

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

**Маракшина Юлия Александровна**

**ЛАТЕРАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ В ФУНКЦИОНИРОВАНИИ  
КОГНИТИВНОГО КОНТРОЛЯ**

19.00.02 – Психофизиология (психологические науки)

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата психологических наук

Москва – 2019

Работа выполнена на кафедре психофизиологии факультета психологии  
Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения  
высшего образования «Московский государственный университет имени  
М.В.Ломоносова»

**Научный руководитель:** **Варганов Александр Валентинович** – кандидат  
психологических наук, старший научный  
сотрудник

**Официальные оппоненты:** **Безденежных Борис Николаевич** – доктор  
психологических наук, профессор; ведущий  
научный сотрудник лаборатории  
психофизиологии имени В.Б. Швыркова ФГБУН  
Институт психологии РАН

**Микадзе Юрий Владимирович** – доктор  
психологических наук, профессор; профессор  
кафедры нейро- и патопсихологии факультета  
психологии ФГБОУ ВО «МГУ имени  
М.В.Ломоносова»

**Сысоева Ольга Владимировна** – кандидат  
психологических наук; ведущий научный  
сотрудник лаборатории высшей нервной  
деятельности человека ФГБУН Институт высшей  
нервной деятельности и нейрофизиологии РАН

Защита диссертации состоится 27 декабря 2019 г. в 15.00 на заседании  
диссертационного совета МГУ.19.01 в ФГБОУ ВО «Московский  
государственный университет имени М.В.Ломоносова» по адресу: 125009,  
г. Москва, улица Моховая, дом 11, строение 9, аудитория 215.  
e-mail: us@psy.msu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке МГУ имени  
М.В.Ломоносова (г. Москва, Ломоносовский проспект, д. 27); на сайте ИАС  
«ИСТИНА» (<https://istina.msu.ru/dissertations/252048673/>); на сайте Научно-  
консультативного совета РАО и РПО (<http://psy-science-council.ru/dissertations/>).

Автореферат разослан «\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2019 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета МГУ.19.01,  
кандидат психологических наук

А.А. Кисельников

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Когнитивный контроль имеет огромное влияние на функционирование различных психических процессов человека и проявляется в инициализации, упорядочении, координации, мониторинге когнитивных процессов, обеспечивающих решение отдельных когнитивных задач (Salthouse et al., 2003). Эффективность процессов когнитивного контроля достаточно индивидуальна и имеет важное практическое значение для психического и физического здоровья и в ряде сфер жизнедеятельности человека, таких как: готовность к школе и школьные достижения, профессиональные достижения, качество жизни, успешность семейных отношений, общественная безопасность (Broidy et al., 2003; Eakin et al., 2004; Gathercole et al., 2004; Barch, 2005; Diamond, 2005; Baler, Volkow, 2006; Blair, Razza, 2007; Duncan et al., 2007; Lui, Tannock, 2007; Penades et al., 2007; Taylor-Tavares et al., 2007; Fairchild et al., 2009; Borella et al., 2010; Brown, Landgraf, 2010; Davis et al., 2010; Morrison et al., 2010; Riggs et al., 2010; Crescioni et al., 2011; Denson et al., 2011; Miller et al., 2011). Существует несколько объяснительных моделей мозговых механизмов когнитивного контроля, которые обсуждаются в настоящее время (Baddeley, Hitch, 1974; Lezak, 1995; Shallice, Burgess, 1996; Barkley, 1997; Zelazo et al., 1997; Miyake et al., 2000; Miller, Cohen, 2001; Aron, 2007; Banich, 2009). Исследование когнитивного контроля как совокупности функций, позволяющих осуществлять целенаправленное поведение, является широко распространенным и перспективным направлением когнитивной психологии (Маракшина, 2017б; Alvarez, Emory, 2006).

Существуют данные о том, что когнитивный контроль может значительно различаться в зависимости от индивидуальных особенностей человека, таких как функциональная асимметрия мозга и характеристики латеральной асимметрии (Славуцкая и др., 2005; Лазарев, Киренская, 2008). В то же время, большинство исследований когнитивного контроля проведено с участием только правой (или без учета латеральной асимметрии). Тип материала и применяемые стратегии также требуют учета функциональной асимметрии

мозга и возникающей на ее основе моторной и сенсорной асимметрии (предпочтения, например, ведущей руки, глаза). Такие особенности, как характеристики латеральной асимметрии, могут оказывать влияние на осуществление функциональной организации когнитивного контроля, что также не учитывается в предлагаемых моделях. Таким образом, изучение механизмов когнитивного контроля в связи с различиями в функциональной асимметрии мозга и характеристиках латеральной организации психических процессов является актуальной задачей для выявления фундаментальных механизмов когнитивного функционирования человека и их практического применения.

В связи с латеральной асимметрией, возникает вопрос о латеральной специфике мозговой организации когнитивного контроля. Известно, что при осуществлении когнитивного контроля активируются как центральные, так и сенсорно-специфические звенья этой функции (Amodio, Ratner, 2013). Однако дифференциальный вклад центральных (управляющих) и сенсорно-специфических мозговых звеньев психофизиологических механизмов когнитивного контроля в связи с характеристиками латеральной асимметрии остается малоизученным. Вопрос о роли латеральной асимметрии в организации процессов контроля над своей жизнедеятельностью у человека особенно актуален в связи с эволюционными причинами. Хотя структурная и функциональная латеральная асимметрия органов появляется уже у животных (Ioffe et al., 2002; Budilin et al., 2015), именно у человека она достигает выраженной степени, причем это происходит в контексте возникновения второй сигнальной системы, которая опосредствует все другие высшие психические функции. В этом контексте возникает вопрос о латеральной организации функции когнитивного контроля в мозге человека с учетом эволюционного усиления латерализации функций.

При работе с понятием когнитивного контроля в наиболее развитой и методологически разработанной модели А. Мияке (Friedman, Miyake, 2017) за основу берется концепция «общего управляющего фактора», причем одним из ключевых феноменов здесь является «подавление». В соответствии с данной концепцией, феномен подавления ответа рассматривается на поведенческом и

субъективном уровне (а не на уровне отдельной функции когнитивного контроля), что будет отражаться нами в термине «ингибиторный аспект «общего управляющего фактора» когнитивного контроля». Феномен подавления может осуществляться посредством двух различных механизмов. Первый связан с дополнительной активацией релевантной задаче информации (Friedman, Miyake, 2017). Это означает, что ресурсы внимания направляются на стимулы, требующие осуществления ответа (например, ряд стимулов в задаче Стоп-сигнал, требующих нажатия кнопки). Второй механизм может быть связан с подавлением информации, которая не соответствует задаче (Valian, 2015). При включении этого механизма ресурсы внимания направляются на те ответы, которые нужно игнорировать – они распознаются активно, но реакция (ответ на них) специально тормозится (подавляется). В связи с этим, выбор экспериментальных задач и методов регистрации, используемых в данном исследовании, обусловлен необходимостью установить, какие мозговые процессы обеспечивают реализацию «общего управляющего фактора» в рамках феномена подавления ответа (т.е. ингибиторного аспекта). Наше исследование базируется на том, что когнитивный контроль имеет основу, состоящую как из центральных, так и из сенсорно-специфических мозговых звеньев, для изучения которых могут быть использованы методы регистрации связанных с событиями потенциалов (ССП) электроэнцефалограммы (ЭЭГ) и функциональная магнитно-резонансная томография (фМРТ).

**Цель исследования:** выявление психофизиологических механизмов ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля с учетом характеристик латеральной асимметрии.

**Объект исследования:** функционирование когнитивного контроля у здоровых людей с разными характеристиками латеральной асимметрии.

**Предмет исследования:** психофизиологические механизмы ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля у здоровых людей с разными характеристиками латеральной асимметрии.

**Гипотеза:** функционирование центральных (управляющих) и сенсорно-специфических звеньев психофизиологических механизмов ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля связано с характеристиками латеральной асимметрии.

**Задачи исследования:**

1. Анализ теоретических подходов к психофизиологическим механизмам когнитивного контроля и разработка исследовательской модели изучения его латеральной организации.
2. Выявление мозгового обеспечения функционирования ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля.
3. Выявление специфики мозгового обеспечения функционирования ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля в связи с латеральной асимметрией.
4. Разработка модели мозгового обеспечения ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля с учетом роли латеральной асимметрии в его функционировании.

