

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение  
«Институт возрастной физиологии» Российской академии образования

*На правах рукописи*

**Розовская Рената Исааковна**

**ВЛИЯНИЕ ЭМОЦИОНАЛЬНОЙ ОКРАСКИ ЗАПОМИНАЕМОЙ  
ИНФОРМАЦИИ НА МОЗГОВУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ И  
ЭФФЕКТИВНОСТЬ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ**

Специальность 19.00.02 – психофизиология  
(психологические науки)

**ДИССЕРТАЦИЯ**

на соискание ученой степени кандидата психологических наук

Научный руководитель — доктор биологических наук,  
профессор Мачинская Регина Ильинична

Москва — 2019

## Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И МОЗГОВОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ.....	15
1.1. Рабочая память как когнитивная функция.....	15
1.2. Развитие представлений о функциональной организации рабочей памяти.....	20
1.3. Мозговое обеспечение рабочей памяти.....	23
ГЛАВА 2. ВЛИЯНИЕ ЭМОЦИОНАЛЬНОЙ ОКРАСКИ СТИМУЛОВ НА ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ.....	31
2.1. Когнитивные функции и эмоции.....	31
2.2. Влияние эмоций на эффективность рабочей памяти.....	35
2.3. Влияние эмоций на мозговую организацию рабочей памяти.....	39
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	47
3.1. Организация экспериментального исследования.....	47
3.2. Оборудование и параметры сбора данных.....	53
3.3. Первичная обработка и статистический анализ данных.....	55
ГЛАВА 4. ВЛИЯНИЕ ЭМОЦИОНАЛЬНОЙ ОКРАСКИ ИЗОБРАЖЕНИЙ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ ЗРИТЕЛЬНОЙ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ. АНАЛИЗ ТОЧНОСТИ И СКОРОСТИ РЕШЕНИЯ КОГНИТИВНОЙ ЗАДАЧИ.....	65
4.1. Сравнение показателей эффективности зрительной рабочей памяти в ЭЭГ и фМРТ сессиях эксперимента.....	65
4.2. Сравнение показателей эффективности зрительной рабочей памяти при различной эмоциональной окраске изображений.....	68
4.3. Обсуждение результатов анализа влияния эмоциональной окраски изображений на эффективность зрительной рабочей памяти.....	69

ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ ЭМОЦИОНАЛЬНОЙ ВАЛЕНТНОСТИ ИЗОБРАЖЕНИЙ НА МОЗГОВУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ЗРИТЕЛЬНОЙ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ. фМРТ АНАЛИЗ ГЕМОДИНАМИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ.....	73
5.1. Анализ влияния эмоциональной окраски изображений на показатели активации зон мозга, выявляемые с помощью фМРТ.....	73
5.2. Обсуждение показателей активации зон мозга, выявляемых с помощью фМРТ, в пробах с различной эмоциональной окраской изображений.....	82
ГЛАВА 6. ВЛИЯНИЕ ЭМОЦИОНАЛЬНОЙ ВАЛЕНТНОСТИ ИЗОБРАЖЕНИЙ НА МОЗГОВУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ЗРИТЕЛЬНОЙ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ. АНАЛИЗ КОГЕРЕНТНОСТИ ТЕТА-РИТМА В ПРОСТРАНСТВЕ ЭЭГ ИСТОЧНИКОВ. ....	85
6.1. Изменения функциональной организации коры правого и левого полушарий головного мозга в период удержания изображений с различной эмоциональной окраской.....	86
6.2. Обсуждение результатов исследования функциональной организации коры правого и левого полушарий головного мозга в период удержания изображений с различной эмоциональной окраской.....	97
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	104
ВЫВОДЫ.....	106
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	108
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	132
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Лист информированного согласия пациента на проведение магнитно-резонансной томографии.....	132
ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Опросный лист для испытуемых, проходящих фМРТ.....	134
ПРИЛОЖЕНИЕ 3. Информация для испытуемых.....	136
ПРИЛОЖЕНИЕ 4. Информация об фМРТ-исследовании.....	138
ПРИЛОЖЕНИЕ 5. Информация об ЭЭГ-исследовании.....	140

ПРИЛОЖЕНИЕ 6. Заявление о добровольном участии.....	142
ПРИЛОЖЕНИЕ 7. Обязательство о конфиденциальности .....	143
ПРИЛОЖЕНИЕ 8. Перечень критериев включения в исследование...144	
ПРИЛОЖЕНИЕ 9. Адреса организаций, где проводилось исследование.....	145
ПРИЛОЖЕНИЕ 10. Опросник Аннет .....	146
ПРИЛОЖЕНИЕ 11. Результаты обработки данных фМРТ для первых 4 секунд периода удержания информации в РП.....	147
ПРИЛОЖЕНИЕ 12. Результаты дополнительного статистического анализа на основе параметрического плана обработки данных фМРТ для периода запечатления информации в РП.....	152

## ВВЕДЕНИЕ

### **Актуальность исследования**

Вопрос эффективности запоминания материала различной эмоциональной окраски — один из самых старых в экспериментальной психологии. Он является традиционным при изучении взаимодействия познавательной и эмоциональной сфер человека, однако рассматривался в основном применительно к долговременной памяти (Buchanan, Adolphs, 2002). Рабочая память (РП) обеспечивает кратковременное удержание значимой информации и манипулирование ею в процессе реализации сложных форм когнитивной деятельности (Baddeley, 1992). До настоящего времени, несмотря на повышенный интерес как психологов, так и физиологов, к рабочей памяти, вопрос о специфике ее психологических механизмов и мозгового обеспечения при кратковременном запоминании и обработке материала различной эмоциональной окраски остается недостаточно изученным и привлекает внимание исследователей (Perlstein et al., 2002; Mather et al., 2006; Dolcos, 2008; Hur et al., 2016).

Предпринятое в настоящей работе исследование влияния эмоциональной окраски информации на мозговую организацию РП затрагивает более общие проблемы, касающиеся специфичности мозговой организации различных эмоциональных состояний, а также дифференциации мозговых механизмов аффективных и когнитивных функций и компонентов поведения.

Поиск конкретных зон мозга, «отвечающих» за мозговое обеспечение основных эмоций (Murphy et al., 2003) или эмоций определенной окраски (Wager et al., 2003; Alves et al., 2008; Barrett, Wager, 2006; Lindquist et al., 2012) не оправдал надежд исследователей — «локализовать» в мозге ни основные эмоции, ни эмоции той или иной валентности не удалось. Влияние эмоциональной окраски воспринимаемой или извлекаемой информации на активность различных участков мозга оказалось весьма изменчивым. Кортиковые и глубинные структуры, в том числе участвующие в обеспечении

когнитивных процессов, демонстрировали связь своей активности с окраской стимулов в зависимости от степени и типа эмоционального реагирования и уровня возбуждения (Anders et al., 2004; Viinikainen et al., 2010). Противоречивость данных о мозговой организации эмоций и влияния эмоций на когнитивные функции (в том числе, память) может быть обусловлена различиями, связанными с характером деятельности, сопровождаемой данными эмоциями.

В частности, имеет значение, использует ли субъект эмоционально окрашенную информацию для решения когнитивной задачи или эмоции в процессе решения когнитивной задачи возникают в результате ожиданий, связанных с результатом ее решения. Если эмоции (положительные или отрицательные) возникают в процессе деятельности субъекта в связи с возможностью достижения результата (получения награды) или возможностью неудачи (наказания), они оказывают существенное влияние на мозговые механизмы обработки эмоционально нейтральной информации (Alexandrov et al., 2007).

Если эмоциональная окраска стимулов отвлекает человека от решаемой в данный момент задачи, или если интенсивность эмоции слишком высока, эмоции могут оказывать дезорганизующий эффект на мыслительную деятельность (Вилюнас, 2006). Г.С. Шилдс с соавторами (Shields et al., 2016) на основании анализа большого количества данных приходят к выводу, что острый стресс снижает эффективность РП, но отмечают также, что влияние стресса на когнитивные и исполнительные функции зависит от множества разнообразных факторов.

Мета-анализ данных о мозговой организации эмоциональных состояний (Lindquist et al., 2012; Pessoa, 2008, Pessoa et al., 2012) свидетельствует о непродуктивности поиска специфических механизмов «аффективных» компонентов психической деятельности человека и их взаимодействия с «когнитивными» механизмами (emotional-cognitive interaction in the brain).

Ю.И. Александров (Alexandrov, Sams, 2005; Александров, 2006) предложил концептуальную модель эмоциональных состояний, основанную на системном подходе к анализу мозговой организации поведения как активной деятельности, направленной на достижение положительного результата (Бернштейн, 1966; Лурия, 1973; Анохин, 1978; Швырков, 1995). В отличие от многих подходов к исследованию аффективных и когнитивных процессов как независимых или даже противоположных аспектов поведения, эта модель исходит из единства эмоций и сознания, которые характеризуют разные уровни организации поведения активного субъекта. Эмоции и основанные на них реакции связаны с более древними и низкодифференцированными уровнями организации адаптивного поведения в виде реализации стремления к достижению или избеганию. Сознание же связано с более новыми и высокодифференцированными уровнями организации поведения, включающими использование речи при социальном взаимодействии. Оба уровня системной организации адаптивного поведения актуализируются в процессе различной деятельности человека одновременно, а их соотношение и преобладание в конкретный момент того или иного механизма зависит от конкретных условий деятельности, индивидуального опыта субъекта и его психоэмоционального состояния в данный момент. Такой подход позволяет перейти от поиска специализированных мозговых механизмов различных эмоциональных состояний к анализу различных компонентов функциональных систем мозга, реализующих сложные формы деятельности, в том числе, включающие решение интеллектуальных задач, в зависимости от эмоционального фона.

Интерес исследователей к анализу мозговой организации РП как интегрального процесса и её различных компонентов вызван центральной ролью РП в большинстве видов деятельности человека (Cowan, 2014; Kyllonen et al., 1990; Engle et al., 1999; Engle, Kane, 2004; Baddeley, 2003). Психофизиологам не удалось обнаружить структур, для которых РП была бы единственной или основной функцией (Christophel et al., 2017). Для

осуществления РП рекрутируются различные области и структуры головного мозга: префронтальные и теменные зоны коры больших полушарий, подкорковые структуры, мозжечок (Gazzaley et al., 2004; Metzger et al., 2010; Nee, D'Esposito, 2015; Chen, Desmond, 2005a; Chen, Desmond, 2005b), которые также участвуют в мозговом обеспечении различных других функций. Вариативность компонентов мозговых механизмов РП (пластичность состава) и иерархический характер их организации позволяют описать мозговое обеспечение РП как функциональную систему. В мозговое обеспечение РП включаются компоненты, связанные с системой управляющего контроля, в частности, дорзолатеральная префронтальная кора. Значительное число нейрокогнитивных исследований посвящено префронтальной коре в контексте ее роли в реализации как РП, так и функций регулирования эмоциональных процессов (Plakke, Romanski, 2016; Eriksson et al., 2015; Dutta et al., 2014; Van der Velde, Kamps, 2003; Viinikainen et al., 2010). Накоплены данные о влиянии на функционирование структур, участвующих в мозговом обеспечении РП, зон орбитофронтальной и поясной коры, связанных с регуляцией эмоций (Owen et al., 2005; Ghashghaei et al., 2007; Pessoa, 2009).

Современные нейрокогнитивные исследования свидетельствуют об участии структур мозга, связанных с эмоциональным реагированием и мотивационной регуляцией в контроле внимания и собственных действий и их взаимодействии с высшими регуляторными центрами в префронтальных зонах коры при обработке значимой информации (Domenech, Koechlin, 2015; Kanske, 2008; Metzger et al., 2010; Blakemore, Choudhury, 2006).

Таким образом, представляется актуальным изучение функциональных систем рабочей памяти, актуализирующихся в различных эмоциональных контекстах. В связи с имеющимися данными о влиянии эмоциональной окраски информации на эффективность решения когнитивных задач (Gray et al., 2001; Lavric et al., 2003; Osaka et al., 2013) было сформулировано предположение, что положительная и отрицательная



эмоциональная окраска информации оказывают различное влияние на активность мозга в период удержания этой информации в РП. Можно также предположить, что в различных эмоциональных контекстах происходит актуализация различных компонентов функциональной системы РП.

Основное внимание в настоящей работе уделено исследованию мозговой организации РП в период удержания зрительных репрезентаций. Предполагается, что анализ данных ЭЭГ и фМРТ в этот период (в отличие от периодов запечатления и извлечения информации) позволит сделать выводы об эффектах, связанных с функциональной перестройкой РП и, насколько это возможно, рассмотреть их отдельно от эффектов эмоциональной активации в момент предъявления стимула.

**Теоретико-методологической основой исследования** является представление о РП как о динамической функциональной системе, которое базируется на концепции динамической локализации высших психических функций мозга А.Р. Лурия (1968) и данных нейрокогнитивных исследований (Gazzaley et al., 2004; Fiebach et al., 2006; Vigneau et al., 2006; Lehnert, Zimmer, 2008; Palva et al., 2011; Katus et al., 2015; Soemer, Saito, 2015) о распределенных нейронных сетях мозга, которые образуют нейрофизиологический субстрат когнитивной деятельности.

Исследование РП в данной работе исходит из нейрокогнитивной модели (Мачинская, Курганский, 2012), предполагающей существование в структуре РП регуляторных и информационных функционально-специфичных компонентов. К регуляторным относятся: тоническое поддержание неспецифического внимания (лобно-лимбическая сеть) и избирательная фазическая активация внутренних репрезентаций (префронтальные, теменные и заднеассоциативные зоны). К информационным относятся: кодирование и временное хранение следов в кратковременной памяти или их извлечение из долговременной памяти (средневисочные и теменные зоны, гиппокамп) и манипулирование

качественно-специфичной информацией в специализированных нейронных сетях в отсутствие сенсорного притока (специфические корковые зоны).

Модель также предполагает, что различные компоненты РП реализуются соответствующими объединениями нейронных сетей корковых и глубинных структур мозга, которые складываются на основе интеграции их активности в различных частотных диапазонах ЭЭГ. Функциональная дифференциация ритмических осцилляций биоэлектрической активности мозга позволяет использовать когерентный анализ различных ритмических составляющих ЭЭГ в качестве инструмента для исследования нейронных объединений, участвующих в реализации различных компонентов РП. В электроэнцефалографической части данной работы анализируется влияние эмоциональной валентности информации на когерентность тета-ритма. Выбор ритмических составляющих этого диапазона определяется их участием в интеграции активности нейронных сетей в структурах мозга, связанных с регуляцией эмоционально-мотивационных компонентов поведения и кратковременным хранением информации (Dörfler et al., 2001; Klimesch et al., 2006; Sauseng et al., 2007)

**Объектом исследования** являются параметры поведения и мозговой активности, характеризующие процессы удержания информации в РП.

**Предмет исследования** — эффективность РП и ее мозговая организация при удержании зрительных сцен различной эмоциональной окраски.

**Цель исследования:** изучить особенности мозгового обеспечения и эффективность РП при различной эмоциональной окраске удерживаемой в РП зрительной информации.

Для достижения цели исследования были поставлены следующие **задачи:**

1. Разработка экспериментальной модели для комплексного (поведенческого, электроэнцефалографического и фМРТ) исследования

влияния эмоциональной окраски информации на мозговую организацию РП в период удержания зрительного материала.

2. Исследование влияния эмоциональной окраски информации на эффективность зрительной РП (измеряемой двумя показателями: процентом правильных ответов (ППО) и временем реакции (ВР)).

3. ЭЭГ-исследование функционального корково-коркового взаимодействия во время удержания в РП изображений разной эмоциональной окраски с помощью оценки когерентности ритмических составляющих тета-диапазона,

4. фМРТ-исследование активации различных структур мозга в период удержания зрительной информации различной эмоциональной окраски.

### **Гипотезы исследования**

1. Эмоциональная окраска удерживаемых в РП зрительных сцен влияет на скорость и точность решения когнитивной задачи.

2. Топография зон мозга, активация которых при удержании в РП зрительных сцен фиксируется с помощью фМРТ, различается при удержании нейтральных и эмоционально окрашенных стимулов.

3. Функциональное взаимодействие корковых зон на основе интеграции их суммарной электрической активности в диапазоне тета-частот отличается в период удержания репрезентаций нейтральных и эмоционально окрашенных зрительных сцен.

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

1. Негативная эмоциональная окраска запоминаемой информации снижает эффективность зрительной рабочей памяти.

2. Мозговое обеспечение рабочей памяти в период удержания изображений зависит от эмоциональной окраски этих изображений и отличается для эмоционально окрашенных изображений по сравнению с нейтральными. Удержание эмоционально окрашенной информации сопровождается дополнительным вовлечением теменных, височных и

префронтальных отделов коры, реализующих управляющий компонент РП, а также задней цингулярной коры левого полушария, реализующий мнестический компонент рабочей памяти.

3. Негативная эмоциональная окраска изображений препятствует оптимальной мозговой организации РП. При удержании в рабочей памяти эмоционально негативно окрашенной информации наблюдается дополнительная активация в зоне лобного полюса — области мозга, связанной с контролем деятельности в ситуации многозадачности.

### **Методы исследования**

Испытуемым была предложена серия когнитивных задач, состоявших в сравнении двух последовательно предъявляемых изображений (задача обнаружения изменений, англ. *change detection task*). Каждый испытуемый участвовал в двух сессиях экспериментов: с параллельной регистрацией ЭЭГ и с параллельным фМРТ-сканированием.

### **Научная новизна исследования**

В рамках данного исследования для оценки мозговой организации РП используются два неинвазивных нейрофизиологических метода, обладающих взаимодополняющими возможностями – ЭЭГ и фМРТ, что до сих пор достаточно редко встречается в исследованиях мозговых механизмов рабочей памяти. В работе впервые были использованы для анализа мозгового обеспечения РП данные о когерентности ритмических составляющих тета-диапазона ЭЭГ в пространстве источников. Это позволило оценить функциональное взаимодействие корковых зон, активность которых демонстрировала зависимость от эмоциональной окраски удерживаемой информации при фМРТ исследовании, и выявить особенности мозговой организации периода удержания значимой информации в РП в зависимости от ее эмоциональной окраски.

**Надежность и достоверность** результатов данной работы обеспечивались теоретическим анализом современного состояния основной проблемы исследования, корректной экспериментальной процедурой,

репрезентативностью выборки и адекватностью методов обработки и анализа экспериментальных данных.

### **Теоретическая значимость исследования**

В данной работе анализ мозгового обеспечения РП сфокусирован на исследовании периода удержания информации, а не на периодах её запечатления или извлечения. Это дало возможность вычленить работу центрального управляющего механизма РП и проследить зависимость его функционирования от эмоциональной окраски удерживаемых в памяти зрительных сцен.

Данная работа вносит вклад в понимание взаимосвязей когнитивных функций и эмоций и развитие представления о когнитивной и эмоциональной сферах как о разных сторонах единого адаптационного механизма.

### **Практическая значимость исследования**

В связи с важностью оптимального функционирования РП для эффективной когнитивной деятельности человека, понимание ее механизмов имеет большое прикладное значение для разработки развивающих и коррекционных программ в области образования, а также в клинической практике при диагностике и терапии различных заболеваний, сопровождающихся когнитивными нарушениями. Результаты данного исследования также могут быть включены в учебные курсы по психофизиологии.

### **Апробация и внедрение результатов исследования**

По материалам диссертационной работы было сделано семь докладов на научных семинарах и конференциях: на конференции «Когнитивная наука в Москве: новые исследования» (г. Москва, 2013); в рамках XIV Международных чтений памяти Л.С. Выготского на конференции «Психология сознания. Истоки и перспективы изучения» (г. Москва, 2013); на семинаре «Функциональная МРТ головного мозга: наука и практика» (г. Москва, 2014); на Шестой международной конференции по когнитивной

науке (г. Калининград, 2014); на конференции, посвященной 85-летию со дня рождения Хомской Е.Д. (г. Москва, 2014); на Летней школе-конференции «Теоретические и прикладные проблемы когнитивной психологии», (2013, Лесной городок) и на конференции Bi-Annual Conference of the International Society for Research on Emotion (г. Женева, 2015).

### **Публикации:**

По материалам диссертационной работы опубликовано 8 научных работ, в том числе 3 статьи, все 3 – в рецензируемых журналах, входящих в перечень ВАК при Минобрнауки России, и 5 тезисов докладов на международных и студенческих научных конференциях.

### **Структура и объем диссертации**

Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов и списка литературы. Основной текст диссертации занимает 107 страниц, общий объем диссертации 155 страниц. Список литературы включает 208 источников, из них 25 работ на русском языке и 183 – на английском. Текст диссертации сопровождается 16 рисунками и 9 таблицами.

## Глава 1. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И МОЗГОВОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ

### 1.1. Рабочая память как когнитивная функция

Прежде чем приступить к рассмотрению функциональной организации рабочей памяти (РП) и ее мозгового обеспечения, рассмотрим, какое место занимает РП в структуре психической деятельности в целом.

По выражению известного отечественного психолога Ю.Б. Гиппенрейтер, память – не просто один из основных познавательных процессов, а основа всей когнитивной деятельности (Гиппенрейтер, 1980). Любой акт памяти включает в себя три фазы: запечатление, сохранение и актуализацию усвоенного материала (Флорес, 1973). Тем не менее, различные виды памяти неоднородны по своей функциональной организации.

Несмотря на внешнее сходство, состоящее в присутствии трёх перечисленных фаз, физиологические механизмы разных видов памяти и роль каждого из видов памяти в целостной психической деятельности различаются. Наиболее распространенным является деление памяти на кратковременную и долговременную. Так как рабочая память была окончательно выделена в отдельный тип, отличный как от долговременной, так и от кратковременной памяти, относительно недавно (Miller et al., 1960), подробное рассмотрение сущности и функциональных моделей рабочей памяти предваряется кратким обзором современных представлений о кратковременной и долговременной памяти.

Первым, кто высказал идею о существовании двух видов памяти — кратковременной и долговременной — был У. Джеймс. В своей книге *Principles of Psychology*, изданной впервые в 1890 году (James, 1950) он предложил деление памяти на два вида: первичную (кратковременную) и вторичную (долговременную). Первичная память, по Джеймсу, способна удерживать лишь небольшие объемы информации, а вторичная представляет

собой долговременное хранилище намного большего объема. Воззрения Джеймса на природу памяти известны как теория двойственности памяти.

В современной психологии первым понятия «долговременная память» и «кратковременная память» ввел в 1949 году канадский ученый Д. Хебб (Hebb, 1949). В 1956 году вышла знаменитая статья Дж. Миллера «Магическое число семь плюс-минус два» (Miller, 1956), в которой он показал, что человек может удержать в кратковременной памяти лишь такое количество любых единиц (простых или сложных). Так было сформировано понятие кратковременной памяти как небольшого по объёму буфера для хранения информации. Когда максимальный объём «буфера» достигнут, новая информация может «вытеснить» ту, что попала в «буфер» ранее. Основной же объём информации, которую человек помнит, хранится в другом «хранилище», называемом долговременной памятью. Объём долговременной памяти если и ограничен, то не так жёстко, и информация может храниться в нём многие годы, срок хранения, предположительно, ограничен лишь продолжительностью жизни индивидуума, и полное «стирание» информации из долговременной памяти при жизни происходит только по причине травм, деменции и других патологических состояний.

Существование различных механизмов хранения следов для новой информации и для информации, которая сохраняется в памяти уже давно, имеет множество подтверждений на уровне наблюдений и экспериментов. Например, оказалось, что при лечении с помощью электрошока пациенты забывали информацию, усвоенную непосредственно перед электрошоковым воздействием, хотя прекрасно помнили все, что было запечатлено и усвоено ранее. Открыл этот эффект К.П. Дункан (Duncan, 1949).

Любая новая информация попадает сначала в кратковременную («первичную») память, а затем может быть «переупакована» в долговременную («вторичную»). Первая когнитивная модель кратковременной памяти, описанная в работе Н. Во и Д. Норман (Waugh, Norman, 1965), предполагала, что основной и фактически единственной



функцией этого блока является удержание информации на короткое время, пока она не будет переведена в постоянное долговременное хранилище (или пока не забудется из-за интерференции). Согласно этой модели, каждый вид памяти представляет собой совершенно отдельный буфер. В «первичную» память поступает воспринятая вербальная информация, которая сама по себе быстро исчезает оттуда. Но многократным повторением можно удержать информацию в «первичной» памяти, а также перенести ее во «вторичную», где она уже может храниться сколь угодно долго.

Впоследствии у двухкомпонентной модели Н. Во и Д. Нормана обнаружилось большое количество недостатков. Самым принципиальным слабым местом было отсутствие объяснения процессов активации информации, вспоминания, извлечения из долговременной памяти информации, необходимой для решения актуальной в данный момент задачи.

В 1968 году Р. Аткинсоном и Р. Шиффрином была предложена модель памяти как состоящей из трех структурных компонентов: сенсорный регистр, кратковременное хранилище и долговременное хранилище (Atkinson, Shiffrin, 1968). В сенсорный регистр попадает новая информация (воспринятая органами чувств) и сохраняется там не более 4 секунд (в зависимости от сенсорной модальности). Без реверберации (повторения) в кратковременном хранилище информация удерживается в течение максимум 20 секунд, объём его ограничен 5-7 объектами. Долговременное хранилище содержит большое количество информации, которая может сохраняться там до конца жизни индивида. В кратковременное хранилище информация поступает как из сенсорного хранилища, так и из долговременного. Содержимое кратковременного хранилища определяется функцией внимания. Таким образом, Р. Аткинсон и Р. Шиффрин первыми указали на логическую необходимость в системе памяти функции, известной сейчас как рабочая память.

В 1972 году когнитивные психологи Ф. Крейк и Р. Локхарт предложили теорию уровневой переработки информации ( Craik, Lokhart,

1972). Согласно этой теории, существует поэтапная иерархическая система переработки информации. Информационная единица восприятия последовательно проходит ряд функционально различных стадий переработки. Сначала происходит первичный анализ сенсорных качеств объекта, затем перцептивный анализ (распознавание объекта), семантическая обработка (определение значения), и наконец, само-референция (соотнесение с «Я-системой»). Экспериментально было показано, что включение материала в более высокоорганизованную деятельность (переход на следующую стадию переработки) ведет к его лучшему запоминанию. Согласно модели Крейка-Локхарта, необходима предварительная обработка информации перед тем, как она будет помещена в долговременную память, и содержимое долговременной памяти — не просто след сенсорных событий, но результат манипуляций с информацией, извлеченной из долговременной памяти, и новых сенсорных данных. При этом теория уровневой переработки информации не использует понятие «кратковременная память», промежуточное хранилище для информации вне сенсорных, семантических и связанных с представлением о себе систем в этой модели отсутствует.

Первыми термин «рабочая память» ввели Дж. Миллер, Ю. Галантер и К. Прибрам (Miller et al., 1960) для обозначения памяти, которая используется для планирования или коррекции поведения, например, когда мы делаем вычисления в уме, формулируем свои мысли или воспринимаем чужие. Например, когда говорим, пишем, читаем предложения или готовим еду, когда важно помнить, какие ингредиенты уже положили, а какие ещё нет.

Окончательно использование термина «рабочая память» со смыслом, отдельным от «кратковременной памяти», устоялось после публикации работы А. Бэддели и Г. Хитч, которые предложили функциональную модель РП (Baddeley, Hitch, 1974). «Местом», где информация из долговременной памяти встречается с новой информацией и является рабочей память. Самое важное свойство РП — способность

человека активно манипулировать с хранящимися в ней внутренними репрезентациями объектов (например, изображений, рядов чисел или фрагментов текста), чтобы решить актуальную задачу или выполнить другое мотивационно значимое действие. Именно поэтому рабочая память и получила своё название.

Запечатление и сохранение информации, о котором шла речь в предыдущем разделе, можно назвать одной функциональной частью памяти, «снаружи внутрь»: от сенсорного восприятия к долговременному хранению. А РП как целенаправленное извлечение из долговременной памяти информации или кратковременное хранение новой, необходимой для решения актуальной когнитивной задачи, и оперирование информацией (сравнение и т. д.) — отдельная функция, имеющая направление как бы противоположное формированию долговременной памяти — «изнутри наружу». По своему смыслу эта функция близка к произвольному вниманию, которое оперирует с актуальными в данный момент сенсорными стимулами и «внутренними» содержаниями, а РП — ещё и с содержанием долговременной памяти (Baddeley, 1992; Shah, Miyake, 1999; Nee et al., 2012; Baddeley, 2003).

Альтернативный взгляд на сущность РП развивает в своих работах Н. Коуэн (Cowan, 2008). Он определяет РП как часть долговременной памяти, активированной в данный момент времени («фокус внимания»). Объем фокуса внимания ограничен и составляет всего четыре «ячейки», но при этом содержание ячеек может быть разной степени сложности. Таким образом, в определении Н. Коуэна РП сближается с другой функцией — вниманием.

Свое определение РП и описание её места среди других видов памяти Н. Коуэн дал в статье «What are the differences between long-term, short-term, and working memory?» (Cowan, 2008). Долговременная память — хранилище знаний и воспоминаний о событиях прошлого. Кратковременная память — это информация, которая в данный момент доступна благодаря тому, что попала в фокус внимания.

Рабочая память, по Н. Коуэну, не совпадает с кратковременной и представляет собой не некое «хранилище» информации, а сложный процесс манипуляции старой и новой информацией. Удержание всей необходимой для решения актуальной задачи информации в поле внимания — лишь часть процесса, который называется рабочей памятью. Этот взгляд согласуется и с тем, что известно о ключевой роли РП в интеллектуальном развитии ребенка и связи эффективности РП с успешностью обучения (Posner, Peterson, 1990; Johnson et al., 1991; Ruff, Capozzoli, 2003; DeStefano, LeFevre, 2004; Rovee-Collier, Cuevas, 2009; Raghubar et al., 2010; Dumontheil, Klingberg, 2012; Cragg, Gilmore, 2014), а также с данными, полученными в экспериментах с участием взрослых испытуемых. Так, связь между РП и интеллектом индивидуума продемонстрирована во многих исследованиях (Kyllonen et al., 1990; Engle et al., 1999; Engle, Kane, 2004).

## **1.2. Развитие представлений о функциональной организации рабочей памяти**

Изначально РП отождествлялась с кратковременной памятью и считалась просто «буфером» для кратковременного хранения информации, но по мере накопления и изучения экспериментальных данных концепция РП стала сложнее, появилось представление о составляющих её функциональных элементах. Как уже отмечалось выше, в 1974 году А. Бэддели и Г. Хитч (Baddeley, Hitch, 1974) предложили трехкомпонентную модель РП. В дальнейшем те же авторы пришли к более сложной модели РП, включив в нее еще один новый компонент — эпизодический буфер (Baddeley, 2000). Он играет роль «места встречи» потоков информации, в том числе, из долговременной памяти. Наиболее цитируемый в современной литературе вариант этой модели РП (Baddeley, 2003) включает четыре компонента: центральный управляющий механизм (central executive); блок хранения информации, перекодированной в фонологическую форму (phonological loop); блок хранения информации, перекодированной в зрительно-пространственную форму (visuo-spatial sketchpad); эпизодический

буфер, в котором под контролем центрального управляющего механизма сопоставляется информация из долговременной памяти и двух других буферов.

Таким образом, большинство рассмотренных выше моделей РП включают механизмы избирательной активации внутренних репрезентаций, поддержания их активного состояния и сопоставления со следами долговременной памяти.

Важным этапом развития представлений о РП стала разработка концепции активирующей системы контроля (*supervisory activating system (SAS)*) (Norman, Shallice, 1986). Эта система обеспечивает удержание в поле внимания как самой решаемой задачи, так и информации, необходимой для ее решения. SAS стала элементом, связывающим РП и способность к концентрации внимания и произвольной деятельности — то и другое нарушается при поражениях префронтальной коры (Shallice, 1988, 1991, Shallice et al., 2002).

У. Найссер (Найссер, 1981) полагал, что кратковременная память не может быть описана как однонаправленный поток информации или какая-то единообразная последовательность операций. По его мнению, функциональная организация РП должна включать в себя множество связей, в том числе, перекрестных. По мнению У. Найссера, подсистемы РП функционируют непрерывно и накладываются друг на друга, порождая таким образом множество различных по структуре «хранилищ информации».

П. Баруе с коллегами в 2004 году (Barrouillet et al., 2004) предложили теорию распределения ресурсов по времени (TRBS), согласно которой фокус внимания последовательно перемещается от одной репрезентации, которая содержится в данный момент в РП, к другой, обновляя их, причем, в каждый момент времени лишь одна репрезентация может быть захвачена вниманием. Репрезентации, не находящиеся в фокусе внимания, постепенно распадаются, затухают. Таким образом, количество объектов в РП ограничено временем, которое требуется для

последовательного прохождения фокуса внимания по всем репрезентациям. Если их окажется слишком много, репрезентации будут распадаться раньше, чем в очередной раз попадут в фокус внимания. Работу внимания в этой модели можно сравнить с движением луча в электронно-лучевой пушке монитора: если луч проходит строку за строкой достаточно быстро, точки не успевают погаснуть, и весь экран заполнен изображением.

Известно также, что количество объектов, которые индивидуум может удержать в РП, и эффективность манипуляций с ними, обусловленная включением управляющего механизма, связаны. Испытуемые, которые удерживают в РП больше объектов из визуального массива, делают это за счет более эффективного исключения нерелевантных задач объектов, что и объясняет более высокую эффективность манипуляций с ними (Vogel et al., 2005; Cowan, Morey, 2006).

Д.Е. Ни с коллегами провели мета-анализ 36 экспериментов, посвященных организации управляющих процессов в РП (Nee et al., 2007). Проанализировав данные, авторы пришли к выводу, что управляющие процессы в рабочей памяти можно разделить на 4 категории:

- 1) защита РП от дистракторов (устойчивость к дистракторам);
- 2) предотвращение вторжения нерелевантных воспоминаний в РП;
- 3) переключение внимания внутри РП;
- 4) обновление содержимого РП.

При этом содержание запоминаемых стимулов можно подразделить на три типа; вербальные, пространственные, предметные (Nee et al., 2007).

Интересные для понимания механизмов ограничения объема РП данные получены С. Ашкенази и Ш. Шапира (Ashkenazi, Shapira, 2017). Эти исследователи изучали эффективность РП в задаче поиска числа в ряду других чисел (number line estimation task) в четырех модификациях. В первом варианте испытуемым предлагалась только одна задача, в трех остальных параллельно с заданием поиска числа в ряду испытуемым предлагалась дополнительная задача с задействованием фонологической, визуальной или

пространственной петли. Оказалось, что фонологическая и пространственная нагрузка повлияли на эффективность решения основной задачи, а визуальная — нет. Исследователи объясняют это тем, что при решении основной задачи задействуются преимущественно процессы, обеспечивающие ориентацию в пространстве и речь, а дополнительные задания уменьшали «свободный объем» РП этих двух типов.

### **1.3. Мозговое обеспечение рабочей памяти**

Исследования с использованием неинвазивных методов анализа активности различных участков головного мозга (фМРТ) позволили дополнить компонентную модель РП информацией об активации различных зон мозга на разных этапах процесса РП. На основании этих данных стало возможным понять мозговое обеспечение различных компонентов РП и их соответствие предлагаемым когнитивным моделям.

Основу современных исследований мозговой организации РП составляет концепция распределенных нейронных сетей, обеспечивающих кратковременное удержание значимой информации и манипулирование с ней (Christophel et al., 2017). В своей работе М. Д’Эспозито (D’Esposito, 2007) анализирует данные различных исследований РП и приходит к выводу об отсутствии весомых аргументов в пользу существования зон мозга, которые можно было бы считать местом локализации буферов – специфических фонологических и зрительно-пространственных хранилищ РП. По мнению Д’Эспозито, ключевой структурой мозговых механизмов РП является префронтальная кора, взаимодействующая с остальными зонами коры и глубинными структурами, и рекрутирующая, благодаря нисходящим влияниям, необходимые участки мозга. При этом мозговые механизмы РП не предполагают специализированных хранилищ для перекодированной информации.

Активация различных составляющих мозговых функциональных систем, участвующих в обеспечении РП, в особенности сенсорно-

специфических зон, значительно более подвижна и избирательна, чем можно было бы предположить, опираясь на четырехкомпонентную модель Бэддели-Хитча, включающую вербальное и зрительно-пространственное хранилища. Исходя из этой модели, различаться должно лишь мозговое обеспечение РП при удержании вербальной и зрительно-пространственной информации. Но, как показали исследования, оно зависит как от сенсорных характеристик стимулов, так и от характера когнитивной деятельности, в ходе которой используется хранящаяся в РП информация (Nee, D'Esposito, 2015, Ranganath et al., 2004; Absatova, Kurgansky, 2016). Существуют данные о различной мозговой организации процесса удержания в РП информации одной сенсорной модальности (например, визуальной) в зависимости от её содержания. Так, в работе (Ranganath et al., 2004) участникам предлагали решить задачи двух типов, различающихся характером запоминаемой и предъявляемой информации внутри зрительной модальности. В первом типе задач испытуемый должен был определить, было ли предъявленное ему изображение лица или здания показано ему ранее или нет (delayed match-to-sample, DMS). В задаче другого типа испытуемые должны были вспомнить изображение лица или здания, которое предъявлялось им ранее в паре с тем, что показано сейчас (пары состояли из изображения лица и изображения здания) (delayed paired-associate, DPA). Локализация изменений BOLD сигнала (активация) в корковых зонах, ассоциирующихся с обработкой зрительных сцен определенных категорий, соответствовала типу зрительной информации, которую нужно было вспомнить (а не воспринимаемой в данный момент). Активация веретенообразной извилины регистрировалась и во время удержания в РП ранее показанных лиц в пробах DMS, и во время удержания изображений зданий, для которых нужно было вспомнить парные лица в пробах DPA. Соответственно, активация парагиппокампальной извилины была зафиксирована и во время удержания ранее показанных изображений зданий на испытаниях DMS, и во время удержания в РП



изображений лиц, для которых испытуемые вспоминали изображения зданий в пробах ДРА.

В работе К.А. Абсатовой и соавторов приводятся данные, свидетельствующие о зависимости показателей эффективности РП и ее мозгового обеспечения от характера будущей деятельности, в которой удерживаемая информация используется. Показано, что общее количество ошибок воспроизведения ряда зрительных символов и соотношение типов ошибок зависит от способа воспроизведения этих символов (скопировать на листе бумаги, соотнести с буквой и выбрать букву на клавиатуре или назвать ее вслух) (Absatova, Kurgansky, 2016). В тех же экспериментальных условиях на основе анализа ритмических составляющих тета-диапазона ЭЭГ получены данные о влиянии характера деятельности на эффективные (направленные) связи корковых зон в период удержания информации (Absatova et al., 2016). Показано, что взаимодействие между сенсорно-специфическими и ассоциативными зонами коры определяется типом необходимого для решения когнитивной задачи перекодирования информации: при копировании символов на листе бумаги вовлекаются преимущественно зрительные ассоциативные зоны, связанные с оценкой свойств зрительных объектов, при соотнесении с буквой и произнесении её вслух – зоны, участвующие в восприятии зрительной вербальной информации. Эти данные говорят в пользу гипотезы о том, что в механизме РП могут быть задействованы разные популяции нейронов в зависимости от специфики решаемой задачи.

При этом общая составляющая функциональных систем РП – ее регуляторный компонент (или управляющий механизм) реализуется с участием фронто-париетальной сети внимания, что показано как в фМРТ исследованиях (см. выше), так и в исследованиях электрической активности мозга с помощью регистрации и анализа различных частотных составляющих ЭЭГ (Мачинская, Курганский, 2012).

Д. Ли с соавторами (Li et al., 2014) представили результаты своих фМРТ экспериментов, в которых испытуемым предлагалось дать ответ, одинаковые или разные им предъявлены последовательно стимулы (change-detection task). Задания были трех типов: на сравнение изображений, слуховых стимулов и сочетания тех и других. С помощью анализа данных фМРТ методом главных компонент (СРСА) удалось показать, что доменно-специфические сети активируются во время проб со сравнением только визуальной или только слуховой информации. А также, что доменно-общие сети активируются в пробах и на визуальную, и на слуховую РП. Доменно-специфичные сети демонстрировали активацию только во время запечатления информации соответствующей сенсорной модальности, тогда как активация доменно-общих сетей регистрировалась и при запечатлении, и при удержании, и при сравнении информации.

Показана также связь эффективности РП с уровнем привлечения внимания на ранних стадиях обработки значимой (предназначенной для удержания) информации (Gazzaley, 2011). Эти данные восходят к теории уровней обработки информации и показывают, что следы памяти возникают как следствие перцептивной обработки. Согласно этому подходу, информация, которая стала объектом внимания на короткое время и анализируется только на поверхностном уровне, вскоре будет забыта. А информация, захватившая внимание и глубоко обрабатываемая, сохранится в памяти надолго (Солсо, 1995).

Дж. Джонайдес с коллегами (Jonides et al., 2005) проанализировали имеющиеся данные и концепции РП на предмет существования зон мозга, которые вносят вклад в обеспечение работы различных подсистем РП (описанных в уровневой модели Бэддели-Хитча). Результатом их анализа стала гипотеза, что хранение (storage) внутренних репрезентаций в РП обеспечивается теми же мозговыми структурами, которые обеспечивают восприятие информации, а повторение (rehearsal) требует подключения систем внимания, тех же, что контролируют внимание к внешним стимулам.

Они считают, что в кодировании информации участвуют те же зоны, которые обеспечивают ее удержание в течение небольших интервалов времени. Чаще всего это височные и теменные области, хотя иногда могут быть задействованы и моторные области лобной коры. Таким образом, большое количество исследований указывает на роль систем внимания разного уровня в функциональной организации РП.

Выше уже цитировались работы, свидетельствующие о вовлечении префронтальной коры в обеспечение РП. Какую конкретно роль играет префронтальная кора и ее взаимодействие с другими корковыми зонами? М. Д'Эспозито и Б. Постл еще в 1999 году опубликовали мета-анализ 11 исследований, в которых в общей сложности участвовали 166 пациентов с повреждениями лобной коры. Результаты этого анализа говорят в пользу связи префронтальной коры с управляющим механизмом РП. Оказалось, что недостаточность РП обнаруживалась только в тех случаях, когда в периоде удержания информации появлялись дистракторы (D'Esposito, Postle, 1999). Авторы предположили, что лобные доли участвуют не столько в обеспечении самой функции РП, сколько в подавлении обработки нерелевантных стимулов. Эта гипотеза согласуется с результатами работы Ю.К. Миллера и Р. Десимоуна (Miller, Desimone, 1994), согласно которой активность нейронов нижней височной коры приматов подавляется отвлечением, а активность в латеральной лобной коре — нет. Эти данные указывают на особую роль префронтальной коры в контроле удержания информации в РП при наличии внешних факторов, отвлекающих от основной задачи. Т. Попов с соавторами опубликовали данные о взаимодействии дорзальных и вентральных зон лобной коры в мозговом обеспечении РП (Popov et al., 2018). Существуют многочисленные данные о зависимости эффективности РП от эффективности игнорирования нерелевантных задач визуальных стимулов (Olesen et al., 2007; Hasher et al., 2007; Dagrý et al., 2017).

А. Барбей с коллегами сравнили результаты тестирования интеллекта и решения задач, требующих участия РП (Wechsler Memory Scale, the

Wechsler Adult Intelligence Scale, and the N-Back Task) в трех группах: пациенты с поражением дорзолатеральных участков префронтальной коры (DLPFC), пациенты с поражениями других участков коры и здоровые испытуемые. Оказалось, что повреждение левой DLPFC связано с ухудшением манипулирования, прежде всего, вербальной и пространственной информацией, а правой — любой информацией (Barbey et al., 2013).

Однако существуют данные, свидетельствующие о том, что для РП у взрослых при любой модальности стимулов и любых характеристиках когнитивных задач необходимо не только участие дорзолатеральной коры, но и согласованная активация дорзолатеральной и задней теменной коры (Ku et al., 2015; Postle, 2016; Weber et al., 2017; Bettencourt, Xu, 2016). В ЭЭГ исследовании Е.Л. Джонсон с коллегами (Johnson et al., 2017) подчеркивается роль задне-ассоциативных нейронных сетей в зрительной РП: усиление направленных влияний от этих корковых областей к префронтальным во время удержания в РП зрительных объектов при отсутствии выраженных влияний от префронтальной коры было обнаружено у пациентов с локальными поражениями лобных зон. При этом пациенты справлялись с когнитивной задачей на РП, хотя и хуже участников из контрольной группы. По мнению авторов, эти данные указывают на возможность функционирования теменно-височных звеньев распределенных нейронных сетей РП при сниженном влиянии от префронтальной коры.

В целом анализ литературных данных показывает, что мозговое обеспечение РП связано с функционированием различных областей префронтальной и теменной коры, объединенных во фронто-париетальные системы, а также активацией сенсорно-специфических нейронных сетей, релевантных качеству удерживаемой в РП информации. Существенным компонентом мозгового обеспечения РП являются глубинные структуры мозга: гиппокамп, ядра стриопалидарной системы и дорсомедиальное ядро таламуса (Gazzaley et al., 2004; Nee, D'Esposito, 2015; Moore et al., 2013).

Данные, полученные Б. К. Липска с соавторами в экспериментах на крысах, указывают на то, что повреждение гиппокампа в раннем возрасте (у детенышей крыс) приводит к нарушению созревания префронтальной коры и за счет этого вызывает снижение эффективности РП у взрослых животных (Lipska et al., 2002). Результаты других экспериментов на крысах (Tiaotiao et al., 2018) говорят в пользу гипотезы о ключевой роли гиппокампально-префронтальных взаимодействий (синхронизация электрической активности) в механизме РП.

По-видимому, роль гиппокампа в мозговом обеспечении РП критична именно в период, когда префронтальная и теменная кора ещё не созрели и активность гиппокампа нужна не только для функционирования РП, но и для поддержания процесса созревания этих участков коры. Для человека это детский и подростковый возраст, для животных, у которых префронтальные области коры развиты слабее, гиппокамп может сохранять свою роль в мозговом обеспечении РП на протяжении всей жизни. Так как созревание префронтальных участков коры у человека может продолжаться до 24-25 лет, у молодых взрослых людей гиппокамп может оставаться задействованным в мозговом обеспечении РП.

Существуют данные о роли мозжечка в мозговом обеспечении РП. Так, в статье (Ng et al., 2016) показано, что левые зоны IFG (нижняя лобная извилина) и IPL (нижняя теменная долька) и правые дольки VI и VIII мозжечка участвуют в мозговом обеспечении вербальной РП, а для визуальной РП таких закономерностей не обнаружилось. Ранее было известно, что мозжечок участвует в мозговом обеспечении РП, а то, как именно участвует, зависит от модальности стимулов, предлагаемых для решения когнитивных задач (Chen, Desmond, 2005a, b). Так, в случае вербальных стимулов, в кортикально-мозжечковом взаимодействии участвовали зоны левого полушария, связанные с речью (в том числе, нижние лобные и задние теменные зоны) и правые дольки VI, VIIIA/VIIB мозжечка. Если же использовались визуальные стимулы, наблюдалась

двусторонняя активация нижних лобных и задних теменных зон больших полушарий и также двусторонняя активация VI и VIIВ долек мозжечка.

Накоплены данные об участии в механизмах обеспечения РП таламических структур, прежде всего, передних ядер таламуса (ATN), входящих также в лимбическую систему, и его медиадорзальных ядер (MD), работающих во многих случаях вместе с базальными ганглиями (de Bourbon-Teles et al., 2014; Aggleton et al., 2010; Corbetta, Shulman, 2002; Watanabe, Funahashi, 2012). Были получены также данные об участии ATN в механизмах взаимодействия внимания и эмоций (Sun et al., 2015).

Существующую на данный момент информацию о сложной функциональной организации мозгового обеспечения РП и ее зависимости от многочисленных параметров используемых экспериментальных моделей необходимо учитывать при исследовании особенностей мозгового обеспечения РП в зависимости от эмоциональной окраски стимулов.

## Глава 2. ВЛИЯНИЕ ЭМОЦИОНАЛЬНОЙ ОКРАСКИ СТИМУЛОВ НА ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ.

Прежде чем приступить к анализу влияния эмоциональной окраски информации на эффективность и мозговую организацию РП, необходимо обратиться к более общему вопросу о взаимоотношении когнитивных и аффективных процессов в структуре психической деятельности.

### 2.1. Когнитивные функции и эмоции

Когнитивные функции и эмоции — две стороны психики человека. Изучая психическую деятельность, мы имеем дело со сложным конгломератом, в котором выделить отдельные функции можно только условно, помня о том, что все они находятся в тесной связи друг с другом и в реальной жизни друг без друга не существуют. Мысли вызывают эмоции, и эмоциональный фон модулирует мысли. «Эмоции и сознание — характеристики разных, одновременно актуализируемых уровней системной организации поведения» (Александров и др., 2017, стр. 20).

Взаимообусловленность когнитивной и эмоциональной сферы признана и в психологии, и в нейрофизиологии. С точки зрения нейрофизиологии когнитивные функции и эмоции имеют во многом общее мозговое обеспечение, особенно на уровне ствола мозга и глубинных структур (таламуса, гипоталамуса, базальных ядер, лимбической системы). Многие повреждения и дисфункции мозговых структур приводят одновременно к эмоциональным и когнитивным нарушениям. Например, при повреждении фронтальных отделов коры больших полушарий развивается лобный синдром, который проявляется и в эмоциональных нарушениях (апатия или расторможенность), и в когнитивных (снижение концентрации внимания, способности к абстрактному мышлению и т. д.) (Лурия, 1982).

Другой пример — когнитивно-аффективный синдром при повреждениях мозжечка или нарушении его кровоснабжения (Buckner, 2013). При опухолях, нарушениях кровотока по мозжечковым артериям, хирургических и травматических повреждениях мозжечка у пациентов

обнаруживаются эмоциональные нарушения в виде притупления эмоциональных реакций или, напротив, их патологического усиления, а также когнитивные нарушения: амнезии, нарушения внимания, пространственной ориентации (только последнее нарушение имеет очевидную связь с координацией движений и поддержанием равновесия).

В то же время существует конкуренция эмоций и когнитивных функций. В части случаев сильное эмоциональное возбуждение ухудшает когнитивные показатели. По-видимому, в данном случае можно говорить о конкуренции за поле внимания (Baghdadi et al., 2017).

Вопрос о соотношении когнитивных функций и эмоций — сложный и многогранный, и данное исследование сосредоточено на одном из его аспектов — влиянии эмоциональной окраски стимульного материала на эффективность зрительной РП.

Так как данное исследование затрагивает вопрос взаимодействия эмоций и когнитивных функций, среди множества теорий эмоций были выбраны для рассмотрения те, в которых возникновение эмоции увязывается с обработкой информации, и эмоции и когнитивные процессы в той или иной степени рассматриваются как неотъемлемые компоненты целостного адаптивного комплекса.

Создатель психоэволюционной теории эмоций Р. Плутчик рассматривал эмоции как аффективно-когнитивные структуры и выделил восемь базовых комплексов: принятие, гнев, страх, радость, отвращение, горе, испуг (ориентировочная реакция) и любопытство (надежда) (Plutchik, 1962). Для реализации каждой из восьми первичных эмоций необходимо предварительное распознавание стимула и затем формирование реакции на него, имеющей адаптивный смысл. Распознавание стимула в данном случае представляет собой достаточно сложную его оценку с участием механизмов памяти. Таким образом, по Плутчику, когнитивная сфера принимает непосредственное участие в формировании эмоциональных реакций человека.



Когнитивная составляющая существует и в двухфакторной теории С. Шехтера и Дж. Зингера, которая предполагает, что вслед за физиологическим возбуждением следует когнитивная оценка, которая позволяет субъекту отнести свои ощущения к проявлениям той или иной эмоции в зависимости от контекста ситуации, «если я испытываю возбуждение в ситуации ссоры, значит, моя эмоция – гнев» (Schachter, Singer, 1962).

Ю.И. Александров с коллегами (Alexandrov, Sams, 2005; Александров, 2006; Александров, 2011) в рамках развития системного подхода к анализу мозговой организации поведения как активной деятельности, имеющей своей целью адаптацию организма к условиям среды и направленной на достижение положительного результата (Бернштейн, 1966; Лурия, 1973; Анохин, 1978; Швырков, 1995) предложили концептуальную модель эмоций и сознания.

В концепции Ю.И. Александрова эмоция связывается с более древними и низкодифференцированными уровнями организации поведения (берущими начало от примитивных нейронных сетей, обеспечивающих избегание или приближение), а сознание — с более новыми и дифференцированными. Согласно основному положению единой концепции сознания и эмоций, сознание и эмоции являются характеристиками разных, одновременно актуализируемых уровней системной организации поведения, представляющих собой трансформированные этапы развития и соответствующие различным уровням системной дифференциации. Поскольку высокодифференцированные системы не заменяют низкодифференцированные, а «прибавляются» к ним, постольку поведение любого индивида обладает обеими этими характеристиками, выраженность которых зависит от ряда факторов. Чем выше пропорция активных в реализующемся поведении элементов, принадлежащих низкодифференцированным системам, тем выше интенсивность эмоций (Александров, 2009).

Оба уровня организации поведения (эмоции и сознание) одновременно участвуют в реализации различных форм поведения человека, и их соотношение зависит как от конкретных условий, так и от индивидуального опыта данного человека. Концепция Ю.И. Александрова позволяет рассматривать как части единого целого различные компоненты функциональных систем мозга, реализующих сложную, в том числе, произвольную и интеллектуальную деятельность в зависимости от эмоционального фона.

Отрицательные (связанные с избеганием) и положительные (связанные с приближением) эмоции связываются с функциональными системами, относящимися к различным доменам памяти. Следовательно, и функциональное обеспечение памяти, связанной с эмоциями избегания, отличается от такового для памяти, связанной с эмоциями приближения. В работе 2005 года Ю.И. Александров и М. Самс предположили, что «домен избегания (ДИ) более дифференцирован и к нему принадлежит больше систем, чем к домену приближения (ДП)» (Alexandrov, Sams, 2005). Факты в поддержку этой гипотезы относятся как к длительным и выраженным эмоциональным состояниям, так и к различной эмоциональной окраске отдельных стимулов, например, прилагательных русского языка (Колбенева, Александров, 2010).

В последние десятилетия существовавшее многие годы в психологии и психофизиологии противопоставление эмоциональных (аффективных) и рациональных (когнитивных) компонентов психической деятельности сменилось интенсивным исследованием их взаимодействия (Mather et al., 2006; Maran et al., 2015). Однако, вопрос о том, как именно соотносятся эмоции и процессы обработки информации, в том числе, при удержании информации в РП, остается открытым.

Как уже отмечалось выше, эмоции и когнитивные функции всегда тесно переплетены и в реальной жизни не существуют друг без друга. В частности, для возникновения эмоции важную роль играет интерпретация

ситуации, которая является когнитивным процессом. В данной работе несколько искусственно выделен лишь один аспект этого сложного многостороннего взаимодействия — влияние эмоциональной окраски информации на РП. Рассмотрим сначала литературные данные о влиянии эмоциональной окраски стимулов на поведенческие характеристики РП, а затем перейдем к данным об особенностях мозгового обеспечения РП при предъявлении стимулов различной эмоциональной окраски.

## **2.2. Влияние эмоций на эффективность рабочей памяти**

В большинстве работ, посвященных взаимодействию эмоциональных процессов и памяти, предметом исследования являлась долговременная память. Так, теория мобилизации-минимизации С. Тейлора утверждает, что опасные стимулы вызывают самую глубокую когнитивную переработку и надежнее прочих отпечатываются в (долговременной) памяти (Taylor, 1991). По данным имеющихся экспериментально-психологических работ (Buchanan, Adolphs, 2002), информация, вызывающая положительные или отрицательные эмоции (и вербальная, и визуальная) лучше воспроизводится из долговременной памяти, нежели эмоционально нейтральная.

Однако, выводы и факты, относящиеся к влиянию эмоций на долговременную память, нельзя механически переносить на другие виды памяти, в частности, РП. Так, в эксперименте Б. Брэдли и А. Баддели (Bradley, Baddeley, 1990) испытуемых просили запомнить с помощью ассоциаций нейтральные слова и слова угрожающего содержания («террор», «насилие» и т.д.). Через четыре недели (долговременная память) лучше воспроизводились эмоционально окрашенные слова, а сразу после заучивания (рабочая память) – нейтральные. Из этого эксперимента видно, что высокий уровень эмоционального возбуждения, вызываемого стимулами, затрудняет воспроизведение, но непонятно, связано ли снижение эффективности воспроизведения только с уровнем возбуждения или также с эмоциональной окраской (в данном случае, негативной) заучиваемых слов.

Известно также, что эмоции могут быть и дистракторами по отношению к когнитивным функциям. Показано, что эмоции могут оказывать дезорганизующий эффект на мыслительную деятельность, если события, вызывающие эмоции, отвлекают человека от решаемой в данный момент задачи, или если интенсивность эмоции слишком высока (Вилюнас, 2006). Однако влияние острого и хронического стресса на когнитивные и исполнительные функции в целом и на РП в частности, неоднозначно. Г.С. Шилдс с соавторами опубликовали мета-исследование о влиянии стресса на когнитивные и исполнительные функции (Shields et al., 2016). На основании анализа большого количества данных авторы приходят к выводу, что острый стресс всё же снижает эффективность РП, но отмечают также, что влияние стресса на когнитивные и исполнительные функции зависит от множества разнообразных факторов. Выводы Г.С. Шилдса и его коллег также говорят в пользу единой теории когнитивных функций и эмоций – если бы эти стороны психической деятельности не были так переплетены и взаимосвязаны, влияние эмоционального стресса на когнитивную сферу было бы более простым и однозначным.

Для анализа влияния эмоций на РП применяются два основных методических приема. В первом случае экспериментальная модель включает эмоционально окрашенные стимулы - эталоны, которые необходимо удерживать в РП для последующего сопоставления с тестовыми стимулами. Во втором случае экспериментальная модель предполагает удержание в РП нейтральной информации, а эмоционально окрашенные стимулы выступают в качестве дистракторов (Dolcos, McCarthy, 2006; Dolcos et al., 2008; McRae et al., 2010).

Применение различных методических подходов к анализу связи между эмоциями и эффективностью РП, а также многокомпонентный характер организации самой РП, по-видимому, определяют неоднозначность, а иногда и противоречивость результатов экспериментальных исследований этой проблемы. Так, в работах (Perlstein et al., 2002, Mather et al., 2006, Dolcos

et al., 2008) сообщается о негативном влиянии эмоций на когнитивную деятельность, требующую удержания информации в РП, и это негативное влияние объясняется дополнительной нагрузкой на РП (интерференцией). В других исследованиях показано, что эмоционально окрашенная информация удерживается в РП, лучше, чем нейтральная (Osaka et al., 2013), или показатели РП улучшаются при введении в экспериментальную модель дополнительных эмоционально-окрашенных стимулов (Erk et al., 2007).

К интересным выводам пришли Дж. Хар с коллегами (Hur et al., 2016), по их данным, воздействие эмоций на восприятие зависит от фокуса внимания. Когда эмоции были релевантны задаче, которую решали испытуемые, они улучшали восприятие, когда нерелевантны — ухудшали. Эта зависимость ослабевала при высокой нагрузке на РП. Влияние фокуса внимания на модуляцию РП эмоциями зависело от взаимодействия между репрезентациями. В частности, производительность РП была ниже, когда валентность существующего у испытуемого эмоционального состояния и новых данных совпадала. Для объяснения таких результатов Дж. Хар с соавторами выдвинули гипотезу конкуренции «нисходящей» и «восходящей» обработки информации.

Еще одна проблема, связанная с взаимоотношением между эмоциями и РП, касается зависимости процессов обработки информации от знака индуцируемой эмоции. Поиск подобной зависимости отчасти обусловлен данными о различиях мозгового обеспечения положительных и отрицательных эмоций (Ochsner et al., 2012). Однако, литературные данные о специфике влияния на рабочую память валентности удерживаемой информации или эмоциональных состояний, связанных с мотивационной привлекательностью информации (приближение vs. избегание), противоречивы.

Данные исследования Дж. Р. Грея с соавторами (Gray et al., 2001) свидетельствуют о том, что влияние знака эмоций на эффективность РП зависит от модальности удерживаемой информации (вербальной vs.

зрительно-пространственной): при решении зрительно-пространственных задач эффективность РП снижается при индукции положительных эмоций и повышается при индукции отрицательных эмоций, а при решении вербальных задач наблюдаются противоположные соотношения знака эмоций и эффективности РП.

А. Иордан и Ф. Долкос (Jordan, Dolcos, 2017) показали, что дистракторы, имеющие положительную эмоциональную окраску, меньше влияли на результаты тестов РП, чем «негативные» дистракторы. Возможно, противоречие между результатами, полученными с одной стороны, Дж. Р. Греем, а с другой стороны, А. Иордан и Ф. Долкос, объясняется разницей в дизайне экспериментов. В работе Дж. Р. Грея испытуемым предъявляли эмоционально окрашенные видео, а в работе А. Иордан и Ф. Долкос — изображения. В работе Дж. Р. Грея зрительные стимулы предъявляли перед началом каждой пробы тестов, а в работе А. Иордан и Ф. Долкос — в период удержания в РП информации об эталонном изображении. Можно предположить, что в экспериментах Дж. Р. Грея индуцированные эмоции повлияли не только на удержание в РП информации и извлечение её, но и на запечатление, а в работе А. Иордан и Ф. Долкос — на удержание и извлечение.

Еще одно свидетельство изменений эффективности РП при использовании эмоционально окрашенных стимулов (негативных) представлено в работе (Osaka et al., 2013). В этом исследовании анализировался объем вербальной РП с помощью теста RSP (Reading span test, Daneman, Carpenter, 1980) и было показано снижение объема удержания вербальной информации в тех случаях, когда в качестве тестового материала использовались негативно окрашенные предложения.

По данным (Lavric et al., 2003) состояние тревоги, вызывающее отрицательные эмоции, снижает эффективность РП за счет отвлечения ресурсов внимания от выполнения основной задачи на обработку угрожающей информации.

В ЭЭГ исследовании (Kessel et al., 2016) было показано снижение эффективности РП при использовании в качестве стимульного материала негативно эмоционально окрашенных изображений (лица) по сравнению с нейтральными.

Таким образом, на основании анализа литературных данных можно сделать следующие выводы о влиянии эмоциональной окраски стимулов на РП:

1) стимулы-дистракторы снижают эффективность РП только в случае их нерелевантности когнитивной задаче;

2) при высокой нагрузке на РП и/или высокой интенсивности эмоций конкуренция между РП и эмоциями за фокус внимания нарастает, что ведет к снижению эффективности РП;

3) есть данные о зависимости эффективности РП от сенсорной модальности удерживаемой информации и эмоционального состояния испытуемых: негативная эмоциональная окраска вербальных стимулов снижает эффективность РП, а позитивная — повышает; для визуальных стимулов зависимость обратная;

4) влияние эмоциональной окраски стимулов на РП зависит от того, являются ли они целевыми или «сопутствующими», а во втором случае — предъявляются ли они до целевых стимулов или в промежутке между ними.

### **2.3. Влияние эмоций на мозговую организацию рабочей памяти**

Несмотря на попытки выявить конкретные зоны мозга, «отвечающие» за обеспечение основных эмоций (Murphy et al., 2003) или за определенную эмоциональную окраску информации (Wager et al., 2003; Alves et al., 2008; Barrett, Wager, 2006; Lindquist et al., 2012), таких зон обнаружить не удалось. Оказалось, что воздействие эмоциональной окраски информации на топографию активации различных зон мозга весьма изменчиво. Глубинные и корковые структуры, в том числе участвующие в обеспечении когнитивных процессов, демонстрировали связь своей активности с эмоциональной

окраской стимулов в зависимости от степени и типа эмоционального реагирования и уровня возбуждения (Anders et al., 2004; Viinikainen et al., 2010). Мета-анализ данных о мозговом обеспечении эмоций (Lindquist et al., 2012; Pessoa, 2008, Pessoa et al., 2012) позволяет сделать выводы о непродуктивности поиска изолированных механизмов «аффективных» компонентов психики человека и их взаимодействия с «когнитивными».

Неоднозначность данных о мозговой организации эмоций и их влияние на когнитивные процессы, в том числе, на РП, может быть обусловлена различиями, связанными с характером деятельности индивидуума. Если эмоции (положительные или отрицательные) возникают в процессе деятельности в связи с возможностью достижения необходимого результата или возможностью потерь, они оказывают существенное влияние на мозговые механизмы обработки «нейтральной» информации (Alexandrov et al., 2007).

В случае эмоциональной окраски информации функциональные системы РП могут испытывать дополнительное влияние со стороны корковых структур мозга, активация которых ассоциируется с регуляцией аффективных процессов. Это, прежде всего области коры, расположенные на орбитальной (ВА 11, 12, 13) и медиальной (ВА 23, 24, 31 и 32) поверхностях лобной доли (Owen et al., 2005; Ghashghaei et al., 2007; Pessoa, 2009). Глубинные структуры мозга также принимают участие в мозговом обеспечении эмоциональных состояний: это - амигдала, хвостатое ядро (Grahn et al., 2008), прилежащее ядро (nucleus accumbens) (Pessoa, 2008, Leh et al., 2010), гиппокамп (Goldman-Rakic, 1987), а также ядра таламуса и гипоталамуса.

Для понимания взаимодействия между эмоциями и РП важно учитывать роль префронтальной коры, которая образует мощные двусторонние связи со структурами мозга, участвующими как в удержании информации в РП, так и в процессах регуляции эмоциональных состояний,



прежде всего структурами лимбического мозга, базальными ганглиями (Afifi, 2003) и медиодорзальном ядром таламуса (Nauta, 1971).

Лобная кора мозга человека неоднородна гистологически и функционально (Ray, Zald, 2012; Мачинская, 2015, обзор). Области лобной коры отличаются друг от друга по своему клеточному составу, в префронтальной коре особенно развит IV внутренний гранулярный слой из небольших пирамидных нейронов, большого количества вставочных мелких нейронов звездчатой формы и тонких межнейронных волокон (Саркисов, Поляков, 1949; Поляков, 1973). Кроме того, префронтальная кора отличается от других областей лобной коры своими реципрокными связями с медиодорзальным ядром таламуса (МД) (Nauta, 1971, 1972; Fuster, 2001; Petrides, Pandya, 2004).

Данные, полученные в исследованиях связи эмоций и РП, говорят в пользу того, что участие различных зон лобной коры в реализации РП существенно зависит от эмоционального фона. Прежде всего, речь идет о дорсолатеральной префронтальной коре (DLPFC).

Дж. Р. Грей с коллегами показали, что для активного удержания эмоционально окрашенной информации в РП важно участие DLPFC (Gray et al., 2002). М. Балкони и Ч. Феррари (Balconi, Ferrari, 2012a, b) обнаружили повышение эффективности РП при работе с эмоционально положительными стимулами (уменьшение времени ответа) при транскраниальной магнитной стимуляции (TMS) левой DLPFC во время фазы сравнения стимулов. На эффективность памяти в пробах с негативно окрашенными стимулами TMS стимуляция левой DLPFC не влияла. М. Балкони и соавторы высказывают предположение, что эмоциональная окраска информации, по-видимому, сильно модулирует активность DLPFC, в том числе, при решении задач, требующих участия РП.

Некоторые авторы (Gray, Burgess, 2004; Perlstein et al., 2002) отмечают рост активации DLPFC при удержании в РП информации с положительной эмоциональной окраской и уменьшение активации DLPFC при удержании в

РП эмоционально негативной информации по сравнению с удержанием нейтральных репрезентаций. Оказалось также, что данный эффект отсутствует при пассивном просмотре изображений, возникает только при решении когнитивных задач, задействующих РП. Эффективность РП также различалась в зависимости от эмоциональной окраски стимулов. Она оказалась выше в экспериментах с положительно эмоционально окрашенными стимулами и ниже в экспериментах, где испытуемым предъявлялись стимулы с негативной эмоциональной окраской. У. Перлстайн и соавторы высказали предположение, что рост активации DLPFC во время удержания в РП репрезентаций с позитивной эмоциональной окраской может быть связан с улучшением эффективности РП (Perlstein et al., 2002). Кроме того, при удержании в РП зрительных репрезентаций была отмечена связь уровня активации DLPFC (BA 9, 46) и орбито-фронтальной коры (OFC) (BA 10, 11) с эмоциональной окраской стимулов (Perlstein et al., 2002). Активность OFC снижалась при удержании в РП положительно окрашенных стимулов и росла при удержании в РП отрицательно окрашенных стимулов. Для DLPFC была зафиксирована противоположная динамика (там же).

Исследования с использованием метода транскраниальной электрической стимуляции (Bogdanov, Schwabe, 2016), проведенные в последние годы, позволили получить новые данные об участии DLPFC в РП при различной эмоциональной окраске информации. В статье М. Богданова и Л. Швабе представлены результаты эксперимента по устранению негативного воздействия стресса на РП. Считается, что механизм ухудшения РП в состоянии стресса связан с уменьшением активности DLPFC. Данные, полученные в эксперименте, позволяют сделать вывод о предотвращении вызванного стрессом ухудшения РП анодной (катодная стимуляция оказалась столь же неэффективна, как и фиктивная) стимуляцией DLPFC (Bogdanov, Schwabe, 2016).

Один из важных аспектов проблемы анализа мозговых основ взаимодействия между эмоциями и когнитивными процессами – это вопрос о

специфике мозгового обеспечения базовых эмоциональных состояний, таких как грусть, гнев, отвращение, страх, радость и т.д., о чем, в частности, сообщается в работе (Panksepp, 1998). Более поздний мета-анализ фМРТ исследований об активации различных структур мозга (Lindquist et al., 2012) не подтвердил представления о специализации отдельных областей коры или подкорковых образований в обеспечении отдельных базовых эмоций.

ФМТР анализ функциональных взаимодействий в покое между корковыми зонами, для которых были получены данные о связи их активации с определёнными базовыми эмоциями, не выявил характерных сетей покоя специализированных в отношении отдельных эмоциональных состояний (Touroutoglou, 2015).

Что касается знака эмоций, то исследования влияния этого фактора на активность мозга демонстрируют более определенные различия. В ЭЭГ исследовании (Lee, Hsieh, 2014) получены данные о различиях в топографии корковых функциональных связей в зависимости от эмоциональной окраски воспринимаемой информации (видеокадры). В фМРТ исследовании показаны особенности активации областей коры и подкорковых структур при эмоциональных состояниях, связанных с мотивационной привлекательностью информации (приближение vs. избегание) (Barrett, Wager, 2006).

По данным Ю. Кенсингер (Kensinger, 2004), от силы эмоциональной реакции на стимул, предъявляемый для запоминания, зависят особенности мозгового обеспечения его запоминания. При предъявлении стимулов, вызывающих наиболее сильную эмоциональную реакцию, включается миндалевидное тело, а если эмоциональная значимость стимула для данного испытуемого недостаточно велика, задействуются другие структуры.

В эмоциональной ситуации миндалевидное тело и гиппокамп (обе структуры участвуют в мозговом обеспечении РП) взаимно влияют друг на друга. Активность миндалевидного тела модулирует связанную с кодированием и сохранением информации активность гиппокампальных

структур, а активность гиппокампа модулирует активность миндалины, влияя тем самым на эмоциональный отклик (Phelps, 2004).

А. Иордан и Ф. Долкос, получившие данные о меньшем влиянии на эффективность РП позитивно эмоционально окрашенных дистракторов по сравнению с негативно окрашенными, связывают это различие с разницей мозгового обеспечения эмоций различной валентности (Jordan, Dolcos, 2017). А именно — с конкуренцией двух нейронных сетей мозга: DES (dorsal executive system) и VAS (ventral affective system). DES включает участки мозга, связанные с когнитивным контролем и поддержанием целевой информации, например, дорсолатеральную префронтальную кору (DLPFC) и боковой участок теменной коры (LPC) (Fuster, 1997; D'Esposito et al., 2006; Koenigs et al., 2009; Nee et al., 2012; Niendam et al., 2012). VAS (ventral affective system) — более распределенная система, которая включает области мозга, вовлеченные в продуцирование эмоций и эмоциональную регуляцию, например, миндалевидное тело, вентролатеральную префронтальную кору, переднюю поясную кору, а также гиппокамп и таламус (Davidson, Irwin, 1999; Davis, Whalen, 2001; Phan et al., 2002; Seeley et al., 2007; Sergerie et al., 2008; Kober et al., 2008; Vytal, Hamann, 2010; Lindquist, Barrett, 2012; Dolcos et al., 2011).

В эксперименте А. Иордан и Ф. Долкос испытуемым в качестве материала для когнитивной задачи предъявлялись визуальные стимулы (лица), сначала три изображения сразу, потом одно, и нужно было определить, было ли последнее изображение среди первых трех. Между тестовыми изображениями предъявлялись визуальные дистракторы — изображения позитивной, негативной или нейтральной эмоциональной окраски. Оказалось, что негативно окрашенные дистракторы снижали эффективность РП, и по данным фМРТ в пробах с ними активность VAS была выше, чем с нейтральными и позитивно окрашенными дистракторами. Авторы также отмечают, что взаимодействие между VAS и DES не сводится

к простой конкуренции, существуют более сложные взаимодействия, в том числе, интерферирующие.

М. Осака и коллеги (Osaka et al., 2013) провели исследование, в котором испытуемые читали предложения с положительной, отрицательной или нейтральной эмоциональной окраской и должны были запоминать целевые слова из предложений. В этой работе исследовали временные характеристики влияния эмоций на РП в процессе прочтения эмоционального текста и запоминания целевых слов из него. После запоминания испытуемому предъявлялись слова, и его задача состояла в том, чтобы определить, является ли тестовое слово идентичным эталонному. Целевые слова всегда были нейтральными, какую бы эмоциональную окраску ни имел окружающий их текст. Анализ поведенческих данных показал, что негативная эмоциональная окраска текста приводила к увеличению времени ответа, а успешность решения была значимо выше для нейтрального текста, чем для негативно окрашенного. При сравнении положительных и нейтральных текстов значимых различий обнаружено не было.

Представленные выше исследования иллюстрируют влияние эмоций на решение когнитивных задач, требующих участия РП. Однако в специальной литературе можно встретить и примеры обратного влияния. Так, в работе С. Эрка с соавторами (Erk et al., 2007) показано, что увеличение сложности когнитивной задачи, требующей удержания информации в РП, может привести к снижению уровня эмоциональной активации. Следовательно, не только сильные эмоции могут быть дистракторами для РП, но и функциональные системы РП могут «выиграть сражение» за фокус внимания у эмоций.

\* \* \*

Таким образом, литературные данные свидетельствуют о том, что рабочая память представляет собой сложную многокомпонентную функцию, реализация которой обеспечивается различными взаимодействующими

между собой корковыми и глубинными структурами мозга, образующими распределенные нейронные сети (функциональные системы). Состав и характер взаимодействия между различными компонентами таких распределенных нейронных сетей зависит как от характера удерживаемой в РП информации, так и от характера когнитивной деятельности и ее задач.

В контексте настоящего исследования наибольший интерес представляют данные о неоднозначном влиянии эмоциональной окраски удерживаемой информации на эффективность РП и ее мозговое обеспечение. Несмотря на интенсивные исследования РП в нейрокогнитивной науке, вопрос о специфике ее функциональной организации при кратковременном запоминании и обработке материала различной эмоциональной окраски остается открытым.

Анализ литературных данных позволил предположить, что эмоциональная окраска зрительной информации влияет на эффективность РП и ее мозговую организацию, вызывая изменения в формирующихся в период удержания изображений функциональных системах. Кроме того, имеющиеся в специальной литературе сведения указывают на возможность актуализации различных звеньев функциональных систем РП в зависимости от эмоциональной окраски – нейтральной, позитивной или негативной – удерживаемой информации.

Основное внимание в настоящей работе уделялось исследованию мозговой организации РП в период удержания зрительных репрезентаций. Предполагалось, что анализ данных ЭЭГ и фМРТ об активности мозга в этот период позволит выявить перестройки функциональных систем РП, связанные с влиянием эмоциональной окраски зрительной информации.

## Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 3.1. Организация экспериментального исследования

#### *Испытуемые*

В исследовании участвовали 29 мужчин и 22 женщины (всего 51 чел.). Ни один из участников не сообщил о текущих или перенесенных ранее психических или неврологических заболеваниях, а также использовании медикаментозных средств, влияющих на общее состояние мозга и настроение (например, антидепрессантов или транквилизаторов). Все участники прошли собеседование для выявления возможных противопоказаний к МРТ процедуре. После ознакомления с условиями проведения ЭЭГ и МРТ все участники дали письменное информированное согласие на проведение исследований. В связи с тем, что исследование включало восприятие зрительной информации, в экспериментальную выборку были включены только те участники, которые имели нормальную или скорректированную до нормальной остроту зрения. Перед началом экспериментальных сессий для каждого из участников была проведена процедура определения ведущей руки по опроснику М. Аннет. Все участники прошли подробный инструктаж и тренировочную серию. Формы письменного согласия, опросные листы и другие инструменты, необходимые для сбора предварительных данных об испытуемых, содержатся в Приложениях (1-10).

При анализе показателей эффективности РП использовались результаты только тех испытуемых, которые участвовали в обеих сессиях эксперимента (ЭЭГ и фМРТ) и данные ЭЭГ и фМРТ которых оказались достаточно качественными для анализа. Трое испытуемых были исключены из анализируемой выборки после анализа поведенческих результатов экспериментов, т.к. продемонстрировали успешность решения когнитивной задачи на уровне, близком к случайному (менее 60% правильных ответов). В итоге выборка для анализа поведенческих данных включала 40 человек (средний возраст  $30,2 \pm 6,4$  лет, 25 мужчин, 15 женщин), 37 человек были праворукие, 3 человека леворукие. Выборка для анализа результатов фМРТ-

исследования включала 43 человека (средний возраст  $30,2 \pm 6,4$  лет, 26 мужчин, 17 женщин), 40 человек были праворукие, 3 человека леворукие.

Выборка для анализа данных ЭЭГ включала 44 человека (средний возраст  $29,6 \pm 6,45$  лет, 27 мужчин, 17 женщин), только у 3-х человек было выявлено доминирование левой руки. Сорок участников ЭЭГ исследования приняли участие также в фМРТ исследовании.

#### *Стимульный материал*

Источником стимульного материала послужили стандартные базы реалистичных эмоционально окрашенных фотоизображений: американская база IAPS (*International Affective Picture System*) (Bradley, Lang, 2007; Lang et al., 2008) и швейцарская база GAPED (*The Geneva Affective Picture Database*) (Dan-Glauser, Scherer, 2011). Из двух стандартных баз стимулов было отобрано 80 нейтральных, 80 негативных (вызывающих отрицательные эмоции) и 80 позитивных (вызывающих положительные эмоции) изображений (всего 240 изображений). Примеры аналогичных по сюжету нейтральных, позитивных и негативных изображений представлены на рисунке 1.

В базах GAPED и IAPS каждому изображению присвоен балл по шкалам «эмоциональная валентность» и «уровень возбуждения». В базе IAPS применяется девятибалльная шкала, а в базе GAPED — столбалльная. Для удобства использования в одном эксперименте изображений из разных баз баллы, присвоенные изображениям из GAPED, пересчитывались в девятибалльную шкалу по формуле  $(X/100) \times 8 + 1$ , где X — балл по шкале GAPED. Балльные оценки изображений из двух используемых баз и преобразованные значения балльных оценок базы GAPED представлены в таблице 1.



Таблица 1. Диапазоны баллов для негативных, нейтральных и позитивных изображений, отобранных в качестве стимульного материала.

Шкала	Негативные	Нейтральные	Позитивные
GAPED	0 — 40	40 — 60	60 — 100
IAPS	1 — 4	4 — 6	6 — 9
GAPED после преобразования	1 — 4,2	4,2 — 5,8	5,8 — 9

Изображения различной эмоциональной валентности отбирались из баз таким образом, чтобы максимально уравнивать композиционную сложность изображений нейтральных, негативных и позитивных.

Для каждого изображения из стандартной базы было создано парное ему тестовое изображение, так как используемая в настоящей работе экспериментальная модель предполагала сравнение двух последовательно предъявляемых сцен и определение их сходства/различия. В половине случаев это парное изображение было идентичным, а в другой половине случаев отличалось некоторыми деталями. Отличия могли состоять в повороте изображения, изменении цвета отдельных деталей, добавлении или отсутствии отдельных деталей. Эти изменения не оказывали влияния на эмоциональную окраску изображения. Важно отметить, что модифицированные изображения использовались только в качестве тестового стимула, но не эталонного.

Для проведения двух идентичных экспериментальных сессий с регистрацией ЭЭГ и фМРТ было сформировано два аналогичных друг другу, но не пересекающихся набора изображений по 120 изображений в каждом. В каждом наборе было поровну «нейтральных», «негативных» и «позитивных» изображений с соответствующими баллами по шкалам GAPED и IAPS. Количество изображений, относящихся к однотипным сюжетам, было одинаковым для обоих наборов. Также было одинаковым количество

изображений из разных баз. Половине испытуемых в фМРТ эксперименте предъявлялись изображения из первого набора и парные к ним, а в ЭЭГ – из второго и парные к ним, а другой половине – наоборот.



Рис. 1. Примеры изображений различной эмоциональной валентности, аналогичные используемым в базах GAPED и IAPS. Слева направо: нейтральное, позитивное, негативное.

#### *Проверка релевантности стимульного материала*

На русскоязычной выборке ранее были протестированы только 10 из использованных в данном исследовании стимулов (Васанов и др., 2011). В связи с этим было проведено предварительное поведенческое исследование оценки эмоциональной валентности отобранных изображений. Выборка предварительного исследования состояла из 10 взрослых русскоязычных испытуемых с высшим образованием, проживающих в г. Москва, т.е. была по возрастным характеристикам, условиям жизни и образованию аналогична основной выборке. Испытуемые рассматривали отобранные для данного исследования из стандартных баз изображения и оценивали их по тем же критериям, которые использовались в оригинальном исследовании IAPS (Lang et al., 2008). Результаты корреляционного анализа оценок эмоциональной окраски, полученных в предварительном эксперименте, и стандартных оценок эмоциональной окраски из таблиц IAPS показаны на рисунке 2.

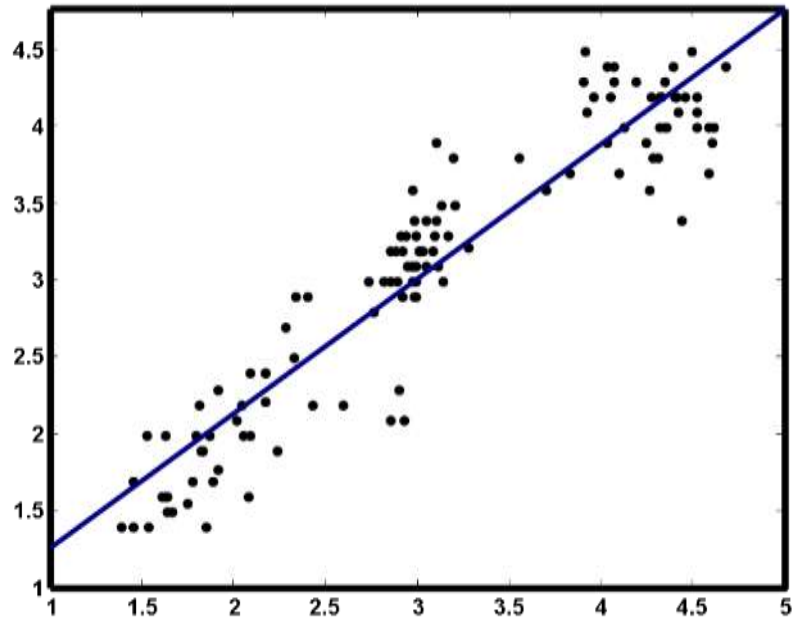


Рис. 2. График рассеяния для 120 изображений из стандартного набора IAPS. По оси абсцисс— стандартные оценки IAPS; по оси ординат — средние оценки, полученные в предварительном эксперименте. Стандартные оценки базы и оценки предварительного эксперимента демонстрируют достоверную линейную корреляцию:  $r = 0.88$ ,  $p < 0.0001$ .

Результаты этого эксперимента свидетельствуют о корректности использования в исследовании изображений из баз IAPS и GAPED, так как оценки эмоциональной валентности, определенные в данном эксперименте на ограниченной выборке, соответствуют стандартным бальным оценкам тех же изображений.

#### *Экспериментальная процедура*

Когнитивная задача, которую решали испытуемые, состояла в сравнении двух последовательно предъявляемых изображений (первым предъявлялось эталонное, вторым — тестовое). Это достаточно распространенный дизайн эксперимента (задача обнаружения изменений, *change detection*), предложенный С. Лаком и Ю. Вогелем (Luck, Vogel, 1997). Первым из пары всегда предъявляли эталонное изображение, чтобы на этапе удержания в рабочей памяти изображений эмоциональная окраска стимула была заданной (соответствовала ее стандартным оценкам по шкале

эмоциональной валентности и возбуждения, приведенным в базе IAPS или GAPERD).

Эталонное изображение показывали испытуемому в течение четырёх секунд, затем после перерыва длительностью от 9 до 11,5 секунд показывали тестовый стимул в течение трёх секунд. Испытуемый должен был дать ответ на вопрос, различаются ли изображения. В сумме каждая проба занимала от 29 до 31 секунды. Временная последовательность событий в одной пробе отражена на рисунке 3.

Перед началом эксперимента испытуемым сообщали, что они должны дать ответ (нажатием одной из двух кнопок) как можно скорее после появления тестового изображения, и что ответ будет принят только в том случае, если он дан в течение 3 секунд после появления второго изображения из пары.

Подряд каждому испытуемому предлагалось 30 таких задач, количество пар изображений, в которых эталонное изображение было эмоционально нейтральным, позитивным и негативным, было одинаковым (по 10). Пары изображений предъявлялись в псевдослучайной последовательности (не более двух с одинаковой эмоциональной валентностью подряд). После сравнения 30 пар изображений испытуемым предлагалось отдохнуть в течение двух-трёх минут, и затем начиналась новая серия аналогичных задач. Всего в каждом эксперименте для каждого испытуемого было проведено четыре серии по 30 проб в каждой. При этом тестовые изображения в ЭЭГ и фМРТ исследовании у одного и того же испытуемого не повторялись, и порядок 4 серий по 30 проб также менялся от испытуемого к испытуемому.

Продолжительность предъявления исходных и тестовых изображений была подобрана по результатам предварительных поведенческих экспериментов.



Рис. 3. Временная последовательность событий в одной пробе эксперимента.

### 3.2. Оборудование и параметры сбора данных

#### *фМРТ исследование*

Для оценки изменений активации различных структур мозга при удержании в РП эмоционально окрашенных изображений использовался томограф Siemens Avanto с индукцией магнитного поля 1.5Т. фМРТ исследование проводилось на базе Центра лучевой диагностики Лечебно-реабилитационного центра Минздрава РФ.

Регистрировались функциональные и вспомогательные анатомические изображения головного мозга. T2\*-функциональные изображения были получены с помощью ЭП-последовательности с параметрами TR/TE/FA – 2000 мс/50 мс/83°. Регистрировалось по 23 среза, содержащих по 64x64 изотропических воксела со стороной 3.2 мм. Срезы были ориентированы параллельно плоскости, проходящей через переднюю и заднюю комиссуры (АС/РС). В диапазон охвата попадали лобные, теменные, височные, затылочные доли, миндалевидное тело (пример расположения срезов и области покрытия функциональных изображений относительно анатомического изображения головного мозга см. на рисунке 4). Проводилось от одного до четырех (в большинстве случаев по четыре) подхода регистрации функциональных данных для каждого испытуемого. За каждый подход продолжительностью 16 минут регистрировалось 481 функциональное изображение. Вспомогательные анатомические

изображения были получены с помощью импульсных последовательностей MPRAGE (T1-взвешенных изображений), `gre_fieldmap` (карт неоднородности магнитного поля) и диффузионно-взвешенных последовательностей.

Фотоизображения, используемые в качестве стимульного материала, проецировались через окно внутрь клетки Фарадея на экран, который испытуемые, лежа в томографе, наблюдали через систему зеркал, закрепленную на головной катушке. Расстояние от экрана до глаз испытуемого с учетом расстояний в системе зеркал составляло три метра; угловой размер экрана составлял 12 x 10 угловых градусов. Предъявление стимулов производилось с помощью программного обеспечения, написанного для Matlab с использованием пакета Psychtoolbox 3.0.8 (Kleiner et al., 2007).

Регистрация ответов и времени реакции испытуемых, а также синхронизация предъявления стимулов с томографом проводилась с помощью МР-совместимого пульта с кнопками (производства Current Design).

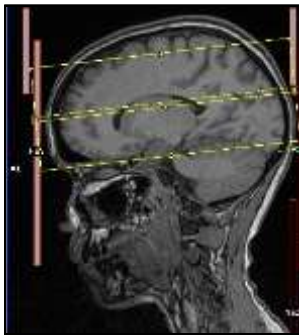


Рис. 4. Пример области покрытия (поля обзора) и расположения срезов для функциональных изображений относительно анатомического изображения.

#### *ЭЭГ исследование*

Для регистрации ЭЭГ использовалась 128-канальная электроэнцефалографическая система EGI 300 (ElectricalGeodesics, Inc., США) со шлемом HydroCel GSN (HCGSN). Участники исследования находились в изолированном от звука и яркого освещения помещении в кресле на расстоянии 1 м. от монитора. Размеры изображений, которые предъявлялись в центре монитора на черном фоне, составляли 9,14 x 6,82

угловых градуса. Частота кадровой развертки монитора составляла 60 Гц. Ответы испытуемые давали путем нажатия на кнопки джойстика (Genius, Usb-07) пальцами правой руки (одну кнопку требовалось нажать, если эталонное и тестовое изображения совпадают, другую — если различаются).

Экспериментальная установка, которая использовалась для регистрации ЭЭГ, предъявления стимулов и регистрации двигательных ответов участников исследования, состояла из двух компьютеров. Один из компьютеров был частью системы EGI 300 (Electrical Geodesics, Inc., США), а второй управлял запуском стимулов и отметками событий на ЭЭГ, а также на этом компьютере создавались текстовые протоколы, содержащие все сведения о событиях эксперимента. Два компьютера в экспериментальной установке соединялись по протоколу TCP/IP. Предъявление стимулов, регистрация ответов и времени реакции испытуемых и запись ЭЭГ производились в автоматическом режиме с помощью специальной программы EEGExProc, разработанной в лаборатории нейрофизиологии когнитивной деятельности С.Д. Дьяченко.

Частота оцифровки ЭЭГ составляла 250 Гц, ЭЭГ регистрировалась в частотной полосе 0.5 – 70 Гц от 128 электродов, расположенных на шлеме HydroCel GSN (HCGSN) с референтным электродом в области вертекс.

### **3.3. Первичная обработка и статистический анализ данных**

#### *Психометрические данные, характеризующие эффективность РП*

Для оценки эффективности РП в данном исследовании использовались два показателя: точность - процент правильных ответов (ППО) по отношению к общему количеству ответов в данном экспериментальном условии - и время реакции (ВР), рассчитываемое от начала предъявления тестового стимула до момента нажатия на кнопку ответного устройства. Для статистической обработки показателей точности и скорости решения когнитивной задачи использовалась общая схема

линейного анализа (GLM), эквивалентная дисперсионному анализу по схеме с повторными измерениями. Анализ проводился отдельно для ППО и ВР.

ППО и ВР регистрировались у каждого испытуемого в двух сессиях эксперимента (в одной сессии испытуемые решали когнитивную задачу с параллельным фМРТ-сканированием, в другой — такую же задачу с параллельной регистрацией ЭЭГ).

### *Данные фМРТ*

Обработка данных фМРТ производилась с помощью программного обеспечения SPM8 (Wellcome Institute of Cognitive Neurology, [www.fil.ion.ucl.ac.uk](http://www.fil.ion.ucl.ac.uk); индивидуальные данные) и GLMflex2 ([http://mrtools.mgh.harvard.edu/index.php/GLM\\_Flex](http://mrtools.mgh.harvard.edu/index.php/GLM_Flex); групповые данные). Для визуализации результатов использовалось SPM8, а также специализированное программное обеспечение MriCroN (Rorden, Brett, 2000) и FIVE (<http://mrtools.mgh.harvard.edu/>). Для определения анатомических зон, соответствующих координатам пиков активации, кластерам активации и центрам масс кластеров активации использовался атлас AAL (Automated Anatomical Labeling) (Tzourio-Mazoyer et al., 2002).

Обработка данных для каждого испытуемого состояла из следующих этапов:

- 1) коррекция временного смещения между срезами одного объема (slice timing correction);
- 2) коррекция артефактов движения, совмещенная с коррекцией искажений за счет неоднородности магнитного поля (realign & unwarп);
- 3) пространственное совмещение индивидуальных функциональных и анатомических изображений (coregister);
- 4) сегментация индивидуальных функциональных изображений на серое и белое вещество (segment);
- 5) нормализация индивидуальных данных к пространству координат MNI (normalize);



б) пространственное сглаживание (smooth) с параметрами FWHM 8x8x8.

Данные фМРТ некоторых испытуемых содержали многочисленные артефакты, которые образовались из-за движений головы испытуемого в томографе с амплитудой, превышающей размер воксела. Для очистки данных от этих искажений использовался пакет ArtRepair, работающий в среде Matlab. Очистка данных фМРТ от искажений производилась в четыре этапа:

1) удалялись (заменялись на интерполированные значения) поврежденные срезы;

2) заново производился полный цикл обработки, включая статистические расчеты;

3) определялись поврежденные объемы;

4) заново производился статистический анализ данных с использованием исходной матрицы и с учетом исключенных объемов. Если доля поврежденных данных составляла более 25% от общего их объема для данной сессии, результаты этой сессии не использовались для дальнейшего анализа.

Анализ индивидуальных данных производился методом общей линейной модели с помощью SPM8. Для каждой из четырех частей эксперимента (по 30 проб в каждой части, между которыми испытуемому предоставлялось 2-3 минуты для отдыха) задавалось пять событий, соответствующих различным стадиям РП:

- запечатление предъявляемого эталонного стимула (4 с.);

- удержание эталонного изображения в РП. Этот этап был разделен на 3 части: с первой по четвертую секунды (4 с.), с пятой по шестую секунды (2 с.), с шестой секунды и до конца периода удержания (длительность этого периода варьировала от 3.5 с. до 5 с.), общее время удержания эталонного стимула перед предъявлением тестового составляло от 9,5 до 11 секунд, см. рис. 5;

- извлечение информации из РП, сличение тестового стимула с эталонным (3 с.).

На рис. 5 схематично изображены эти пять событий и проиллюстрировано наложение соответствующих им гипотетических кривых вызванного BOLD-ответа. Для каждого испытуемого задавались t-контрасты, позволяющие оценить прирост BOLD-сигнала в центральный период удержания информации в рабочей памяти, а также (отдельно) разность BOLD-ответа, возникающего в первый период удержания материала в памяти, и BOLD-ответа в период запечатления материала (специфика периода удержания). Полученные разности далее сопоставлялись для проб с материалом различной эмоциональной окраски.

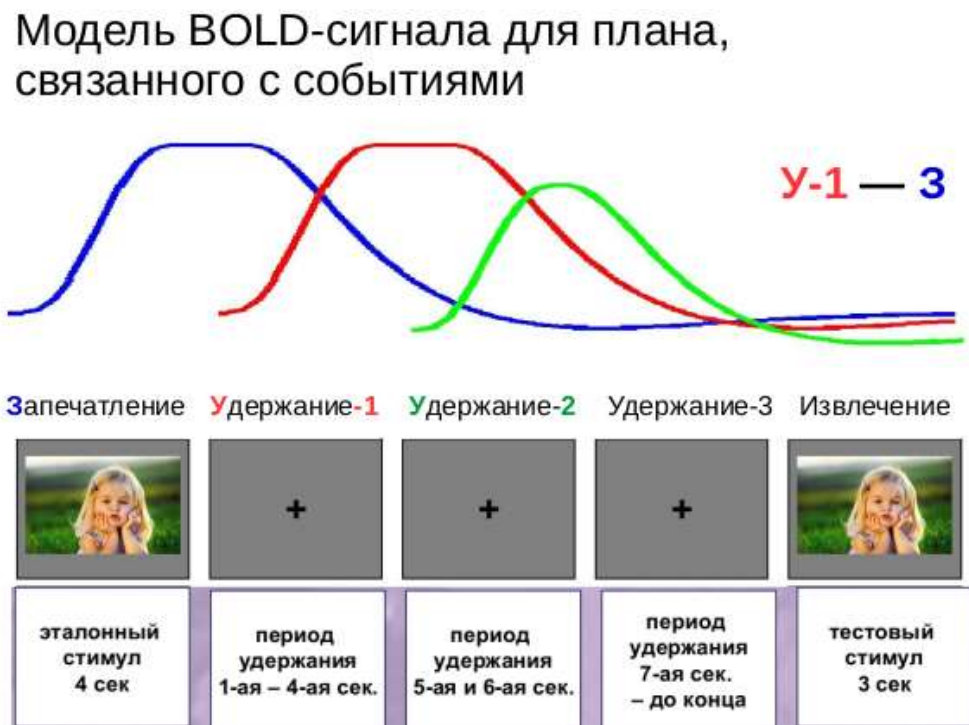


Рис. 5. Схематичное изображение последовательности пяти событий, для которых создавалась ОЛМ-модель BOLD-сигнала. На верхней панели проиллюстрировано пересечение вызванных BOLD-ответов и вычисление контраста между BOLD-ответом, связанным с начальным периодом удержания материала и BOLD-ответом, связанным с запечатлением.

Групповые данные были получены на основе индивидуальных с использованием модели случайных эффектов с помощью GLMflex2. Карты

активации участков мозга строились на основе одностороннего t-критерия. Для оценки эффектов эмоциональной окраски материала задавались t-контрасты, позволяющие оценить на групповом уровне различие между пробами со стимулами всех трех эмоциональных валентностей (положительные, отрицательные, нейтральные; попарные сравнения). Результаты были представлены в виде статистических карт с повоксельным уровнем значимости  $p < 0.001$  (без поправки на множественные сравнения) и поправкой на множественные сравнения на уровне кластеров (FDR<sub>c</sub>,  $p < 0.05$ ,  $q < 0.05$ ).

Также был проведен дополнительный статистический анализ полученных данных с использованием параметрического плана обработки данных фМРТ на индивидуальном уровне. Оценки каждого изображения по шкалам «Валентность» и «Уровень возбуждения», полученные на основе таблиц IAPS и GAPED, были введены в модель в качестве двух отдельных параметров. Это позволило отдельно оценить корреляцию BOLD-сигнала, вызванного каждым из выделяемых в ходе пробы событий (запечатление, три периода удержания эталонного изображения в РП, извлечение информации из РП), с валентностью и уровнем возбуждения (arousal) по каждому вокселю. Таким образом, были выявлены воксели, для которых BOLD-сигнал положительно или отрицательно коррелировал только с параметром «Валентность», независимо от уровня эмоционального возбуждения и, наоборот, только с параметром «Уровень возбуждения», после того, как был учтен эффект параметра «Валентность». Аналогично с основным анализом, результаты были представлены в виде статистических карт с повоксельным уровнем значимости  $p < 0.001$  (без поправки на множественные сравнения) и поправкой на множественные сравнения на уровне кластеров (FDR<sub>c</sub>,  $p < 0.05$ ,  $q < 0.05$ ).

### *Данные ЭЭГ*

Для выявления специфики функционального взаимодействия корковых зон в период удержания значимой информации в РП, анализ ЭЭГ проводился в следующих временных интервалах:

- 1) *период ожидания эталонного стимула — неспецифическое удержание внимания* (1-1,5 с. до появления стимула),
- 2) *период удержания эталонного стимула в РП* (4 с. после исчезновения эталонного стимула с экрана), тот же, что использовался для анализа BOLD-сигнала в фМРТ исследовании,
- 3) *период отдыха* (2 с. через 5 с. после нажатия испытуемым на кнопку джойстика).

Выбор временного интервала для анализа ЭЭГ в период удержания информации в РП был обусловлен результатами фМРТ анализа, который показал максимальные различия активации, обусловленные экспериментальными факторами (Розовская и др., 2014) в первые 4 с. после предъявления эталонного изображения. Выбор интервала для анализа ЭЭГ в период отдыха был обусловлен большим количеством артефактов (морганий) в первые 5 секунд после решения задачи.

Статистическая обработка ЭЭГ данных проводилась с учетом только тех эпох, которые соответствовали правильным ответам испытуемых. В связи с необходимостью исключения из анализа артефактных участков ЭЭГ проводился предварительный визуальный анализ кривых с помощью специально разработанной программы, позволяющей отбирать необходимые для анализа эпохи и маркировать артефактные участки. Артефакты сетевой наводки (50 Гц) удалялись автоматически методом вычитания, в соответствии с процедурой, описанной в работе А.В. Курганского (Курганский, 2010). В результате исключения артефактных участков записи длина отрезков ЭЭГ, включенных в последующий количественный анализ, различалась у разных испытуемых, что потребовало специальной процедуры

вычисления несмещенной оценки функциональных корковых связей (см. следующий раздел).

Безартефактные отрезки записи на основе решения обратной задачи ЭЭГ преобразовывались в сигналы в отдельных участках корковой ткани (вокселах). Предварительно из сигналов от сенсоров вычитался сигнал, соответствующей среднему арифметическому всех каналов, таким образом сигналы были приведены к свободному от референта монтажу. Для вычисления сигналов в вокселах (виртуальных корковых источников ЭЭГ) использовался метод минимальной нормы (*minimum norm estimates*, MNE) (Pascual-Marqui et al., 2011), реализованный с помощью программы SPM8 ([www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/software/spm8](http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/software/spm8)).

Поскольку в данном исследовании не было возможности оценить для каждого участника точную локализацию сенсоров на поверхности черепа, для решения обратной задачи ЭЭГ использовалась стандартная геометрия черепа и головного мозга (ICBM 152), являющаяся частью системы SPM8, а также усредненные координаты сенсоров шлема HydroCel GSN ([www.egi.com](http://www.egi.com)). С помощью этих инструментов запись ЭЭГ от 128 сенсоров (пространство сенсоров – *sensor space*) была преобразована в 5124-канальную запись активности отдельных вокселов (пространство источников – *source space*).

Статистический анализ функциональных корково-корковых связей осуществлялся для ограниченного количества заранее определенных областей интереса (*regions of interest*, ROI), выбор которых определялся результатами анализа динамики BOLD-сигнала, полученных на той же выборке испытуемых в фМРТ сессии. Выбранные по результатам фМРТ сканирования области интереса характеризовались наиболее выраженной реактивностью по отношению к условиям эксперимента.

Для определения ROI использовалась следующая процедура анализа BOLD-сигнала. С помощью односторонних Т-контрастов, задача которых состояла в выявлении зависимости гемодинамической реакции от условий

эксперимента (см. подробнее в разделе, посвященном обработке данных фМРТ) сравнивались пробы с разной валентностью изображений: негативные vs. нейтральные; позитивные vs. нейтральные; нейтральные vs. позитивные; нейтральные vs. негативные; негативные vs. позитивные. В каждом контрасте были определены кластеры активации на уровне значимости  $p < 0.001$  (без поправки на множественные сравнения) для отдельных вокселей и  $p < 0.05$  (с поправкой на множественные сравнения FDR) для кластеров. Из нескольких кластеров, полученных для разных контрастов, отбирался один, для которого отмечалось наибольшее пересечение контрастов. В качестве ROI при анализе ЭЭГ данных использовались источники электрической активности коры, находящиеся вблизи точек, определенных как центры масс отобранных кластеров активации с помощью пакета Marsbar (Brett et al., 2002). Координаты таким образом отобранных ROI представлены в таблице 6 (глава 6).

При количественной обработке ЭЭГ для характеристики сигнала от определенной области интереса выбирались сигналы от вокселей внутри шара с радиусом 10 мм, центр которого соответствовал центру ROI (обычно от 5 до 12 вокселей), исходя из того, что суммарная электрическая активность в этих вокселях характеризует процессы в данной области коры (в данном ROI). Из всех сигналов от вокселей внутри таким образом выбранного участка коры с помощью метода главных компонент (Principal Component Analysis, PCA) выбирался один характеристический сигнал. Все множество таких характеристических сигналов образовывало запись низкой размерности (по числу ROI) в пространстве источников ЭЭГ.

*Оценка корково-корковых функциональных связей в пространстве источников*

Все десятиканальные эпохи ЭЭГ (по числу ROI), из которых были удалены артефактные отрезки (при этом их длина различалась у разных испытуемых, см. выше) разбивались на последовательные (не перекрывающиеся) интервалы длиной 200 мс. Для каждого испытуемого и

каждого экспериментального условия: для периода ожидания эталонного стимула, для периода удержания информации в РП и для периода отдыха между пробами было получено определенное (разное) количество фрагментов длиной 200 мс. После этого на основе анализа индивидуальных данных для всех испытуемых в каждой пробе была выбрана одинаковая базовая суммарная длительность эпохи анализа ЭЭГ, равная 2 с. (десять сегментов по 200 мс), при этом эпоха анализа складывалась из отдельных безартефактных отрезков, принадлежащих данному экспериментальному условию. Для каждого множества из 10-ти 200-миллисекундных сегментов вычислялись коэффициенты векторной авторегрессионной модели (VAR-модели) 14-го порядка по методу, предложенному Дж. Куи с соавторами (Cui et al., 2008). Алгоритм количественного анализа функциональных связей в пространстве источников ЭЭГ представлен в работе (Мачинская и соавт., 2016).

Полученные коэффициенты векторной авторегрессии использовались для вычисления функции когерентности (Курганский, 2010). При этом количество оценок для каждого испытуемого в каждом экспериментальном условии соответствовало количеству двухсекундных эпох ЭЭГ (см. выше). Оценки когерентности для каждой двухсекундной эпохи ЭЭГ усреднялись для каждого испытуемого и, таким образом, в каждом экспериментальном условии каждый испытуемый характеризовался одним набором функций когерентности. Описанная выше процедура вычисления когерентности применялась для исключения неодинакового статистического смещения, возникающего при сравнении показателей когерентности, полученных для временных отрезков разной длительности (Курганский, 2010). Для оценки влияния условий эксперимента на степень функционального взаимодействия корковых зон интереса осуществлялся статистический анализ величины когерентности, усредненной в тета-диапазоне ЭЭГ (4 – 7.5 Гц).

Статистическое тестирование выполнялось с помощью общей схемы линейного анализа (GLM), эквивалентной дисперсионному анализу по схеме

с повторными измерениями. Для оценки статистической значимости использовались консервативные многомерные критерии ( $\lambda$  Уилкса).



## Глава 4. ВЛИЯНИЕ ЭМОЦИОНАЛЬНОЙ ОКРАСКИ ИЗОБРАЖЕНИЙ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ ЗРИТЕЛЬНОЙ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ. АНАЛИЗ ТОЧНОСТИ И СКОРОСТИ РЕШЕНИЯ КОГНИТИВНОЙ ЗАДАЧИ.

### 4.1. Сравнение показателей эффективности зрительной рабочей памяти в ЭЭГ и фМРТ сессиях эксперимента

Для анализа эффективности РП использовались показатели точности — процент правильных ответов (ППО) и времени реакции (ВР) при решении задачи на сравнение двух последовательно предъявляемых пар зрительных изображений с разной эмоциональной валентностью (см. главу 3).

Показатели эффективности РП (ППО и ВР) регистрировались у всех участников в двух идентичных по процедуре экспериментальных сессиях, в одной сессии записывалась электроэнцефалограмма (ЭЭГ), в другой с помощью фМРТ регистрировался BOLD-сигнал. Статистический эффект эмоциональной валентности на ВР и ППО анализировался для всей совокупности поведенческих показателей, однако предварительно необходимо было убедиться, что объединение ЭЭГ и фМРТ сессий по этим показателям правомерно, поскольку эти сессии различались техническими условиями и степенью комфорта (уровень шума, положение тела и т. д.). С целью анализа согласованности данных вычислялся коэффициент корреляции Пирсона, который для ВР составил  $r = 0.603$  с уровнем значимости  $p < 0.0001$ , а для ППО  $r = 0.381$  при  $p = 0.079$  на уровне тенденции к значимости. Диаграммы рассеяния для ППО и ВР представлены на рисунке 6.

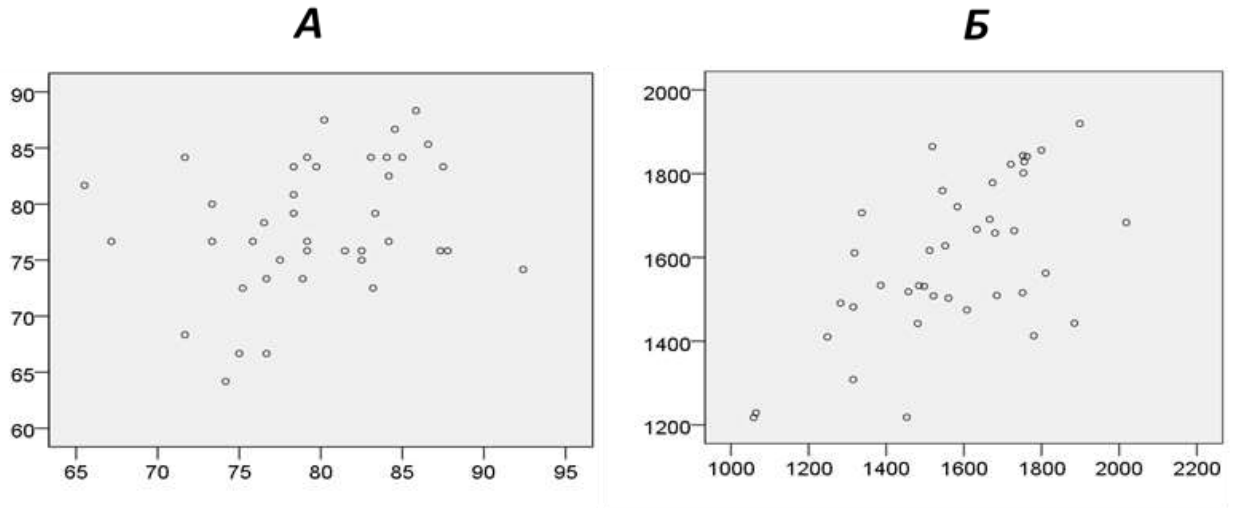


Рис. 6. Диаграммы рассеяния ППО (А) и ВР (Б) для ЭЭГ-сессии — (ось X) и фМРТ- сессии (ось Y).

Наличие значимой и близкой к значимой корреляции между поведенческими параметрами в двух сессиях эксперимента свидетельствует в пользу возможности объединения этих данных в единый массив. Вместе с тем, для контроля возможного влияния технических условий на поведенческие параметры эффективности РП и для оценки взаимодействия этого фактора с эмоциональной валентностью стимула, в дисперсионный анализ по схеме повторных измерений в качестве одного из меж-индивидуальных факторов был включен фактор УСЛОВИЕ (2 уровня: ЭЭГ, фМРТ), в качестве второго меж-индивидуального фактора - эмоциональная ВАЛЕНТНОСТЬ удерживаемой зрительной информации (3 уровня: нейтральная, положительная, отрицательная). Результаты дисперсионного анализа показали, что фактор УСЛОВИЕ не оказывает влияния на ВР ( $F(1,39) = 0.728$ ,  $p = 0.399$ ,  $\eta_p^2 = 0.018$ ), а также не взаимодействует с фактором ВАЛЕНТНОСТЬ ( $F(2,38) = 0.292$ ,  $p = 0.778$ ,  $\eta_p^2 = 0.015$ ). При этом средние ВР в фМРТ сессии составило  $1595.08 \pm 185.38$  мс, в ЭЭГ сессии –  $1571 \pm 219.21$  мс. Что касается другого параметра – точности (ППО), то и в этом случае фактор УСЛОВИЕ не оказывал значимого влияния ( $F(1,39) = 1.995$ ,  $p = 0.166$ ,  $\eta_p^2 = 0.049$ ), а также не демонстрировал значимого взаимодействия с фактором ВАЛЕНТНОСТЬ ( $F(2,38) = 0.516$ ,  $p = 0.601$ ,  $\eta_p^2 = 0.028$ ). Средний

показатель ППО в фМРТ сессии составил  $78.11 \pm 5.90$  %, в ЭЭГ сессии –  $79.57 \pm 5.75$ . Таким образом, результаты анализа влияния фактора УСЛОВИЕ свидетельствуют в пользу объединения данных о скоростных параметрах и точности решения когнитивной задачи в разных условиях в единый массив. Зависимость ВР и ППО от анализируемых меж-индивидуальных факторов представлена на рис.7 (ППО) и рис. 8 (ВР).

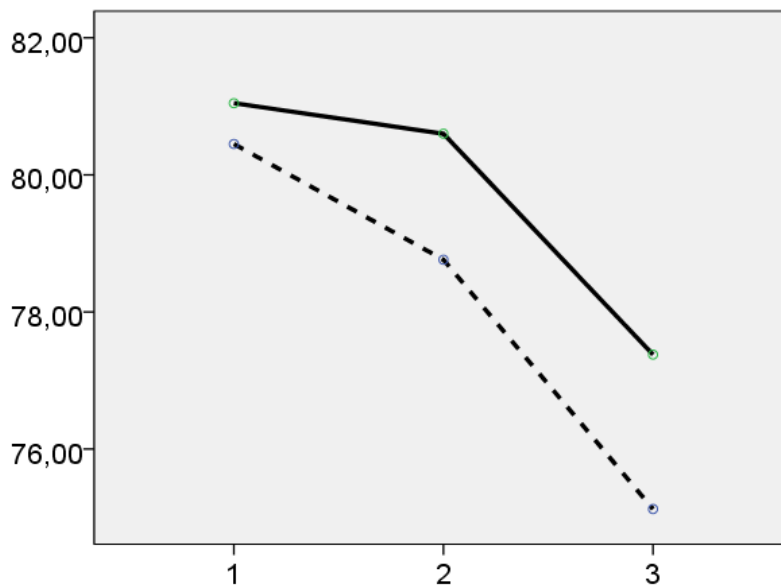


Рис. 7. Зависимость ППО (в %) от условий эксперимента и эмоциональной валентности удерживаемой в РП зрительной информации. ЭЭГ — сессия — сплошная линия, фМРТ-сессия — пунктир, 1 — нейтральная валентность, 2 — позитивная валентность, 3 — негативная валентность.

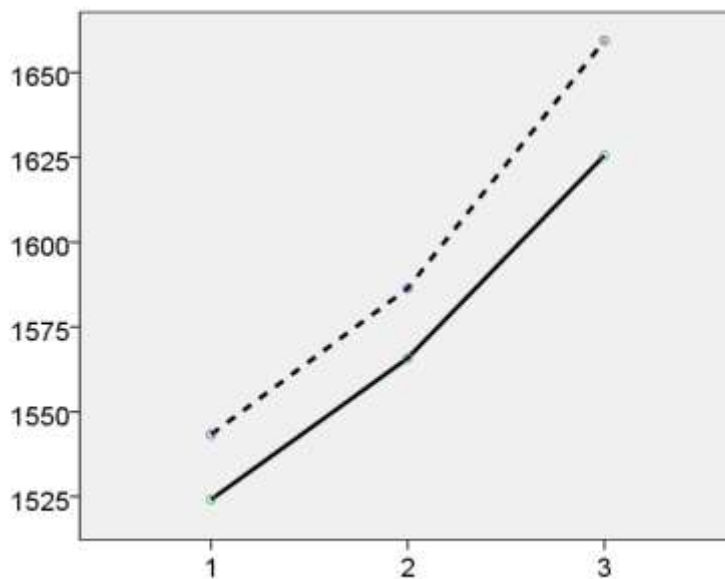


Рис. 8. Зависимость ВР (в мс) от условий эксперимента и эмоциональной валентности удерживаемой в РП зрительной информации. Обозначения те же, что на рис.7.

#### 4.2. Сравнение показателей эффективности зрительной рабочей памяти при различной эмоциональной окраске изображений

*Влияние эмоциональной окраски изображений на точность решения когнитивной задачи*

Дисперсионный анализ по описанной выше схеме выявил существенное влияние эмоциональной окраски изображений на эффективность зрительной РП. Фактор ВАЛЕНТНОСТЬ оказался высоко значимым для ППО ( $F(2,38) = 13.486$ ,  $p < 0.0005$ ,  $\eta_p^2 = 0.415$ ). Средние значения и стандартное отклонение ППО для трех валентностей изображений представлены в таблице 2. Минимальная точность наблюдалось при сравнении изображений с негативной эмоциональной валентностью, максимальная – при сравнении нейтральных изображений. При этом парные сравнения с поправкой Бонферрони показали значимое снижение точности при предъявлении негативно эмоционально окрашенных изображений как по сравнению с нейтральными ( $p < 0.0005$ ), так и по сравнению с позитивно эмоционально окрашенными ( $p = 0.002$ ). При этом между нейтральными и позитивно окрашенными изображениями значимых различий в точности решения задачи выявлено не было ( $p = 0.474$ ).

Таблица 2. Дескриптивная статистика ППО при удержании в РП изображений с разной эмоциональной окраской.

Эмоциональная окраска	Среднее ППО (в %)	Стандартное отклонение
Нейтральная	80.748	5.48
Позитивная	79.68	5.32
Негативная	76.25	5.98

*Влияние эмоциональной окраски изображений на скорость решения когнитивной задачи*

Фактор ВАЛЕНТНОСТЬ оказался высоко значимым не только для точности, но и для скорости (ВР) решения когнитивной задачи ( $F(2,38) = 71.135$ ,  $p < 0.0005$ ,  $\eta_p^2 = 0.789$ ). Средние значения и стандартное отклонение ВР для трех валентностей изображений представлены в таблице 3. Минимальное ВР наблюдалось при сравнении нейтральных изображений, максимальное – изображений с негативной эмоциональной валентностью. При этом парные сравнения с поправкой Бонферрони показали значимые различия между всеми тремя вариантами эмоциональной окраски изображений: ВР при удержании в РП негативно окрашенных изображений увеличивалось как по сравнению с удержанием нейтральных ( $p < 0.0005$ ), так и положительно окрашенных ( $p < 0.0005$ ) изображений, а также при удержании положительно окрашенных по сравнению с нейтральными ( $p = 0.002$ ).

Таблица 3. Deskриптивная статистика ВР при удержании в РП изображений с разной эмоциональной окраской.

<b>Эмоциональная окраска</b>	<b>Среднее ВР (в мс)</b>	<b>Стандартное отклонение</b>
Нейтральная	1533.72	188.97
Позитивная	1576.12	165.08
Негативная	1642.49	182.58

Таким образом, максимальное снижение эффективности (как точности, так и скорости) решения когнитивной задачи, требующей участия зрительной РП, было выявлено для негативно окрашенных изображений. При удержании позитивно окрашенных изображений ухудшались только скоростные характеристики, и, хотя точность решения когнитивной задачи снижалась, эти изменения были незначимы.

#### 4.3. Обсуждение результатов анализа влияния эмоциональной окраски изображений на эффективность зрительной рабочей памяти

Результаты анализа поведенческих параметров, отражающих эффективность удержания в РП изображений различной эмоциональной валентности, частично согласуются с результатами ряда исследований, в которых использовались изображения из базы IAPS. По данным этих исследований изображения с негативной эмоциональной валентностью воспроизводятся менее эффективно по сравнению с нейтральными и эмоционально позитивными и при долговременном (2 месяца) (Fernández-Rey, Redondo, 2007), и при кратковременном (1,5 секунды) хранении (Maljkovic, Martini, 2005).

В данном исследовании нельзя исключить связь снижения показателей эффективности РП в пробах с эмоционально окрашенными изображениями с более высоким уровнем эмоционального возбуждения (arousal), что создает неоптимальные условия для решения когнитивной задачи (Bradley, Lang, 2007). Чтобы сравнить потенциальный уровень эмоционального возбуждения для 240 изображений различной эмоциональной валентности, которые были использованы в данном исследовании, сопоставлялись стандартные значения этого параметра из баз IAPS и GAPED. Результаты сравнения приведены в таблице 4.

Таблица 4. Deskриптивная статистика стандартных балльных оценок уровня возбуждения для изображений разной эмоциональной валентности.

<b>Эмоциональная валентность</b>	<b>Среднее значение (в баллах)</b>	<b>Стандартное отклонение</b>
Нейтральная	2,86	0,61
Позитивная	3,73	1,23
Негативная	6,15	0,86

Дисперсионный анализ выявил значимые различия в потенциальном уровне возбуждения в зависимости от окраски используемых в данном исследовании изображений ( $F(2, 237) = 233.23, p < 0.0005$ ). Попарные сравнения показали статистически значимые различия ( $p_s < 0,0005$ ) между изображениями всех трех типов валентности. При этом наиболее выраженная потенциальная активация соответствует изображениям с негативной окраской.

Таким образом, уровень эмоционального возбуждения участников данного исследования действительно мог быть значительно выше для негативно окрашенных изображений, чем для нейтральных и позитивных, и выше для позитивных, чем для нейтральных. Разница между негативными и позитивными изображениями по уровню потенциального эмоционального возбуждения в данном исследовании обусловлена особенностями набора позитивных изображений. В базе IAPS изображения с положительной эмоциональной окраской и высоким уровнем эмоционального возбуждения — это изображения эротического характера. Так как разработанная в настоящем исследовании экспериментальная модель использовалась не только при работе со взрослыми испытуемыми, но и при исследовании подростков, в нее не вошли изображения эротического характера.

Возможно, более низкий уровень эмоционального возбуждения при восприятии и удержании в РП позитивных изображений, чем негативных, является одной из причин менее выраженного эффекта позитивной эмоциональной окраски, чем негативной.

Вместе с тем литературные данные (см. главу 2) свидетельствуют о выраженном снижении эффективности РП преимущественно в тех случаях, когда сами стимулы или экспериментальные условия индуцируют негативные эмоции. В работах (Dolcos, 2008; Jordan, Dolcos, 2017) высказывается предположение о более выраженном отрицательном интерферирующем воздействии негативных эмоций, чем положительных эмоций, на управляющий компонент зрительной РП. В пользу

деструктивного влияния негативной валентности информации на РП свидетельствуют проведенные в рамках данной работы фМРТ (глава 5) и ЭЭГ (глава 6) исследования активности мозга. Анализ результатов этих исследований указывает на специфические изменения функциональной организации мозга в период удержания негативных изображений, которые могут быть связаны с ростом нагрузки на механизмы управляющего контроля (управляющий компонент РП) и кратковременного удержания следов (мнестический компонент РП). Так, в фМРТ исследовании была выявлена более выраженная активация в области лобного полюса при сравнении удержания негативно окрашенных и нейтральных стимулов, Учитывая функциональную специализацию этой зоны префронтальной коры (Мачинская, 2015, обзор), ее дополнительная активация могла быть связана с попыткой испытуемых преодолеть интерферирующее воздействие негативной эмоциональной окраски стимулов. В пользу большего напряжения управляющего и мнестического компонентов РП свидетельствует и дополнительное усиление функциональных связей по тета-ритму между височными, теменными и префронтальными зонами коры правого полушария при удержании изображений с негативной эмоциональной валентностью.



## Глава 5. ВЛИЯНИЕ ЭМОЦИОНАЛЬНОЙ ВАЛЕНТНОСТИ ИЗОБРАЖЕНИЙ НА МОЗГОВУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ЗРИТЕЛЬНОЙ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ. ФМРТ АНАЛИЗ ГЕМОДИНАМИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ

Первоначально планировалось сфокусировать внимание на изучении активации различных структур головного мозга в центральный период интервала удержания информации в РП. Весь период удержания длился от 9.5 до 11 с. Центральный период отсчитывался от пятой секунды по окончании предъявления эталонного изображения до девятой секунды периода удержания информации в РП. В связи с низкой временной разрешающей способностью BOLD-сигнала именно такое разнесение событий во времени (от 4 с.) позволяет, согласно литературным данным, надежно разделить BOLD-сигнал, вызванный двумя событиями, в том числе, в рамках процедуры исследования РП (Postle et al., 2000). При применении поправки на множественные сравнения (FDR на уровне кластеров,  $q < 0.05$ ,  $p < 0.05$ ) статистически значимая активация была обнаружена в крайне малых объемах, т. е. использованный подход оказался малоинформативным.

В связи с этим мы решили включить в анализ данные фМРТ, полученные в первые 4 секунды периода удержания информации в РП (см. главу 3). Чтобы выделить сигнал, специфический именно для периода удержания информации, а не для предшествовавшего ему периода запечатления, производилось вычитание (сигнал в период удержания минус сигнал в период запечатления).

### **5.1. Анализ влияния эмоциональной окраски изображений на показатели активации зон мозга, выявляемые с помощью фМРТ**

Результаты обработки фМРТ данных для этого отрезка (первые 4 секунды периода удержания) представлены на рисунках 8—12 и в Приложении 11. Данные представлены с поправкой на множественные сравнения (FDR на уровне кластеров,  $q < 0.05$ ,  $p < 0.05$ ; нескорректированный порог на уровне вокселей  $p < 0.001$ ) в координатах пространства MNI. Приводятся данные для следующих контрастов:

$R_E(\text{позитивные}) > R_E(\text{нейтральные}); R_E(\text{негативные}) > R_E(\text{нейтральные}); R_E(\text{нейтральные}) > R_E(\text{негативные}); R_E(\text{позитивные}) > R_E(\text{негативные}); R_E(\text{негативные}) > R_E(\text{позитивные})$ . Данные для контраста  $R_E(\text{нейтральные}) > R_E(\text{позитивные})$  не приводятся, т. к. после применения поправки на множественные сравнения значимых кластеров активации выявлено не было.

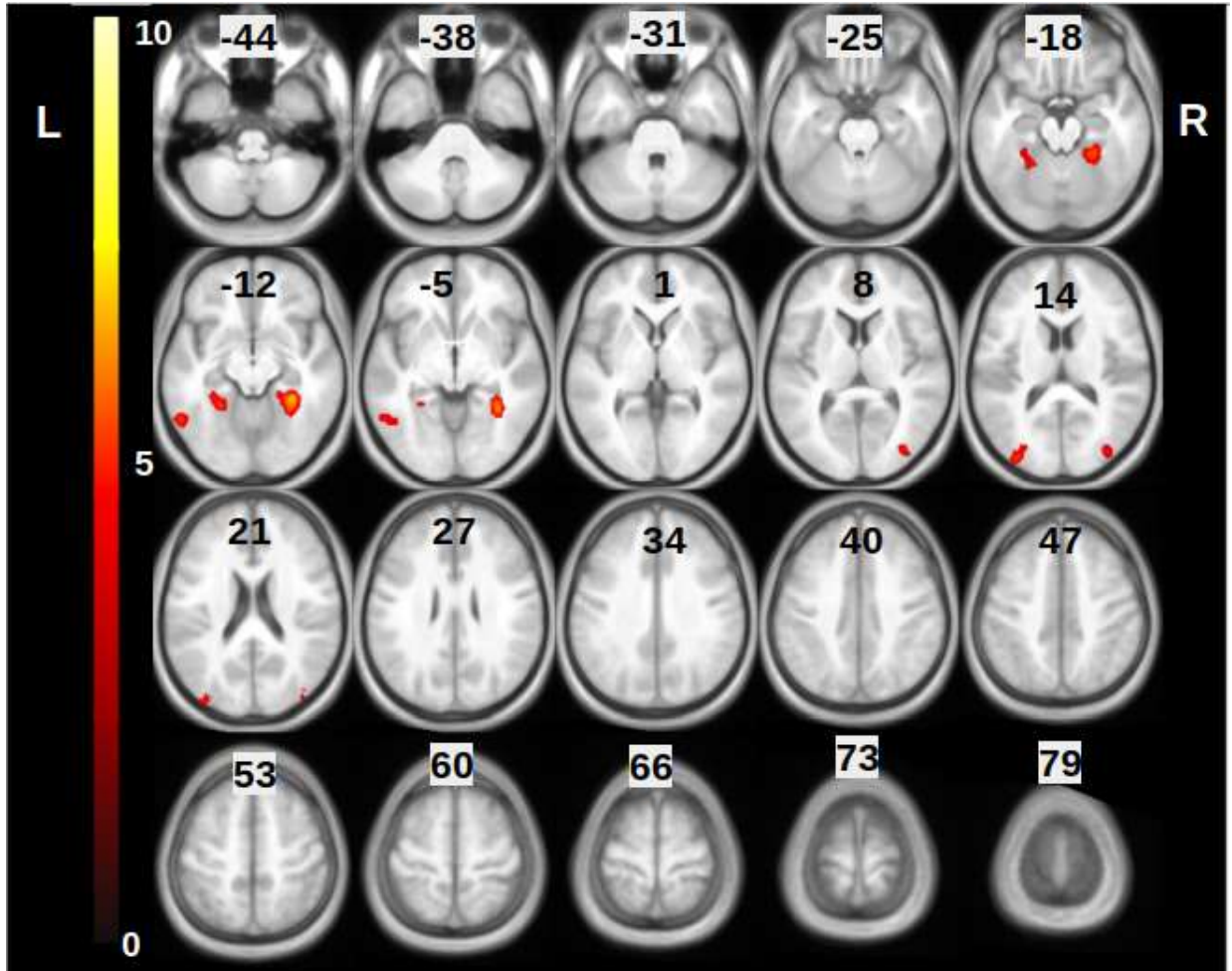


Рис. 8. Групповая карта активации для контраста  $R_E(\text{позитивные}) > R_E(\text{нейтральные})$ , отражающая специфическую активацию при удержании в РП изображений с позитивной эмоциональной окраской;  $N = 43$ ; FDR на уровне кластеров,  $q < 0.05$ ,  $p < 0.05$ ; нескорректированный порог на уровне вокселей  $p < 0.001$ ; изображение наложено на усредненное анатомическое изображение всех участников исследования в пространстве MNI.

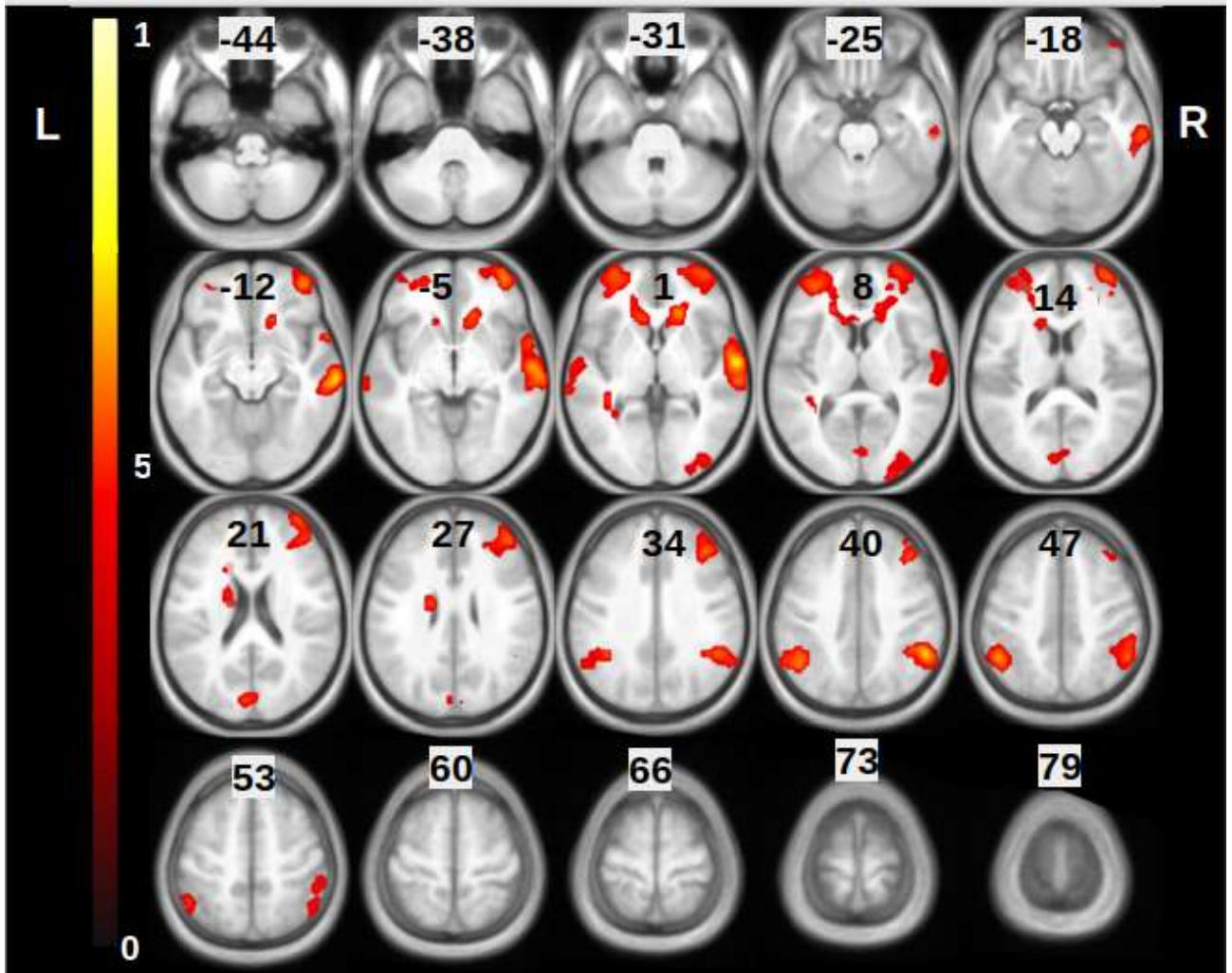


Рис. 9. Групповая карта активации для контраста R\_E(негативные) > R\_E(нейтральные), отражающая специфическую активацию при удержании в РП изображений с отрицательной эмоциональной окраской; N = 43; FDR на уровне кластеров,  $q < 0.05$ ,  $p < 0.05$ ; нескорректированный порог на уровне вокселей  $p < 0.001$ ; изображение наложено на усредненное анатомическое изображение всех участников исследования в пространстве MNI.

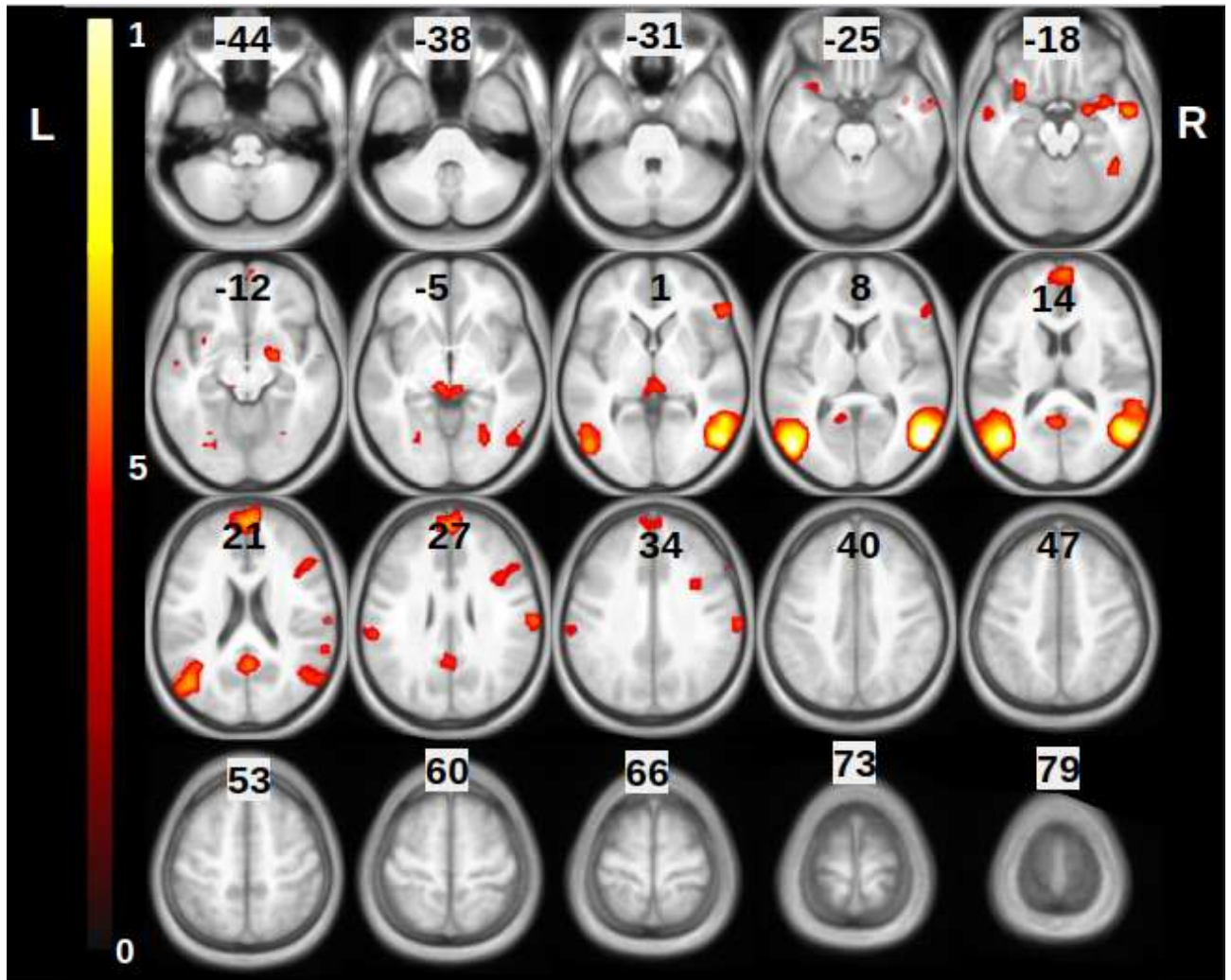


Рис. 10. Групповая карта активации для контраста R\_E(нейтральные) > R\_E(негативные), отражающая специфическую активацию при удержании в РП эмоционально нейтральных изображений; N = 43; FDR на уровне кластеров,  $q < 0.05$ ,  $p < 0.05$ ; нескорректированный порог на уровне вокселей  $p < 0.001$ ; изображение наложено на усредненное анатомическое изображение всех участников исследования в пространстве MNI.

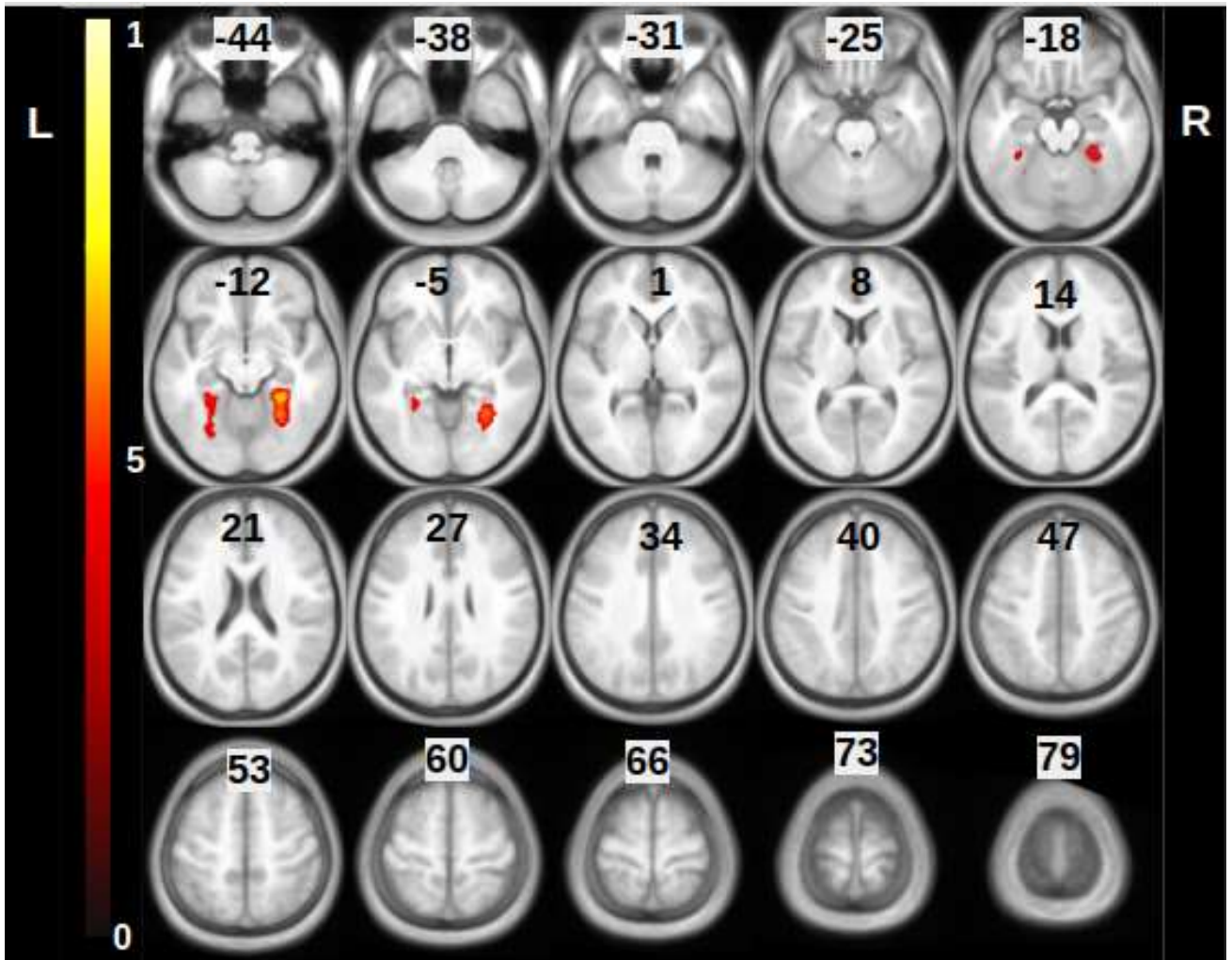


Рис. 11. Групповая карта активации для контраста  $R\_E(\text{позитивные}) > R\_E(\text{негативные})$ , отражающая специфическую активацию при удержании в РП положительно эмоционально окрашенных изображений по сравнению с отрицательно окрашенными;  $N = 43$ ; FDR на уровне кластеров,  $q < 0.05$ ,  $p < 0.05$ ; нескорректированный порог на уровне вокселей  $p < 0.001$ ; изображение наложено на усредненное анатомическое изображение всех участников исследования в пространстве MNI.

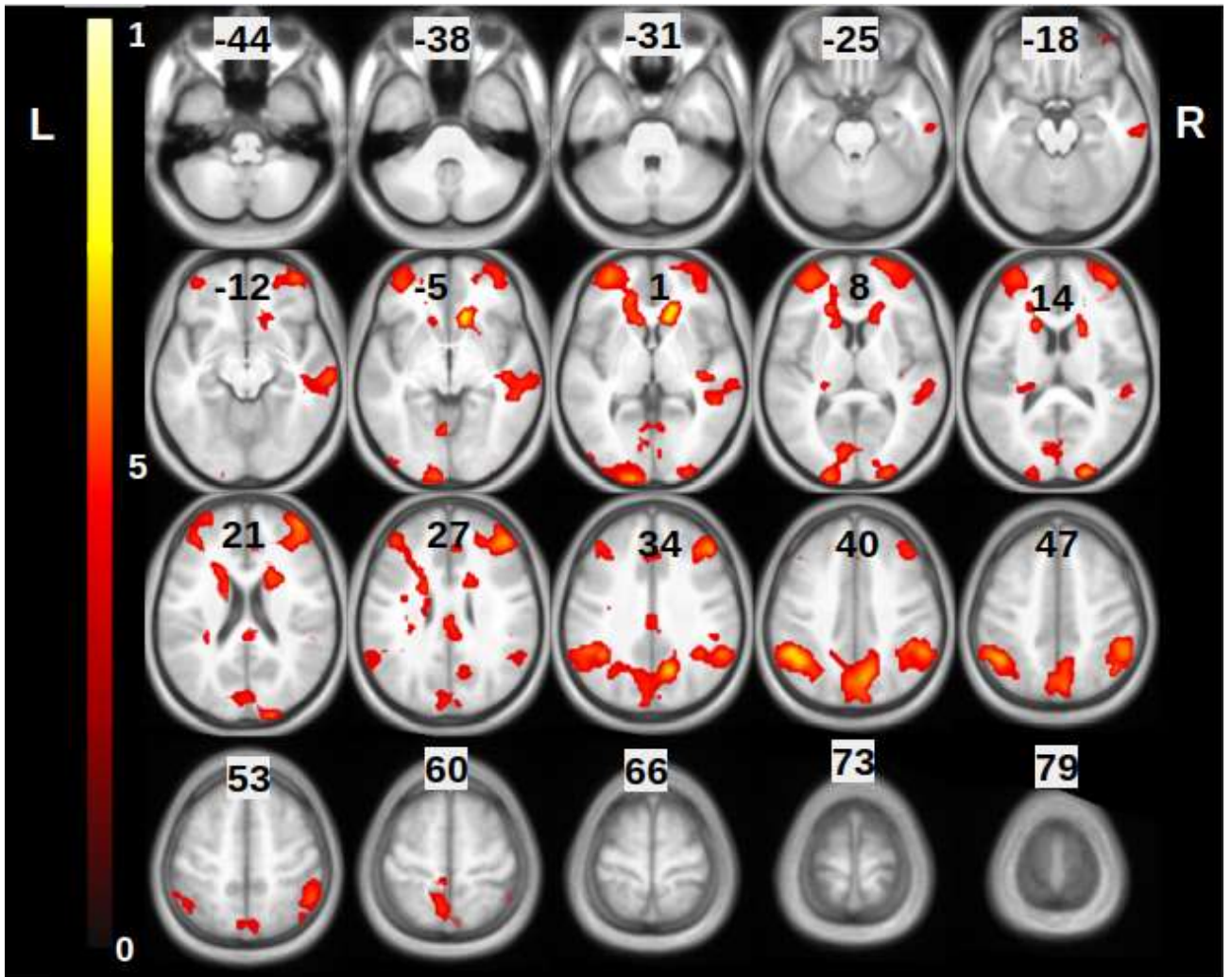


Рисунок 12. Групповая карта активации для контраста R\_E(негативные) > R\_E(положительные), отражающая специфическую активацию при удержании в РП отрицательно эмоционально окрашенных изображений по сравнению с положительно окрашенными; N = 43; FDR на уровне кластеров,  $q < 0.05$ ,  $p < 0.05$ ; нескорректированный порог на уровне вокселей  $p < 0.001$ ; изображение наложено на усредненное анатомическое изображение всех участников исследования в пространстве MNI.

Как видно из рисунков, наибольшие различия по активации в период удержания изображений в РП наблюдаются для отрицательно эмоционально окрашенных изображений при сравнении как с положительно окрашенными, так и с эмоционально нейтральными стимулами. Различия в активации охватывают обширные области в передней части лобных долей, а также в теменной и височной коре.

Для отдельной оценки роли эмоциональной валентности и уровня возбуждения в зафиксированной активации был проведен дополнительный статистический анализ полученных данных на основе параметрического плана обработки данных фМРТ. Оценки каждого изображения по шкалам «Валентность» (средние групповые значения представлены в таблице 1) «Уровень возбуждения» (средние групповые значения представлены в таблице 4), полученные на основе данных таблиц IAPS и GAPED, были введены в модель в качестве двух отдельных параметров. Были обнаружены воксели, для которых BOLD-сигнал положительно или отрицательно коррелировал только с параметром «Валентность» после учета уровня эмоционального возбуждения. Результаты отдельно для этапа запечатления материала и для первого периода удержания информации в РП представлены на рисунках 13, 14 и в Приложении 12.

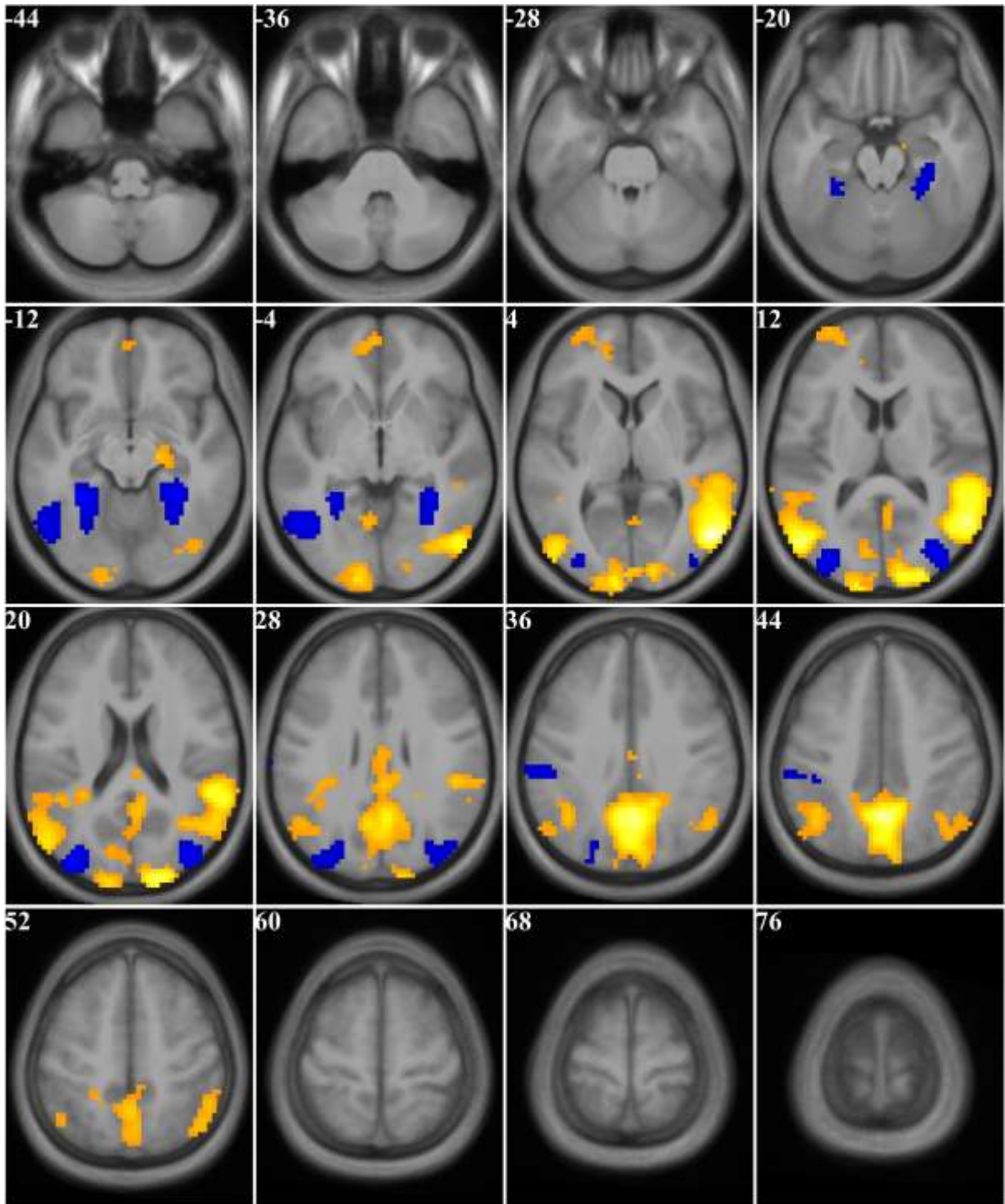


Рисунок 13. Вокселы, демонстрирующие корреляцию активации во время запечатления материала с параметром «Валентность» после учета эффектов уровня возбуждения. Оранжевым цветом отмечены вокселы, демонстрирующие положительную корреляцию, синим – отрицательную. Групповые данные,  $N = 43$ . FDR на уровне кластеров,  $q < 0.05$ ,  $p < 0.05$ ; нескорректированный порог на уровне вокселов  $p < 0.001$ ; изображение наложено на усредненное анатомическое изображение всех участников исследования в пространстве MNI, отмечены координаты срезов по оси z.



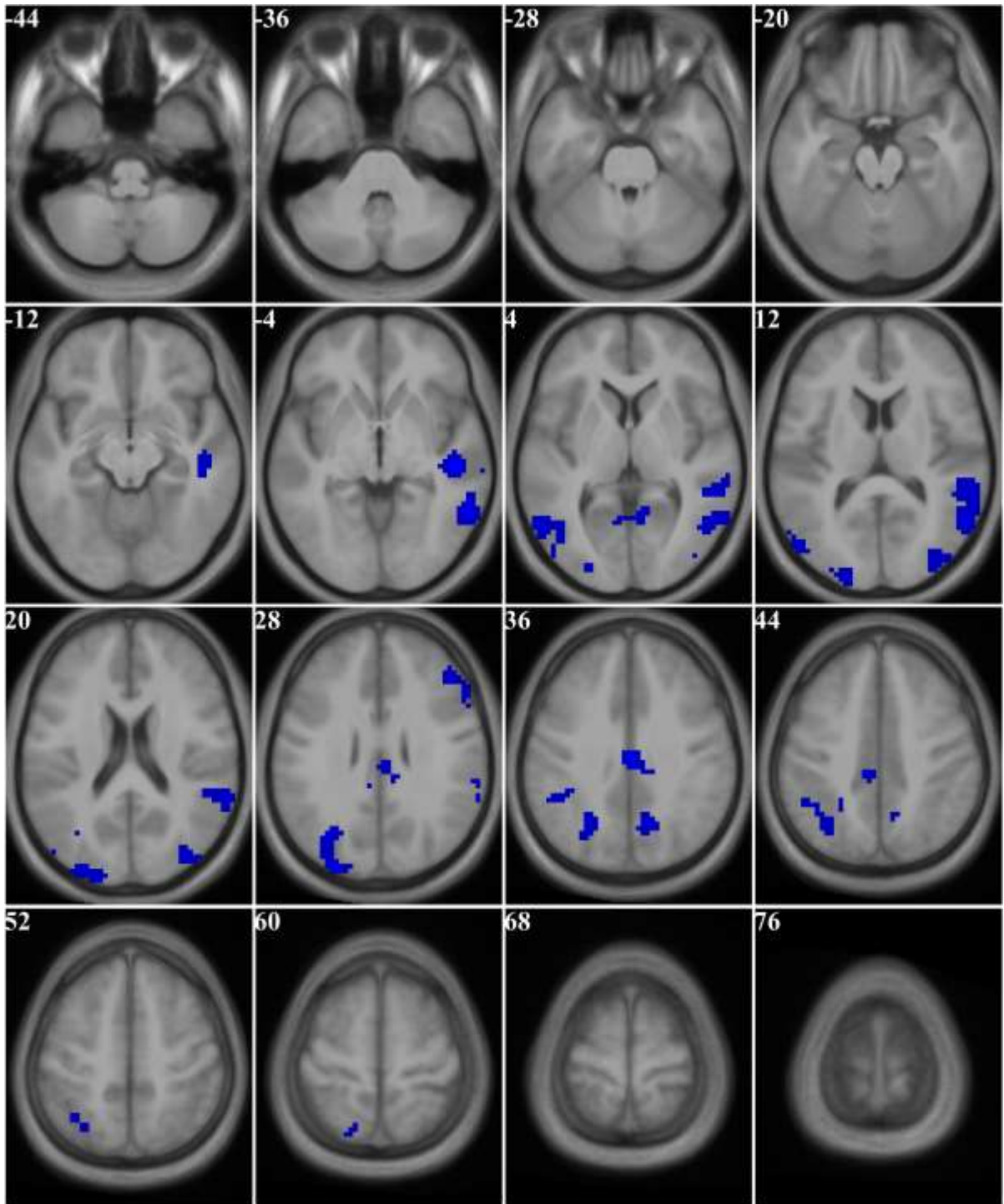


Рис.14. Воксели, демонстрирующие корреляцию активации во время первого периода удержания материала в РП с параметром «Валентность» после учета эффектов уровня возбуждения. Синим цветом отмечены воксели, демонстрирующие отрицательную корреляцию с валентностью. Групповые данные,  $N = 43$ . FDR на уровне кластеров,  $q < 0.05$ ,  $p < 0.05$ ; нескорректированный порог на уровне вокселей  $p < 0.001$ ; изображение наложено на усредненное анатомическое изображение всех участников исследования в пространстве MNI, отмечены координаты срезов по оси z.

## **5.2. Обсуждение показателей активации зон мозга, выявляемых с помощью фМРТ, в пробах с различной эмоциональной окраской изображений**

Данные фМРТ о топографии корковых зон, в которых была обнаружена активация при удержании в РП эмоционально нейтральной информации, соответствуют в целом литературным данным (Gazzaley et al., 2004; Habeck et al., 2005).

Данные фМРТ об активации в различных участках мозга в период удержания в РП зрительной информации демонстрируют различия топографии активации корковых зон в пробах с использованием изображений различной эмоциональной валентности. Это позволяет предположить динамические изменения в конфигурации функциональных систем мозга, обеспечивающих удержание в РП зрительной информации, обусловленные эмоциональной окраской изображений. Однако, как видно из рисунков 9 и 10, самые значительные различия в активации обнаружены при сравнении условий с негативными и нейтральными стимулами. Остается открытым вопрос о специфических изменениях, возникающих при удержании в РП эмоционально положительно окрашенной информации.

Для зрительных стимулов, отобранных для нашего эксперимента, эмоциональная валентность изображений коррелирует с уровнем эмоционального возбуждения (arousal) (Bradley, Lang, 2007): негативно окрашенные изображения имеют показатели по шкале эмоционального возбуждения (arousal) выше, чем позитивные и нейтральные, а позитивные — выше, чем нейтральные (см. таблицу 4 выше). Все эти различия статистически значимы ( $p < 0.001$ ), однако средние значения для нейтральных и позитивно эмоционально окрашенных изображений различаются меньше, чем для нейтральных и негативно окрашенных.

Можно предположить, что одним из существенных факторов, влияющих на мозговую организацию удержания зрительной информации в

РП, является уровень вызываемого изображениями эмоционального возбуждения, но лишь тогда, когда он достигает определенного порога.

При этом «порогового» уровня эмоционального возбуждения достигают используемые в наших экспериментах изображения с негативной эмоциональной валентностью, но не с положительной. Проверить эту гипотезу помогло бы дополнительное исследование с использованием стандартных изображений с положительной эмоциональной окраской и высоким уровнем возбуждения.

Уже имеющиеся данные (результаты параметрического анализа, оценивающего эффекты эмоциональной валентности после учета эффекта уровня эмоционального возбуждения) свидетельствуют о том, что свой вклад вносят оба фактора, причем они могут быть связаны с активацией в одних и тех же зонах мозга.

Таким образом, сопоставление результатов анализа поведенческих и фМРТ данных настоящего исследования позволяет предположить, что совместное влияние двух факторов – негативно окрашенного эмоционального состояния и относительно более высокого уровня эмоционального возбуждения – приводит к снижению эффективности РП и изменению ее мозговой организации при удержании изображений с негативной эмоциональной валентностью по сравнению с удержанием изображений с положительной валентностью или эмоционально нейтральных изображений.

Наиболее отчетливые различия в активации коры в период удержания релевантной информации, обусловленные эмоциональной валентностью изображений, были обнаружены в зоне лобного полюса и были связаны с более выраженной активацией этой зоны при удержании негативно окрашенной информации. По данным фМРТ исследований (Burgess, 2000; Burgess et al., 2007; Petrides, Pandya, 2004; Gilbert et al., 2006) лобный полюс является зоной, активация которой возрастает при необходимости контроля когнитивной деятельности в ситуации многозадачности. Можно

предположить, что в данном исследовании активация этого участка коры связана с попыткой испытуемого преодолеть деструктивное влияние негативных эмоций, которые мешают успешному выполнению когнитивного задания. Выявленные в данном исследовании изменения паттерна активации в других корковых зонах частично совпадают с результатами работы (Perlstein et al., 2002): при удержании нейтральных изображений активация преобладает в участках дорзолатеральной префронтальной коры, а при удержании негативно окрашенных стимулов помимо лобного полюса наблюдается рост активации в орбитофронтальной коре. Проведенное фМРТ исследование оставляет открытым вопрос о специфике мозгового обеспечения удержания в РП положительно окрашенной информации.

## Глава 6. ВЛИЯНИЕ ЭМОЦИОНАЛЬНОЙ ВАЛЕНТНОСТИ ИЗОБРАЖЕНИЙ НА МОЗГОВУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ЗРИТЕЛЬНОЙ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ. АНАЛИЗ КОГЕРЕНТНОСТИ ТЕТА-РИТМА В ПРОСТРАНСТВЕ ЭЭГ ИСТОЧНИКОВ.

ЭЭГ исследование мозговой организации РП было основано на анализе функциональных корково-корковых связей в пространстве источников (см. раздел 3.3.). Для характеристики силы функциональных связей использовались оценки функции когерентности (КОГ) ритмических составляющих тета-диапазона ЭЭГ (4-7.5 Гц) для заранее определенных областей интереса (ROI), которые выбирались на основании результатов фМРТ исследования (принцип отбора ROI см. в разделе 3.3.)

В таблице 5 представлены координаты ROI, выбранные на основе данных фМРТ. Видно, что локализация областей интереса различалась в правом и левом полушариях. Это обусловило проведение отдельного статистического анализа динамики функциональных связей для областей правого и левого полушарий.

Таблица 5. Координаты и краткие обозначения областей интереса, отобранных для ЭЭГ- анализа функциональных связей.

Название структуры	Краткое обозначение	Координаты в пространстве MNI, мм		
		X	Y	Z
Правое полушарие				
Right Middle Frontal Gyrus Правая Средняя Лобная Извилина	rMFG	30.2	40.1	12
Right Inferior Frontal Gyrus Правая Нижняя Лобная Извилина	rIFG	42.5	16.5	26.5
Right Middle Temporal Gyrus Правая Средняя Височная Извилина	rMTG	54.9	-28.3	-3.86
Right Inferior Parietal Lobule Правая Нижняя Теменная Долька	rIPL	48.6	-49.1	41.6
Right Middle Cingulate Cortex Правая Средняя Поясная Кора	rMCC	3.31	30.1	30.6

Левое полушарие				
Left Middle Frontal Gyrus Левая Средняя Лобная Извилина	IMFG	-28	38.1	11.3
Left Middle Temporal Gyrus Левая Средняя Височная Извилина	IMTG	-47.9	-66.1	12.1
Left Precuneus Левое Предклинье	IPs	-13.3	-70	29.7
Left Inferior Parietal Lobule Левая Нижняя Теменная Долька	IPPL	-47.9	-51.6	42.3
Left Posterior Cingulate Cortex Левая Задняя Поясная Кора	IPCC)	2.03	-28.7	27.9

Для выявления изменений корково-коркового взаимодействия, специфическим образом связанного с удержанием значимой зрительной информации в РП, проводилось сопоставление величины тета-КОГ в трех условиях: в период между появлением эталонного и тестового изображения (первые 4 с. после предъявления эталонного изображения), в период отдыха и перед появлением эталонного изображения. Сравнение с последним условием позволило учесть вклад механизмов неспецифического поддержания внимания (sustained attention) в общую картину корково-коркового взаимодействия при сохранении изображений в РП. Так как пробы с разной эмоциональной окраской изображений чередовались в псевдослучайном порядке (см. главу 3), испытуемый в ожидании очередного эталонного стимула не мог предсказать его эмоциональную окраску, и это минимизировало влияние эмоциональной окраски на ЭЭГ в этот период. На целесообразность выделения компонентов РП, связанных с поддержанием внимания, указывают данные ЭЭГ исследования, представленного в работе (Мачинская, Курганский, 2012).

### **6.1. Изменения функциональной организации коры правого и левого полушарий головного мозга в период удержания изображений с различной эмоциональной окраской**

#### *Правое полушарие*

Для оценки перестройки функциональных корково-корковых связей в период удержания изображений в РП был проведен дисперсионный анализ

величины тета-КОГ по схеме УСЛОВИЕ (3 уровня) × ЛОКАЛИЗАЦИЯ (10 уровней) отдельно для проб с каждой из трех эмоциональных валентностей стимулов.

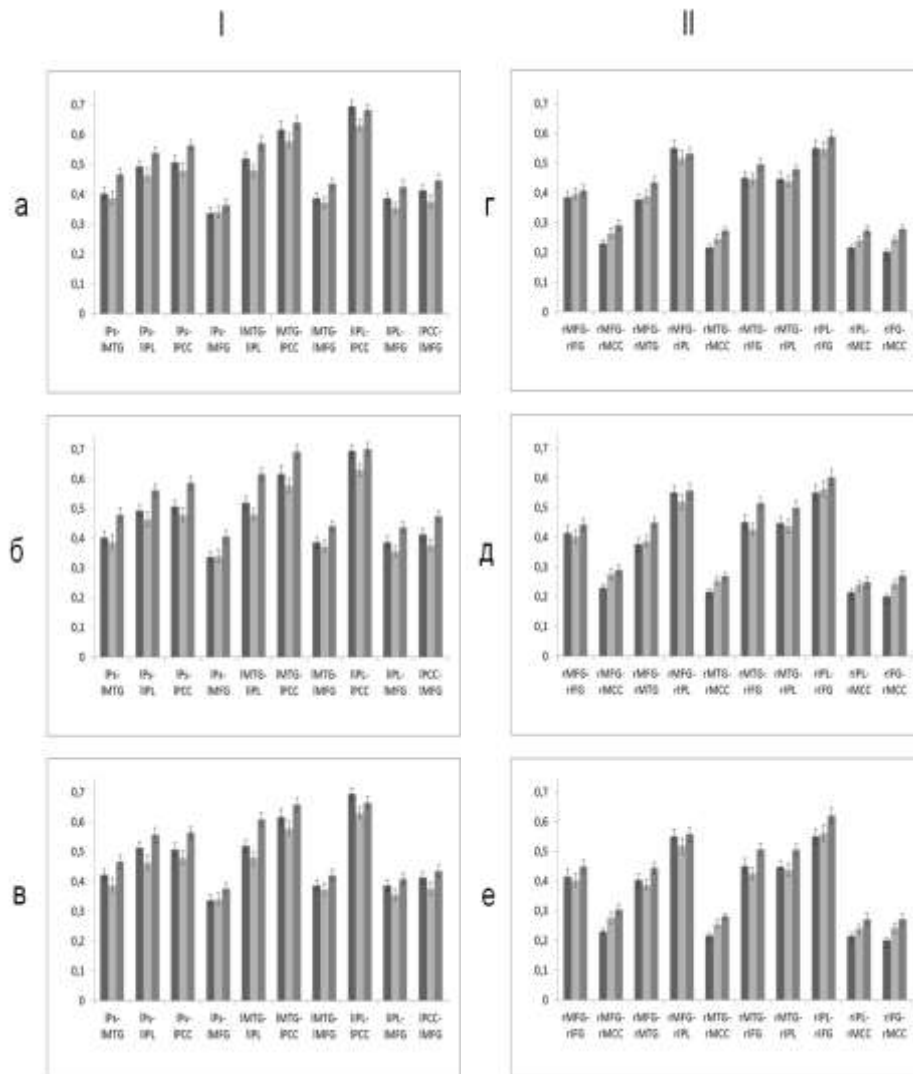


Рис.15. Усредненная по группе испытуемых величина КОГ ритмических составляющих тета-диапазона в период отдыха (черные столбики), при ожидании эталонного изображения (светло-серые столбики) и в период удержания эталонного изображения в РП (темно-серые столбики).

I – для пар областей левого полушария; II – для пар областей правого полушария.

а, г – удержание нейтральных изображений;

б, д – удержание изображений с позитивной эмоциональной окраской;

в, е – удержание изображений с негативной эмоциональной окраской.

На рисунке 15 представлены средние значения тета КОГ для пар областей обоих полушарий в зависимости от фактора УСЛОВИЕ при предъявлении изображений с нейтральной, позитивной и негативной валентностью.

Для проб с использованием изображений с позитивной эмоциональной валентностью обнаружено значимое влияние фактора УСЛОВИЕ ( $F(1,42) = 10.911$ ,  $p < 0.0005$ ,  $\eta_p^2 = 0.342$ ) и взаимодействие факторов УСЛОВИЕ и ЛОКАЛИЗАЦИЯ ( $F(18, 26) = 3.382$ ,  $p = 0.002$ ,  $\eta_p^2 = .701$ ). Среднее значение КОГ в парах областей правого полушария в период удержания информации в РП ( $M = 0.414$ ,  $SD = 0.09$ ) было выше, чем в период отдыха ( $M = 0.393$ ,  $SD = 0.09$ ,  $p = 0.009$ ) и выше, чем в период поддержания неспецифического внимания ( $M = 0.374$ ,  $SD = 0.08$ ,  $p < 0.0005$ ).

Для проб с изображениями, имеющими негативную эмоциональную окраску, также было выявлено статистически значимое влияние на КОГ фактора УСЛОВИЕ ( $F(2,42) = 8.423$ ,  $p = 0.001$ ,  $\eta_p^2 = 0.286$ ). Его взаимодействие с фактором ЛОКАЛИЗАЦИЯ не было статистически значимым, но отмечено на уровне тенденции ( $F(18, 26) = 1.739$ ,  $p = 0.090$ ,  $\eta_p^2 = 0.546$ ). Так же, как для проб с изображениями с позитивной и нейтральной окраской, среднее значение величины КОГ в парах областей правого полушария в период удержания в РП негативно окрашенной информации ( $M = 0.421$ ,  $SD = 0.09$ ) было выше по сравнению с периодом отдыха ( $M = 0.382$ ,  $SD = 0.08$ ,  $p = 0.003$ ) и по сравнению с поддержанием неспецифического внимания ( $M = 0.374$ ,  $SD = 0.08$ ,  $p = 0.0001$ ).

Таким образом, функциональные связи по тета-ритму в правом полушарии при удержании изображений с разной эмоциональной валентностью демонстрировали значимую зависимость от взаимодействия факторов УСЛОВИЕ и ЛОКАЛИЗАЦИЯ. Это позволило провести сравнения по фактору УСЛОВИЕ для всех внутрислошарных связей в этом полушарии. Для учета влияния множественных сравнений ( $n = 10$ ) на



результаты статистического анализа КОГ в отдельных внутрислошарных парах областей в качестве значимых рассматривались значения  $p \leq 0.005$ . Результаты двух типов сравнений КОГ (удержание изображений в РП vs. период отдыха и удержание изображений в РП vs. период ожидания эталонного стимула) представлены в таблице 6 и на рис.16.

Таблица 6. Результаты статистической оценки влияния фактора УСЛОВИЕ на когерентность ритмических составляющих тета-диапазона ЭЭГ в парах областей правого полушария при решении задачи на удержание в РП изображений разной эмоциональной окраски.

Пары ROI	Период удержания информации vs. период отдыха			Период удержания информации vs. неспецифическое внимание		
	Позитивные изображения F(1, 43) p	Негативные изображения F(1, 43) p	Нейтральные изображения F(1, 43) p	Позитивные изображения F(1, 43) p	Негативные изображения F(1, 43) p	Нейтральные изображения F(1, 43) p
rMFG -rIFG	0.004 0.950	1.990 0.166	1.063 0.309	3.794 0.058	1.990 0.166	1.370 0.248
rMFG -rMCC	<b>7.485</b> <b>0.009</b>	<b>14.977</b> <b>0.0003</b>	<b>13.569</b> <b>0.001</b>	0.841 0.364	5.260 0.027	0.892 0.350
rMFG -rMTG	3.431 0.071	3.808 0.058	<b>8.480</b> <b>0.006</b>	<b>12.743</b> <b>0.001</b>	<b>8.038</b> <b>0.007</b>	3.022 0.089
rMFG -rIPL	0.367 0.548	0.055 0.815	0.788, 0.380	2.150 0.150	2.362 0.132	0.620 0.436
rMTG -rMCC	<b>11.10</b> <b>0.002</b>	<b>18.120</b> <b>0.0001</b>	<b>11.399</b> <b>0.002</b>	1.460 0.234	5.884 0.020	2.079 0.157
rMTG — rIFG	1.383 0.246	4.653 0.037	0.520 0.475	<b>16.474</b> <b>0.0002</b>	<b>17.904</b> <b>0.0001</b>	<b>9.931</b> <b>0.003</b>
rMTG -rIPL	1.982 0.166	0.680 0.414	0.031, 0.861	7.841 0.008	<b>9.261</b> <b>0.004</b>	3.022 0.380
rIPL- rIFG	2.251 0.141	1.120 0.296	0.545 0.465	2.876 0.097	<b>11.539</b> <b>0.001</b>	2.342. 0.133
rIPL- rMCC	2.249 0.141	<b>11.422</b> <b>0.002</b>	<b>8.967</b> <b>0.005</b>	0.275 0.603	3.014 0.090	2.486 0.122
rIFG- rMCC	<b>14.667</b> <b>0.0004</b>	<b>8.332</b> <b>0.006</b>	<b>20.536</b> <b>0.00006</b>	2.962 p = 0.092	2.553 p = .0117	4.670. 0.036

Примечание: жирным шрифтом выделены параметры значимых ( $p \leq 0.005$ ) различий и различий на уровне тенденции ( $p \leq 0.009$ ) с учетом поправки Бонферрони на множественные сравнения ( $n = 10$ ). Обозначения ROI указаны в таблице 5.

Видно, что функциональное взаимодействие корковых зон правого полушария было выше в период удержания информации в РП, чем в период отдыха, причем для всех типов эмоциональной валентности стимулов. Противоположные соотношения величины функциональных связей, т.е.

более низкие их значения при удержании стимулов в РП по сравнению с отдыхом, обнаружены не были. Данные, представленные в таблице 6 и на рис. 16, свидетельствуют о том, что при всех типах эмоциональной окраски стимулов значимый рост тета-КОГ наблюдался для пар областей с фокусом в области средней цингулярной коры (midcingular cortex, rMCC).

Подобные различия КОГ не были выявлены при другом типе сравнений, а именно при сравнении периода удержания информации в РП и периода ожидания эталонного стимула (правая часть таблицы 6). Можно предположить, что отсутствие значимых различий КОГ в этих двух условиях связано со сходством их функциональной организации: в обоих случаях росло функциональное взаимодействие корковых зон с центром в цингулярной коре в результате вовлечения механизмов поддержания неспецифического внимания. Аналогичные изменения тета-КОГ при удержании зрительно-пространственной и вербальной информации в РП были обнаружены в исследовании Р.И. Мачинской и А.В. Курганского (Мачинская, Курганский, 2012).

Это предположение подтверждается результатами сравнения КОГ в период ожидания эталонного стимула и в период отдыха. Значимое повышение величины КОГ ( $F(1,42) = 8.635$ ,  $p = 0.005$ ) в период ожидания эталонного стимула ( $M = 0.224$ ,  $SD = 0.08$ ) по сравнению с периодом отдыха ( $M = 0.201$ ,  $SD = 0.06$ ) выявлено для областей, принадлежащих средней цингулярной и нижнелобной коре (rIFG-rMCC).

Рост тета КОГ в период удержания изображений по сравнению с ожиданием эталонного стимула был обнаружен в паре областей, расположенных на латеральной поверхности полушария в нижнелобной и средневисочной коре (rMTG – rIFG) для всех типов эмоциональной окраски. В тех случаях, когда изображения были эмоционально окрашены, было выявлено дополнительное усиление функциональных связей по тета-ритму между зонами, расположенными в средней височной и средней лобной извилинах (rMFG–rMTG), как для позитивной, так и для негативной

валентностей. При этом рост КОГ при удержании в РП негативно окрашенных изображений распространялся на большее количество корковых зон и касался также связей нижнетеменной коры и зон, расположенных в средневисочной и нижнелобной извилинах (rMTG –rIPL rIPL- rIFG).

Анализ влияния фактора ВАЛЕНТНОСТЬ на величину КОГ в парах областей правого полушария не выявил ни значимого влияния эмоциональной валентности ( $F(2,41) = 0.961, p = 0.391, \eta_p^2 = 0.045$ ), ни его взаимодействия с фактором ЛОКАЛИЗАЦИЯ ( $F(19,25) = 0.656, p = 0.783, \eta_p^2 = 0.031$ ).

#### *Левое полушарие*

Аналогичный статистический анализ тета-КОГ были проведен для пар областей левого полушария.

Для проб с использованием изображений с нейтральной эмоциональной валентностью обнаружено значимое влияние на КОГ фактора УСЛОВИЕ ( $F(2, 39) = 6.880, p = 0.003, \eta_p^2 = 0.266$ ). Post-hoc анализ с учетом поправки на множественные сравнения позволил обнаружить значимое увеличение КОГ в период удержания информации ( $M = 0.513, SD = 0.09$ ) по сравнению с периодом поддержания неспецифического внимания в ожидании эталонного изображения ( $M = 0.446, SD = 0.11, p = 0.001$ ) и отсутствие значимых различий по сравнению с периодом отдыха ( $M = 0.489, SD = 0.08, p = 0.103$ ).

Взаимодействие факторов УСЛОВИЕ и ЛОКАЛИЗАЦИЯ на уровне тенденции ( $F(9,34) = 2.082, p = 0.060, \eta_p^2 = 0.355$ ) было выявлено при сопоставлении периода удержания информации и периода ожидания эталонного стимула, но не было обнаружено при сопоставлении периода удержания информации с периодом отдыха ( $F(9,32) = 1.513, p = 0.186, \eta_p^2 = 0.298$ ).

Для изображений с позитивной валентностью обнаружено значимое влияние фактора УСЛОВИЕ ( $F(2,43) = 18.959$ ,  $p < 0.0005$ ,  $\eta_p^2 = 0.474$ ), а также взаимодействие факторов УСЛОВИЕ и ЛОКАЛИЗАЦИЯ ( $F(18, 26) = 2.923$ ,  $p = 0.006$ ,  $\eta_p^2 = 0.669$ ). По результатам Post-hoc анализа, удержание в РП позитивно окрашенной зрительной информации сопровождалось более высокими значениями тета-КОГ в парах областей левого полушария ( $M = 0.539$ ,  $SD = 0.09$ ) как по сравнению с периодом поддержания неспецифического внимания ( $M = 0.453$ ,  $SD = 0.117$ ,  $p < 0.0005$ ), так и по сравнению с периодом отдыха ( $M = 0.489$ ,  $SD = 0.08$ ,  $p = 0.00006$ ). Сравнения величины тета-КОГ в период удержания информации и в период отдыха, а также в период ожидания эталонного стимула продемонстрировали зависимость КОГ от взаимодействия факторов УСЛОВИЕ и ЛОКАЛИЗАЦИЯ лишь на уровне тенденции ( $F(9, 35) = 1.880$ ,  $p = 0.088$ ,  $\eta_p^2 = 0.326$  и  $F(9, 35) = 1.985$ ,  $p = 0.071$ ,  $\eta_p^2 = 0.336$  соответственно).

Анализ тета-КОГ в парах областей левого полушария при удержании в РП изображений с негативной эмоциональной валентностью выявил значимое влияние фактора УСЛОВИЕ ( $F(2,42) = 10.704$ ,  $p = 0.0001$ ,  $\eta_p^2 = 0.338$ ) и его статистически значимое взаимодействие с фактором ЛОКАЛИЗАЦИЯ ( $F(18,26) = 2.907$ ,  $p = 0.007$ ,  $\eta_p^2 = 0.668$ ). При этом величина КОГ в период удержания в РП зрительной информации с негативной эмоциональной окраской ( $M = 0.516$ ,  $SD = 0.08$ ) была значимо больше, чем в период ожидания эталонного стимула ( $M = 0.453$ ,  $SD = 0.09$ ,  $p = 0.00004$ ). Для этого типа сравнений было обнаружено также значимое взаимодействие факторов УСЛОВИЕ и ЛОКАЛИЗАЦИЯ ( $F(9,35) = 4.229$ ,  $p = 0.001$ ,  $\eta_p^2 = 0.521$ ). Сравнение периода удержания негативно окрашенных эталонных изображений с периодом отдыха ( $M = 0.511$ ,  $SD = 0.08$ ,  $p = 0.664$ ) не выявило значимых различий. Фактор УСЛОВИЕ не оказывал статистически

значимого влияния на КОГ ни сам по себе, ни во взаимодействии с фактором ЛОКАЛИЗАЦИЯ ( $F(9,35) = 1.362$ ,  $p = 0.243$ ,  $\eta_p^2 = 0.259$ ).

Подытоживая результаты сравнения функциональных связей областей левого полушария при удержании информации и в период отдыха, необходимо отметить, что значимое влияние фактора УСЛОВИЕ и взаимодействие факторов ЛОКАЛИЗАЦИЯ и УСЛОВИЕ были выявлены только в пробах с положительно эмоционально окрашенными изображениями. Для этих проб было проведено сопоставление КОГ в каждой паре областей (таблица 7, левая часть).

Таблица 7. Результаты статистической оценки влияния фактора УСЛОВИЕ на когерентность ритмических составляющих тета-диапазона ЭЭГ в парах областей левого полушария при решении задачи на удержание в РП изображений разной эмоциональной окраски

Пары ROI	Период удержания информации vs. период отдыха	Период удержания информации vs. период ожидания эталонного изображения		
	Позитивные изображения F(1, 43) p	Позитивные изображения F(1, 43) p	Негативные изображения F(1, 43) p	Нейтральные изображения F(1, 43) p
IPs — IMTG	5.596 0.023	<b>14.147</b> <b>0.001</b>	6.138, 0.017	<b>15.772</b> <b>0.0003</b>
IPs — IPL	1.206 0.278	<b>10.423</b> <b>0.002</b>	<b>7.875</b> <b>0.007</b>	<b>9.942</b> <b>0.002</b>
IPs — IPCC	<b>9.596</b> <b>0.004</b>	<b>32.752</b> <b>&lt; 0.00001</b>	<b>20.524</b> <b>0.00005</b>	<b>12.774</b> <b>0.001</b>
IPs -IMFG	<b>8.504</b> <b>0.005</b>	2.887 0.097	0.437 0.512	0.213 0.647
IMTG — IPL	6.676 0.013	<b>25.774</b> <b>&lt; 0.00001</b>	<b>20.524</b> <b>0.00004</b>	6.721 0.013
IMTG — IPCC	<b>10.924</b> <b>0.002</b>	<b>22.178</b> <b>&lt; 0.00001</b>	<b>8.194</b> <b>0.006</b>	5.440 0.025
IMTG — IMFG	<b>7.410</b> <b>0.009</b>	<b>9.242</b> <b>0.004</b>	2.699 0.108	5.748 0.021
IPL — IPCC	3.579 0.065	<b>12.195</b> <b>0.001</b>	2.921 0.095	3.432 0.071
IPL — IMFG	4.896 0.032	6.519 0.014	2.284 0.138	3.313 0.078
IPCC -IMFG	<b>12.194</b> <b>0.001</b>	<b>22.115</b> <b>&lt; 0.00001</b>	6.678 0.013	6.138 0.017

Данные, представленные в таблице 7, свидетельствуют о том, что удержание положительно окрашенных изображений в РП сопровождалось усилением функционального взаимодействия корковых зон левого полушария по сравнению с периодом отдыха преимущественно для связей с центром в задней цингулярной коре (IPCC).

Другой тип сравнений (период удержания vs. период ожидания эталонного стимула) выявил влияние фактора УСЛОВИЕ (на уровне тенденции) и его значимое взаимодействие с фактором ЛОКАЛИЗАЦИЯ (см. результаты дисперсионного анализа выше) для всех типов эмоциональной валентности. Это позволило сравнить величину КОГ при удержании изображений разной валентности и при ожидании эталонного стимула для каждой пары областей (правая часть таблицы 7 и рис. 16).

Для всех типов валентности был выявлен рост функционального взаимодействия зоны предклинья (IPs) с зонами задней цингулярной (IPCC) и нижнетеменной (IPPL). Удержание в РП позитивных и нейтральных изображений сопровождалось также усилением связи зоны предклинья с областью, расположенной в средневисочной коре (IMTG).

В целом можно говорить о том, что удержание в РП эмоционально окрашенных изображений сопровождалось более диффузным ростом функциональных связей по тета-ритму, чем удержание нейтральных изображений. Дополнительное усиление связей наблюдалось в парах, объединяющих зоны средневисочной, нижнетеменной и задней цингулярной коры (IMTG-IPPL, IMTG-IPCC). При данном типе сравнений, так же, как и при сопоставлении периода удержания информации в РП с периодом отдыха, проявилась преимущественная «реактивность» корково-корковых связей левого полушария по отношению к положительно окрашенной информации. Только в пробах с использованием изображений с положительной эмоциональной валентностью отмечалось усиление связей в парах областей IMTG-IMFG, IPPL- IPCC, IPCC-IMFG.

Усиление функционального взаимодействия в областях левого полушария преимущественно при удержании позитивно окрашенной информации отразился на результатах дисперсионного анализа по схеме ВАЛЕНТНОСТЬ x ЛОКАЛИЗАЦИЯ. В отличие от данных, полученных при анализе функциональных связей между корковыми зонами правого полушария, связи в левом полушарии демонстрировали зависимость от фактора ВАЛЕНТНОСТЬ ( $F(2,41) = 3.127$ ,  $p = 0.044$ ,  $\eta_p^2 = 0.132$ ). Post-hoc анализ основного эффекта позволил обнаружить статистически значимо более высокую величину тета-КОГ при удержании в РП зрительных репрезентаций с позитивной эмоциональной валентностью ( $M = 0.544$ ,  $SD = 0.09$ ) по сравнению с КОГ при удержании в РП изображений с негативной ( $M = 0.519$ ,  $SD = 0.07$ ) и нейтральной ( $M = 0.519$ ,  $SD = 0.09$ ) окраской:  $p = 0.05$  и  $p = 0.030$  соответственно.

Еще одна особенность функциональной организации мозгового обеспечения зрительной РП в левом полушарии по сравнению с правым, обнаруженная в настоящем исследовании, состояла в отсутствии роста корково-коркового взаимодействия в период поддержания неспецифического внимания по сравнению с периодом отдыха между пробами. В правом полушарии этот рост наблюдался и был статистически значимым, а в левом полушарии даже отмечалось незначительное снижение (рис. 15).

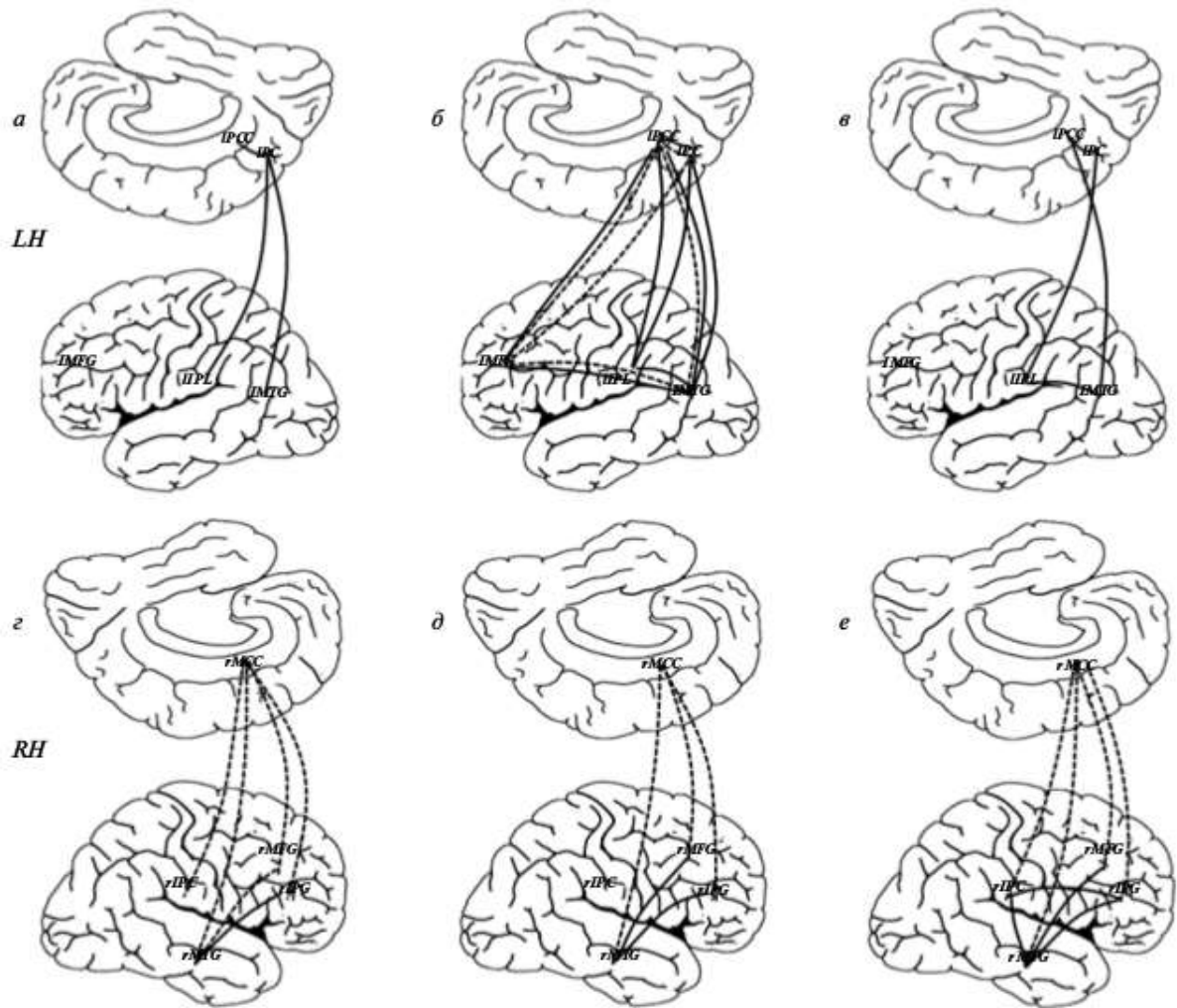


Рис. 16. Топография усиления корково-корковых функциональных связей по тета-ритму в период удержания в РП изображений с различной эмоциональной окраской по сравнению с периодом отдыха (пунктир) и периодом поддержания неспецифического внимания во время ожидания эталонного изображения (сплошная линия). LH – левое полушарие, RH – правое полушарие. Линиями соединены пары отведений, для которых были выявлены значимые различия. Значимое снижение КОГ не было выявлено ни в одной паре областей.

а, г – нейтральные изображения;

б, д – позитивные изображения;

в, е – негативные изображения.



## **6.2. Обсуждение результатов исследования функциональной организации коры правого и левого полушарий головного мозга в период удержания изображений с различной эмоциональной окраской**

С помощью анализа КОГ ритмических колебаний тета-диапазона обнаружены различия корково-корковых функциональных связей по тета-ритму между тремя различными периодами решения когнитивной задачи: поддержанием неспецифического внимания в ожидании эталонного стимула, удержанием в РП репрезентации эталонного стимула и отдыхом между двумя пробами.

Выявленное в настоящем исследовании усиление функциональных связей по тета-ритму в период удержания информации в РП согласуется с рядом исследований, которые указывают на роль тета-осцилляций в нейрофизиологических механизмах функционального обеспечения РП (Dörfler et al. 2001, Klimesch et al., 2006, Sauseng et al., 2007, 2009). В данной работе для выявления особенностей функциональной организации периода удержания информации в РП использовались два референтных периода: период отдыха между пробами и период поддержания неспецифического внимания в ожидании эталонного стимула. На основании этих двух сравнений было обнаружено два функционально и топографически различных типа корково-корковых связей по тета-ритму.

Первый тип связей — это связи между ассоциативными областями латеральной поверхности коры и средней цингулярной корой (rMCC) правого полушария. Данный тип связей был выделен на основании их увеличения по сравнению с периодом отдыха как при удержании значимой информации в РП, так и при ожидании эталонного стимула, а также отсутствия значимых различий этих связей при сравнении периода ожидания эталонного стимула и периода удержания репрезентаций в РП. (рис. 16, нижний ряд схем).

Второй тип функциональных связей - это связи преимущественно между ассоциативными зонами, расположенными на латеральной

поверхности обоих полушарий, а в левом полушарии — между латеральными зонами и задней цингулярной корой (IPCC). Для этого типа связей было характерно усиление в период удержания изображений в РП по сравнению с периодом поддержания внимания во время ожидания эталонного стимула.

В чем состоят функциональные различия двух выделенных типов корково-коркового взаимодействия по тета-ритму и как они зависят от эмоциональной окраски изображений?

В исследовании функциональной организации РП с помощью анализа КОГ различных частотных составляющих ЭЭГ в пространстве сенсоров (Мачинская, Курганский, 2012) было показано, что часть корково-корковых связей по тета-ритму усиливается как в период удержания зрительной информации в РП, так и при поддержании неспецифического внимания в ожидании эталонного стимула. При этом значимый рост КОГ в пространстве сенсоров отмечался для так называемого «срединного фронтального тета-ритма» (frontal midline theta) в парах отведений с участием сагиттального лобного электрода. В этой работе рост мощности и когерентности срединного фронтального тета-ритма при удержании информации в РП, о котором сообщают и другие исследователи (Cui et al., 2008, Hsieh, 2014), связывался с модулирующими влияниями лимбических структур, активация которых обеспечивает длительную концентрацию внимания на когнитивной задаче (мотивационный аспект внимания). Ранее в работе (Sauseng et al., 2007) с помощью LORETA было показано, что мощность фронтального тета-ритма растет с увеличением трудности задания и не зависит от нагрузки на память, а источник этого компонента тета-активности находится в цингулярной коре. Авторы этой работы приходят к заключению, что срединный фронтальный тета-ритм отражает привлечение дополнительных ресурсов внимания при увеличении когнитивной нагрузки.

В настоящем исследовании дополнительным аргументом в пользу предположения об активации процессов поддержания произвольного неспецифического внимания в период удержания информации в РП является

изменения тета КОГ в парах областей с участием rMCC, координаты которой приблизительно соответствовали дорзальной части поля ВА 32. Эта область коры является одной из ключевых структур в нейронной сети, обеспечивающей необходимый уровень мобилизации внимания (Posner, Peterson, 1990). В более поздних МЭГ (Ishii et al., 2014) и нейронных исследованиях (Tsujimoto et al., 2010) было показано, что источник роста срединного фронтального тета-ритма в экспериментальных условиях, связанных с длительным удержанием внимания, находится в поле ВА 32.

Следовательно, полученные в настоящем исследовании результаты свидетельствует в пользу вовлечения лимбических мотивационных механизмов в усиление функциональных связей, обозначенных выше как связи первого типа.

Представленные выше данные дают основание рассматривать выявленный в настоящем исследовании рост тета КОГ в парах областей с центром в rMCC как признак функционирования нейронных сетей, обеспечивающих один из регуляторных компонентов РП, а именно — тоническое неспецифическое внимание в период удержания в РП релевантной когнитивной задаче информации. В данном исследовании вовлечение лимбических мотивационных механизмов отмечалась в правом полушарии (рис. 16), где наблюдался рост согласованной активности в диапазоне тета-ритма в парах отведений, куда помимо rMCC входили латеральные зоны нижней (rIFG) и средней (rMFG) лобных извилин, а также участок теменной коры (rIPL). Усиление перечисленных выше функциональных корково-корковых связей в правом полушарии согласуется с литературными данными об активации дорзальной части передней цингулярной коры (Petit et al., 1998; Johannsen et al., 1999), а также префронтальных и теменных зон этого полушария (Corbetta, Shulman, 2002) в экспериментальных условиях, требующих напряжения неспецифического внимания при ожидании задачи (предъявления нового эталонного стимула) или в процессе удержания информации в РП.

В настоящем исследовании не было обнаружено влияния эмоциональной окраски изображений на корковые связи с фокусом в rMCC. Однако в данном случае отрицательный результат указывает лишь на отсутствие статистически значимых различий и не позволяет сделать вывод о независимости мозгового обеспечения мотивационного компонента РП от эмоциональной окраски стимула. Возможно, отсутствие стойкого статистического эффекта объясняется особенностями экспериментального дизайна — частой сменой эмоциональной валентности стимулов, которая варьировала от пробы к пробе в псевдослучайном порядке.

Помимо усиления корково-корковых связей с фокусом в rMCC удержание информации в РП сопровождалось также ростом степени корково-коркового функционального взаимодействия с участием средневисочных (rMTG, lMTG), теменных (rIPL, lIPL, lPs) и латеральных префронтальных (rMFG, lMFG, lMFG) зон обоих полушарий, а также задней цингулярной коры левого полушария (lPCC). Усиление перечисленных связей было характерно только для периода удержания в РП зрительных репрезентаций (то есть, в отрезок времени между предъявлением эталонного и тестового стимулов). Это позволяет предположить, что данные корково-корковые связи преимущественно отражают активацию нейронных сетей, обеспечивающих мнестические процессы. В пользу этого предположения говорят клинические и фМРТ данные об участии перечисленных выше височных и теменных зон коры в обеспечении кратковременной памяти, особенно в случае, когда непосредственное повторение стимулов в процессе удержания (rehearsal) затруднено и требуется дополнительное обращение к долговременной памяти при удержании в памяти реалистических незнакомых сцен (например, так было в нашем исследовании). В частности, предклинье и вентральная поверхность теменной доли (к ней относится и нижняя теменная кора) активируются при извлечении из долговременной памяти и удержании в памяти воображаемых зрительных сцен при актуализации эпизодической памяти (Cabeza et al., 2008). Средневисочная кора, по данным,

представленным в обзоре (Jeneson, Squire, 2011), активируется при выполнении когнитивных заданий, задействующих РП, в случаях, когда требуется удержать сложные незнакомые зрительные стимулы, включающие не только множество отдельных элементов, но и систему взаимоотношений между ними. Усиление когерентности тета-осцилляций в связях между теменными и средневисочными зонами, а также в левом полушарии между ними и граничащей с гиппокампальной извилиной задней цингулярной корой, которое наблюдалось в нашем исследовании, может быть связано с вовлечением нейронных сетей гиппокампа. Это предположение согласуется с данными работы (Raghavachari et al., 2006), в которой на основе анализа кортикограммы было показано, что непосредственно в период кратковременного удержания информации в РП растет мощность и локальная КОГ тета-осцилляций в затылочных, теменных и височных зонах коры, а также в гиппокампе. Усиление функционального взаимодействия префронтальных корковых зон (lMFG, rMFG, rIFG) с зонами средневисочной извилины (lMTG, rMTG), по всей вероятности, означает вовлечение управляющего компонента РП в регуляцию мнестических процессов.

Всё это позволяет нам выдвинуть предположение об участии в мозговом обеспечении зрительной РП, по крайней мере, двух систем функциональных связей, объединяющих корковые зоны на основе синхронизации их активности по тета-ритму.

Одна система включает активацию лимбических структур, связанных с мотивацией, в том числе, дорзальной части передней цингулярной коры. Она обеспечивает функциональную интеграцию лимбических структур с префронтальной и височной корой при поддержании неспецифического внимания (мотивационный компонент РП).

Вторая система связана с активацией структур гиппокампа и обеспечивает функциональную интеграцию неокортекса и гиппокампа во время увеличения нагрузки на процессы памяти (мнестический компонент РП).

Как уже упоминалось выше, в настоящем исследовании не было обнаружено влияния эмоциональной окраски изображений, используемых в качестве стимульного материала для когнитивных задач, на функциональную организацию мотивационного компонента РП. Вместе с тем некоторые результаты исследования говорят в пользу зависимости функциональной организации мнестического компонента РП от эмоциональной валентности изображений. Так, знак эмоциональной валентности (позитивная или негативная), а также, возможно, и уровень эмоционального возбуждения, который для негативно окрашенных изображений был выше, оказывали значимое влияние преимущественно на функциональные связи корковых зон левого полушария. Удержание в РП изображений с положительной эмоциональной валентностью сопровождалось более высокими значениями средней величины тета-КОГ только в левом полушарии. Анализ топографии роста КОГ для левого полушария в период удержания информации по сравнению с периодом ожидания эталонного стимула и с периодом отдыха между пробами показал, что при использовании изображений с позитивной эмоциональной валентностью, в отличие от изображений с нейтральной и негативной эмоциональной валентностью, усиливаются связи между зонами средней лобной и средней височной извилин (IMFG – IMTG), а также между ними и задней цингулярной корой (IPCC) (рис. 16, верхний ряд схем).

В данном исследовании не обнаружено значимых различий в величине КОГ корковых зон правого полушария в зависимости от эмоциональной окраски изображений. Было зафиксировано лишь дополнительное усиление связей между корой средней височной извилины (rMTG) и нижней теменной корой (rIPL), а также между rIPL и нижнелобной корой (rIFG) при удержании в РП изображений с негативной эмоциональной окраской по сравнению с позитивно окрашенными и нейтральными (рис. 16, нижний ряд схем).

Выявленное в настоящем исследовании вовлечение структур преимущественно левого полушария в мозговое обеспечение удержания в РП

положительно эмоционально окрашенной зрительной информации отчасти согласуется с концепцией Р. Дэвидсона (Davidson, 1992), центральный тезис которой — наличие межполушарной асимметрии мозговых механизмов эмоций. По мнению Дэвидсона, мозговое обеспечение положительных эмоций (эмоций достижения) связано в основном с передневисочными отделами левого полушария, а мозговое обеспечение отрицательных эмоций (эмоций избегания) – с передневисочными структурами правого полушария.

Данные нейровизуализации (Beraha et al., 2012) подтверждают межполушарную асимметрию активации префронтальных зон коры в эмоционально значимых ситуациях. Большинство авторов при этом указывают на участие корковых и глубинных структур обоих полушарий в мозговом обеспечении восприятия как позитивно окрашенных, так и негативно окрашенных изображений (в том числе, человеческих лиц), и отмечают доминирование глубинных структур левого полушария (миндалевидного тела и крючка) при эмоциональных реакциях любой валентности (Beraha et al., 2012, Pessoa, 2008).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Целью данного исследования было изучение влияния эмоциональной окраски изображений, используемых в качестве материала когнитивной задачи, на показатели эффективности и мозговую организацию зрительной РП.

Самые высокие показатели эффективности РП были зафиксированы при удержании эмоционально нейтральных изображений: максимальным был показатель точности и минимальным – показатель времени, затраченного на решение когнитивной задачи. Удержание изображений с негативной эмоциональной окраской сопровождалось значимым снижением точности и увеличением времени решения когнитивной задачи, как по сравнению с удержанием нейтральных, так и по сравнению с удержанием положительно эмоционально окрашенных изображений. Положительная эмоциональная окраска удерживаемой зрительной информации также, но в значительно меньшей степени, снижала эффективность РП по сравнению с нейтральной: значимые различия отмечались лишь для временных параметров выполнения когнитивной задачи. Эти данные поддерживают гипотезу о том, что эмоциональное возбуждение при определённых условиях может быть дистрактором для процессов РП (Perlstein et al., 2002, Mather et al., 2006, Dolcos et al., 2008; Hur et al., 2016).

Анализ данных фМРТ при удержании изображений с различной эмоциональной окраской и их качественное сопоставление с поведенческими параметрами эффективности РП позволяют заключить, что функциональная система, связанная с удержанием в РП и последующим сличением негативно окрашенных изображений, менее эффективна и при этом более диффузна, чем система, формирующаяся при удержании эмоционально нейтральной информации. При использовании негативно эмоционально окрашенных изображений наряду с зонами, активация которых отмечается преимущественно при решении эмоционально нейтральных когнитивных задач, вовлекаются области коры, расположенные на орбитальной и



медиальной поверхности лобной доли (ВА 13, 23, 31), которые в литературе ассоциируются с обеспечением эмоциональных процессов (Owen et al., 2005; Ghashghaei et al., 2007; Pessoa, 2008). На более диффузную организацию функциональных систем РП при удержании эмоционально окрашенной информации указывают и результаты ЭЭГ исследования: удержание в РП эмоционально окрашенных зрительных сцен независимо от знака валентности сопровождалось в целом дополнительной интеграцией корковых зон по тета-ритму по сравнению с удержанием нейтральных изображений. Последнее наблюдение свидетельствует в пользу гипотезы о дополнительном напряжении мнестических процессов при удержании в РП эмоционально окрашенных изображений. В ходе фМРТ исследования была выявлена дополнительная активация зоны лобного полюса при удержании негативно эмоционально окрашенных изображений РП. Такая особенность мозговой активности может свидетельствовать о вовлечении механизмов подавления деструктивного влияния отрицательных эмоций на решение когнитивной задачи.

Проведенное в работе фМРТ исследование не выявило существенных различий мозговой организации удержания в РП нейтральных и положительно окрашенных стимулов. Однако такие различия были обнаружены в результате анализа ЭЭГ. Усиление функциональных связей по тета-ритму в левом полушарии было более выраженным при удержании в РП изображений с позитивной эмоциональной валентностью, чем при удержании в РП нейтральных изображений и изображений с негативной эмоциональной окраской.

Результаты исследования в целом показывают, что негативная эмоциональная окраска информации в сочетании с высоким уровнем эмоционального возбуждения препятствует формированию оптимальных для функционирования РП функциональных систем мозга.

## ВЫВОДЫ

1. Скорость и точность решения когнитивной задачи, требующей участия зрительной РП, снижается при удержании эмоционально окрашенных изображений по сравнению с удержанием нейтральных изображений. Снижение эффективности когнитивной деятельности при этом значительно более выражено при использовании негативно окрашенных стимулов.
2. Паттерн активации корковых и глубинных структур мозга при удержании в РП зрительных сцен зависит от их эмоциональной валентности. Наиболее выраженные различия выявлены в зоне лобного полюса при сравнении проб с удержанием негативно окрашенных и нейтральных изображений.
3. При удержании зрительной информации в РП отмечен рост функционального взаимодействия корковых зон на основе синхронизации нейронной активности в диапазоне тета-частот ЭЭГ. Выявлены две группы связей, характеризующие различные компоненты функциональной организации РП:
  - между ассоциативными областями латеральной поверхности коры и средней цингулярной корой правого полушария. Рост этих связей отражает функционирование нейронных сетей, обеспечивающих один из регуляторных компонентов РП, а именно — тоническое неспецифическое внимание в период удержания в РП релевантной когнитивной задаче информации;
  - между заднеассоциативными (теменными и средневисочными) и латеральными префронтальными областями обоих полушарий, а также между заднеассоциативными областями и задней цингулярной корой левого полушария. Рост этих связей предположительно отражает

интеграцию нейронных сетей коры и гиппокампа, обеспечивающих мнестические компоненты РП.

4. Функциональная организация РП при удержании эмоционально окрашенных изображений характеризуется дополнительным по сравнению с удержанием нейтральных изображений усилением взаимодействия префронтальных корковых зон обоих полушарий с зонами средневисочной извилины.
5. При удержании зрительной информации в РП сила функциональных связей между задней цингулярной корой и латеральными ассоциативными зонами в левом полушарии зависит от эмоциональной окраски изображений: она выше для позитивно эмоционально окрашенных сцен по сравнению с нейтральными и негативно окрашенными.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Александров, Ю. И.** Регрессия как этап развития. / Александров Ю. И., Сварник О. Е., Знаменская И. И., Колбенева М. Г., Арутюнова К. Р., Крылов А. К., Булава А. И. — М., 2017. — 191 с.
2. **Александров, Ю. И.** От эмоций к сознанию. Психология творчества: Школа Я. А. Пономарева / Александров, Ю. И. под ред. Д. В. Ушакова. — М., 2006. — 624 с.
3. **Александров, Ю. И.** Дифференциация и развитие. Теория развития: Дифференционно-интеграционная парадигма / Ю. И. Александров, сост. Н. И. Чуприкова. — М., 2009. — 224 с.
4. **Александров, Ю. И.** Развитие как дифференциация. Дифференционно-интеграционная теория развития. / Ю. И. Александров, в кн. Н. И. Чуприкова, А. Д. Кошелев. — М., 2011.- 720 с.
5. **Анохин, П. К.** Философские аспекты теории функциональной системы. / Анохин П.К. — М., 1978. — 399 с.
6. **Бернштейн, Н. А.** Очерки по физиологии движений и физиологии активности. / Бернштейн Н.А. — М., 1966. — 349 с.
7. **Васанов, А. Ю.** Проверка стандартных показателей эмоционально окрашенных фотоизображений IAPS на русской выборке. / Васанов, А. Ю., Марченко, О. П., Машанло, А. С. // Экспериментальная психология. — 2011. — Т. 3. — С. 126-132.
8. **Вилюнас, В. К.** Основные проблемы психологической теории эмоций. «Психология эмоций». Серия «Хрестоматия по психологии». / В. К. Вилюнас. Под ред. Вилюнас Ю.Б. Гиппенрейтер В.К. / Вилюнас В.К. — М., 2006. — 288 с.
9. **Гиппенрейтер, Ю. Б.** Хрестоматия по общей психологии. Психология памяти. / Гиппенрейтер Ю.Б., Романов В.Я. (ред.), — М., 1980. — 1602 с.

10. **Колбенева, М. Г.** Органы чувств, эмоции и прилагательные русского языка. Лингво-психологический словарь. / Колбенева, М. Г., Александров, Ю. И. — М., 2010. — 368 с.
11. **Курганский, А. В.** Некоторые вопросы исследования кортико-кортикальных функциональных связей с помощью векторной авторегрессионной модели многоканальной ЭЭГ. / Курганский А.В. // Журн. высш. нерв. деятельности. — 2010. — Т. 60. — № 6. — С. 740-759.
12. **Лурия, А. Р.** Маленькая книжка о большой памяти (Ум мнемониста). / Лурия А.Р. — М., 1968. — 20 с.
13. **Лурия, А. Р.** Основы нейропсихологии. / Лурия А.Р. — М., 1973. — 384 с.
14. **Лурия, А. Р.** Варианты лобного синдрома. Функции лобных долей мозга. / Лурия А. Р. — М., 1982. — 384 с.
15. **Мачинская, Р. И.** Управляющие системы мозга. / Мачинская Р.И. // Журн. высш. нервн. деят. — 2015. — Т.56. — № 1. — С. 33-60.
16. **Мачинская, Р. И.** Сравнительное электрофизиологическое исследование регуляторных компонентов рабочей памяти у взрослых и детей 7–8 лет. Анализ когерентности ритмов ЭЭГ. / Мачинская Р.И., Курганский А.В. // Физиология человека. — 2012. — Т. 38. — № 1. — С. 5-19.
17. **Мачинская Р. И.** Корково-корковое функциональное взаимодействие при удержании эмоционально окрашенных изображений в рабочей памяти. Анализ когерентности тета-ритма ЭЭГ в пространстве источников./ Мачинская Р. И., Розовская Р. И., Курганский А. В., Печенкова Е. В. // Физиология человека. — 2016. — Т. 42 — № 3. — С. 279-293.
18. **Найссер, У.** Познание и реальность. / Найссер У. — М., 1981. — 232 с.
19. **Поляков, Г. И.** Основы систематики нейронов новой коры большого мозга человека. / Поляков Г. И. — М., 1973. — 307 с.

20. **Розовская, Р. И.** фМРТ-исследование удержания в рабочей памяти изображений различной эмоциональной валентности. / Розовская Р.И., Печенкова Е.В., Мершина Е.А., Мачинская Р.И. // Психология. Журнал Высшей школы экономики. — 2014. — Т.11. — №1. — С. 27-48.
21. **Розовская, Р. И.** Влияние эмоциональной окраски изображений на зрительную рабочую память у взрослых и подростков. / Розовская Р.И., Мачинская Р.И., Печенкова Е.В. // