СИБИРСКИЙ ПСИХОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

SIBERIAN JOURNAL OF PSYCHOLOGY

№ 82

Зарегистрирован Министерством Российской Федерации по делам печати, телерадиовещания и средств массовых коммуникаций (свидетельство о регистрации ПИ № 77-12789 от 31 мая 2002 г.)

Журнал включен в «Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук», Высшей аттестационной комиссии

Томск
2021

16+

ISSN 1726-7080 (Print)
ISSN 2411-0809 (Online)

Учредитель – Томский государственный университет

«Сибирский психологический журнал» является научно-практическим изданием, публикует оригинальные статьи по различным отраслям психологии. «Сибирский психологический журнал» публикует результаты завершенных оригинальных исследований в различных областях современной психологии, ранее нигде не публиковавшиеся и не представленные к публикации в другом издании. Решение о публикации принимается научной редакцией после рецензирования, учитывая соответствие тематике журнала, актуальность проблемы, научную и практическую новизну и значимость, профессионализм выполнения работы, качество подготовки и оформления материала. Официальные языки журнала: русский и английский. Средний срок рассмотрения рукописи 3–6 месяцев.

«Сибирский психологический журнал» выходит ежеквартально. Публикации осуществляются на некоммерческой основе. Все опубликованные материалы находятся в свободном доступе.

Журнал индексируется: eLIBRARY.RU; Web of Science Core Collection's Emerging Sources Citation Index; Scopus

Адрес редакции и издателя: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, Томский государственный университет, сайт **http://journals.tsu.ru/psychology**

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Главный редактор – Лукьянов О.В. (Томский государственный университет, Томск). E-mail: lukyanov7@gmail.com

Алексеевская Е.О. – ответственный секретарь редакции журнала (Томский государственный университет, Томск). E-mail: sibjornpsy@gmail.com

Богомаз С.А. (Томский государственный университет, Томск); **Бохан Т.Г.** (Томский государственный университет, Томск); **Кабрин В.И.** (Томский государственный университет, Томск); **Карнышев А.Д.** (Иркутский государственный университет, Иркутск); **Козлова Н.В**. (Томский государственный университет, Томск); **Краснорядцева О.М.** (Томский государственный университет, Томск); **Серый А.В.** (Кемеровский государственный университет, Кемерово)

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Асмолов А.Г. (МГУ имени М.В. Ломоносова, федеральное государственное автономное учреждение «Федеральный институт развития образования», Москва, Россия); **Бохан Н.А.** (Томский национальный исследовательский медицинский центр Российской академии наук, Томск, Россия); **Вассерман Л.И.** (Санкт-Петербургский научно-исследовательский психоневрологический институт имени В.М. Бехтерева, Санкт-Петербург, Россия); **Галажинский Э.В.** (Томский государственный университет, Томск, Россия); **Гарбер И.Е**. (Саратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского, Саратов, Россия); **Зинченко Ю.П**. (МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия); **Знаков В.В**. (Институт психологии РАН, Москва, Россия); **Ковас Ю.** (Голдсмитс, Университет Лондона, Лондон, Великобритания); **Лаги Ф.** (Римский университет Ла Сапиенца, Рим, Италия); **Ломбардо К.** (Римский университет Ла Сапиенца, Рим, Италия); **Лучиди Ф.** (Римский университет Ла Сапиенца, Рим, Италия); **Малых С.Б.** (Психологический институт РАО, Москва, Россия); **Такушян Г.** (Фордхемский университет, Нью-Йорк, США); **Тхостов А.Ш.** (МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия); **Ушаков Д.В.** (Институт психологии РАН, Москва, Россия)

Издательство: Издательство Томского государственного университета
Редактор Шумская Е.Г.; редакторы-переводчики: Лукьянова Е.О., Стайпек А.А., Горенинцева В.Н.; оригинал-макет Шумской Е.Г.; дизайн обложки: Кривцова Л.Д.

Подписано в печать 14.12.2021 г. Формат 70x100$^{1}/_{16}$. Усл.-печ. л. 16,8. Тираж 50 экз. Заказ № 4843. Цена свободная.

Дата выхода в свет 17.12.2021 г.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании Издательства Томского государственного университета. 634050, пр. Ленина, 36, Томск, Россия
Тел.: 8(382-2)–52-98-49; 8(382-2)–52-96-75. Сайт: http://publish.tsu.ru. E-mail: rio.tsu@mail.ru

© Томский государственный университет, 2021

ABOUT SIBERIAN JOURNAL OF PSYCHOLOGY

Founder – Tomsk State University
The scientific journal "Siberian journal of psychology" publishes the results of the completed original researches (theoretical and experimental manuscripts) in different areas of contemporary psychology which have not been published before in this or any other edition. Besides, it includes descriptions of conceptually new methods of research, round-up articles on particular topics and overviews.
The Editorial Board of the "Siberian journal of psychology" commits to the internationally accepted principles of publication ethics expressed.
International standard serial edition number: **ISSN 1726-7080 (Print), ISSN 2411-0809 (Online)**
Language: Russian, English
Publications are on non-commercial basis (FREE).
Open access
Term of publication: 3–12 months
Abstractingand Indexing: eLIBRARY.RU; Emerging Sources Citation Index (Web of Science Core Collection's); Scopus.

Contact the Journal
Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation
http://journals.tsu.ru/psychology/en/

Editor-in-Chief – Oleg V. Lukyanov, Dr. Sci. (Psychol.), Tomsk State University, Russia.
E-mail: lukyanov7@gmail.com
Executive secretary – Ekaterina O. Alekseevskaya, Tomsk State University, Russia.
E-mail: sibjornpsy@gmail.com

EDITORIAL COUNCIL

S.A. Bogomaz (Tomsk State University, Tomsk, Russia); **T.G. Bokhan** (Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation); **V.I. Kabrin** (Tomsk State University, Tomsk, Russia); **A.D**. **Karnyshev** (Irkutsk State University, Irkutsk, Russia); **N.V. Kozlova** (Tomsk State University, Tomsk, Russia); **O.M. Krasnorjadtseva** (Tomsk State University, Tomsk, Russia); **A.V. Seryy** (Kemerovo State University, Kemerovo, Russia)

EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

A.G. Asmolov (Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia); **N.A. Bokhan** (Mental Health Research Institute, Tomsk, Russia); **L.I. Vasserman** (St. Petersburg Research Institute of neuropsychiatric named Bekhterev, St. Petersburg, Russia); **E.V. Galazhinsky** (Tomsk State University, Tomsk, Russia); **I.E**. **Garber** (Saratov NG Chernyshevskii State University, Saratov, Russia); **Iu.P. Zinchenko** (Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia); **V.V**. **Znakov** (Institute of Psychology of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia); **Yu. Kovas** (Goldsmiths, University of London, London, UK); **F. Laghi** (Sapienza University of Rome, Rome, Italy); **C. Lombardo** (Sapienza University of Rome, Rome, Italy); **F. Lucidi** (Sapienza University of Rome, Rome, Italy); **S.B. Malykh** (Psychological Institute Russian Academy of Education, Moscow, Russia); **H. Takooshian** (Fordham University, New York, USA); **A.Sh**. **Tkhostov** (Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia); **D.V. Ushakov** (Institute of Psychology of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia)

PUBLISHER:
Tomsk State University Press (Tomsk State University, Tomsk, Russia)
Editor E.G. Shumskaya; editor-translators: E.O. Lukyanova, A.A. Stipek; V.N. Gorenintseva; camera-ready copy E.G. Shumskaya; cover design L.D. Krivtsova.

Passed for printing 14.12.2021. Format 70x108$^{1}/_{16}$. Conventional printed sheets 16,8. Circulation – 50 copies. Order N 4843.

36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation. Tel. +7(382-2)–52-98-49. http://publish.tsu.ru. E-mail: rio.tsu@mail.ru

Сибирский психологический журнал.
2021. № 82. С. 54–81. DOI: 10.17223/17267080/82/4

УДК 159.946.2

ПСИХОЛОГИЧЕСКИЕ И ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ОБУЧЕНИЯ ДВИГАТЕЛЬНЫМ НАВЫКАМ[1]

И.С. Поликанова[a, b], С.В. Леонов[a], Ю.И. Семенов[c], А.А. Якушина[a], В.А. Клименко[a]

[a] *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, 119991, Россия, Москва, Ленинские горы, д. 1*
[b] *Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», 101000, Россия, Москва, ул. Мясницкая, д. 20*
[c] *Научно-образовательный центр ГБУ «Академия наук Республики Саха (Якутия)», 677007, Россия, Якутск, пр. Ленина, д. 33*

Систематизированы и проанализированы данные, касающиеся психологических и психофизиологических аспектов формирования моторных навыков, представлены основные виды моторного обучения и их особенности в условиях нормы и патологии двигательной системы, описаны основные этапы формирования моторных навыков. Показана роль зеркальных нейронов в моторном обучении – в образных представлениях моторных действий, интеграции наблюдаемых движений с собственным моторным репертуаром и др.

Ключевые слова: моторные навыки; моторное обучение; двигательная система; зеркальные нейроны; имплицитное обучение; эксплицитное обучение.

Введение

Моторное обучение – это сложный и комплексный процесс, направленный на изучение новых моторных навыков и их совершенствование за счет практики и тренировки [1]. В моторном обучении участвует большое количество систем организма, в том числе целый комплекс мозговых структур. На процесс формирования моторных навыков влияет множество факторов, включая специфику осваимого навыка, опыт и стаж испытуемого в выполнении аналогичных навыков и др. В настоящее время принято считать, что один из основных механизмов, лежащих в основе моторного обучения, связан с работой зеркальных нейронов.

Настоящий обзор посвящен психологическим и психофизиологическим исследованиям в области изучения моторного обучения, а также связи данного процесса с системой зеркальных нейронов, лежащей в основе имплицитного обучения, или обучения по аналогии.

[1] Исследование выполнено при финансовой поддержке РНФ в рамках научного проекта № 19-78-10134.

Моторное обучение можно условно разделить на сознательный и целенаправленный процесс приобретения и улучшения моторных навыков и на генетически запрограммированный и неосознаваемый процесс. Во втором случае мы говорим о непрерывном совершенствовании движений, начинающемся с момента рождения и длящемся в течение всей жизни человека. Способность держать голову у младенца, ползание, ходьба, бег, тонкая моторика пальцев и другие движения являются результатом такого моторного обучения. Миллионы повторений в течение жизни таких привычных движений, как, например, ходьба или движения руками, делают их плавными, точными и автоматическими.

Моторное обучение как сознательный и целенаправленный процесс также повсеместно встречается в нашей жизни – письмо, рисование, спорт, игра на музыкальных инструментах, вождение машины, езда на велосипеде и другие виды деятельности.

Виды моторного обучения и их специфика

Виды моторного обучения

Моторное обучение часто разделяют на имплицитное и эксплицитное. Имплицитное (скрытое, неявное) обучение происходит бессознательно, пассивно (без использования инструкций или правил), оно минимально задействует такие когнитивные процессы, как внимание и рабочая память [2, 3]. Результатом имплицитного обучения являются абстрактные представления об осваиваемом моторном навыке, которые не поддаются вербализации. Наиболее часто используемым типом имплицитного обучения является обучение по аналогии. Эксплицитное знание, наоборот, поддается осознанию и вербализации, но в то же время оно ресурсозатратно со стороны произвольного внимания и рабочей памяти [2]. В спортивной практике, к примеру, ведутся дискуссии относительно того, какой подход является более эффективным. Это связано в том числе с тем, что даже профессиональные спортсмены в условиях высокого стресса могут показывать снижение эффективности выполнения спортивной деятельности. Некоторые ученые объясняют такое ухудшение результативности атлетов воздействием стресса, в результате которого наблюдается сбой работы автоматического выполнения навыка и происходит апеллирование к эксплицитным знаниям – инструкциям, на основе которых было изначально освоено моторное движение [4, 5]. Таким образом, в целях противодействия стрессовым факторам нужна минимизация эксплицитного знания, а соответственно, и эксплицитного обучения [1].

Освоить моторный навык имплицитным способом можно на основе использования парадигмы двойной задачи, когда испытуемые выполняют моторное движение (например, повторяют за тренером) и параллельно выполняют второстепенную задачу (например, когнитивную) [1]. В результате имплицитного освоения навыка обучающиеся не осознают базовые

структурные правила, регулирующие механику их движений. Моторные навыки, полученные таким образом, обладают рядом преимуществ, в частности устойчивостью к воздействию стрессовых факторов. Однако такие навыки могут обладать и рядом недостатков, например тормозящим воздействием вторичных заданий на процесс обучения [5, 6].

Вместе с тем данный подход сложно применим в реальной спортивной практике с прикладной точки зрения, поскольку такая методология является обременительной, утомительной, а также может снизить мотивацию у начинающих спортсменов [2]. В качестве решения проблемы C. Liao и R. Masters предлагают использование обучения по аналогии, или метафоры [3]. Исследователи полагают, что этот тип имплицитного обучения будет более эффективным, поскольку, с одной стороны, дается понятная схема действия – аналогия или метафора, а с другой стороны, такая схема не позволяет вербализовывать правила выполнения навыка.

В работе Liao и Masters было показано, что моторные навыки в случае обучения на основе аналогии (метафоры) идентичны навыкам, освоенным классическим имплицитным методом, и при введении дополнительной задачи не показывают ухудшения результативности, в отличие от «эксплицитной» группы [Ibid.].

Похожие результаты были получены в работах T. Buszard и соавт. [7] и J. Poolton и соавт. [5], в которых показано, что если моторный навык получен явно (эксплицитно), то условия двойной задачи могут нарушить выполнение движения. Если же моторный навык освоен с помощью аналогии (имплицитно), условия двойной задачи не будут влиять на производительность действия [Ibid.].

Аналогичный эффект был показан и в условиях выполнения сложных задач в настольном теннисе [Ibid.]. Авторы исследования показали, что имплицитная стратегия является намного более эффективной в случае принятия сложного решения о выборе направления удара по мячу. В случае же простой задачи эффективность имплицитной и эксплицитной стратегий была одинаковой. Авторы предполагают, что данный эффект связан со снижением ресурсозатрат при обработке информации и выборе решения в случае моторного обучения на основе аналогии (имплицитная стратегия).

Предпочтение использования имплицитной или эксплицитной стратегии может определяться различными факторами, в частности, как показано в работе J. Maxwell и соавт., – количеством совершаемых испытуемыми ошибок во время обучения [8]. Авторы показали, что чем больше ошибок во время обучения моторному навыку совершают испытуемые, тем с большей вероятностью они предпочтут использовать эксплицитную стратегию обучения, поскольку она позволяет им вербализовать правила. Вместе с тем уменьшение числа ошибок в процессе обучения стимулирует использование неявных (имплицитных) процессов обучения, которые при отвлечении внимания практически не влияют на результативность.

При сравнении результативности имплицитного и эксплицитного моторного обучения важно также понять, насколько долго сохраняются эф-

фекты обучения. J. Maxwell и соавт. была показана аналогичная эффективность использования как эксплицитных, так и имплицитных стратегий освоения моторных навыков по прошествии длительного времени. Однако во время обучения «имплицитная» группа в целом показывала худшие результаты по сравнению с «эксплицитной» [9].

Таким образом, мы можем сделать несколько выводов. Во-первых, моторное обучение делится на имплицитное (неявное) и эксплицитное (явное). В первом случае у человека формируются абстрактные невербализированные представления о навыке, а во втором, наоборот, – набор вербализованных правил. При выполнении моторного навыка в обычных условиях не имеет значения, каким способом получены знания – имплицитным или эксплицитным. Однако в стрессовых условиях, а также в условиях необходимости одновременного решения нескольких задач более эффективным и стабильным является навык, полученный имплицитными методами. Кроме того, имплицитный подход является более эффективным в случае различных двигательных нарушений за счет меньших ресурсозатрат со стороны сознания и рабочей памяти. В спортивной практике использование имплицитного обучения на основе аналогии (метафоры) для приобретения двигательных навыков также будет более эффективным и целесообразным по сравнению с классическими имплицитными методами на основе двойной задачи.

Специфика моторного обучения при патологиях моторной системы

Специфику моторного обучения достаточно четко можно проследить при различных патологиях двигательной системы, поскольку это позволяет лучше понять центральные механизмы организации движений. Генез нарушений двигательной системы весьма широк – это могут быть и врожденные нарушения, и приобретенные, они могут затрагивать как мотонейроны и мышечную мускулатуру, так и мозговые структуры (мозжечок, базальные ганглии, моторные области коры и др.).

В работе B. Steenbergen и соавт. было показано, что моторное обучение на основе имплицитной стратегии является более эффективным для лиц с нарушенной динамикой движений или ухудшением рабочей памяти (например, при церебральном параличе или у пожилых лиц) [10]. Авторы обосновывают это меньшей задействованностью рабочей памяти при имплицитном обучении.

В работе L. Boyd и соавт. изучалось влияние эксплицитного и имплицитного моторного обучения у здоровых испытуемых, а также у лиц с поражением базальных ганглиев, в частности скорлупы (*putamen*), в результате инсульта [11]. Обе группы сначала осваивали последовательность моторных действий на основе имплицитного подхода. Половине испытуемых предоставлялась также эксплицитная информация (явная), а другой половине – нет. Трехдневная тренировка моторного навыка с предоставлением эксплицитной информации оказала различный эффект на разные группы

испытуемых. У группы с поврежденными базальными ганглиями эксплицитная (явная) информация препятствовала имплицитному обучению. В группе здоровых добровольцев эксплицитная информация, наоборот, помогла в освоении имплицитного моторного навыка. Авторы приходят к выводу, что целостность базальных ганглиев может быть решающим фактором в определении эффективности использования явной информации (инструкции, правила и др.) для неявного (имплицитного) изучения моторных навыков. Одним из возможных объяснений этому авторы считают высокую задействованность рабочей памяти при использовании эксплицитной информации, в том числе для обучения моторным навыкам.

В другой работе L. Boyd и соавт. изучалась специфика имплицитного обучения у лиц с повреждением мозжечка (односторонним мозжечковым инсультом) в сравнении с контрольной группой [12]. Авторы показали, что у лиц с односторонним мозжечковым инсультом наблюдается повышение пространственной точности осваиваемого навыка. Вместе с тем у них выявлен устойчивый дефицит во временных (темпоральных) параметрах осваиваемого навыка. При этом данный эффект проявляется не латерализовано, а происходит изменение схемы тела для обеих конечностей. Авторы предполагают, таким образом, что мозжечок участвует в формировании прогностических стратегий относительно времени моторных реакций (но не их точности).

Таким образом, мы видим, что при нарушениях двигательной системы более эффективным подходом является имплицитное моторное обучение, поскольку оно менее ресурсозатратно со стороны когнитивных функций.

Этапы моторного обучения и их мозговая организация

Моторное обучение, или обучение двигательным навыкам, как правило, измеряется уменьшением времени реакции и числа ошибок при выполнении заданного движения, а также изменением синергии и кинематики движений [13, 14]. Психофизиологические исследования показали, что существует два отдельных этапа формирования моторных навыков: ***ранний этап*** – быстрая стадия обучения, когда улучшения эффективности можно увидеть за одну тренировку, и ***поздний этап*** – медленная стадия обучения, на данном этапе дальнейшие улучшения могут наблюдаться по прошествии нескольких тренировок (несколько недель практики) [15–17]. Между данными этапами проходит процесс консолидации [13]. К примеру, в исследованиях [18, 19] было показано, что через 6 часов после тренировки отмечается повышение эффективности без какой-либо дополнительной практики.

Современные нейровизуализационные исследования позволяют более подробно изучить, какие именно мозговые структуры задействованы в процессе моторного обучения на раннем и позднем этапах [20]. Вместе с тем до сих пор нет однозначного понимания мозговых механизмов, лежащих в основе моторного обучения [13]. Большинство исследователей сходятся

во мнении, что на раннем этапе моторного обучения больше принимают участие такие структуры, как префронтальная кора, передняя поясная извилина, задняя теменная, первичная моторная кора, кора и ядра мозжечка, базальные ганглии (в частности, скорлупа), а также таламус [17, 21]. Длительные эффекты моторного обучения больше связаны с повышением активации в первичной соматосенсорной и моторной коре, а также базальных ганглиях (скорлупе) [Ibid.].

В настоящее время получено достаточно много согласованных данных о том, что активация в мозжечке и базальных ганглиях (стриатуме) наблюдается как на раннем этапе, так и на более поздних этапах моторного обучения. При этом многие исследователи отмечают, что активация мозжечка наблюдается в основном на раннем этапе обучения [22–24], по мере приобретения навыка данная активация уменьшается, а при автоматизации навыка почти полностью исчезает [23, 25–28]. В ряде исследований показано также, что на ранних стадиях моторного обучения наблюдается активация базальных ганглиев (стриатума), поскольку приходится задействовать рабочую память и когнитивные процессы [24, 28, 29]. Вместе с тем другие исследования показывают, что более высокая активация стриатума наблюдается, когда навык уже освоен [22, 26, 29]. При этом, в отличие от мозжечка, во время обширной моторной практики не наблюдается снижения активации в стриатуме.

Предполагается, что стриатум (в частности, скорлупа) и моторные области коры больших полушарий являются критически значимыми для долговременного хранения моторных навыков, тогда как активация мозжечка более характерна для ранних этапов освоения навыков. Предполагается, что на ранних этапах освоения моторного навыка мозжечок может быть вовлечен в регулирование кинематики движений в соответствии с сенсорным входом для получения точного движения [13].

L. Ungerleider и соавт. с использованием фМРТ показали, что изучение последовательных движений пальцами приводит к медленно развивающейся реорганизации в первичной моторной коре (M1) в течение нескольких недель [30]. Этим изменениям предшествуют более быстрые и динамичные изменения в мозжечке, стриатуме и некоторых других областях мозга.

Отслеживание времени активации различных мозговых структур, связанных с моторным обучением в процессе эксплицитного (явного) обучения на протяжении одного месяца, было исследовано S. Lehericy и соавт. с использованием высокоразрешающей (3Т) фМРТ [31]. Четырнадцать праворуких здоровых добровольцев должны были ежедневно тренироваться в течение 15 минут. Отрабатываемый моторный навык представлял последовательность из восьми движений левой рукой. Сеансы фМРТ проводились в 1-й, 14-й и 28-й дни. Авторы показали, что по мере освоения моторного навыка при эксплицитном обучении активация смещается от ассоциативных к сенсомоторным областям стриопаллидарной системы, что свидетельствует о сохранении моторных навыков в сенсомоторных областях базальных ганглиев, способствуя быстрому выполнению упражнений.

В контексте изучения мозговых механизмов моторного обучения важно понимать, что особенности моторного обучения сильно зависят от целого комплекса факторов, включая характеристики самой задачи, опыт испытуемого, а также от того, является ли осваиваемый навык новым или это адаптация уже имеющегося навыка.

Так, к примеру, структуры мозга, участвующие в сенсомоторных реакциях, и структуры мозга, участвующие в выполнении тестов с задержкой времени реагирования (serial reaction time task), будут различаться. R. Hardwick и соавт. провели аналитическое исследование данной темы и показали, что при выполнении сенсомоторных задач наблюдается бóльшая активация в базальных ганглиях и мозжечке, в то время как при выполнении задач с задержкой времени реагирования была показана бóльшая активация в корковых структурах и таламусе [20]. При этом активация левой дорсальной премоторной коры (left dorsal premotor cortex) наблюдалась в обоих случаях. Авторы полагают, что именно левая задняя премоторная кора является критически значимой при моторном обучении.

J. Doyon и соавт. отмечают, что изменения в мозговой активности при моторном обучении зависят также и от того, изучает ли испытуемый какую-то новую моторную последовательность или же он адаптирует уже приобретенные двигательные навыки [32]. Изучение мозговых процессов, которые происходят при корректировке или адаптации уже усвоенного навыка, является весьма важным. В настоящее время однозначное мнение по данному вопросу отсутствует – одни исследования показывают, что при адаптации усвоенного моторного навыка вначале происходит активация стриатума, после которой наблюдается активация мозжечка [33]. Однако другие исследования, наоборот, свидетельствуют, что сначала наблюдается активация мозжечка, а уже потом – стриатума [23, 26, 34].

На основе представленной информации мы можем сделать несколько обобщений и выводов. В моторном обучении выделяется два отдельных этапа приобретения навыков: ранний этап – улучшения эффективности можно увидеть за одну тренировку; более поздний этап – медленная стадия обучения, которая длится несколько недель. В моторном обучении принимает участие целый комплекс мозговых структур; в частности, решающее значение для приобретения и сохранения различных моторных навыков играют стриатум, мозжечок, двигательные области лобной коры. Однако какие именно структуры будут задействованы в процессе моторного обучения, зависит от различных факторов – этапа обучения (ранний или поздний), характера самого навыка, опыта испытуемого, новизны навыка. На раннем этапе больше принимают участие такие структуры, как дорсолатеральная префронтальная кора, передняя поясная извилина, задняя теменная, первичная моторная кора, кора и ядра мозжечка, базальные ганглии (скорлупа), таламус. Длительные эффекты моторного обучения больше связаны с повышением активации в левой первичной соматосенсорной и моторной коре, а также базальных ганглиях (скорлупе правого полушария). При эксплицитном моторном обучении происходит постепенное

смещение активации ассоциативных зон к сенсомоторным областям, что свидетельствует о сохранении моторных навыков в сенсомоторных областях базальных ганглиев, способствуя быстрому выполнению упражнений. Также участвующие в моторном обучении структуры мозга зависят от характера самой моторной задачи. Так, например, в простых сенсомоторных задачах наблюдается бóльшая активация в базальных ганглиях и мозжечке, в то время как при выполнении задач с задержкой времени реагирования (serial reaction time task) наблюдается активация в таламусе и корковых структурах – первичной моторной коре, премоторной или префронтальной коре (контралатерально выполняющей действие руке). При этом активация левой дорсальной премоторной коры (left dorsal premotor cortex) наблюдается в обоих типах задач, в связи с чем данную область считают критически значимой при моторном обучении.

Система зеркальных нейронов движения: мозговая организация и ее роль в моторном обучении

Зеркальные нейроны и моторная система человека. Функции и мозговые механизмы. Критики теории зеркальных нейронов

Важным направлением в области изучения моторного обучения и нейрофизиологии движений является система зеркальных нейронов.

Впервые зеркальные нейроны были обнаружены и описаны итальянским нейрофизиологом Джакомо Риццолатти (Giacomo Rizzolatti) в 1996 г. [35–38]. Риццолатти с помощью введенных микроэлектродов в префронтальную кору больших полушарий макаки обнаружил нейроны, возбуждающиеся при выполнении определенного действия или при наблюдении за выполнением этого же действия другим животным [38]. Изначально зеркальные нейроны были обнаружены в премоторной коре (зоне F5 или поле 44 по Бродману), затем в нижней теменной доле (поле 40) и верхней височной борозде (поля 22 и 38 по Бродману). В настоящее время появляются данные о нахождении зеркальных нейронов и в других отделах мозга [39]. Зеркальные нейроны активируются во время подражания – воспроизведения субъектом движений, действий, поведения другого субъекта [Там же. С. 4]. Некоторые ученые предполагают, что посредством подражания зеркальные нейроны вовлечены в такие процессы, как эмпатия (способность понимать эмоции других путем сопереживания), язык и речь человека и других животных, понимание чужого сознания (или модель психического, или теория намерений) и др. [39, 40].

В исследовании R. Hari и соавт. с использованием магнитоэнцефалографии было обнаружено подавление активности 15–25 Гц, которая наблюдается в прецентральной моторной коре во время выполнения, а также (в меньшей степени) во время наблюдения за манипулированием объектом [41]. Это является дополнительным доказательством того, что наблюдение и выполнение действия имеют общие нейронные субстраты.

Эволюционный смысл зеркальных нейронов (в частности, зеркальных нейронов движения, активирующихся при выполнении движения или наблюдении за выполнением этого движения другим человеком) состоит в следующем. Поскольку набор двигательных актов, различных движений и навыков у взрослого организма чрезвычайно широк, то система обучения движениям на основе наблюдения и повторения позволяет значительно ускорить и облегчить процесс обучения двигательным навыкам. Это особенно важно, если учитывать общее количество мышц в организме (у человека 630 мышц [42]). Система зеркальных нейронов является врожденной. В этом можно убедиться, например, наблюдая за младенцами, которые уже в первые минуты после родов способны имитировать некоторые движения взрослых (к примеру, движения головы) [43]. Это означает, что в зрительной системе младенца на врожденном уровне есть система распознавания мышц лица, которая, в свою очередь, связана с двигательными центрами [44].

Особенно важное значение в системе зеркальных нейронов играет вентральная премоторная кора больших полушарий, которая является частью префронтальной коры больших полушарий [45–46].

Вентральная премоторная кора человека перекрывается, по крайней мере частично, с областью Брока в доминирующем полушарии головного мозга, которая участвует в речевых процессах, в частности в моторной организации речи. Зона Брока (поля 44 и 45 по Бродману) расположена в нижней лобной извилине. Не связанные с языком моторные функции зоны Брока включают сложные движения рук, ассоциативное сенсомоторное обучение и сенсомоторную интеграцию. Кроме того, эти области имеют связи с соседними премоторными зонами. Таким образом, система зеркальных нейронов структурно пересекается с областями мозга, участвующими в моторном обучении.

Предполагается, что система зеркальных нейронов может участвовать в распознавании полимодальных действий, а кроме того, может представлять собой предшественник языковой обработки. В ряде исследований действительно было показано, что эта зона активируется при наблюдении за выполнением сложных действий: во время жестикуляции [45–48], во время умственных вращений [48], во время мысленных образов захватных движений [26, 45, 49], во время подготовки движений пальцев на основе скопированного движения [50], во время визуализации и выполнения движений под визуальным контролем [20, 49, 51].

Еще одним важным, но еще недостаточно развитым направлением исследований в области изучения системы зеркальных нейронов, а также и моторного обучения, является направление, рассматривающее проблему потенциального вовлечения двигательной системы во время обработки предложений, связанных с действием. Исследование М. Теттаманти и соавт. с использованием фМРТ показало, что прослушивание предложений, выражающих действия, выполняемые с помощью рта, кисти и стопы, вызывает активацию различных областей премоторной коры [52]. Интересно,

что эти отдельные секторы совпадают, хотя и приблизительно, с активными во время наблюдения за действиями рук, рта и ступней [53]. Данные результаты подтверждают теорию, предполагающую, что понимание языка основывается на «воплощении» (embodiment). Согласно этой теории, понимание предложений, связанных с действием, подразумевает внутреннюю симуляцию действий, выражаемых глаголом, связанным с действием, опосредованным теми же моторными представлениями, которые участвуют в их фактическом исполнении [54]. Таким образом, мы можем распознать большое разнообразие действий, выполняемых другими людьми, просто сопоставляя наблюдаемые действия с нашей собственной двигательной системой. Нервным субстратом этого прямого сопоставления, посредством которого мы узнаем действия, совершаемые другими людьми, является система зеркальных нейронов. Эта система может также опосредовать обработку действий, когда они представлены через услышанные и прочитанные предложения, выражающие моторное содержание. Возможность распознавать действия независимо от способа их представления, наделенного зеркальной нейронной системой, делает эту систему возможным нейронным субстратом не только для социальных взаимодействий, но и, как недавно было предложено, для эмпатии и приписывания намерений другим людям [55].

Таким образом, результаты исследований показывают, что система зеркальных нейронов, которая включает в том числе и вентральную премоторную область и зону Брока, имеет важное значение в моторном обучении, выполняя такие функции, как распознавание движений, в том числе сложных полимодальных действий, умственные действия (моторные репрезентации), изучение явных и неявных двигательных последовательностей и др. Кроме того, она участвует в распознавании предложений, связанных с действием.

Говоря о зеркальных нейронах, важно отметить, что некоторые ученые считают не до конца обоснованным доказательство их наличия, хотя сама идея является очень интересной и привлекательной для объяснения большого количества явлений, включая обучение двигательным навыкам. В частности, некоторые исследователи полагают, что описанные в литературе случаи могут объясняться случайными явлениями, а сами нейроны при этом могут характеризоваться другими функциями [56, 57]. Другие ученые, к примеру А.В. Савельев, говорят о том, что сам принцип «зеркальности», или «отражения», был открыт задолго до Рицолатти, в частности в работах И.П. Павлова и Е.Н. Соколова [58]. Так, Е.Н. Соколовым были разработаны нейромодели, на основе которых еще в 1985 г. был сделан вывод о наличии зеркальных свойств почти у всех нейронов новой коры [59]. Таким образом, сам принцип наличия зеркальных нейронов ставится под сомнение.

Г. Хикок предполагает, что популярность гипотезы наличия зеркальных нейронов обосновывается простотой и понятностью объяснения многих феноменов: «...мы понимаем действие, потому что моторное представле-

ние этого действия активируется в нашем мозгу» (цит. по: [57. С. 1240]). К примеру, мы видим, как кто-то наливает жидкость из бутылки в стакан; это активирует моторное представление, связанное с нашим собственным опытом наливания жидкости, – и вуаля, у нас есть понимание [Там же]. Но при более подробном рассмотрении проблемы становится ясно, что она не так проста. Например, двигательный акт переливания жидкости из бутылки в стакан можно понимать как наливание, наполнение, опорожнение, опрокидывание, вращение, переворачивание, проливание (если жидкость не попала в стакан), нарушение / неприятие / отказ (если наливающему было приказано не наливать) и т.д. Моторная репрезентация не может различать диапазон возможных значений, связанных с таким действием [Там же].

Поскольку принципиально новых данных о выделении конкретного класса нейронов – зеркальных нейронов – за последнее время не получено, а полученные Рицолатти данные сделаны на обезъянах и напрямую переносить их на человека не очень обоснованно, то представляется более целесообразным говорить не об отдельном классе нейронов, а о наличили способности к отражению, механизм которого до настоящего времени до конца не понятен.

Моторно-перцептивный резонанс как объяснение работы зеркальных нейронов в моторном обучении

Как было описано ранее, зеркальные нейроны активируются как при выполнении действий, так и при наблюдении за ними. A. Lago-Rodriguez и соавт. предполагают, что в основе этого процесса лежит активация механизма моторно-перцептивного резонанса [60], который основывается на связи между восприятием и действием: во время наблюдения за действием механизм моторно-перцептивного резонанса активирует моторные программы, напоминающие наблюдаемое действие в моторном репертуаре наблюдателя [61].

Чтобы выучить какое-либо моторное действие на основе наблюдения за этим действием (визуальной модели действия), необходимо преобразовать визуальную информацию в моторные команды – так называемая визуально-моторная трансформация [62].

В качестве нейронной основы процесса визуально-моторной трансформации был предложен механизм моторного резонанса, связанный с активацией системы зеркальных нейронов [63]. Это также поддерживает гипотезу о том, что зеркальные нейроны позволяют человеку осваивать новые движения на основе визуальной информации в виде модели – визуальной модели исполнения [64].

Таким образом, зеркальные нейроны могут быть нейронной основой моторного обучения на основе наблюдения за счет механизма моторного резонанса, активирующего двигательные программы, напоминающие наблюдаемое действие [65].

В случае, когда исполнение действия и наблюдение за действием происходят одновременно, наблюдается взаимодействие между этими двумя процессами [66]. Механизм двигательного резонанса может объяснить влияние, которое восприятие оказывает на действие, так как он активирует двигательные программы, похожие на наблюдаемую двигательную модель. Однако этот механизм не учитывает взаимодействия между выполнением действия и восприятием действия. Альтернативный механизм был предложен S. Schutz-Bosbach и W. Prinz [67] – механизм перцептивного резонанса, активирующего перцептивную копию моторных действий, например, когда кого-то просят предсказать результат наблюдаемого действия, т.е. во время процесса антиципации [68, 69].

И моторный, и резонансный механизмы восприятия активируются при моторном обучения двигательным действиям на основе наблюдения: первый – во время наблюдения за действием, а второй – во время выполнения действия. Таким образом, зеркальные нейроны могут быть нейрофизиологической основой моторного обучения на основе наблюдения [63, 64]. Кроме того, зеркальные нейроны могут обосновывать улучшения в двигательных и перцептивных аспектах моторных навыков на основе наблюдения за движением [60].

Более того, в работе A. Lago-Rodriguez и соавт. показано, что визуально-моторный опыт (например, моторное обучение на основе наблюдения) приводит к более точным моторным командам [Ibid.]. Авторы предполагают, что совершенствование двигательных программ на основе моторного обучения с наблюдением приводит к более точному сенсорному прогнозированию, основанному на двигательных программах, активируемых механизмом моторного резонанса. Это согласуется, например, с результатами исследования, показывающими, что способность предсказывать результат наблюдаемого действия – броска дротика – выше, когда спортсмен наблюдает за собственными движениями (на видео), по сравнению с наблюдением бросков другим атлетом [68, 69].

Таким образом, в качестве одного из факторов, отличающих профессиональных атлетов от новичков, является способность к антиципации, которая связана с более высокой специализацией системы зеркальных нейронов [60]. Этот феномен был также изучен в работе S. Aglioti и соавт. на профессиональных баскетболистах [70]. Авторы сравнивали способность к антиципации у профессиональных атлетов, а также у тренеров, спортивных журналистов и новичков. Наилучшую способность к антиципации показали профессиональные спортсмены – они смогли точнее и быстрее предугадать, попадет мяч в корзину или нет. Также была показана более высокая эффективность спортсменов к антиципации по сравнению с другими группами даже до момента отпускания мяча из рук. Таким образом, профессиональные атлеты способны антиципировать движение другого игрока только по его кинематике.

В исследовании B. Calvo-Merino и соавт. с использованием фМРТ было изучено, насколько активация мозга при наблюдении за движениями, вы-

полняемыми другим человеком, зависит от того, умеет ли сам испытуемый выполнять это действие [71]. В данном исследовании приняли участие профессиональные танцовщики балета, капоэйры, а также контрольная группа. Сравнивалась активация мозга во время наблюдения за движениями в собственном или другом танцевальном стиле. Результаты показали значимые различия, что может говорить об эффекте «эксперта» при наблюдении за знакомыми наблюдателю движениями. Авторы обнаружили сильную двустороннюю активацию в премоторной коре и интрапариентальной борозде (intraparietal sulcus), правой верхней теменной доле и левой задней верхней височной борозде, когда профессиональные танцоры наблюдали движения, которым они сами обучены, по сравнению с наблюдением за движениями, которые они не умели выполнять. Авторы показали, что система зеркальных нейронов интегрирует наблюдаемые действия других людей с личным двигательным (моторным) репертуаром человека на основе двигательной симуляции.

Похожее исследование было проведено E. Cross и соавт. [72]. Они изучали, насколько чувствительно будут реагировать (по фМРТ) специфические области мозга профессиональных танцоров при воображении или наблюдении отрабатываемых движений в зависимости от количества практики. Танцоры тренировали движения в течение 5 недель. Запись фМРТ проводилась еженедельно. Когда танцоры наблюдали или воображали действия, которые выполняли другие танцоры, то наблюдалась активация в областях мозга, классически ассоциированных с представлением или наблюдением действия, включая нижнюю теменную кору, поясную извилину, дополнительную моторную кору, вентральную премоторную кору, первичную моторную кору и др. Критически значимыми для понимания движения (т.е. понимания, умеет ли танцор делать это движение) оказались нижняя теменная кора и вентральная премоторная кора.

С учетом изложенного, можно сделать вывод о том, что система зеркальных нейронов задействована в процессе моторного обучения, в частности в процессе наблюдательного обучения на основе распознавания полимодальных действий, участие в котором принимает премоторная кора головного мозга. Активация системы зеркальных нейронов может быть использована в качестве объяснения эффективности применения имплицитного моторного обучения, в частности обучения по аналогии. В основе работы системы зеркальных нейронов при выполнении и / или наблюдении действия лежит механизм моторно-перцептивного резонанса: при наблюдении или представлении действия активируются моторные программы, а при двигательной реализации действия активируются перцептивные ощущения и происходит уточнение сенсорных моделей навыка, что, в частности, приводит к более точной антиципации (например, у профессиональных спортсменов). Система зеркальных нейронов интегрирует наблюдаемые действия других людей с личным двигательными (моторным) репертуаром. Таким образом, система зеркальных нейронов лежит в основе антиципации – более профессиональные атлеты характеризуются более высокой специализацией системы зеркальных нейронов.

Участие системы зеркальных нейронов в моторном обучении в детском возрасте

Некоторые процессы и явления, связанные с двигательной системой человека, являются врожденными. Например, показано, что младенцы уже в первые минуты после родов способны имитировать некоторые движения взрослых [43]. Это, в свою очередь, говорит о врожденности ряда двигательных программ (самых элементарных), а также системы зеркальных нейронов и схемы тела. Но важно отметить, что младенцы могут повторять, т.е. «отзеркаливать», только те движения, которые являются врожденными. Соответственно, сложные движения они повторить, «отзеркалить», не могут. По мере онтогенетического развития, включая развитие мозга и моторной системы в целом, становится возможным выполнять более сложные двигательные программы. Это приводит к тому, что дети могут копировать более сложные движения и двигательные программы.

В онтогенетическом развитии мозга позже всего происходит развитие лобных отделов коры больших полушарий [Ibid.], а также таламо-фронтальной ассоциативной системы – областей мозга, связанных с развитием саморегуляции и когнитивного контроля, а также имеющих критически важное значение в моторном обучении на основе эксплицитных (явных) знаний [31, 73]. Когда мы говорим о формировании произвольных движений у взрослого человека, сначала формируется программа в таламо-фронтальной ассоциативной коре, которая затем разбивается на комплекс отдельных движений и передается в премоторную кору, а затем – в моторную, нейроны которой уже направляют импульсы в передние рога спинного мозга, а затем – на сами мышцы.

Как было показано ранее, эксплицитное (явное) моторное обучение характеризуется смещением активации по мере консолидации следов памяти от ассоциативных зон коры к сенсомоторным областям стриопаллидарной системы, что, в свою очередь, свидетельствует о сохранении моторных навыков в сенсомоторных областях базальных ганглиев, способствуя быстрому выполнению упражнений [31].

У детей старшего дошкольного возраста (6–7 лет) еще не окончательно сформированы фронтальная кора больших полушарий и ее нейронные связи с другими отделами коры и структурами мозга, а также не до конца развиты ассоциативные зоны, базальные ганглии и другие структуры, в связи с чем саморегуляция и сознательный контроль развиты недостаточно хорошо [74].

Таламо-фронтальная ассоциативная система – важный двигательный центр, расположенный в лобной коре [74–76]. Эта область связана с формированием программ произвольных движений на основе доминирующей мотивации и прошлого жизненного опыта и играет крайне значимую роль при формировании новых двигательных навыков. Она опосредует мотивационные влияния на организацию поведения в целом благодаря связям с другими ассоциативными областями и подкорковыми структурами.

Морфофункциональное созревание нейронных связей к 6 годам обеспечивает начало развития таламо-фронтальной ассоциативной системы. Эта система включает префронтальную кору, медиодорзальное ядро таламуса и связи между ними [74–76].

Согласно электрофизиологическим исследованиям мозговой активности, у детей 5–6-летнего возраста выявлены паттерны, свидетельствующие о морфофункциональной незрелости таламо-фронтальной ассоциативной системы в таком возрасте [74]. Это проявляется в билатерально синхронной электрической активности в лобных и центральных отведениях в тета-диапазоне (иногда в дельта-диапазоне). У детей 6–7-летнего возраста такие паттерны отсутствуют, что объясняется созреванием к данному возрасту таламо-фронтальной ассоциативной системы: медиодорзального ядра таламуса [77], префронтальной коры [74] и связей между таламусом и лобной корой [78].

Однако формирование более специализированных систем связей фронтальной коры с другими структурами мозга происходит только к 7–8 годам, что проявляется в уменьшении числа синапсов в префронтальной коре [79], а также специализации лобных областей и усилении их роли в реализации психических функций [80]. К 9–10 годам происходит развитие процессов произвольной регуляции и обеспечивающих их мозговых механизмов, включая функции программирования, регуляции и контроля деятельности [74].

Таким образом, мы видим, что созревание критически важных для осуществления когнитивной деятельности мозговых структур заканчивается только к 9–10 годам. Поэтому любая когнитивная деятельность в таком возрасте принципиально отличается от такой же деятельности у взрослых – связано ли это с освоением моторных или каких-либо других навыков. Это означает, что и используемые для обучения методы и инструментарии должны соответствовать уровню когнитивного развития ребенка. В нашем понимании одним из оптимальных методов обучения детей старшего дошкольного и младшего школьного возрастов, включая моторное обучение, является использование имплицитного подхода, в частности обучения по аналогии.

Таким образом, на основе изложенного мы можем предположить, что система зеркальных нейронов играет важную роль, в том числе в моторном обучении детей старшего дошкольного и младшего школьного возрастов, поскольку окончательное формирование лобных отделов коры, включая таламо-фронтальную ассоциативную систему, происходит только к 9–10 годам. И поскольку эта система является критически значимой для приобретения моторных навыков на основе эксплицитного знания, то более целесообразным и эффективным является использование имплицитных методов моторного обучения в детском возрасте, включая обучение по аналогии, поскольку такие методы апеллируют к работе системы зеркальных нейронов, являющейся врожденной. По мере роста и развития у ребенка накапливается архив различных двигательных программ и сформи-

рованных моторных навыков. Это означает, что они могут повторять, или «отзеркаливать», все более сложные движения. Таким образом система зеркальных нейронов позволяет облегчить процесс целенаправленного формирования движений у детей дошкольного и младшего школьного возрастов.

Выводы

На основе представленного теоретического обзора можно сделать несколько выводов, а также рекомендаций относительно формирования моторных навыков:

1. Наиболее эффективной стратегией освоения моторного навыка является сочетание физического повторения движения и наблюдения за ним, при этом визуальное наблюдение движения должно максимально соотноситься с реальным – та же обстановка, движение должно быть конгруэнтным, выполняющий действие человек должен обучаться навыку, а не профессионального выполнять навык. Такая стратегия будет более эффективной в случае нормы, т.е. при отсутствии каких-либо нарушений двигательной системы, в том числе и в пожилом возрасте.

2. Освоение моторного навыка здоровым взрослым человеком при отсутствии у него каких-либо нарушений двигательной системы будет происходить одинаково эффективно как в случае эксплицитного обучения, так и в случае имплицитного.

3. Освоение моторного навыка взрослым человеком с наличием врожденных или приобретенных нарушений двигательной системы, а также пожилыми людьми и детьми будет происходить эффективней с помощью имплицитных методов обучения, например на основе метафоры. Это обусловлено меньшей задействованностью когнитивной сферы.

4. В спортивной практике использование имплицитного обучения на основе аналогии (метафоры) для приобретения двигательных навыков будет более эффективным и целесообразным по сравнению с классическими имплицитными методами на основе двойной задачи. Кроме того, имплицитный подход будет более эффективным в случае нарушений двигательной системы, а также в старшем дошкольном и младшем школьном возрастах, поскольку структуры мозга, критически значимые для эксплицитного обучения (по инструкции) окончательно созревают к 9–10 годам.

5. Система зеркальных нейронов, которая включает в том числе и вентральную премоторную область и зону Брока, имеет важное значение в моторном обучении, выполняя такие функции, как распознавание движений, в том числе сложных полимодальных действий, совершаемых другим человеком, она лежит в основе умственных представлений движений – моторных репрезентаций и др. Кроме того, она участвует в распознавании предложений, связанных с действием. Вместе с тем некоторые ученые считают выделение отдельной группы нейронов – зеркальных нейронов – недостаточно обоснованным, тем более что со времени экспериментов Ри-

цолатти принципиально новых данных на этот счет получено не было. В связи с этим более целесообразным является говорить о способности к отражению, которым обладает как человек, так и животные, механизм которого до конца не изучен. При этом способность к отражению лежит в основе многих видов обучения, в том числе и обучения двигательным навыкам.

6. Система зеркальных нейронов интегрирует наблюдаемые действия других людей с личным двигательным (моторным) репертуаром. Система зеркальных нейронов лежит в основе антиципации – более профессиональные атлеты характеризуются более высокой специализацией системы зеркальных нейронов.

7. Система зеркальных нейронов лежит в основе моторного обучения в детском возрасте: взрослый человек характеризуется широким репертуаром движений (двигательным архивом), поскольку в течение жизни он овладевает множеством движений и действий, которые повторяются множество раз и могут в дальнейшем включаться в освоение более сложных действий; ребенок же не обладает таким обширным двигательным репертуаром – ему приходится осваивать многие движения с самого начала. Система зеркальных нейронов при этом позволяет «отзеркаливать» движения, аналогичные имеющимся в двигательном репертуаре человека. По мере роста и развития у ребенка накапливается архив различных двигательных программ и сформированных моторных навыков. Это означает, что дети постепенно могут повторять, или «отзеркаливать», все более сложные движения. Таким образом, система зеркальных нейронов позволяет облегчить процесс целенаправленного формирования движений у детей дошкольного и младшего школьного возрастов.

Литература

1. Kal E., Prosée R., Winters M., Van Der Kamp J. Does implicit motor learning lead to greater automatization of motor skills compared to explicit motor learning? A systematic review // PloS ONE. 2018. Vol. 13 (9). e0203591. DOI: 10.1371/journal.pone.0203591
2. Maxwell J.P., Capio C.M., Masters R.S. Interaction between motor ability and skill learning in children: Application of implicit and explicit approaches // European Journal of Sport Science. 2017.Vol. 17 (4). P. 407–416. DOI: 10.1080/17461391.2016.1268211
3. Liao C.M., Masters, R.S. Analogy learning: A means to implicit motor learning // Journal of Sports Sciences. 2001. Vol. 19 (5). P. 307–319. DOI: 10.1080/02640410152006081
4. Masters R.S. Knowledge, knerves and know-how: The role of explicit versus implicit knowledge in the breakdown of a complex motor skill under pressure // British Journal of Psychology. 1992. Vol. 83 (3). P. 343–358. DOI: 10.1111/j.2044-8295.1992.tb02446.x
5. Poolton J.M., Masters R.S., Maxwell J.P. The influence of analogy learning on decision-making in table tennis: Evidence from behavioural data // Psychology of Sport and Exercise. 2006. Vol. 7 (6). P. 677–688. DOI: 10.1016/j.psychsport.2006.03.005
6. Masters R.S. Theoretical aspects of implicit learning in sport // International Journal of Sport Psychology. 2000. Vol. 31 (4). P. 530–541.
7. Buszard T., Farrow D., Verswijveren S.J. et al. Working memory capacity limits motor learning when implementing multiple instructions // Frontiers in Psychology. 2017. Vol. 8. Art. 1350. DOI: 10.3389/fpsyg.2017.01350

8. Maxwell J.P., Masters R.S.W., Kerr E., Weedon E. The implicit benefit of learning without errors // The Quarterly Journal of Experimental Psychology. Section A. 2001. Vol. 54 (4). P. 1049–1068. DOI: 10.1080/713756014
9. Maxwell J.P., Masters R.S., Eves F.F. From novice to no know-how: A longitudinal study of implicit motor learning // Journal of Sports Sciences. 2000. Vol. 18 (2). P. 111–120. DOI: 10.1080/026404100365180
10. Steenbergen B., Van Der Kamp J., Verneau M., Jongbloed-Pereboom M., Masters R.S. Implicit and explicit learning: applications from basic research to sports for individuals with impaired movement dynamics // Disability and Rehabilitation. 2010. Vol. 32 (18). P. 1509–1516. DOI: 10.3109/09638288.2010.497035
11. Boyd L.A., Winstein, C.J. Providing explicit information disrupts implicit motor learning after basal ganglia stroke // Learning & Memory. 2004. Vol. 11 (4). P. 388–396. DOI: 10.1101/lm.80104
12. Boyd L.A., Winstein C.J. Cerebellar stroke impairs temporal but not spatial accuracy during implicit motor learning // Neurorehabilitation and neural repair. 2004. Vol. 18 (3). P. 134–143. DOI:10.1177/0888439004269072
13. Wessel M.J., Zimerman M., Timmermann J.E., Heise K.F., Gerloff C., Hummel F.C. Enhancing consolidation of a new temporal motor skill by cerebellar noninvasive stimulation // Cerebral Cortex. 2016. Vol. 26 (4). P. 1660–1667. DOI: 10.1093/cercor/bhu335
14. King B.R., Saucier P., Albouy G. et al. Cerebral activation during initial motor learning forecasts subsequent sleep-facilitated memory consolidation in older adults // Cerebral Cortex. 2017. Vol. 27 (2). P. 1588–1601. DOI: 10.1093/cercor/bhv347
15. Kumar N., Manning T.F., Ostry D.J. Somatosensory cortex participates in the consolidation of human motor memory // PLoS Biology. 2019. Vol. 17 (10). e3000469. DOI: 10.1371/journal.pbio.3000469
16. Yokoi A., Arbuckle S.A., Diedrichsen J. The role of human primary motor cortex in the production of skilled finger sequences // Journal of Neuroscience. 2018. Vol. 38 (6). P. 1430–1442. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.2798-17.2017
17. Spampinato D., Celnik P. Temporal dynamics of cerebellar and motor cortex physiological processes during motor skill learning // Scientific reports. 2017. Vol. 7 (1). P. 1–12. DOI: 10.1038/srep40715
18. Thomas R., Johnsen L.K., Geertsen S.S., Christiansen L., Ritz C., Roig M., Lundbye-Jensen J. Acute exercise and motor memory consolidation: the role of exercise intensity // PloS ONE. 2016. Vol. 11 (7). e0159589. DOI: 10.1371/journal.pone.0159589
19. Karni A., Sagi D. The time course of learning a visual skill // Nature. 1993. Vol. 365. P. 250–252. DOI: 10.1038/365250a0
20. Hardwick R.M., Caspers S., Eickhoff S.B., Swinnen S.P. Neural correlates of action: Comparing meta-analyses of imagery, observation, and execution // Neuroscience & Biobehavioral Reviews. 2018. Vol. 94. P. 31–44. DOI: 10.1016/j.neubiorev.2018.08.003
21. Nitsche M.A., Schauenburg A., Lang N., Liebetanz D., Exner C., Paulus W., Tergau F. Facilitation of implicit motor learning by weak transcranial direct current stimulation of the primary motor cortex in the human // Journal of Cognitive Neuroscience. 2003. Vol. 15 (4). P. 619–626. DOI: 10.1162/089892903321662994
22. Doyon J., Owen A.M., Petrides M., Sziklas V., Evans A.C. Functional anatomy of visuomotor skill learning in human subjects examined with positron emission tomography // European Journal of Neuroscience. 1996. Vol. 8. P. 637–648. DOI: 10.1111/j.1460-9568.1996.tb01249.x
23. Doyon J., Song A.W., Karni A., Lalonde F., Adams M.M., Ungerleider L.G. Experience-dependent changes in cerebellar contributions to motor sequence learning // Proceedings National Academic Science USA. 2002. Vol. 99. P. 1017–1022. DOI: 10.1073/pnas.022615199
24. Shimizu R.E., Wu A.D., Knowlton B.J. Cerebellar activation during motor sequence learning is associated with subsequent transfer to new sequences // Behavioral Neuroscience. 2016. Vol. 130 (6). P. 572–584. DOI: 10.1037/bne0000164

25. Immink M.A., Verwey W.B., Wright D.L. The Neural Basis of Cognitive Efficiency in Motor Skill Performance from Early Learning to Automatic Stages // Neuroergonomics. Springer, Cham., 2020. P. 221–249. DOI: 10.1007/978-3-030-34784-0_12
26. Grafton S.T., Woods R.P., Mike T. Functional imaging of procedural motor learning: relating cerebral blood flow with individual subject performance // Human Brain Mapping. 1994. Vol. 1. P. 221–234. DOI: 10.1002/hbm.460010307
27. Marchal-Crespo L., Michels L., Jaeger L., López-Olóriz J., Riener R. Effect of error augmentation on brain activation and motor learning of a complex locomotor task // Frontiers in neuroscience. 2017. Vol. 11. Art. 526. DOI: 10.3389/fnins.2017.00526
28. Toni I., Krams M., Turner R., Passingham R.E. The time course of changes during motor sequence learning: a whole-brain fMRI study // Neuroimage. 1998. Vol. 8. P. 50–61. DOI: 10.1006/nimg.1998.0349
29. Chalavi S., Adab H.Z., Pauwels L. et al. Anatomy of subcortical structures predicts age-related differences in skill acquisition // Cerebral Cortex. 2018. Vol. 28 (2). P. 459–473. DOI: 10.1093/cercor/bhw382
30. Ungerleider L.G., Doyon J., Karni A. Imaging brain plasticity during motor skill learning // Neurobiology of Learning and Memory. 2002. Vol. 78 (3). P. 553–564. DOI: 10.1006/nlme.2002.4091
31. Lehéricy S., Benali H., Van de Moortele P.F., Pélégrini-Issac M., Waechter T., Ugurbil K., Doyon, J. Distinct basal ganglia territories are engaged in early and advanced motor sequence learning // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2005. Vol. 102 (35). P. 12566–12571. DOI: 10.1073/pnas.0502762102
32. Doyon J., Penhune V., Ungerleider L.G. Distinct contribution of the cortico-striatal and cortico-cerebellar systems to motor skill learning // Neuropsychologia. 2003. Vol. 41 (3). P. 252–262. DOI: 10.1016/s0028-3932(02)00158-6
33. Krebs H.I., Brashers-Krug T., Rauch S.L., Savage C.R., Hogan N., Rubin R.H. et al. Robot-aided functional imaging: application to a motor learning study // Human Brain Mapping. 1998. Vol. 6. P. 59–72. DOI: 10.1002/(SICI)1097-0193(1998)6:1<59::AID-HBM5>3.0.CO;2-K
34. Penhune V.B., Doyon J. Dynamic cortical and subcortical networks in learning and delayed recall of timed motor sequences // Journal of Neuroscience. 2002. Vol. 22. P. 1397–1406. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.22-04-01397.2002
35. Риццолатти Д., Синигалья К. Зеркала в мозге: о механизмах совместного действия и сопереживания / пер. с англ. О.А. Кураковой, М.В. Фаликман. М. : Языки славянских культур, 2012. 208 с.
36. Pellegrino G., Fadiga L., Fogassi L., Gallese V., Rizzolatti G. Understanding motor events: a neurophysiological study // Experimental Brain Research. 1992. Vol. 91. P. 176–180. DOI: 10.1007/BF00230027
37. Gallese V., Fadiga L., Fogassi L., Rizzolatti G. Action recognition in the premotor cortex // Brain. 1996. Vol. 119. P. 593–609. DOI: 10.1093/brain/119.2.593
38. Rizzolatti G., Fogassi L., Gallese V. Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action // Nature Neuroscience Reviews. 2001. Vol. 2. P. 661–670. DOI: 10.1038/35090060
39. Косоногов В. Зеркальные нейроны : краткий научный обзор. Ростов н/Д, 2009. 24 с.
40. Rizzolatti G., Sinigaglia C. The mirror mechanism: a basic principle of brain function // Nature Reviews Neuroscience. 2016. Vol. 17 (12). P. 757–765. DOI: 10.1038/nrn.2016.135
41. Hari R., Forss N., Avikainen S., Kirveskari E., Salenius S., Rizzolatti G. Activation of human primary motor cortex during action observation: a neuromagnetic study // Proceedings National Academic Science USA. USA. 1998. Vol. 95. P. 15061–15065. DOI: 10.1073/pnas.95.25.15061
42. Prilutsky B.I., Zatsiorsky V.M. Optimization-based models of muscle coordination // Exercise and sport sciences reviews. 2002. Vol. 30 (1). P. 32–38. DOI: 10.1097/00003677-200201000-00007

43. Meltzoff A.N. Towards a developmental cognitive science // Annals New York Acad. Sci. 1990. Vol. 608. P. 1–37. DOI: 10.1111/j.1749-6632.1990.tb48889.x
44. Thanikkal S.J. Mirror Neurons and Imitation Learning in Early Motor Development // Asian J Appl Res. 2019. Vol. 5 (1). P. 37–42. DOI: 10.20468/ajar/104654
45. Hanakawa T. Organizing motor imageries // Neuroscience Research. 2016. Vol. 104. P. 56–63. DOI: 10.1016/j.neures.2015.11.003
46. Binkofski F., Amunts K., Stephan K.M., Posse S., Schormann T., Freund H.-J., Zilles K., Seitz R.J. Broca's region subserves imagery of motion: a combined cytoarchitectonic and fMRI study // Human Brain Mapping. 2000. Vol. 11. P. 273–285. DOI: 10.1002/1097-0193(200012)11:4<273::aid-hbm40>3.0.co;2-0
47. Bonda E., Petrides M., Frey S., Evans A. Neural correlates of mental transformations of the body-in-space // Proceedings National Academic Science USA. 1995. Vol. 92. P. 11180–11184. DOI: 10.1073/pnas.92.24.11180
48. Parsons L.M., Fox P.T., Hunter Downs J., Glass T., Hirsch T.B., Martin C.C., Jerabek P.A., Lancaster J.L. Use of implicit motor imagery for visual shape discrimination as revealed by PET // Nature. 1995. Vol. 375. P. 54–58. DOI: 10.1038/375054a0
49. Grafton S.T., Arbib M.A., Fadiga L., Rizzolatti G. Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography // Exp. Brain Res. 1996. Vol. 112. P. 103–111. DOI: 10.1007/BF00227183
50. Krams M., Rushworth M.F.S., Deiber M.P., Frackowiak R.S.J., Passingham R.E. The preparation, execution and suppression of copied movements in the human brain // Exp. Brain Res. 1998. Vol. 120. P. 386–398. DOI: 10.1007/s002210050412
51. Eaves D.L., Riach M., Holmes P.S., Wright D.J. Motor imagery during action observation: a brief review of evidence, theory and future research opportunities // Frontiers in Neuroscience. 2016. Vol. 10. Art. 514. DOI: 10.3389/fnins.2016.00514
52. Tettamanti M., Buccino G., Saccuman M.C., Gallese V., Danna M., Scifo P., Fazio F., Rizzolatti G., Cappa S.F., Perani D. Listening to action-related sentences activates fronto-parietal motor circuits // J. Cogn. Neurosci. 2005. Vol. 17. P. 273–281. DOI: 10.1162/0898929053124965
53. Buccino G., Riggio L., Melli G., Binkofski F., Gallese V., Rizzolatti G. Listening to action-related sentences modulates the activity of the motor system: a combined TMS and behavioral study // Cognitive Brain Research. 2005. Vol. 24 (3). P. 355–363. DOI: 10.1162/jocn.2006.18.10.1607
54. Gallese V., Lakoff G. The brain's concepts: the role of the sensorymotor system in reason and language // Cognit. Neuropsychol. 2005. Vol. 22. P. 455–479. DOI: 10.1080/02643290442000310
55. Gallese V. La molteplice natura delle relazioni interpersonali: la ricerca di un commune meccanismo neurofisiologico // Networks. 2003. Vol. 1. P. 24–47.
56. Pascolo P.B., Ragogna P., Rossi R. The mirror-neuron system paradigm and its consistency // Gait & Posture. 2009. Vol. 30. S65. DOI: 10.1016/j.gaitpost.2009.07.064
57. Hickok G. Eight problems for the mirror neuron theory of action understanding in monkeys and humans // Journal of Cognitive Neuroscience. 2009. Vol. 21 (7). P. 1229–1243. DOI: 10.1162/jocn.2009.21189
58. Савельев А.В. Зеркальные нейроны // Нейрокомпьютеры: разработка, применение. 2017. № 8. С. 58–64.
59. Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1958. 330 с.
60. Lago-Rodríguez A., Cheeran B., Koch G., Hortobagy T., Fernandez-del-Olmo M. The role of mirror neurons in observational motor learning: an integrative review // European Journal of Human Movement. 2014. Vol. 32. P. 82–103.
61. Buccino G., Binkofski F., Fink G.R., Fadiga L., Fogassi L., Gallese V., Seitz R.J., Zilles K., Rizzolatti G., Freund H.J. Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study // Eur. J. Neurosci. 2001. Vol. 13 (2). P. 400–404.

62. Rizzolatti G., Cattaneo L., Fabbri-Destro M., Rozzi S. Cortical mechanisms underlying the organization of goal-directed actions and mirror neuron-based action understanding // Physiological Reviews. 2014. Vol. 94 (2). P. 655–706. DOI: 10.1152/physrev.00009.2013
63. Fabbri-Destro M., Rizzolatti G. Mirror neurons and mirror systems in monkeys and humans // Physiology. 2008. Vol. 23 (3). P. 171–179. DOI: 10.1152/physiol.00004.2008
64. Heyes C. Causes and consequences of imitation // Trends in Cognitive Sciences. 2001. Vol. 5 (6). P. 253–261. DOI: 10.1016/S1364-6613(00)01661-2
65. Cattaneo L., Rizzolatti G. The mirror neuron system // Archives of Neurology. 2009. Vol. 66 (5). P. 557–560. DOI: 10.1001/archneurol.2009.41
66. Brass M., Bekkering H., Wohlschläger A., Prinz W. Compatibility between observed and executed finger movements: comparing symbolic, spatial, and imitative cues // Brain and cognition. 2000. Vol. 44 (2). P. 124–143. DOI: 10.1006/brcg.2000.1225
67. Schütz-Bosbach S., Prinz W. Perceptual resonance: action-induced modulation of perception // Trends in Cognitive Sciences. 2007. Vol. 11 (8). P. 349–355. DOI: 10.1016/j.tics.2007.06.005
68. Cañal-Bruland R., Williams A.M. Recognizing and predicting movement effects: identifying critical movement features // Experimental psychology. 2010. Vol. 57 (4). P. 320–326. DOI: 10.1027/1618-3169/a000038
69. Knoblich G., Flach R. Predicting the effects of actions: Interactions of perception and action // Psychological science. 2001. Vol. 12 (6). P. 467–472. DOI: 10.1111/1467-9280.00387
70. Aglioti S.M., Cesari P., Romani M., Urgesi C. Action anticipation and motor resonance in elite basketball players // Nature neuroscience. 2008. Vol. 11 (9). P. 1109–1116. DOI: 10.1038/nn.2182
71. Calvo-Merino B., Glaser D.E., Grèzes J., Passingham R.E., Haggard P. Action observation and acquired motor skills: an FMRI study with expert dancers // Cerebral Cortex. 2005. Vol. 15 (8). P. 1243–1249. DOI: 10.1093/cercor/bhi007
72. Cross E.S., Hamilton A.F.D.C., Grafton S.T. Building a motor simulation de novo: observation of dance by dancers // Neuroimage. 2006. Vol. 31 (3). P. 1257–1267. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2006.01.033
73. Crone E.A., Steinbeis N. Neural perspectives on cognitive control development during childhood and adolescence // Trends in cognitive sciences. 2017. Vol. 21 (3). P. 205–215. DOI: 10.1016/j.tics.2017.01.003
74. Семенова Л.К., Васильева В.В., Цехмитренко Т.А. Структурные преобразования коры большого мозга человека в постнатальном онтогенезе // Структурно-функциональная организация развивающегося мозга. Л. : Наука, 1990. С. 8–45.
75. Батуев А.С. Высшие интегративные системы мозга. Л. : Наука, 1981. 255 с.
76. Nauta W.J. The problem of frontal lobe: a reintegration // J. Psychiat. Res. 1971. Vol. 8. P. 167–187. DOI: 10.1016/0022-3956(71)90017-3
77. Pribram K. The Far Frontal Cortex as Executive Processor: Proprieties and Practical Interference // Downward Processes in the Perception Representation Mechanisms / C. Taddei-Ferretti, C. Musio (eds.); Istituto Italiano per Gli Studi Filosofici Series on Biophysics and Biocybernetics. 1998. Vol. 6: Biocybernetics. P. 546–578.
78. Развитие мозга ребенка / под ред. С.А. Саркисова. Л. : Медицина, 1965. 340 с.
79. Дзугаева С.Б. Проводящие пути головного мозга человека (в онтогенезе). М. : Медицина, 1975. 247 с.
80. Huttenlocher P.R., Dabholcar A.S. Developmental Anatomy of Prefrontal Cortex // Developmental of the Prefrontal Cortex: Evolution, Neurobiology, and Behavior / N.A. Krasnegor, G.R. Lyon, P.S. Goldman-Rakic (eds.). 1997. P. 69–83.

Поступила в редакцию 23.10.2000 г.; повторно 27.02.2021 г.;
повторно 29.05.2021 г.; принята 12.10.2021 г.

Поликанова Ирина Сергеевна – кандидат психологических наук, старший научный сотрудник лаборатории психологии профессий и конфликта факультета психологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова; научный сотрудник лаборатории молекулярной физиологии факультета биологии и биотехнологии НИУ «Высшая школа экономики».
E-mail: irinapolikanova@mail
Леонов Сергей Владимирович – кандидат психологических наук, доцент кафедры методологии психологии факультета психологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.
E-mail: svleonov@gmail.com
Семенов Юрий Иванович – руководитель Научно-образовательного центра государственного бюджетного учреждения «Академия наук Республики Саха (Якутия)».
E-mail: yra_semen1109@mail.ru
Якушина Анастасия Александровна – аспирант факультета психологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.
E-mail: anastasiushka96@yandex.ru
Клименко Виктор Александрович – научный сотрудник кафедры методологии психологии факультета психологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.
E-mail: klimenko@siberia.design

For citation: Polikanova, I.S., Leonov, S.V., Semenov, Yu.I., Yakushina, A.A., Klimenko, V.A. Psychological and Psychophysiological Mechanisms of Motor Skill Training. *Sibirskiy Psikhologicheskiy Zhurnal – Siberian journal of psychology*. 2021; 82: 54–81. doi: 10.17223/17267080/82/4. In Russian. English Summary

Psychological and Psychophysiological Mechanisms of Motor Skill Training[1]

I.S. Polikanova[a, b], S.V. Leonov[a], Yu.I. Semenov[c], A.A. Yakushina[a], V.A. Klimenko[a]

[a] Lomonosov Moscow State University, 1, Leninskie Gory, Moscow, 119991, Russian Federation
[b] HSE University, 20, Myasnitskaya St., Moscow, 101000, Russian Federation
[c] Scientific and Educational Center of the State institution "Academy of Sciences of the Republic of Sakha (Yakutia)", 33, Lenin Ave., Yakutsk, Sakha / Yakutia Republic, 677007, Russian Federation

Abstract

The present review focuses on psychological and psychophysiological research in the study of motor training and the relationship of this process to the mirror neuron system underlying implicit training, or training by analogy.

Our review shows that the most effective strategy for training a motor skill is a combination of physical repetition of the movement and observation of it, with the visual observation of the movement being as related as possible to the actual movement - the same environment, the movement should be congruent, the person performing the action should train the skill rather than perform it professionally. This strategy will be more effective in case of absence of any motor system impairment.

In sports practice, the use of implicit training based on analogy (metaphor) for motor skill acquisition will be more effective and appropriate compared to classical implicit methods, especially in cases of motor system disorders, as well as at the older preschool and younger

[1] The study was supported by the Russian Science Foundation, grant number 19-78-10134

school ages, since the brain structures, critical for explicit training (training by instruction), finally mature by the age of 9-10.

The system of mirror neurons, which includes, among others, the ventral premotor area and Broca area, is important in motor training, performing such functions as: recognition of movements, including complex polymodal actions performed by another person; it is the basis of mental representations of movements: motor representations, etc. In addition, it is involved in the recognition of action-related sentences.

The mirror neuron system integrates observed actions of other people with the personal motor repertoire. The mirror neuron system underlies anticipation: the more professional are the athletes, the higher is the specialization of their mirror neuron system.

The system of mirror neurons is the basis of motor training in childhood. An adult person is characterized by a wide repertoire of movements (motor archive), because during his life he gets mastered many movements and actions that are repeated many times and can be later included in mastering more complex actions. A child does not have such a wide motor repertoire; he has to master many movements from the beginning. The system of mirror neurons makes it possible to "mirror" movements similar to those in the human motor repertoire. As a child grows and develops, an archive of different motor programs and formed motor skills is accumulated. This means that children can gradually repeat, or "mirror", increasingly complex movements. Thus, the system of mirror neurons facilitates the process of purposeful movement formation in children of preschool and primary school age.

Keywords: motor skills; motor training; motor system; mirror neurons; implicit training; explicit training.

References

1. Kal, E., Prosée, R., Winters, M. & Van Der Kamp, J. (2018) Does implicit motor learning lead to greater automatization of motor skills compared to explicit motor learning? A systematic review. *PloS ONE*. 13(9). e0203591. DOI: 10.1371/journal.pone.0203591
2. Maxwell, J.P., Capio, C.M. & Masters, R.S. (2017) Interaction between motor ability and skill learning in children: Application of implicit and explicit approaches. *European Journal of Sport Science*. 17(4). pp. 407–416. DOI: 10.1080/17461391.2016.1268211
3. Liao, C.M. & Masters, R.S. (2001) Analogy learning: A means to implicit motor learning. *Journal of Sports Sciences*. 19(5). pp. 307–319. DOI: 10.1080/02640410152006081
4. Masters, R.S. (1992) Knowledge, knerves and know-how: The role of explicit versus implicit knowledge in the breakdown of a complex motor skill under pressure. *British Journal of Psychology*. 83(3). pp. 343–358. DOI: 10.1111/j.2044-8295.1992.tb02446.x
5. Poolton, J.M., Masters, R.S. & Maxwell, J.P. (2006) The influence of analogy learning on decision-making in table tennis: Evidence from behavioural data. *Psychology of Sport and Exercise*. 7(6). pp. 677–688. DOI: 10.1016/j.psychsport.2006.03.005
6. Masters, R.S. (2000) Theoretical aspects of implicit learning in sport. *International Journal of Sport Psychology*. 31(4). pp. 530–541.
7. Buszard, T., Farrow, D., Verswijveren, S.J. et al. (2017) Working memory capacity limits motor learning when implementing multiple instructions. *Frontiers in Psychology*. 8. Art. 1350. DOI: 10.3389/fpsyg.2017.01350
8. Maxwell, J.P., Masters, R.S.W., Kerr, E. & Weedon, E. (2001) The implicit benefit of learning without errors. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*. Section A. 54(4). pp. 1049–1068. DOI: 10.1080/713756014
9. Maxwell, J.P., Masters, R.S. & Eves, F.F. (2000) From novice to no know-how: A longitudinal study of implicit motor learning. *Journal of Sports Sciences*. 18(2). pp. 111–120. DOI: 10.1080/026404100365180
10. Steenbergen, B., Van Der Kamp, J., Verneau, M., Jongbloed-Pereboom, M. & Masters, R.S. (2010) Implicit and explicit learning: applications from basic research to sports

for individuals with impaired movement dynamics. *Disability and Rehabilitation*. 32(18). pp. 1509–1516. DOI: 10.3109/09638288.2010.497035
11. Boyd, L.A. & Winstein, C.J. (2004) Providing explicit information disrupts implicit motor learning after basal ganglia stroke. *Learning & Memory*. 11(4). pp. 388–396. DOI: 10.1101/lm.80104
12. Boyd, L.A. & Winstein, C.J. (2004) Cerebellar stroke impairs temporal but not spatial accuracy during implicit motor learning. *Neurorehabilitation and neural repair*. 18(3). pp. 134–143. DOI:10.1177/0888439004269072
13. Wessel, M.J., Zimerman, M., Timmermann, J.E., Heise, K.F., Gerloff, C. & Hummel, F.C. (2016) Enhancing consolidation of a new temporal motor skill by cerebellar noninvasive stimulation. *Cerebral Cortex*. 26(4). pp. 1660–1667. DOI: 10.1093/cercor/bhu335
14. King, B.R., Saucier, P., Albouy, G. et al. (2017) Cerebral activation during initial motor learning forecasts subsequent sleep-facilitated memory consolidation in older adults. *Cerebral Cortex*. 27(2). pp. 1588–1601. DOI: 10.1093/cercor/bhv347
15. Kumar, N., Manning, T.F. & Ostry, D.J. (2019) Somatosensory cortex participates in the consolidation of human motor memory. *PLoS Biology*. 17(10). e3000469. DOI: 10.1371/journal.pbio.3000469
16. Yokoi, A., Arbuckle, S.A. & Diedrichsen, J. (2018) The role of human primary motor cortex in the production of skilled finger sequences. *Journal of Neuroscience*. 38(6). pp. 1430–1442. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.2798-17.2017
17. Spampinato, D. & Celnik, P. (2017) Temporal dynamics of cerebellar and motor cortex physiological processes during motor skill learning. *Scientific Reports*. 7(1). pp. 1–12. DOI: 10.1038/srep40715
18. Thomas, R., Johnsen, L.K., Geertsen, S.S., Christiansen, L., Ritz, C., Roig, M. & Lundbye-Jensen, J. (2016) Acute exercise and motor memory consolidation: the role of exercise intensity. *PloS ONE*. 11(7). e0159589. DOI: 10.1371/journal.pone.0159589
19. Karni, A. & Sagi, D. (1993) The time course of learning a visual skill. *Nature*. 365. pp. 250–252. DOI: 10.1038/365250a0
20. Hardwick, R.M., Caspers, S., Eickhoff, S.B. & Swinnen, S.P. (2018) Neural correlates of action: Comparing meta-analyses of imagery, observation, and execution. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 94. pp. 31–44. DOI: 10.1016/j.neubiorev.2018.08.003
21. Nitsche, M.A., Schauenburg, A., Lang, N., Liebetanz, D., Exner, C., Paulus, W. & Tergau, F. (2003) Facilitation of implicit motor learning by weak transcranial direct current stimulation of the primary motor cortex in the human. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 15(4). pp. 619–626. DOI: 10.1162/089892903321662994
22. Doyon, J., Owen, A.M., Petrides, M., Sziklas, V. & Evans, A.C. (1996) Functional anatomy of visuomotor skill learning in human subjects examined with positron emission tomography. *European Journal of Neuroscience*. 8. pp. 637–648. DOI: 10.1111/j.1460-9568.1996.tb01249.x
23. Doyon, J., Song, A.W., Karni, A., Lalonde, F., Adams, M.M. & Ungerleider, L.G. (2002) Experience-dependent changes in cerebellar contributions to motor sequence learning. *Proceedings National Academic Science USA*. 99. pp. 1017–1022. DOI: 10.1073/pnas.022615199
24. Shimizu, R.E., Wu, A.D. & Knowlton, B.J. (2016) Cerebellar activation during motor sequence learning is associated with subsequent transfer to new sequences. *Behavioral Neuroscience*. 130(6). pp. 572–584. DOI: 10.1037/bne0000164
25. Immink, M.A., Verwey, W.B. & Wright, D.L. (2020) The Neural Basis of Cognitive Efficiency in Motor Skill Performance from Early Learning to Automatic Stages. In: Nam, C.N. (ed.) *Neuroergonomics*. Springer. pp. 221–249. DOI: 10.1007/978-3-030-34784-0_12
26. Grafton, S.T., Woods, R.P. & Mike, T. (1994) Functional imaging of procedural motor learning: relating cerebral blood flow with individual subject performance. *Human Brain Mapping*. 1. pp. 221–234. DOI: 10.1002/hbm.460010307
27. Marchal-Crespo, L., Michels, L., Jaeger, L., López-Olóriz, J. & Riener, R. (2017) Effect of error augmentation on brain activation and motor learning of a complex locomotor task. *Frontiers in Neuroscience*. 11. Art. 526. DOI: 10.3389/fnins.2017.00526

28. Toni, I., Krams, M., Turner, R. & Passingham, R.E. (1998) The time course of changes during motor sequence learning: a whole-brain fMRI study. *Neuroimage*. 8. pp. 50–61. DOI: 10.1006/nimg.1998.0349
29. Chalavi, S., Adab, H.Z., Pauwels, L. et al. (2018) Anatomy of subcortical structures predicts age-related differences in skill acquisition. *Cerebral Cortex*. 28(2). pp. 459–473. DOI: 10.1093/cercor/bhw382
30. Ungerleider, L.G., Doyon, J. & Karni, A. (2002) Imaging brain plasticity during motor skill learning. *Neurobiology of Learning and Memory*. 78(3). pp. 553–564. DOI: 10.1006/nlme.2002.4091
31. Lehéricy, S., Benali, H., Van de Moortele, P.F., Pélégrini-Issac, M., Waechter, T., Ugurbil, K. & Doyon, J. (2005) Distinct basal ganglia territories are engaged in early and advanced motor sequence learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 102(35). pp. 12566–12571. DOI: 10.1073/pnas.0502762102
32. Doyon, J., Penhune, V. & Ungerleider, L.G. (2003) Distinct contribution of the cortico-striatal and cortico-cerebellar systems to motor skill learning. *Neuropsychologia*. 41(3). pp. 252–262. DOI: 10.1016/s0028-3932(02)00158-6
33. Krebs, H.I., Brashers-Krug, T., Rauch, S.L., Savage, C.R., Hogan, N., Rubin, R.H. et al. (1998) Robot-aided functional imaging: application to a motor learning study. *Human Brain Mapping*. 6. pp. 59–72. DOI: 10.1002/(SICI)1097-0193(1998)6:1<59::AID-HBM5>3.0.CO;2-K
34. Penhune, V.B. & Doyon, J. (2002) Dynamic cortical and subcortical networks in learning and delayed recall of timed motor sequences. *Journal of Neuroscience*. 22. pp. 1397–1406. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.22-04-01397.2002
35. Rizzolatti, D. & Sinigaglia, K. (2012) *Zerkala v mozge: o mekhanizmakh sovmestnogo deystviya i soperezhivaniya* [On the Mechanisms of Synergy and Empathy]. Translated from English by O.A. Kurakova, M.V. Falikman. Moscow: Yazyki slavyanskikh kul'tur.
36. Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V. & Rizzolatti, G. (1992) Understanding motor events: a neurophysiological study. *Experimental Brain Research*. 91. pp. 176–180. DOI: 10.1007/BF00230027
37. Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L. & Rizzolatti, G. (1996) Action recognition in the premotor cortex. *Brain*. 119. pp. 593–609. DOI: 10.1093/brain/119.2.593
38. Rizzolatti, G., Fogassi, L. & Gallese, V. (2001) Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature Neuroscience Reviews*. 2. pp. 661–670. DOI: 10.1038/35090060
39. Kosonogov, V. (2009) *Zerkal'nye neyrony: kratkiy nauchnyy obzor* [Mirror neurons: a brief scientific review]. Rostov on Don: [s.n.].
40. Rizzolatti, G. & Sinigaglia, C. (2016) The mirror mechanism: a basic principle of brain function. *Nature Reviews Neuroscience*. 17(12). pp. 757–765. DOI: 10.1038/nrn.2016.135
41. Hari, R., Forss, N., Avikainen, S., Kirveskari, E., Salenius, S. & Rizzolatti, G. (1998) Activation of human primary motor cortex during action observation: a neuromagnetic study. *Proceedings National Academic Science USA*. 95. pp. 15061–15065. DOI: 10.1073/pnas.95.25.15061
42. Prilutsky, B.I. & Zatsiorsky, V.M. (2002) Optimization-based models of muscle coordination. *Exercise and Sport Sciences Reviews*. 30(1). pp. 32–38. DOI: 10.1097/00003677-200201000-00007
43. Meltzoff, A.N. (1990) Towards a developmental cognitive science. *Annals New York Acad. Sci*. 608. pp. 1–37. DOI: 10.1111/j.1749-6632.1990.tb48889.x
44. Thanikkal, S.J. (2019) Mirror Neurons and Imitation Learning in Early Motor Development. *Asian Journal of Applied Research*. 5(1). pp. 37–42. DOI: 10.20468/ajar/104654
45. Hanakawa, T. (2016) Organizing motor imageries. *Neuroscience Research*. 104. pp. 56–63. DOI: 10.1016/j.neures.2015.11.003
46. Binkofski, F., Amunts, K., Stephan, K.M., Posse, S., Schormann, T., Freund, H.-J., Zilles, K. & Seitz, R.J. (2000) Broca's region subserves imagery of motion: a combined cytoarchi-

tectonic and fMRI study. *Human Brain Mapping*. 11. pp. 273–285. DOI: 10.1002/1097-0193(200012)11:4<273::aid-hbm40>3.0.co;2-0
47. Bonda, E., Petrides, M., Frey, S. & Evans, A. (1995) Neural correlates of mental transformations of the body-in-space. *Proceedings National Academic Science USA*. 92. pp. 11180–11184. DOI: 10.1073/pnas.92.24.11180
48. Parsons, L.M., Fox, P.T., Hunter Downs, J., Glass, T., Hirsch, T.B., Martin, C.C., Jerabek, P.A. & Lancaster, J.L. (1995) Use of implicit motor imagery for visual shape discrimination as revealed by PET. *Nature*. 375. pp. 54–58. DOI: 10.1038/375054a0
49. Grafton, S.T., Arbib, M.A., Fadiga, L. & Rizzolatti, G. (1996) Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography. *Expimental Brain Research*. 112. pp. 103–111. DOI: 10.1007/BF00227183
50. Krams, M., Rushworth, M.F.S., Deiber, M.P., Frackowiak, R.S.J. & Passingham, R.E. (1998) The preparation, execution and suppression of copied movements in the human brain. *Expimental Brain Research*. 120. pp. 386–398. DOI: 10.1007/s002210050412
51. Eaves, D.L., Riach, M., Holmes, P.S. & Wright, D.J. (2016) Motor imagery during action observation: a brief review of evidence, theory and future research opportunities. *Frontiers in Neuroscience*. 10. Art. 514. DOI: 10.3389/fnins.2016.00514
52. Tettamanti, M., Buccino, G., Saccuman, M.C., Gallese, V., Danna, M., Scifo, P., Fazio, F., Rizzolatti, G., Cappa, S.F. & Perani, D. (2005) Listening to action-related sentences activates fronto-parietal motor circuits. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 17. pp. 273–281. DOI: 10.1162/0898929053124965
53. Buccino, G., Riggio, L., Melli, G., Binkofski, F., Gallese, V. & Rizzolatti, G. (2005) Listening to action-related sentences modulates the activity of the motor system: a combined TMS and behavioral study. *Cognitive Brain Research*. 24(3). pp. 355–363. DOI: 10.1162/jocn.2006.18.10.1607
54. Gallese, V. & Lakoff, G. (2005) The brain's concepts: the role of the sensorymotor system in reason and language. *Cognitive Neuropsychology*. 22. pp. 455–479. DOI: 10.1080/02643290442000310
55. Gallese, V. (2003) La molteplice natura delle relazioni interpersonali: la ricerca di un commune meccanismo neurofisiologico. *Networks*. 1. pp. 24–47.
56. Pascolo, P.B., Ragogna, P. & Rossi, R. (2009) The mirror-neuron system paradigm and its consistency. *Gait & Posture*. 30. S65. DOI: 10.1016/j.gaitpost.2009.07.064
57. Hickok, G. (2009) Eight problems for the mirror neuron theory of action understanding in monkeys and humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 21(7). pp. 1229–1243. DOI: 10.1162/jocn.2009.21189
58. Saveliev, A.V. (2017) Zerkal'nye neyrony [Mirror neurons]. In: *Neyrokomp'yutery: razrabotka, primenenie – Journal Neurocomputers*. 8. pp. 58–64.
59. Sokolov, E.N. (1958) Vospriyatie i uslovnyy refleks [Perception and conditioned reflex]. Moscow: Moscow State University.
60. Lago-Rodríguez, A., Cheeran, B., Koch, G., Hortobagy, T. & Fernandez-del-Olmo, M. (2014) The role of mirror neurons in observational motor learning: an integrative review. *European Journal of Human Movement*. 32. pp. 82–103.
61. Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G.R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R.J., Zilles, K., Rizzolatti, G. & Freund, H.J. (2001) Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *European Journal of Neuroscience*. 13(2). pp. 400–404.
62. Rizzolatti, G., Cattaneo, L., Fabbri-Destro, M. & Rozzi, S. (2014) Cortical mechanisms underlying the organization of goal-directed actions and mirror neuron-based action understanding. *Physiological Reviews*. 94(2). pp. 655–706. DOI: 10.1152/physrev.00009.2013
63. Fabbri-Destro, M. & Rizzolatti, G. (2008) Mirror neurons and mirror systems in monkeys and humans. *Physiology*. 23(3). pp. 171–179. DOI: 10.1152/physiol.00004.2008
64. Heyes, C. (2001) Causes and consequences of imitation. *Trends in Cognitive Sciences*. 5(6). pp. 253–261. DOI: 10.1016/S1364-6613(00)01661-2

65. Cattaneo, L. & Rizzolatti, G. (2009) The mirror neuron system. *Archives of Neurology*. 66(5). pp. 557–560. DOI: 10.1001/archneurol.2009.41
66. Brass, M., Bekkering, H., Wohlschläger, A. & Prinz, W. (2000) Compatibility between observed and executed finger movements: comparing symbolic, spatial, and imitative cues. *Brain and Cognition*. 44(2). pp. 124–143. DOI: 10.1006/brcg.2000.1225
67. Schütz-Bosbach, S. & Prinz, W. (2007) Perceptual resonance: action-induced modulation of perception. *Trends in Cognitive Sciences*. 11(8). pp. 349–355. DOI: 10.1016/j.tics.2007.06.005
68. Cañal-Bruland, R. & Williams, A.M. (2010) Recognizing and predicting movement effects: identifying critical movement features. *Experimental Psychology*. 57(4). pp. 320–326. DOI: 10.1027/1618-3169/a000038
69. Knoblich, G. & Flach, R. (2001) Predicting the effects of actions: Interactions of perception and action. *Psychological Science*. 12(6). pp. 467–472. DOI: 10.1111/1467-9280.00387
70. Aglioti, S.M., Cesari, P., Romani, M. & Urgesi, C. (2008) Action anticipation and motor resonance in elite basketball players. *Nature Neuroscience*. 11(9). pp. 1109–1116. DOI: 10.1038/nn.2182
71. Calvo-Merino, B., Glaser, D.E., Grèzes, J., Passingham, R.E. & Haggard, P. (2005) Action observation and acquired motor skills: an FMRI study with expert dancers. *Cerebral Cortex*. 15(8). pp. 1243–1249. DOI: 10.1093/cercor/bhi007
72. Cross, E.S., Hamilton, A.F.D.C. & Grafton, S.T. (2006) Building a motor simulation de novo: observation of dance by dancers. *Neuroimage*. 31(3). pp. 1257–1267. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2006.01.033
73. Crone, E.A. & Steinbeis, N. (2017) Neural perspectives on cognitive control development during childhood and adolescence. *Trends in Cognitive Sciences*. 21(3). pp. 205–215. DOI: 10.1016/j.tics.2017.01.003
74. Semenova, L.K., Vasilieva, V.V. & Tsekhmitrenko, T.A. (1990) Strukturnye preobrazovaniya kory bol'shogo mozga cheloveka v postnatal'nom ontogeneze [Structural transformations of the human cerebral cortex in postnatal ontogenesis]. In: Adrianov, O.E. (ed.) *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya razvivayushchegosya mozga* [Structural and Functional Organization of the Developing Brain]. Leningrad: Nauka. pp. 8–45.
75. Batuev, A.S. (1981) *Vysshie integrativnye sistemy mozga* [Higher integrative systems of the brain]. Leningrad: Nauka.
76. Nauta, W.J. (1971) The problem of frontal lobe: a reintegration. *Journal of Psychiatric Research*. 8. pp. 167–187. DOI: 10.1016/0022-3956(71)90017-3
77. Pribram, K. (1998) The Far Frontal Cortex as Executive Processor: Proprieties and Practical Interference. In: Taddei-Ferretti, C. & Musio, C. (eds) *Downward Processes in the Perception Representation Mechanisms*. Vol. 6. pp. 546–578.
78. Sarkisov, S.A. (ed.) (1965) *Razvitie mozga rebenka* [Development of the Child's Brain]. Leningrad: Meditsina.
79. Dzugaeva, S.B. (1975) *Provodyashchie puti golovnogo mozga cheloveka (v ontogeneze)* [Pathways of the Human Brain (in Ontogeny)]. Moscow: Meditsina.
80. Huttenlocher, P.R. & Dabholcar, A.S. (1997) Developmental Anatomy of Prefrontal Cortex. In: Krasnegor, N.A.,. Lyon, G.R. & Goldman-Rakic, P.S. (eds) *Developmental of the Prefrontal Cortex: Evolution, Neurobiology, and Behavior*. Paul H Brookes Pub Co. pp. 69–83.

Received 23.10.2020; Revised 27.02.2021;
Revised 29.05.2021; Revised 12.10.2021

Irina S. Polikanova – Senior Researcher, Laboratory "Psychology of Professions and Conflict", Faculty of Psychology, Lomonosov Moscow State University; Laboratory of Molecular Physiology, Faculty of Biology and Biotechnology, HSE University. Cand. Sc. (Psychol.).
E-mail: irinapolikanova@mail.ru

Sergey V. Leonov – Associate Professor, Department of Methodology of Psychology, Faculty of Psychology, Lomonosov Moscow State University. Cand. Sc. (Psychol.).
E-mail: svleonov@gmail.com
Yury I. Semenov – Head of the Scientific and Educational Center of the State institution "Academy of Sciences of the Republic of Sakha (Yakutia)".
E-mail: yra_semen1109@mail.ru
Anastasia A. Yakushina – Postgraduate, Faculty of Psychology, Lomonosov Moscow State University.
E-mail: anastasiushka96@yandex.ru
Victor A. Klimenko – Researcher, Department of Methodology of Psychology, Faculty of Psychology, Lomonosov Moscow State University.
E-mail: klimenko@siberia.design