**Методолого-теоретическую основу** исследования составляют: принцип психофизиологического исследования «Человек-Нейрон-Модель» Е.Н. Соколова, теория системной динамической локализации высших психических функций А.Р. Лурия, теория функциональных систем П.К. Анохина, модель когнитивного контроля А. Мияке и Н. Фридман, модель мультikomпонентной рабочей памяти А. Бэддели и Дж. Хитча, представления Е.Д. Хомской о специфике латеральной организации психических функций.

**Методы и методики исследования:**

1. Определение характеристик латеральной асимметрии с помощью опросника М. Аннет, теппинг-теста (по Е. Ильину) и нейропсихологических проб на латеральность.
2. Психофизиологические методы:
  - 1.1. многоканальная электроэнцефалография с регистрацией связанных с событием потенциалов (ССП);
  - 1.2. функциональная магнитно-резонансная томография:

1.2.1. фМРТ-исследование на томографе Siemens Magnetom Verio 3T.

1.2.2. фМРТ-исследование на томографе General Electric Signa HDe 1,5T.

**Характеристика выборки.** В исследовании приняли участие в общей сложности 74 испытуемых с разными характеристиками латеральной асимметрии, в возрасте от 18 до 35 лет; средний возраст  $23,7 \pm 3,8$  года (28 женщин, 46 мужчин), без психических и неврологических заболеваний, с нормальным или скорректированным до нормального зрением. Испытуемые имели высшее образование или учились в высших учебных заведениях. Исследование проводилось при добровольном согласии участников и проходило с соблюдением необходимых этических норм.

**Научная новизна** результатов исследования. Впервые показано, что у лиц с различными характеристиками латеральной асимметрии за феноменом подавления стоит неингибиторный психофизиологический механизм, связанный с «общим управляющим фактором» когнитивного контроля. Впервые показано, что релевантные характеристикам латеральной асимметрии различия в мозговой активности при выполнении задач, требующих подавления ответа, обеспечиваются не центральными звеньями ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля (лобными структурами мозга), а особенностями работы его сенсорно-специфических мозговых звеньев. Впервые показано, что при функционировании ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля при правосторонней (по сравнению с левосторонней) моторной латеральной асимметрии в большей степени активируются структуры правого мозжечка. Впервые показано, что при функционировании ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля появляется дополнительная активация правой задней ассоциативной коры у лиц с правосторонней (по сравнению с левосторонней) сенсорной латеральной асимметрией.

**Теоретическая значимость.** Функционирование ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля предлагается рассматривать с точки зрения центральных (управляющих) и сенсорно-

специфических мозговых звеньев с учетом характеристик латеральной асимметрии. Получены новые данные, которые дополняют подход А. Мияке: изучена латеральная специфика мозговой организации ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора». Обнаружено, что мозговая организация центрального звена не отличается у лиц с право- и левосторонними характеристиками латеральной асимметрии и связана с активацией лобных отделов мозга. Показано, что характеристики латеральной асимметрии проявляются в дифференциальной активации сенсорно-специфических мозговых звеньев в условиях обработки зрительного материала у лиц с правосторонними (по сравнению с левосторонними) характеристиками латеральной асимметрии. На основании полученных результатов и вышеописанных закономерностей предложена новая теоретическая схема, описывающая специфику латеральной организации мозговых механизмов ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля.

**Практическая значимость.** Знание психофизиологических особенностей функционирования когнитивного контроля в связи с различиями в характеристиках латеральной асимметрии может применяться во многих сферах деятельности. Одной из таких сфер является детская и взрослая нейропсихология. Понимание мозговых особенностей функционирования когнитивного контроля актуально при коррекции различных нарушений внимания детей (например, СДВГ) и должно осуществляться с учетом индивидуальных особенностей латеральной асимметрии. Выявленные мозговые механизмы ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля могут быть использованы нейропсихологами при его восстановлении у взрослых с повреждениями структур, которые вовлечены в его осуществление. Другой актуальной сферой применения является нейропедагогика, где важной задачей является разработка образовательных программ, адаптированных с учетом индивидуальных особенностей лиц с различиями в характеристиках латеральной асимметрии. Адаптация условий образовательной среды в данном случае является условием эффективного



обучения. Понимание механизмов управляющих функций значимо в сфере нейропсихиатрии при восстановлении нейрокогнитивного функционирования у пациентов (в частности, функции внимания у больных шизофренией, депрессией, биполярным аффективным расстройством). Актуальна задача выявления мозговых особенностей когнитивного контроля и в целях индивидуальной адаптации интерфейсов, в зависимости от латерализации операторов, для повышения эффективности их работы. Особенно актуальным это является для тех специалистов, профессиональные навыки которых требуют внимания, постоянного контроля своих действий (например, операторы, диспетчеры).

**Надежность и достоверность полученных результатов** обеспечивается применением методов регистрации, обработки и анализа данных, адекватных предмету и задачам исследования; организацией экспериментов в соответствии со стандартами экспериментальной психологии и психофизиологии; использованием при обработке и анализе данных современного программного обеспечения и статистических методов, отвечающих специфике эмпирических данных, согласованностью полученных результатов с данными других исследователей.

#### **Положения, выносимые на защиту.**

1. Функционирование ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля обеспечивается единым механизмом, состоящим из центрального (управляющего) и сенсорно-специфических мозговых звеньев, работа которых дифференциально отражается в параметрах латеральной асимметрии.
2. Функционирование центрального (управляющего) мозгового звена ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля обеспечивается лобными отделами и не различается у лиц с правосторонними и левосторонними характеристиками латеральной асимметрии.
3. Функционирование сенсорно-специфических мозговых звеньев ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля связано с характеристиками латеральной асимметрии.

**Апробация результатов работы.** Результаты обсуждались на заседаниях кафедры психофизиологии факультета психологии МГУ имени М.В. Ломоносова (2017-2019). Основные положения и результаты исследования докладывались на XXII и XXIII Международной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов» (Москва, 2015, 2016); LV-LIX ежегодных конгрессах общества психофизиологических исследований (Сиэтл, США, 2015; Миннеаполис, США, 2016; Вена, Австрия, 2017; Квебек, Канада, 2018; Вашингтон, США, 2019); VII Международной конференции по когнитивной науке (Светлогорск, 2016); XXXI Международном психологическом конгрессе (Йокогама, Япония, 2016); XVIII и XIX всемирном конгрессе Международной психофизиологической организации (Гавана, Куба, 2016; Лукка, Италия, 2018); ежегодной конференции организации вычислительной нейронауки (Антверпен, Бельгия, 2017); XVIII конференции Международного общества исследований индивидуальных различий (Варшава, Польша, 2017); Международном форуме по когнитивной нейронауке (Екатеринбург, 2018).

**Структура и объем диссертации.** Работа состоит из введения, трех глав, заключения, выводов, списка сокращений, списка литературы и 7 приложений. Текст диссертации изложен на 165 страницах и включает в себя 10 рисунков и 9 таблиц. Список литературы включает 269 публикаций, из них 45 — на русском языке, 224 — на английском языке.

### **Основное содержание диссертации**

Во **Введении** обосновываются актуальность темы, её теоретическая и практическая значимость, научная новизна; ставятся цели и задачи исследования; разрабатывается его методолого-теоретическая основа; определяются предмет и объект исследования; формулируются гипотеза и положения, выносимые на защиту.

**Первая глава «Проблема мозговой асимметрии когнитивного контроля»** состоит из пяти разделов, в которых анализируются данные по теме исследования, представленные в литературе.

