рострального 10-го поля была достоверно выше ($p < 0.05$) при отсроченном припоминании в сравнении с 9-м полем (рис. 2,Б).

Максимальное снижение метаболизма при выполнении экспериментальных парадигм 3-7 происходило (табл. 3,4) в средней затылочной извилине, в клиновидной дольке и прилегающих к ней областях, в задней затылочной извилине, в фузиформной извилине, в язычковой извилине, что соответствует 18,19,37,17 корковым полям по Бродманну. Наибольшее снижение метаболизма наблюдалось при немедленном припоминании и представлении показанных действий (экспериментальное задание 4 в табл. 3,4) в видеоклипе «прыжок с парашютом», а наименьшее - при последовательном просмотре двух видов видеоклипов (экспериментальное задание 3 в табл. 3,4). Основной вклад в снижение метаболизма вносили 18-е и 19-е сенсорные зрительные поля по Бродманну.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ.

При просмотре испытуемыми видеоклипов наблюдается преобладание активации сенсорных областей, что свидетельствует о большей нагрузке на перцептивную систему в сравнении с когнитивным блоком. Степень этой нагрузки на сенсорные области коры возрастает при ментальном вовлечении и сопереживании испытуемого во время демонстрации видеоклипа «прыжок с парашютом». В то же время, нейтральный видеосюжет «чтение лекции» вызывает качественно мало отличимую реакцию от фМРТ-сигнала при простой функциональной нагрузке - «открывание глаз» [1]. Активное сопереживание ведет к включению системы «зеркальных нейронов» и, возможно, к усилению процессов фиксации следов памяти в неокортексе [6]. Таким образом, эффективность сохранения следов памяти и степень реакции нейронных сетей, реализующих чувство эмпатии, может быть связано с объемом активации сенсорных областей [25]. В наших экспериментах данное предположение подтверждается вовлечением сенсорных корковых полей при отложенном

припоминании и представлении показанных действий. В этом случае большую активацию сенсорных областей вызывает припоминание сюжета «прыжок с парашютом» (экспериментальные задания 6,7 на рис.2,А и табл. 1,2), т.е. возможна обратная зависимость, когда усиление активации зеркальных нейронов приводит к увеличению объема активации сенсорных полей коры.

Минимальное повышение метаболизма при последовательной демонстрации двух видов видеоклипов говорит о том, что через небольшой промежуток времени активируются одни и те же структуры, создавая эффект «интерференции», который в большей степени обусловлен блоковой парадигмой, чем физиологическими процессами. Блоковая парадигма позволяет определить относительный уровень оксигенации крови по превышению магниторезонансного сигнала на момент подачи стимула в сравнении с базовым уровнем. Преобладание активации при последовательной демонстрации обусловлено тем, что первым демонстрируется ментально менее вовлекающий видеоклип «чтение лекции» (экспериментальное задание 5 на рис.2,А и табл. 1,2).

Немедленное припоминание характеризуется выраженным снижением метаболизма в сенсорных областях (экспериментальное задание 4,5 в табл. 3,4), которое частично компенсируется активностью корковых полей, содержащих «зеркальные нейроны», участвующих в поддержании сознания и процессах консолидации памяти (экспериментальное задание 4,5 в табл. 1,2). Основная активность наблюдается в премоторной (6 поле по Бродманну) и префронтальной коре (9 и 47 поле по Бродманну). Поле 6 и 47 по Бродманну относится к системе «зеркальных нейронов», поле 9 участвует в поддержании сознания и уровня внимания [11]. Это поле также связано с гиппокампом через периринальную и энторинальную кору. Дополнительно, но в меньшей степени, при немедленном припоминании реагируют корковые поля, связанные с системой «зеркальных нейронов» (7, 8, 13, 39, 44 поля по Бродманну), обеспечивающие уровень сознания (7, 8, 10, 39 поля по Бродманну) и память (7, 8, 13, 19, 20 поля по Бродманну). Функции, связанные со всеми

вышеперечисленными корковыми полями, частично перекрываются. Полностью перекрываются функции для 7-го (теменная кора) и 8-го (префронтальная кора) полей по Бродманну. Специфическими реакциями являются: для «зеркальных нейронов» - активация зоны Брока (44-е поле по Бродманну), для поддержания уровня сознания - включение 10 префронтального поля, для сохранения следов памяти - активация 19 и 20 корковых полей (по Бродманну). Как 19, так и 20 поле имеют непосредственное отношение к распознаванию образов [2].

При отсроченном припоминании требуется большая степень активации префронтальной коры. Расположенное ближе к лобному полюсу 10 поле активируется в большей степени, чем 9 поле при немедленном припоминании (рис.2,Б), что подтверждает предположения о возможной роли префронтальной коры в реализации кратковременной и долговременной памяти [6]. Префронтальная кора имеет связи с гиппокампом через поле 9 и через nucleus reuniens в таламусе [25].

Другой особенностью отсроченного припоминания является существенный объем активации сенсорной коры (18 и 19 поля по Бродманну) (экспериментальные задания 6,7 в табл. 1,2). Одновременно, при отсроченном припоминании в других участках сенсорной коры наблюдается снижение метаболизма (экспериментальные задания 6,7 в табл. 3,4), но менее выраженное, чем при немедленном припоминании (экспериментальные задания 4,5 в табл. 3,4). Таким образом, при припоминании активируется та часть сенсорной коры, которая может быть ответственна за воспроизведение внутренних образов. Степень вовлечения «зеркальных нейронов» и структур, связанных с поддержанием уровня сознания, также растет при отсроченном припоминании, что доказывает волевые усилия испытуемых для представления ими показанных действий. В целом, отсроченное припоминание и представления демонстрируемых действий можно характеризовать как более активный процесс со стороны когнитивного блока, чем при немедленном представлении просмотренного видеосюжета.

Активацию гиппокампа можно обнаружить только при припоминании (экспериментальные задания 5,6 в табл. 2), но это не может служить доказательством отсутствия активности гиппокампа при других парадигмах эксперимента. Следует учесть малый объем гиппокампа и низкое разрешение функционального сканирования в наших экспериментах. Для получения более достоверных данных об активности этой структуры необходима специализированная прицельная методика регистрации [28]. Кроме этого, в нашем случае практически при всех парадигмах (экспериментальные задания 1,2,4,5,6,7 в табл. 2) обнаруживается активность парагиппокампальной коры, через которую реализуются реципрокные связи гиппокампа со многими отделами неокортекса [3]. Активность корковых полей, связанных с энторинальной и парагиппокампальной корой, заметна как при просмотре (7, 19, 21, 22 поля по Бродманну), так и при припоминании (8, 9, 11, 13, 46 поля по Бродманну) видеосюжетов. Таким образом, полученные экспериментальные данные не противоречат предположениям об интегрирующей роли гиппокампа при реализации декларативной памяти [21, 23].

Полученные результаты доказывают возможность исследования «зеркальных нейронов» с использованием фМРТ. Активность кортикальных полей, содержащих «зеркальные нейроны», возрастает при увеличении активации сенсорных областей во время демонстрации видеоклипов (экспериментальные задания 1,2 в табл.2). С другой стороны, одной из причин усиления активации сенсорных областей может быть включение «зеркальных нейронов», связанное с эмоционально вовлекающим сюжетом видеоклипа, что находит свое подтверждение в анализе активации при отсроченном припоминании и представлении показанных действий (рис. 2,А) (экспериментальные задания 6,7 в табл.2). Кроме этого, обнаруживается их роль в усилении работы структур, участвующих в сохранении и воспроизведении следов памяти (рис. 2,А,Б) (экспериментальные задания 4,5,6,7 в табл. 1,2). Можно предположить влияние структур, связанных с поддержанием сознания и уровня внимания, на процессы активации

«зеркальных нейронов» (рис. 2,А) (экспериментальные задания 6,7 в табл.1,2). В этом случае, припоминание эмоционально менее яркого видеосюжета требует больших волевых усилий от испытуемых, что приводит к росту активности структур, регулирующих уровень сознания (рис. 2,А) (экспериментальные задания 4,5,6,7 в табл.2) [8, 10, 25].

ВЫВОДЫ

1. Степень активации сенсорной коры зависит от ментальной вовлеченности испытуемого в просматриваемый видеосюжет, что может быть связано с более выраженной активацией «зеркальных нейронов» и структур, связанных с поддержанием сознания и уровня внимания.
2. Регистрация фМРТ при просмотре видеосюжетов и представлении себя в качестве участника, выполняющего показанные действия, демонстрирует, что процесс воспроизведения следов памяти и процесс представления сопровождается активацией префронтальной и сенсорной коры, что подтверждает возможность хранения следов памяти в неокортексе.
3. Эффективность процессов сохранения следов памяти может быть связана со степенью и объемом активации «зеркальных нейронов» и структур, связанных с поддержанием сознания и уровня внимания.
4. При пассивном восприятии видеосюжетов и их припоминании активируются разные области сенсорной коры, что свидетельствует о возможности создания ментальных структур при участии префронтальной, теменной и специфических участков сенсорной коры.
5. Показана возможная роль префронтальной коры (поле 10 по Бродманну) в извлечении следов из долговременной памяти.

Работа выполнена в рамках Государственного контракта П376 и П1265 по ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009 – 2013 годы и при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 08-06-00393-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Болдырева Г.Н., Жаворонкова Л.А., Шарова Е.В., Буклина С.Б., Мигалев А.С., Пяшина Д.В., Пронин И.Н., Корниенко В.Н.* фМРТ–ЭЭГ- исследование реакций мозга здорового человека на функциональные нагрузки. Физиология человека. 2009. 35(3):20-30.
2. *Верхлютов В.М., Ушаков В.Л., Стрелец В.Б.* Снижение латентности компонента вызванных потенциалов N170 у человека при повторном предъявлении изображений лиц. Журн. высш. нервн. деят. 2009, 59(3):272-282.
3. *Силькис И.Г.* Участие трисинаптического гиппокампального пути в формировании нейронных отображений «объект-место». Журн.высш.нервн.деят. 2009, 59(6):643-659.
4. *Bonaiuto J., Arbib M.A.* Extending the mirror neuron system model, II: what did I just do? A new role for mirror neurons. Biol. Cybern. 2010. 102(4):341-359.
5. *Buccino G., Binkofski F., Riggio L.* The mirror neuron system and action recognition. Brain Lang. 2004. 89(2):370-376.
6. *Edin F., Klingberg T., Johansson P., McNab F., Tegnér J., Compte A.* Mechanism for top-down control of working memory capacity. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2009. 106(16):6802-6807.
7. *Friston K.J., Ashburner J., Kiebel S.J., Nichols T.E., Penny W.D.* Statistical Parametric Mapping: The Analysis of Functional Brain Images. Academic Press, 2007.
8. *Fyhn M., Fyhn M., Molden S., Witter M.P., Moser E.I., Moser M.B.* Spatial representation in the entorhinal cortex. Science. 2004. 305:1258 –1264.
9. *Gallese V., Fadiga L., Fogassi L., Rizzolatti G.* Action recognition in the premotor cortex. Brain. 1996. 119(Pt2):593-609.
10. *Hafting T., Fyhn M., Molden S., Moser M.B., Moser E.I.* Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. Nature. 2005. 436:801– 806.

11. *Han J.H., Kushner S.A., Yiu A.P., Hsiang H.L., Buch T., Waisman A., Bon-tempi B., Neve R.L., Frankland P.W., Josselyn S.A.* Selective erasure of a fear memory. *Science*. 2009. 323(5920):1492-1496.
12. *Iacoboni M., Woods R.P., Brass M., Bekkering H., Mazziotta J.C., Rizzolatti G.* Cortical mechanisms of human imitation. *Science*. 1999. 286(5449):2526-2528.
13. *Lancaster J.L, Woldorff M.G., Parsons L.M., Liotti M., Freitas C.S., Rainey L., Kochunov P.V., Nickerson D., Mikiten S.A., Fox P.T.* Automated Talairach Atlas labels for functional brain mapping. *Human Brain Mapping*. 2000. (10):120-131.
14. *Laureys S., Antoine S., Boly M., Elinx S., Faymonville M.E., Berré J., Sadzot B., Ferring M., De Tiège X., van Bogaert P., Hansen I., Damas P., Mavroudakis N., Lambermont B., Del Fiore G., Aerts J., Degueldre C., Phillips C., Franck G., Vincent J.L., Lamy M., Luxen A., Moonen G., Goldman S., Maquet P.* Brain function in the vegetative state. *Acta. Neurol. Belg.* 2002. 102(4):177-185.
15. *Monti M.M., Vanhaudenhuyse A., Coleman M.R., Boly M., Pickard J.D., Tshibanda L., Owen A.M., Laureys S.* Willful modulation of brain activity in disorders of consciousness. *N. Engl. J. Med.* 2010. 362(7):648-649.
16. *Owen A.M., Coleman M.R., Boly M., Davis M.H., Laureys S., Pickard J.D.* Detecting awareness in the vegetative state. *Science*. 2006. 313(5792):1402.
17. *Palmer L., Lynch G.* A Kantian view of space. *Science*. 2010. 328(5985): 1487–1488.
18. *di Pellegrino G., Fadiga L., Fogassi L., Gallese V., Rizzolatti G.* Understanding motor events: a neurophysiological study. *Exp. Brain Res.* 1992. 91(1):176-180.
19. *Rizzolatti G., Fadiga L., Gallese V., Fogassi L.* Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 1996. 3(2):131-141.
20. *Scoville W.B., Milner B.* Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiatry.* 1957. 20:11–21.

21. *Squire L.R.* Memory and the hippocampus: a synthesis from findings with rats, monkeys, and humans. *Psychol. Rev.* 1992. 99:195–231.
22. *Talairach J., Tournoux P.* Co-planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain. N.Y. Thieme Medical Publishers Inc. 1988.
23. *Todd J.J., Fougner D., Marois R.* Visual short-term memory load suppresses temporo-parietal function activity and induces intentional blindness psychological. *Science.* 2005. 16 (12): 965–972.
24. *Verkhlyutov V.M., Gapienko G.V., Ushakov V. L., Portnova G. V., Verkhlyutova I.A., Anisimov N. V., Pirogov Yu. A.* MRI morphometry of the cerebral ventricles in patients with attention deficit hyperactivity disorder. *Neurosci. Behav. Physiol.* 2010. 40 (3): 295-305.
25. *Vertes R.P., Hoover W.B., Szigeti-Buck K., Leranth C.* Nucleus reuniens of the midline thalamus: link between the medial prefrontal cortex and the hippocampus. *Brain Res. Bull.* 2007. 71(6):601-609.
26. *Wang J., Wai Y., Weng Y., Ng K., Huang Y.Z., Ying L., Liu H., Wang C.J.* Functional MRI in the assessment of cortical activation during gait-related imaginary tasks. *Neural. Transm.* 2009.116(9):1087-1092.
27. *Wills T.J., Cacucci F., Burgess N., O'Keefe J.* Development of the hippocampal cognitive map in preweanling rats. *Science.* 2010. 328(5985):1573–1576.
28. *Zeineh M.M., Engel S.A., Thompson P.M., Bookheimer S.Y.* Dynamics of the hippocampus during encoding and retrieval of face-name pairs. *Science.* 2003. 299:577–580.

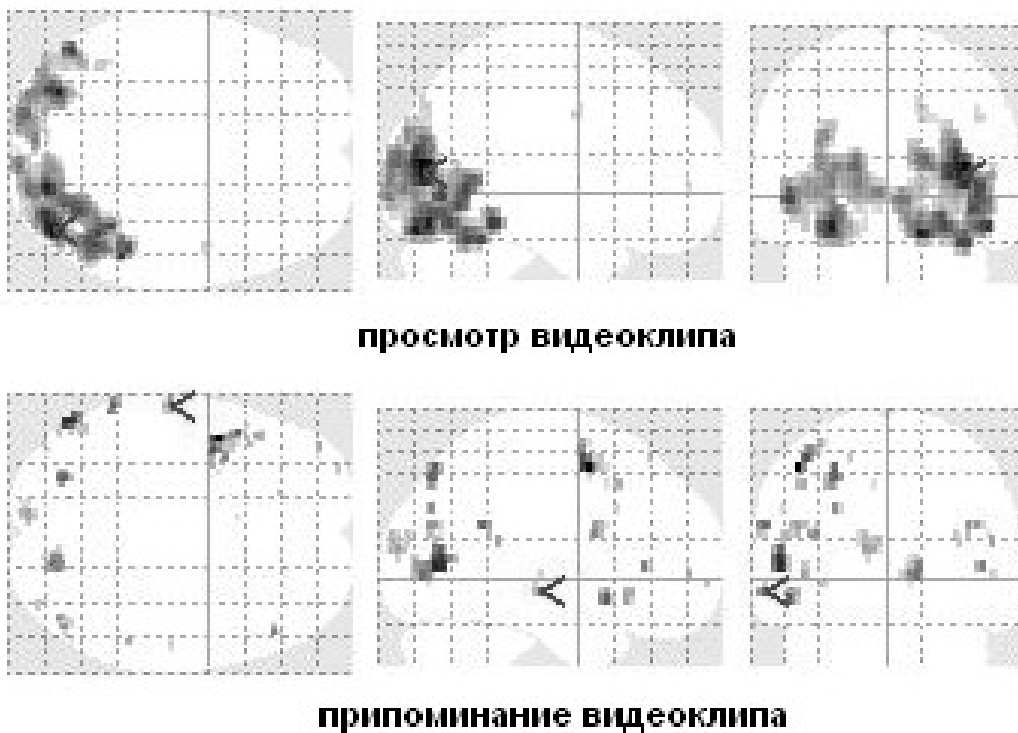


Рис. 1 Кластеры (сгущения) и отдельные воксели активации при просмотре и припоминании видеоклипа. Координатная сетка соответствует Тайлерах-пространству. Локализация наибольшего кластера указана стрелкой.

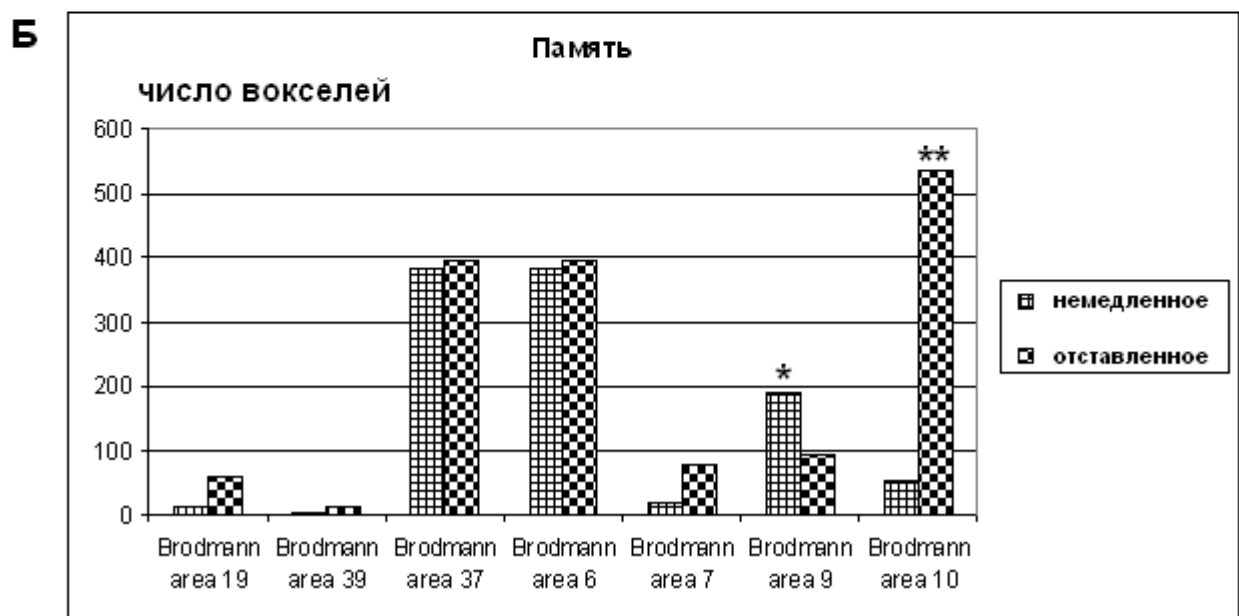
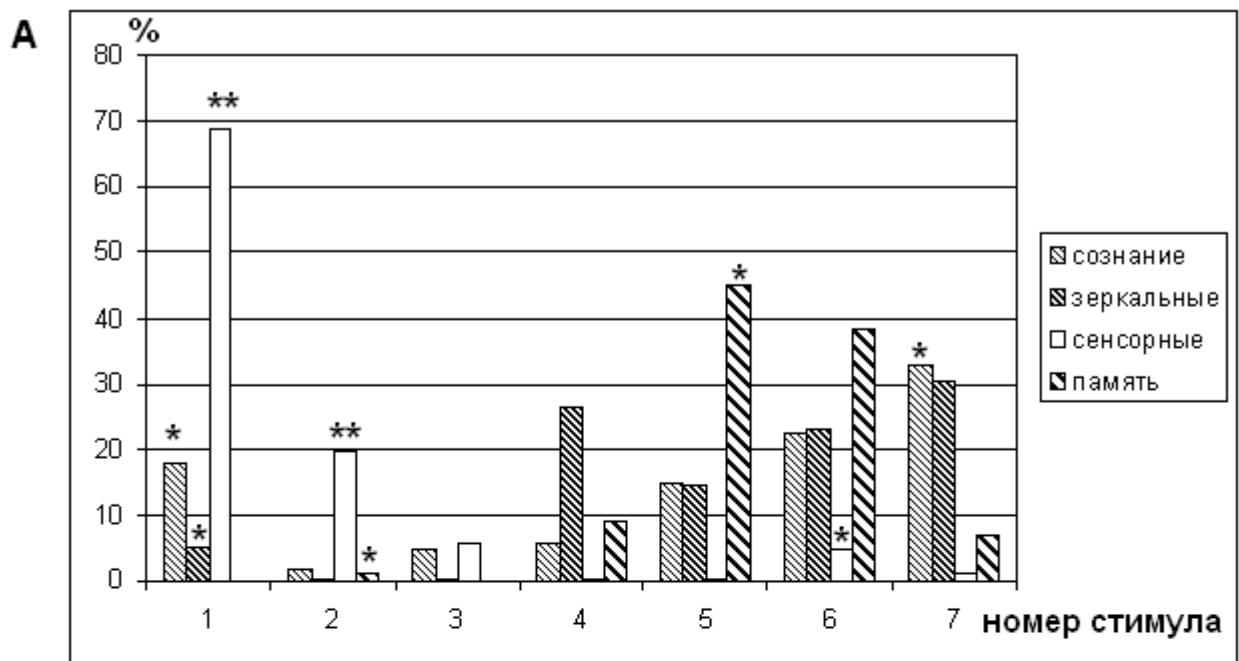


Рис. 2 Степень активации структур мозга в зависимости от вида стимуляции.

А - объем активации в зависимости от экспериментального задания 1-7 (объяснения в тексте).

Б – степень активации при немедленном и отставленном припоминании в корковых полях 19,39,37,6,7,9,10 по Бродманну (объяснения в тексте).

Табл.1 Число вокселей активации для анатомических структур в зависимости от экспериментального задания.*

Номер блока стимуляции	1	2	3	4	5	6	7	Σ
Angular Gyrus	0	0	0	1	0	82	2	85
Anterior Cingulate	0	0	0	0	2	0	21	23
Caudate	0	0	10	12	0	3	0	25
Cerebellar Tonsil	0	1	0	0	0	2	0	3
Cingulate Gyrus	0	0	5	0	7	0	1	13
Clastrum	0	0	0	0	0	0	5	5
Culmen	675	98	3	0	0	0	0	776
Cuneus	0	1424	109	27	11	39	2	1612
Declive	3118	36	79	0	4	24	0	3261
Extra-Nuclear	0	0	0	0	0	0	2	2
Fusiform Gyrus	257	57	51	3	0	4	0	372
Inferior Frontal Gyrus	0	0	0	61	25	26	78	190
Inferior Occipital Gyrus	1713	1143	12	0	0	3	0	2871
Inferior Parietal Lobule	45	0	1	6	1	3	37	93
Inferior Semi-Lunar Lobule	0	0	0	1	0	0	0	1
Inferior Temporal Gyrus	2374	289	56	3	16	12	6	2756
Insula	11	0	0	11	3	146	0	171
Lentiform Nucleus	1	0	0	0	0	0	0	1
Lingual Gyrus	32	19	316	0	0	8	27	402
Medial Frontal Gyrus	0	2	0	185	85	81	52	405
Middle Frontal Gyrus	3	23	1	0	61	0	200	288
Middle Occipital Gyrus	4384	383	726	0	0	1478	59	7030
Middle Temporal Gyrus	1014	65	132	28	0	19	71	1329
Parahippocampal Gyrus	48	2	0	13	55	9	4	131
Postcentral Gyrus	33	0	2	17	26	8	0	86
Posterior Cingulate	0	0	26	2	0	21	0	49
Precentral Gyrus	5	0	2	15	104	11	25	162
Precuneus	163	11	18	0	0	16	60	268
Pyramis	0	0	0	0	14	0	0	14
Sub-Gyral	0	0	0	3	5	2		10
Superior Frontal Gyrus	3	0	0	175	245	401	471	1295
Superior Occipital Gyrus	0	0	4	0	0	0	14	18
Superior Parietal Lobule	97	0	50		5	0	10	162
Superior Temporal Gyrus	48	67	0	11	0	14	24	164
Supramarginal Gyrus	0	0	0	16	0	0	7	23
Thalamus	0	0	0	8	1	3	0	12
Transverse Temporal Gyrus	0	0	0	1	0	0	0	1
Tuber	0	0	0	0	0	19	0	19
Uncus	0	0	0	1	0	1	0	2
Всего вокселей при соответствующей парадигме стимуляции	14024	3620	1603	600	670	2435	1178	24130

*1- точка фиксации/«прыжок», 2- точка фиксации/«лекция», 3- «лекция»/«прыжок», 4-«прыжок»/припоминание, 5-«лекция»/припоминание, 6-точка фиксации/припоминание «прыжка», 6 – точка фиксации/припоминание «лекции».

Таб.2 Число вокселей активации для корковых полей (по Бродманну) в зависимости от экспериментального задания.*

Номер блока стимуляции	1	2	3	4	5	6	7	Σ
Amygdala	0	2	0	0	0	0	0	2
Brodmann area 1	0	0	0	1	0	0	0	1
Brodmann area 10	0	0	0	18	72	214	321	625
Brodmann area 11	3	0	0	0	2	72	25	102
Brodmann area 13	24	0	0	11	3	135	3	176
Brodmann area 17	6	184	2	1	0	0	0	193
Brodmann area 18	4551	1787	178	1	11	729	56	7313
Brodmann area 19	6210	1038	458	12	0	13	47	7778
Brodmann area 2	0	0	0	0	4	1	0	5
Brodmann area 20	0	1	0	8	15	6	5	35
Brodmann area 21	57	56	0	3	1	2	7	126
Brodmann area 22	21	64	0	0	6	7	24	122
Brodmann area 23	0	0	0	1	0	0	0	1
Brodmann area 29	0	0	0	1	0	21	0	22
Brodmann area 30	0	0	75	7	8	2	0	92
Brodmann area 31	8	0	32	0	5	0	0	45
Brodmann area 32	0	0	0	5	4	1	21	31
Brodmann area 34	0	0	0	0	8	1	0	9
Brodmann area 36	0	0	0	0	12	0	1	13
Brodmann area 37	402	72	201	0	2	11	3	691
Brodmann area 38	0	0	2	4	5	1	8	20
Brodmann area 39	894	8	2	13	53	98	55	1123
Brodmann area 4	0	0	0	0	60	0	0	60
Brodmann area 40	45	0	1	17	7	3	53	126
Brodmann area 41	2	1	0	0	0	1	0	4
Brodmann area 42	15	0	0	1	0	1	0	17
Brodmann area 43	0	0	0	0	4	0	0	4
Brodmann area 44	0	0	0	12	5	9	0	26
Brodmann area 45	0	0	0	0	18	0	9	27
Brodmann area 46	2	0	1	10	1	6	5	25
Brodmann area 47	0	0	0	111	4	10	46	171
Brodmann area 5	0	0	1	0	0	5	0	6
Brodmann area 6	6	4	2	221	162	178	220	793
Brodmann area 7	273	3	75	16	5	13	67	452
Brodmann area 8	0	1	0	11	11	6	116	145
Brodmann area 9	0	20	0	47	143	24	68	302
Caudate Body	0	0	10	7	0	0	0	17
Caudate Tail	0	0	0	5	2	0	0	7
Hippocampus	0	0	0	0	5	27	0	32
Lateral Geniculum Body	0	0	0	0	0	2	0	2
Mammillary Body	0	0	0	0	0	1	0	1
Pulvinar	0	0	0	8	0	0	0	8
Putamen	1	0	0	0	0	0	0	1
Subthalamic Nucleus	0	0	0	0	0	2	0	2
Всего вокселей при соответствующей парадигме стимуляции	12520	3241	1040	552	638	1602	1160	20753

*Номер блока стимуляции соответствует парадигме в табл.1.

Таб.3 Число вокселей инактивации для анатомической структуры в зависимости от экспериментального задания.*

Номер блока стимуляции	3	4	5	6	7	Σ
Caudate	0	1	0	0	0	1
Cerebellar Tonsil	0	1	1	0	0	2
Cingulate Gyrus	0	14	0	23	0	37
Culmen	20	5	0	3	0	28
Cuneus	12	505	318	182	72	1089
Declive	107	93	1521	20	164	1905
Fusiform Gyrus	1	3022	120	2	77	3222
Inferior Frontal Gyrus	0	0	0	1	1	2
Inferior Occipital Gyrus	30	1726	242	245	798	3041
Inferior Parietal Lobule	0	73	0	0	0	73
Inferior Semi-Lunar Lobule	0	5	0	0	0	5
Inferior Temporal Gyrus	0	133	9	16	10	168
Insula	21	0	0	1	1	23
Lentiform Nucleus	0	0	3	0	14	17
Lingual Gyrus	118	262	403	462	320	1565
Medial Frontal Gyrus	1	6	6	47	29	89
Middle Frontal Gyrus	35	17	24	42	30	148
Middle Occipital Gyrus	171	6711	1662	303	570	9417
Middle Temporal Gyrus	63	480	0	0	2	545
Parahippocampal Gyrus	0	1	7	19	50	77
Posterior Cingulate	41	1	21	0	5	68
Precentral Gyrus	0	0	0	14	0	14
Precuneus	11	79	5	44	31	170
Superior Frontal Gyrus	11	50	92	316	70	539
Superior Occipital Gyrus	0	0	0	2	0	2
Superior Parietal Lobule	0	12	27	0	0	39
Superior Temporal Gyrus	0	44	0	36	36	116
Supramarginal Gyrus	0	0	0	99	0	99
Thalamus	3	60	1	0	0	64
Tuber	0	0	0	4	3	7
Uvula	0	0	2	18	14	34
Всего вокселей при соответствующей парадигме стимуляции	645	13301	4464	1899	2297	22606

*Номер блока стимуляции соответствует парадигме в табл.1.

Таб.4 Число вокселей инактивации для корковых полей (по Бродманну) в зависимости от экспериментального задания.*

Номер блока стимуляции	3	4	5	6	7	Σ
Brodmann area 10	12	68	38	289	46	453
Brodmann area 11	0	3	73	40	5	121
Brodmann area 13	21	0	0	0	3	24
Brodmann area 17	0	11	307	287	192	797
Brodmann area 18	170	5354	2101	638	1130	9393
Brodmann area 19	214	3489	159	271	599	4732
Brodmann area 2	0	0	0	0	1	1
Brodmann area 20	0	0	0	15	14	29
Brodmann area 21	0	20	0	7	2	29
Brodmann area 22	1	44	0	36	0	81
Brodmann area 29	0	0	21	0	5	26
Brodmann area 30	2	2	0	0	1	5
Brodmann area 31	41	72	0	28	0	141
Brodmann area 34	0	0	0	0	0	0
Brodmann area 36	0	0	0	0	0	0
Brodmann area 37	0	3399	0	1	6	3406
Brodmann area 39	1	3	0	0	0	4
Brodmann area 40	0	73	0	99	2	174
Brodmann area 46	0	0	0	0	0	0
Brodmann area 47	0	0	0	0	0	0
Brodmann area 6	34	0	0	18	1	53
Brodmann area 7	23	0	0	39	0	62
Brodmann area 8	0	0	0	0	0	0
Brodmann area 9	0	0	12	40	2	54
Caudate Body	0	0	0	1	0	1
Caudate Tail	0	1	0	0	0	1
Hippocampus	0	0	7	0	0	7
Lateral Geniculum Body	0	0	2	0	0	2
Lateral Globus Pallidus	0	0	0	0	14	14
Pulvinar	3	53	0	0	0	56
Putamen	0	0	3	0	0	3
Всего вокселей при соответствующей парадигме стимуляции	522	12592	2723	1809	2023	19669

*Номер блока стимуляции соответствует парадигме в табл.1.