**Раздел 1.1.** «История развития представлений о когнитивном контроле в психологии и психофизиологии» посвящен возникновению и истории развития понятия «когнитивный контроль». Впервые его вводит М. Познер и С. Снайдер в 1975 г. в своей работе «Внимание и когнитивный контроль» (Posner, Snyder, 1975). Дальнейшее развитие понятие получает в работах Э. Миллера и Дж. Коэна, Д. Бродбента, Р. Шиффрина и У. Шнайдера (Shiffrin, Schneider, 1977). Также обсуждаются предпосылки возникновения понятия когнитивного контроля, среди которых идея наличия аппарата, контролирующего деятельность, в теории функциональных систем П.К. Анохина (Анохин, 1955); различие между «автоматическими» и «контролируемыми» процессами и понятие избирательного внимания Д. Бродбента (Broadbent, 1958); конструкторы планирования и рабочей памяти, которая предназначена для хранения планов (понятия, разработанные Д. Миллером, Ю. Галантером, К. Прибрамом) (Миллер и др., 1965); подход А. Бэддели и Дж. Хитча, в основе которого лежит мультикомпонентная модель рабочей памяти, рассматриваемая как система из нескольких компонентов: фонологической (артикуляционной) петли, зрительно-пространственного блокнота, центрального исполнителя (Baddeley, Hitch, 1974). Обращение к различным теоретическим подходам показывает, что функции когнитивного контроля могут быть связаны, с одной стороны, с процессами распределения, удержания и переключения внимания; с другой стороны, с процессом принятия решений и реализацией выбранных программ, а также с оценкой и корректировкой результата произведенного действия.

**Раздел 1.2.** «Феномен подавления в структуре когнитивного контроля: методики исследования» посвящен рассмотрению концепций, подчеркивающих важность процесса торможения в структуре когнитивного контроля. Одной из наиболее разработанных концепций является модель когнитивного контроля А. Мияке и Н. Фридман (Miyake et al., 2000). Ранняя модель когнитивного контроля включает три коррелирующих фактора когнитивного контроля (подавления, обновления, переключения). Однако в поздних работах фактору подавления в модели А. Мияке пришел на смену «общий фактор» управляющих

функций (или «общий управляющий фактор» когнитивного контроля, «common executive functions (EF) factor») (Friedman, Miyake, 2017). «Общий управляющий фактор» связывается с активацией и поддержанием целей, необходимых для успешного осуществления когнитивной деятельности, и с инициализацией и осуществлением ответов, соответствующих целям, – в этом его отличие от фактора подавления.

**В разделе 1.3.** «Психофизиологический подход к исследованию когнитивного контроля» рассматриваются методы психофизиологических исследований и полученные результаты. Модель М. Vanich (на примере выполнения задачи Струпа) описывает последовательное включение областей головного мозга, участвующих в поддержании внимания для осуществления процессов, которые соответствуют текущей цели (Vanich, 2009). К ним относятся задняя дорзолатеральная префронтальная кора, средняя дорзолатеральная префронтальная кора, задние и передние области дорзальной части передней цингулярной коры. Функции контроля также связываются с префронтальными регионами мозга Э. Миллером и Дж. Коэном, Д. Норманом и Т. Шаллисом, Д.Т. Стассом (Стасс, 2003; Norman, Shallice, 1986; Miller, Cohen, 2001). Также функционирование когнитивного контроля осуществляется с участием медиальной и вентролатеральной префронтальной коры, базальных ганглиев (Posner, 2004). Еще одна важная для когнитивного контроля структура – передняя поясная извилина (Botvinick et al., 2004; Posner, 2004). Функция принятия решений связывается с активацией левых префронтальных отделов и правых фронтополярных отделов коры (Величковский Б.М., 2006). Компоненты модели рабочей памяти А. Бэддели и Г. Хитча активируются в процессе затрагивающих их задач и связаны с вовлечением дорзолатеральной префронтальной коры, фронтополярной коры, медианной и вентролатеральной префронтальной коры (Величковский Б.М., 2006). Показано, что в задачах на подавление активируются правая передняя островковая доля и передняя часть дополнительной моторной коры (Swick et al., 2011); предполагается, что различия в мозговой активации обусловлены разницей в сложности задач,

проявляющейся в активации передней части дополнительной моторной коры в сложных задачах (Simmonds et al., 2008). Тем не менее, при анализе мозговой активации при когнитивном контроле зачастую не принимается во внимание принцип структурно-функциональной организации психических функций, мало учитывается специфика процессов, которые находятся под влиянием когнитивного контроля, тип стимулов и модальность их предъявления.

**Раздел 1.4.** «Функциональная асимметрия когнитивного контроля: экспериментальные данные» описывает проблему функциональной организации когнитивного контроля в полушариях головного мозга. При знакомстве с данными литературы становится ясным, что все карты когнитивного контроля действительно для мозга человека с ведущей правой рукой, что ограничивает возможность обобщения полученных результатов на большие группы человеческой популяции. Еще меньше учитываются особенности ведущего глаза. По-прежнему остается без внимания вопрос о латеральной специализации мозговых структур, вовлеченных в осуществление когнитивного контроля. Остается нерешенным вопрос, есть ли функциональный смысл специализации структур разных полушарий в осуществлении когнитивного контроля. Существуют данные о высоких способностях левшей в выполнении когнитивных задач, в том числе задач, задействующих когнитивный контроль и, в частности, подавление нерелевантных ответов (Benbow, 1986; Halpern et al., 1998). Так, левши показали меньшую степень интерференции в задаче Струпа и более успешно справлялись с ней, по сравнению с праворукими (Beratis et al., 2010). Большая успешность левшей в задачах, включающих функцию подавления, объясняется исследователями большей вовлеченностью в эти процессы правого полушария (Beratis et al., 2013). Наряду с этим, представлены данные о преимущественном вовлечении левого полушария в успешное осуществление подавления ответов как у право-, так и у леворуких участников (Serrien, Sovijärvi-Sparé, 2013). Исследования с использованием фМРТ, в основном, показывают преобладающую роль правого полушария в когнитивном контроле.

Исследований связанных с событиями потенциалов по ЭЭГ у испытуемых с различными характеристиками латеральной асимметрии в ситуациях, где требуется подавление произвольного ответа, немного. Сюда относятся эксперименты с использованием антисаккад у лиц с ведущим левым глазом (Лазарев, Киренская, 2008); исследование рабочей памяти по характеристикам компонента P50 у левшей (Veratis et al., 2009). Таким образом, вопрос о мозговых механизмах подавления у лиц с левосторонней асимметрией и функциональной организации когнитивного контроля остается предметом дискуссии в связи с противоречивыми результатами исследований, вызванными, в том числе, обозначенными проблемами – непредставленностью выборок левшей и лиц с ведущим левым глазом в исследованиях.

В разделе 1.5. «Описание проблемы исследования» ставятся несколько вопросов. Первым из них является вопрос о соотношении центральных и сенсорно-специфических мозговых звеньев психофизиологических механизмов ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля. Второй вопрос касается роли механизмов ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля. Первый механизм связан с дополнительной активацией релевантной задаче информации (Friedman, Miyake, 2017). Второй механизм может быть связан с подавлением информации, которая не соответствует задаче (Valian, 2015). Представлена исследовательская модель, основывающаяся на применении задач, при выполнении которых активируется ингибиторный аспект «общего управляющего фактора» когнитивного контроля: задача Струпа и модифицированная задача Струпа. Модифицированная задача Струпа отличается от первого варианта задачи Струпа тем, что по инструкции в ней требуется подавлять реакцию ответа на часть стимулов. Таким образом, в модифицированной задаче Струпа возникает ингибиторный аспект «общего управляющего фактора» когнитивного контроля. Наконец, самый важный вопрос касается соотношения между центральными и сенсорно-специфическими звеньями психофизиологических механизмов ингибиторного

аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля в связи с латеральной асимметрией.

Вторая глава «**Эмпирическое исследование функциональной асимметрии когнитивного контроля**» состоит из четырех разделов и посвящена последовательному описанию экспериментов, направленных на решение поставленных задач.

**Раздел 2.1.** «фМРТ-исследование мозговой специфики ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля» описывает фМРТ-исследование, цель которого — установить мозговые процессы, которые обеспечивают реализацию «общего управляющего фактора» когнитивного контроля в рамках феномена подавления ответа (т.е. ингибиторного аспекта). В данном эксперименте приняли участие 34 испытуемых без каких-либо психических и неврологических заболеваний в возрасте от 19 до 27 лет, средний возраст составил  $22,03 \pm 1,8$  года. Все – с ведущей правой рукой. Регистрировалась активность в процессе выполнения двух задач Струпа. Исследование проводилось на томографе Siemens Magnetom Verio 3 T. Структурная T1-взвешенная томограмма получена с помощью последовательности MPRAGE (TR=1470 мс, TE=1,8 мс, flip angle=9°, FOV=250x218 мм) и позже накладывалась на функциональную томограмму для каждого участника. T2\*-взвешенные функциональные изображения — 65 срезов (воксели размером  $2 \times 2 \times 2$  мм<sup>3</sup>), каждый из которых получен с помощью ЭП-последовательности (EPI) с параметрами TR/TE/FA – 2200 мс, 25 мс, FA=90°, FOV=192x192 мм, MB 5 (CMRR). Для выполнения предлагались две задачи Струпа. Стимулами Струпа в обеих задачах были слова «зеленый» и «красный», написанные либо зеленым, либо красным шрифтом (т.е. всего 4 типа стимулов). В обеих задачах стимулы и инструкция предъявлялись с помощью специальной проекционной системы. В задаче Струпа 1 испытуемый опознавал каждый стимул по цвету шрифта. Для ответа использовался пульт для правой руки. На стимулы с зеленым цветом шрифта ответ давался путем нажатия на левую кнопку пульта, а на красные по цвету шрифта слова

нажималась правая кнопка. Использовался блочный дизайн. Всего было 10 блоков, из них 5 — активных (выполнение задачи), 5 — блоков отдыха. Каждый блок длился 15 сек. В каждом блоке предъявлялось 6 стимулов-слов (последовательно по одному слову). Каждый стимул предъявлялся 2,5 сек, в течение которых нужно дать ответ. В задаче Струпа 2 испытуемый должен быть игнорировать (пропускать) слово «красный», не нажимая кнопку. Однако слово «зеленый» он должен был опознавать по цвету шрифта, как и в первой сессии эксперимента. На зеленое по цвету шрифта слово «зеленый» также нужно было нажимать левую кнопку правого пульта, а на красное по цвету шрифта слово «зеленый» нажималась правая кнопка. В задаче Струпа 2 также было 10 блоков длительностью по 15 сек., из них 5 — активных (выполнение задачи), 5 — блоков отдыха. В каждом блоке предъявлялось 6 стимулов-слов (последовательно по одному слову). Каждый стимул предъявлялся 2,5 сек, в течение которых нужно было дать ответ. Каждая из задач Струпа длилась по 2,5 минуты. В данной серии также использовалась задача Стоп-сигнал, которая выступала в качестве контрольной, так как ее стимулы требуют другого уровня анализа, по сравнению со стимулами задачи Струпа. Сначала перед испытуемым возникал черный фон, затем начиналось последовательное предъявление букв русского алфавита. В течение этого времени испытуемому нужно было дать ответ. Буква появлялась в центре черного экрана. В задаче предъявлялось 8 вариантов букв (4 гласные и 4 согласные). Каждая из них могла предъявляться в двух вариантах — написанная зеленым и красным шрифтом. Таким образом, всего в задаче предъявлялось 16 типов стимулов. Использовались следующие стимулы-буквы: А, Е, И, О, Н, П, Р, С. Участникам давалась инструкция: «Вам будут предъявляться буквы зеленого цвета. Используйте правый пульт. Если буква гласная, нажмите левую клавишу пульта, если буква согласная, нажмите правую клавишу пульта. Если появляется буква красного цвета, ничего нажимать не нужно». Таким образом, испытуемому сразу после появления буквы нужно было давать ответ на нее (с помощью пульта правой руки) либо игнорировать. Последовательность генерировалась



квазислучайным образом. Тренировка в задаче не предусматривалась. Использовалась блоковая парадигма. Каждый блок длился 15 секунд. В течение первого блока испытуемый выполнял задачу, в течение следующего блока — отдыхал. В задаче — 5 активных блоков и 5 блоков отдыха. В каждом блоке предъявлялось 6 стимулов-букв (последовательно по одной букве). Каждая буква предъявлялась в течение 2,5 сек. Сессия задачи Стоп-сигнал длилась 2,5 минуты. Поведенческие ответы испытуемых при этом не регистрировались вследствие особенностей организации эксперимента в томографе.

В результате анализа мозговой активации в процессе выполнения задач Струпа выявлены кластеры активации (с поправкой на множественные сравнения,  $p_{FWE} < 0,05$ ). В задаче Струпа 1 активировались следующие мозговые структуры: левая дополнительная моторная кора, левый и правый таламус, правая супрамаргинальная извилина, правая задняя орбитальная извилина. В задаче Струпа 2 активировались следующие мозговые структуры: правая угловая извилина, левая дополнительная моторная кора, правая средняя лобная извилина, левая верхняя теменная долька, левая скорлупа, правая передняя островковая доля, левая оперкулярная часть нижней лобной извилины. Также в результате анализа обнаружены различия в кластерах активации, характерной для задачи Струпа 2, в сравнении с задачей Струпа 1; в кластерах активации, характерной для задачи Стоп-сигнал, в сравнении с задачей Струпа 1; в кластерах активации, характерной для задачи Стоп-сигнал, в сравнении с задачей Струпа 2 (с поправкой на множественные сравнения,  $p_{FWE} < 0,05$ ). Кластеры активации, характерной для задачи Струпа 2, в сравнении с задачей Струпа 1, включали в себя правое предклинье, правую угловую извилину. Кластеры активации, характерной для задачи Стоп-сигнал, в сравнении с задачей Струпа 1, включали в себя правый затылочный полюс, левую нижнюю затылочную извилину. Кластеры активации, характерные для задачи Стоп-сигнал, в сравнении с задачей Струпа 2, включали в себя правый и левый затылочный полюс. Полученные результаты позволяют заключить, что обе задачи Струпа инициируют функции контроля, связанные с активацией лобных

структур (в частности, правой задней орбитальной извилины, правой средней лобной извилины). В сравнительном анализе мозговой активации в процессе выполнения задач Струпа обнаружена дополнительная активация структур мозга, относящихся к затылочно-ассоциативным (а не лобным) отделам мозга в задаче Струпа 2, по сравнению с задачей Струпа 1. Полученные результаты показывают, что ингибиторный аспект «общего управляющего фактора» когнитивного контроля сопровождается активацией как центральных (управляющих), так и сенсорно-специфических звеньев его психофизиологических механизмов, что отражается в активации лобных и заднеассоциативных отделов коры, соответственно. Однако дополнительная активация ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля связана с работой сенсорно-специфических звеньев.

При сопоставлении задач Стоп-сигнал и Струпа обнаруживается увеличение активации структур затылочных долей мозга обоих полушарий, к которым относятся нижние затылочные извилины, затылочный полюс. Все эти структуры задействованы в обработке зрительной информации. Увеличение их активации в задаче Стоп-сигнал обусловлено тем, что здесь используются простые символы-буквы, и не предъявляется таких требований к семантической обработке, как в задачах Струпа. Иными словами, обработка стимулов осуществляется на другом уровне.

**Раздел 2.2.** «ЭЭГ-исследование мозговой специфики ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля» описывает исследование, цель которого – установить мозговые процессы, которые обеспечивают реализацию «общего управляющего фактора» когнитивного контроля в рамках феномена подавления ответа (т.е. ингибиторного аспекта).

В экспериментальном исследовании приняли участие 27 испытуемых без психических и неврологических заболеваний с нормальным или скорректированным до нормального зрением в возрасте от 18 до 35 лет, средний возраст составил  $23,7 \pm 3,9$  лет. Испытуемых с правой ведущей рукой (ПР) — 19; испытуемых с левой ведущей рукой (ЛР) — 8. Испытуемых с правым ведущим

глазом (ПГ) — 18; испытуемых с левым ведущим глазом (ЛГ) — 9. Для выполнения предлагались две задачи Струпа: задача Струпа 1 и задача Струпа 2. Стимулами Струпа в обеих задачах были слова «зеленый» и «красный», написанные либо зеленым, либо красным шрифтом (т.е. всего 4 типа стимулов). В обеих задачах инструкция предъявлялась на мониторе, в соответствии с ней требовалось, чтобы испытуемый отвечал на слова быстро, но старался не допускать ошибок. В одной сессии каждый из четырех стимулов предъявлялся по 70 раз, сессия содержала 280 проб и длилась около 10 мин. В задаче (сессии) Струпа 1 испытуемый опознавал каждый стимул Струпа по цвету шрифта. На стимулы с зеленым цветом шрифта ответ давался путем нажатия на левую кнопку мыши, а на слова с красным цветом шрифта нажималась правая кнопка. В задаче Струпа 2 испытуемый должен был игнорировать (пропускать) слово «красный», не нажимая на него кнопку мыши. Однако слово «зеленый» он должен был опознавать по цвету шрифта, как и в первой сессии эксперимента. На слово «зеленый», написанное шрифтом зеленого цвета, также нужно было нажимать левую кнопку, а на слово «зеленый», написанное шрифтом красного цвета, нажималась правая кнопка мыши. Для ответа использовалась мышь в правой руке: по данным исследователей, нет значимого влияния эффекта руки (ведущей или неведущей) на характеристики ответа (напр., Serrien, Sovijärvi-Sparé, 2013), поэтому фактор руки, участвующей в ответе, не учитывался в данном исследовании. Перед выполнением экспериментальных заданий и записью ЭЭГ все испытуемые в этот же день заполняли опросник М. Аннет; проходили теппинг-тест, нейропсихологические пробы на латеральность. Перед выполнением основного блока заданий производилась фоновая запись ЭЭГ, включающая два периода записи – 30 секунд с открытыми глазами и 30 секунд с закрытыми глазами. После этого испытуемые выполняли несколько когнитивных задач на феномен подавления ответов в течение 1,1 часа. Между задачами испытуемым представлялась возможность отдыха. Во время выполнения задач основного эксперимента регистрировались связанные с событиями потенциалы (ССП) по электроэнцефалограмме на момент

предъявления стимула (слова в обеих задачах Струпа). Для этого использовались 19-канальный электроэнцефалограф «Нейро-КМ» фирмы «Статокин». Запись проводилась по международной системе 10–20%; референтные электроды – мастоиды M1 и M2, сопротивление меньше 30 кОм. Для регистрации ЭЭГ и ССП использовалась программа «BrainWin». Каждая запись ЭЭГ была вручную очищена от артефактов. Анализировались данные поведенческих показателей и ССП.

Сравнение средних значений времени реакции (ВР) на тестовые стимулы (временные эффекты Струпа) в задачах Струпа 1 и Струпа 2 выявило, что в задаче Струпа 2 среднее значение ВР на слово «зеленый» равно 564 мс и на 113 мс больше (при  $p < 0,001$ ), чем ВР на аналогичное слово в задаче Струпа 1 (451 мс).

Увеличение ВР на слово «зеленый» на 113 мс в задаче Струпа 2, по сравнению с задачей Струпа 1, может свидетельствовать о последовательном осуществлении двух этапов обработки стимулов: 1) семантической обработки слов (непроизвольная реакция) и подавления реакции нажатия кнопки на половину из них (слово «красный»); 2) определения цвета шрифта другой половины слов (слово «зеленый»). Задача Струпа 1 включает в себя только этап определения цвета шрифта, который занимает меньше временных ресурсов. Дополнительное объяснение увеличения ВР в задаче Струпа 2 состоит в уменьшении количества «целевых» (требующих моторного ответа) стимулов в два раза, по сравнению с задачей Струпа 1.

Результаты анализа ССП позволили выявить различия между мозговой активацией, возникающей в ответ на стимулы, в амплитуде пика N1. Обнаружено, что на латентности 140–154 мс (в зависимости от отведения) в отведениях O2, T5 начинают появляться значимые ( $p < 0,05$ ) различия ССП в пике N1 на слово «зеленый» в задачах Струпа 1 и Струпа 2 в пике N1, характеризующим увеличение зрительного внимания (Haider et al., 1964; Eason et al., 1969; van Voorhis, Hillyard, 1977; Naatanen, Michie, 1979; Rugg et al., 1987; Anllo-Vento, Hillyard, 1996; Luck et al., 2000; Martinez et al., 2006; Wascher et al.,

2009). Данное обстоятельство может свидетельствовать в пользу наличия неингибиторного механизма ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля, который проявляется на мозговом уровне (так как различия обнаружены на стимулы, не требующие подавления ответов).

**Раздел 2.3.** «фМРТ-исследование мозгового функционирования ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» в группах лиц с ведущей правой и левой рукой» описывает исследование, которое направлено на выявление различий между паттернами мозговой активации у испытуемых с различиями ведущей руки при исследовании ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля. В исследовании приняли участие 29 испытуемых без каких-либо психических и неврологических заболеваний возрасте от 19 до 35 лет (средний возраст =  $25,9 \pm 4,6$  лет). Из них 23 человека – ПР, 6 человек – ЛР. Для этого блока использовались задача Стоп-сигнал. Подробное описание стимулов и процедуры проведения задачи приведено в разделе 2.1. «Исследование фМРТ, направленное на выявление мозговой специфики ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля». Запись фМРТ осуществлялась на томографе General Electric Signa HDc с индукцией магнитного поля 1,5 Т. Для предъявления стимулов использовался монитор, который было видно через зеркало. T1-взвешенные вспомогательные анатомические изображения (аксиальные срезы с размером воксела –  $1 \times 1 \times 1$  мм<sup>3</sup>) получены при помощи последовательности MPRAGE (TR/TE/FA–11,1 мс/4,6 мс/13°). T2\*-взвешенные функциональные изображения получены с помощью ЭП-последовательности (EPI) с параметрами TR/TE/FA– 3000 мс/60 мс/90°). Всего получено 33 среза, каждый из которых содержал  $64 \times 64$  воксела размером  $3,75 \times 3,75 \times 5$  мм<sup>3</sup>. Перед каждой задачей инструкция зачитывалась испытуемому по громкой связи. **В результате** группового анализа мозговой активации, возникающей в процессе выполнения задачи Стоп-сигнал, обнаружены четыре кластера, включающие левое бедро–I мозжечка, правые бедра I и II, правую долю мозжечка–VI, правую дополнительную моторную кору ( $p_{\text{corr}} < 0,05$ ).

В результате сравнительного анализа обнаружены различия в задаче Стоп-сигнал в кластере активации между правшами (ПР) и левшами (ЛР), включавшим правый мозжечок (заднюю долю VI, бедро I) ( $p_{\text{corr}} < 0,05$ ).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что выполнение задачи сопровождается усилением когнитивного контроля, что связано с активацией в дополнительной моторной коре. Обработка вербальных стимулов (в задаче Стоп-сигнал) выполняется различно в группах участников с различными паттернами моторной асимметрии. В группе ПР эта обработка усиливается возрастающей активацией правого полушария мозжечка (доля VI, бедро I). Выполнение задачи Стоп-сигнал связано с центральным звеном «общего управляющего фактора» и проявляется в активации лобных структур. Гипотеза исследования опровергается в первой части (функционирование центрального мозгового звена ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля связано с характеристиками латеральной асимметрии), так как не обнаружено большей активации лобных отделов коры у какой-либо из групп участников с определенным типом моторной асимметрии. В то же время, характеристики механизма когнитивного контроля у ПР специфичны и связаны не с центральным, а с сенсорно-специфическим звеном, то есть – обработкой и хранением характеристик стимульного материала, что соответствует гипотезе во второй части (сенсорно-специфические звенья ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля связаны с характеристиками латеральной асимметрии).

**Раздел 2.4.** «фМРТ–исследование мозгового функционирования ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» в группах лиц с ведущим правым и левым глазом» описывает исследование когнитивного контроля в связи с сенсорной асимметрией участников. Так как по результатам предыдущего эксперимента правши отличаются увеличением активации в мозжечке при выполнении задачи на когнитивный контроль, на первый план выходит вопрос, есть ли в группе ПР различия между выполнением задач на ингибиторный аспект «общего управляющего фактора» когнитивного контроля

в связи с различиями в сенсорной асимметрии (ведущем глазе). Целью данного эксперимента являлось сравнение мозговой активации ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля у лиц с различиями в ведущем глазе. В исследовании приняли участие 34 испытуемых в возрасте от 19 до 27 лет (средний возраст  $22,03 \pm 1,8$  лет) без каких-либо психических и неврологических заболеваний. Двадцать испытуемых имели ведущую правую руку и ведущий правый глаз (ПГ), четырнадцать испытуемых имели ведущую правую руку и ведущий левый глаз (ЛГ). Регистрировалась активность в процессе выполнения двух задач Струпа, а также задачи Стоп-сигнал. Исследование проводилось на томографе Siemens Magnetom Verio 3 T. Подробные характеристики использованных стимулов, процедура исследования и техническое описание томографа описаны в разделе 2.1. «фМРТ-исследование мозговой специфики ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля».

**В результате анализа** активирующиеся мозговые области у лиц с ЛГ выявлены при сравнении следующих условий (применялся порог статистической значимости  $p_{\text{uncorr}}=0,001$  с последующей поправкой на множественные сравнения на кластерном уровне): кластеры активации в задаче Струпа 2, в сравнении с задачей Струпа 1, – правое предклинье ( $T=6,01$ ,  $p_{\text{FWE}} < 0,001$ ); кластеры активации в задаче Стоп-сигнал, в сравнении с задачей Струпа 1, – правый ( $T=6,40$ ;  $p_{\text{FWE}} < 0,001$ ) и левый затылочный полюс ( $T=6,24$ ;  $p_{\text{FWE}} < 0,001$ ); кластеры активации в задаче Стоп-сигнал, в сравнении с задачей Струпа 2, – левый затылочный полюс ( $T=4,66$ ;  $p_{\text{FWE}}=0,010$ ); кластеры активации в задаче Струпа 2, в сравнении с задачей Стоп-сигнал, – левое предклинье ( $T=5,06$ ;  $p_{\text{FWE}}=0,001$ ).

Активирующиеся мозговые области у лиц с ПГ были выявлены при сравнении следующих условий (применялся порог статистической значимости  $p_{\text{uncorr}}=0,001$  с последующей поправкой на множественные сравнения на кластерном уровне): кластеры активации в задаче Струпа 2, в сравнении с задачей Струпа 1, — правое предклинье ( $T=4,70$ ;  $p_{\text{FWE}} < 0,001$ ), правая угловая

извилины ( $T=5,16$ ;  $p_{FWE}<0,001$ ); кластеры активации в задаче Стоп-сигнал, в сравнении с задачей Струпа 1, — правая ( $T=6,96$ ;  $p_{FWE}<0,001$ ) и левая нижняя затылочная извилина ( $T=6,65$ ;  $p_{FWE}<0,001$ ), правая нижняя височная извилина ( $T=5,50$ ;  $p_{FWE}=0,007$ ); кластеры активации в задаче Стоп-сигнал, в сравнении с задачей Струпа 2, — левая нижняя затылочная извилина ( $T=6,69$ ;  $p_{FWE}<0,001$ ), правый затылочный полюс ( $T=6,21$ ;  $p_{FWE}<0,001$ ).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что различные виды стимулов – буквы и слова – требуют включения принципиально различных механизмов и различных уровней обработки. Если в задаче Стоп-сигнал нужно распознать образ символа-буквы, то в задачах Струпа необходима глубокая семантическая обработка смысла слова. При выполнении задачи Стоп-сигнал увеличивается активация структур, ответственных за образное распознавание (затылочные области у ЛГ и более широкая сеть вентрального потока у ПГ); в то же время при выполнении задачи Струпа, осложненной феноменом подавления части ответов, наблюдается возрастающая активация структур, связанных с семантической обработкой слов (правое предклинье в обеих группах испытуемых, а также правая угловая извилина у ПГ). В итоге, наблюдаемая мозговая специфика выполнения задачи имеет свои особенности в каждой из групп испытуемых с различными характеристиками латеральной асимметрии, что согласуется со второй частью гипотезы настоящего исследования. В то же время, первая часть гипотезы (функционирование центрального мозгового звена ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля различается у лиц с правосторонними и левосторонними характеристиками латеральной асимметрии) не подтверждается, так как не обнаружено большей активации лобных отделов коры у какой-либо из групп участников с определенным типом сенсорной асимметрии.

В третьей главе «Общее обсуждение результатов фМРТ- и ЭЭГ-экспериментов» приводится интерпретация полученных результатов. Активация лобных структур в обеих задачах Струпа демонстрирует работу центрального мозгового звена когнитивного контроля. Увеличение активации



ассоциативных отделов мозга (правой угловой извилины, правого предклинья и правой задней цингулярной извилины) в задаче Струпа 2 демонстрирует дополнительное включение сенсорно-специфических звеньев когнитивного контроля. Полученные данные свидетельствуют о том, что мозговая организация когнитивного контроля обеспечивается двумя составляющими: центральным мозговым звеном и управляемыми им сенсорно-специфическими звеньями, что проявляется в активации лобных и затылочно-ассоциативных отделов мозга, соответственно. Это согласуется с результатами, полученными различными авторами (Posner, 1986; Hillyard, Anllo-Vento, 1998; Miller, Cohen, 2001; Liu et al., 2003; Amodio, Ratner, 2013).

В следующем исследовании также сравнивались мозговые особенности выполнения двух задач Струпа, но уже с применением метода ССП, что позволило проанализировать временные характеристики процессов когнитивного контроля. Обнаружено, что различия между задачами Струпа выявлены на слово «зеленый», которое не требует никакого подавления реакции ответа ни в первой, ни во второй задаче, в пике N1, связанном с увеличением зрительного внимания (Naatanen, Michie, 1979; Rugg et al., 1987; Luck et al., 2000). Таким образом, полученные в этом эксперименте результаты согласуются с концепцией активации неингибиторного механизма ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля — ресурсы внимания направляются на стимулы, требующие инициации ответа. Внимание поддерживает, в первую очередь, цель правильно ответить на стимулы (Friedman, Miyake, 2017). В задаче Струпа 1 стимулы, не требующие подавления, отсутствуют; в то время как в задаче Струпа 2 таких стимулов 50%. Требуется увеличение внимания к ним, так как необходимо постоянно переключаться между необходимостью подавлять двигательный ответ на слово «красный» и давать ответ на слово «зеленый». Данный результат соответствует предположению о том, что феномен подавления ответа связан с активацией релевантного задаче сенсорного входа: активация релевантной информации характеризуется пиком N1 зрительного связанного с событиями потенциала,

отражающим повышение зрительного внимания к стимулам, не требующим подавления ответов.

В следующем исследовании сравнивалась активация, возникающая при осуществлении феномена подавления у испытуемых ПР и ЛР при выполнении задачи Стоп-сигнал. Обнаружено, что ПР характеризуются увеличением активации структур правого мозжечка — задней доли VI, бедра I. По свидетельствам более ранних исследований, данные структуры вовлечены в осуществление рабочей памяти (Ng et al., 2016), а также в артикуляцию и формирование графемо-фонемных отношений (Ramus et al., 2003; Stoodley, Stein, 2009; Fawcett, Nicolson, 2013; Mariën et al., 2014), что также является актуальной функцией при выполнении задачи, вовлекающей стимулы-буквы. Таким образом, данный результат может также отчасти проливать свет на механизмы увеличения частоты дислексии среди левшей (в соответствии с мозжечковой теорией возникновения данного нарушения) (Nicolson et al., 2001).

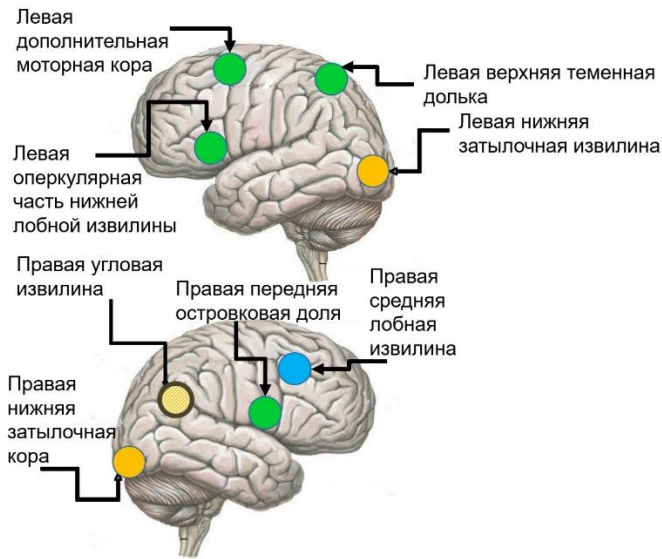
Различия между мозговой активацией правой и левой связаны не столько с процессами осуществления подавления ответов, сколько с процессами обработки стимулов, т.е. с сенсорно-специфическим звеном (обработкой и хранением характеристик стимульного материала). Таким образом, в соответствии со второй частью гипотезы, мозговая организация управления сенсорно-специфическими звеньями связана с характеристиками латеральной асимметрии. Сенсорно-специфические звенья, имеющие свою специфику у лиц с ПР, проявляются здесь в активации правого мозжечка.

В завершающем исследовании проанализированы особенности когнитивного контроля у правшей с различиями ведущего глаза, в частности, мозговые механизмы, стоящие за феноменом подавления, на примере сравнения выполнения двух задач Струпа и Стоп-сигнал. Анализ проведен отдельно по выборкам испытуемых ПГ и ЛГ. В результате обнаружено увеличение активации правого предклинья в задаче с дополнительным подавлением в обеих группах, а также правой угловой извилины у ПГ. Кроме того, в группе участников ЛГ обнаружено увеличение активации левого предклинья в задаче Струпа 2, по сравнению с задачей Стоп-сигнал. В обеих группах испытуемых

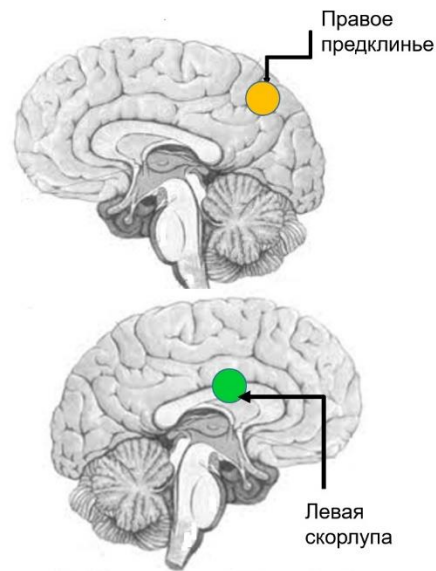
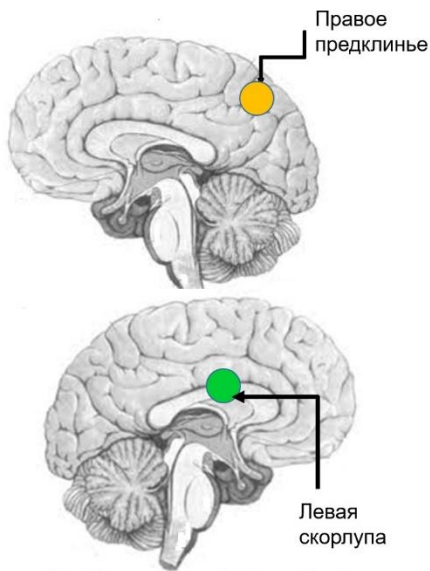
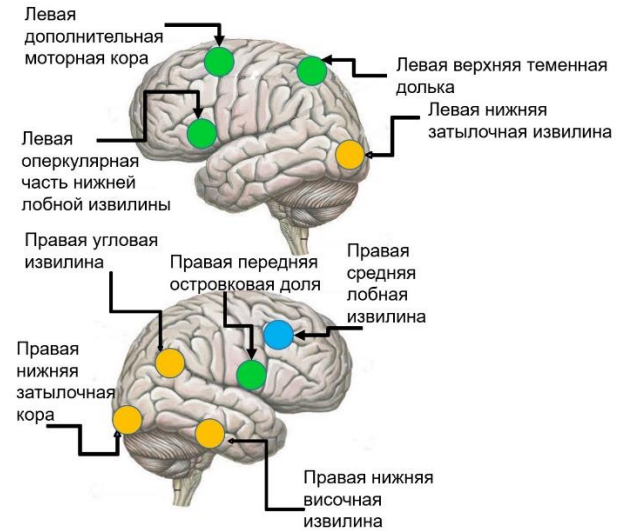
обнаружено увеличение активации структур вентрального потока, ответственных за распознавание объекта. Но у ПГ сеть структур была шире и включала правую нижнюю височную извилину, в отличие от ЛГ, у которых увеличение активации затрагивало только затылочные структуры. Одновременно не выявлено специфических паттернов активации в задаче Струпа 1, по сравнению с задачей Струпа 2, ни в одной из групп испытуемых, что согласуется с результатами первого эксперимента. Следует отметить, что в первом (фМРТ: задача Струпа 1, задача Струпа 2, Стоп-сигнал; испытуемые ПР) и четвертом (фМРТ: задача Струпа 1, задача Струпа 2, Стоп-сигнал; испытуемые ПР – с учетом ведущего глаза) экспериментах зарегистрировано повышение активации правой угловой извилины в задаче Струпа 2, по сравнению с задачей Струпа 1. Данная структура участвует в определении смысла слова (Whitney et al., 2011a; Whitney et al., 2011b; van Ettinger-Veenstra et al., 2016), а также участвует в координации правой и левой рук при ответе (Carota et al., 2004; Vallar, 2007; Hirnstein et al., 2011). Кроме того, отмечено увеличение активации предклинья, которое в литературе описывается как важный узел связей между лобными и теменными областями (Bullmore, Sporns, 2009), участвующий в обработке смысла слова (Davey et al., 2015). Семантические речевые функции (определение смысла слова) могут быть связаны не только со структурами левого полушария: исследователи связывают данное обстоятельство с регистрацией во время записи фМРТ активации вариантных (зависящих от конкретной задачи) структур (Власова, 2013).

Итоговым результатом исследования выступает построение схемы, которая отражает мозговые механизмы ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля (Рис.1). Она демонстрирует сходство центральных (управляющих) звеньев ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля в обеих группах испытуемых, а также различие в сенсорно-специфических звеньях, характеризующих особенности обработки стимулов в каждой конкретной задаче.

## Ведущий левый глаз



## Ведущий правый глаз



Сенсорно-специфическое звено (обработка стимулов)

Сенсорно-специфическое звено (обработка стимулов): дополнительная активация

Центральное (управляющее) звено

Планирование и осуществление моторного кодирования

Рисунок 1. Функциональная схема для правшей с ведущим правым и левым глазом, описывающая мозговую активацию в процессе выполнения задачи Струпа с дополнительным подавлением ответа и Стоп-сигнал и специфику латеральной организации мозговых механизмов ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля.

Во время выполнения задачи Струпа, осложненной феноменом подавления части ответов, наблюдается возрастающая активация структур, связанных с семантической обработкой слов (правое предклинье в обеих группах испытуемых, правая угловая извилина у ПГ). Таким образом, сенсорно-специфические звенья мозговой организации ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля проявляются в характеристиках сенсорной латеральной асимметрии. Также в схеме отражены специфические особенности, связанные с обработкой стимулов. Выявить их позволяет сопоставление мозговой активации, возникающей в процессе выполнения задачи Стоп-сигнал, в сравнении с задачей Струпа в двух вариантах: специфические различия в активации, возникающие в условиях выполнения этих задач, связаны непосредственно с обработкой стимулов-букв. При выполнении задачи Стоп-сигнал увеличивается активация структур, ответственных за образное распознавание стимулов-букв (затылочные области у ЛГ и более широкая сеть вентрального потока у ПГ). У лиц с левосторонними характеристиками, по сравнению с ПГ, не обнаруживается увеличение активации нижней височной извилины – структуры, важной для распознавания символических объектов (Pammer; 2014; Francisco, 2018; Rüsseler et al., 2018). Возможно, столь различный вклад данных мозговых структур скрывает за собой механизмы возникновения нарушений письменной речи, в частности, дислексии и, в какой-то степени, проливает свет на вопрос о том, почему в популяции лиц с левосторонними характеристиками латеральной асимметрии чаще возникают подобные нарушения.

**В Заключении** подводятся итоги, отмечается, что получены ответы на поставленные в исследовании вопросы; формулируются выводы и обозначаются перспективы будущих исследований.

## **Выводы диссертационного исследования**

1. Теоретический анализ проблемы механизмов когнитивного контроля показал, что мозговая организация ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля обеспечивается двумя составляющими: центральным звеном (локализуемым в лобных отделах коры) и сенсорно-специфическими звеньями (зрительными и ассоциативными областями коры для зрительной модальности).
2. Сенсорно-специфические мозговые звенья ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля, локализованные в задне-ассоциативных отделах коры, обеспечивают активацию релевантного задачи (а не торможение иррелевантного) сенсорного входа: при решении задачи Струпа активация релевантной информации характеризуется увеличением амплитуды пика N1 (в затылочном отведении O2 и височном отведении T5) зрительного связанного с событиями потенциала на стимулы, не требующие подавления ответа, что отражает повышение зрительного внимания к ним.
3. Центральное звено мозговой организации ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля, связанное с активацией лобных отделов коры, функционирует сходным образом у лиц с правосторонними и левосторонними характеристиками латеральной асимметрии.
4. Сенсорно-специфические звенья мозговой организации ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля связаны с характеристиками моторной латеральной асимметрии, что проявляется в большей активации структур правого мозжечка у лиц с правосторонней (по сравнению с левосторонней) моторной латеральной асимметрией.
5. Сенсорно-специфические звенья мозговой организации ингибиторного аспекта «общего управляющего фактора» когнитивного контроля связаны с характеристиками сенсорной латеральной асимметрии, что проявляется в дополнительной активации правой угловой извилины у лиц с правосторонней (по сравнению с левосторонней) сенсорной латеральной асимметрией.

## Публикации по теме диссертации

Основное содержание диссертации отражено в 19 научных публикациях (общий объем – 5,90 п.л.; авторский вклад – 3,08 п.л.).

Публикации в рецензируемых научных изданиях, индексируемых в Web of Science, Scopus, RSCI, а также в изданиях из перечня утвержденных Ученым советом МГУ для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В.Ломоносова по специальности 19.00.02 — Психофизиология (психологические науки):

1. Marakshina, J.A. The role of brain function lateralization in a cognitive control task with conflict-induced conditions / J.A. Marakshina, A.V. Vartanov, A.A. Kiselnikov, S.A. Kozlovskiy, M.M. Pyasik, J.M. Glozman // *Psychophysiology*. — 2015. — Vol. 52 (Suppl. 1). — P. 111-111. (0,04 п.л./ 0,01 п.л.). IF WoS — 3,118.
2. Marakshina, J.A. The reflection of Stroop and Stop-signal tasks response inhibition in the event-related potentials and reaction time / J.A. Marakshina, A.V. Vartanov, B.I. Bepalov, S.A. Kozlovskiy, A.A. Kiselnikov // *International Journal of Psychology*. — 2016. — Vol. 51 (Suppl. 1). — P. 885-885. (0,04 п.л./0,01 п.л.). IF WoS — 1,867.
3. Marakshina, J.A. Comparison of event-related potentials and reaction time in Stroop task with and without inhibition of response / J.A. Marakshina, B.I. Bepalov, A.V. Vartanov, A.A. Kiselnikov, S.A. Kozlovskiy // *International Journal of Psychology*. — 2016. — Vol. 51(Suppl. 1). — P. 885-885. (0,04 п.л./0,01 п.л.). IF WoS — 1,867.
4. Marakshina, J.A. Comparative analysis of the Stop-signal and Go/NoGo task performance: a fMRI study / J.A. Marakshina, N.S. Buldakova, A.V. Vartanov, J.A. Isakova, V.V. Popov, A.A. Baev, A.A. Kiselnikov, S.A. Kozlovskiy // *Psychophysiology*. — 2016. — Vol. 53 (Suppl. 1). — P. 33-33. (0,04 п.л./0,01 п.л.). IF WoS — 3,118.
5. Marakshina, J. ERP study of the influence of handedness and eyedness on the response inhibition in a Go/NoGo task / S.A. Kozlovskiy, J.A. Marakshina, A.V. Vartanov, A.A. Kiselnikov // *International Journal of Psychophysiology*. — 2016. — Vol. 108. — P. 104-104 (0,04 п.л./0,01 п.л.). IF WoS — 2,868.
6. Маракшина, Ю.А. Латеральная асимметрия в задаче подавления ответа: электрофизиологическое исследование когнитивного контроля /

- Ю.А. Маракшина // Теоретическая и экспериментальная психология. — 2016. — Т. 9. — № 3. — С. 17-26. (0,75 п.л.). ИФ РИНЦ — 0,323.
7. Маракшина, Ю.А. Роль латеральной асимметрии в задаче подавления ответа по компонентам вызванных потенциалов / Ю.А. Маракшина, А.В. Варганов, Б.И. Беспалов // Психология. Журнал Высшей Школы экономики. — 2017. — Т. 14. — № 4. — С. 679-697. (1,5 п.л./0,5 п.л.). WoS; ИФ РИНЦ — 1,174.
  8. Маракшина, Ю.А. Влияние подавления ответа на вызванные потенциалы и время реакции в задаче Струпа / Ю.А. Маракшина, Б.И. Беспалов, А.В. Варганов // Экспериментальная психология. — 2017. — Т. 10. — № 2. — С. 131-144. (1,08 п.л./0,36 п.л.). RSCI; ИФ РИНЦ — 0,687.
  9. Marakshina, J. Role of the posterior cingulate cortex in response inhibition: fMRI study / J. Marakshina, A. Neklyudova, A. Vartanov, S. Kozlovskiy, A. Kisel'nikov // Psychophysiology. — 2017. — Vol. 54 (Suppl. 1). — P. 71-71. (0,04 п.л./0,01 п.л.). IF WoS — 3,118.
  10. Marakshina, J.A. Influence of handedness on the response inhibition in Stroop task: ERP study / J.A. Marakshina, A.V. Vartanov, A.A. Neklyudova, S.A. Kozlovskiy, A.A. Kisel'nikov // BMC Neuroscience. — 2017. — Vol. 18. (Suppl. 1). — P. 80-81. (0,04 п.л./0,01 п.л.). IF WoS — 2,173.
  11. Marakshina, J. Effect of handedness on response inhibition: fMRI study / J. Marakshina, N. Buldakova, A. Korotkova, A. Vartanov, S. Kozlovskiy, S. Shirenova, A. Kisel'nikov, V. Popov // European Proceedings of Social and Behavioural Sciences. — 2017. — V. XXXIII. — P. 248-255. (0,58 п.л./0,19 п.л.). WoS.
  12. Marakshina, J. Effect of eyedness on cognitive control / J. Marakshina, A. Vartanov, A. Kisel'nikov, S. Kozlovskiy, V. Ushakov, N. Buldakova, L. Skiteva // International Journal of Psychophysiology. — 2018. — Vol. 131. — № 10. — P. 158-158. (0,04 п.л./0,01 п.л.). IF WoS — 2,868.
  13. Marakshina, J. Comparative analysis of inhibition tasks: an fMRI study / J. Marakshina, A. Vartanov, A. Kisel'nikov, S. Kozlovskiy, V. Ushakov, N. Buldakova, L. Skiteva // Psychophysiology. — 2018. — Vol. 55. — № 1. — P. 65-65. (0,04 п.л./0,01 п.л.). IF WoS — 3,118.
  14. Marakshina, J. Effect of eye dominance on cognitive control / J. Marakshina, A. Vartanov, N. Buldakova // European Proceedings of Social and Behavioural Sciences. — 2018. — Vol. 49. — P. 402-408. (0,5 п.л./0,17 п.л.). WoS.



### Научные публикации в других изданиях:

15. Маракшина, Ю.А. Роль межполушарной асимметрии в процессе активации когнитивного контроля [Электронный ресурс] / Ю.А. Маракшина // Материалы XXII международного молодежного научного форума «Ломоносов-2015». – 2015. – С. 1-2. – Режим доступа: [https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov\\_2015/data/6934/uid6938\\_report.pdf](https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2015/data/6934/uid6938_report.pdf) (0,17 п.л.).
16. Маракшина, Ю.А. Сравнительный анализ осуществления когнитивного контроля в различных типах задач с использованием фМРТ [Электронный ресурс] / Ю.А. Маракшина, Н.С. Булдакова // Материалы XXIII международного молодежного научного форума «Ломоносов-2016». – 2016. – С. 1-2. – Режим доступа: [https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov\\_2016/data/8504/uid6938\\_report.pdf](https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2016/data/8504/uid6938_report.pdf) (0,17 п.л./0,09 п.л.).
17. Маракшина, Ю.А. Влияние латеральной асимметрии на осуществление подавления нерелевантных ответов в задачах Go/NoGo / Ю.А. Маракшина // Седьмая международная конференция по когнитивной науке. Тезисы докладов. – 2016. – С. 410-411. (0,17 п.л.).
18. Marakshina, J.A. Individual differences in response inhibition between right-handers and left-handers: an fMRI study / J. Marakshina, N. Buldakova, A. Vartanov // Conference of the International Society for the Study of Individual Differences: abstracts. – 2017. – С. 368-368. (0,04 п.л./0,01 п.л.).
19. Маракшина, Ю.А. Подходы к исследованию индивидуальных различий управляющих функций / Ю.А. Маракшина // Психология индивидуальных различий: обучение и развитие. Сборник по материалам заочной Научно-практической конференции молодых ученых и специалистов. – 2017. – С. 113-120. (0,58 п.л.).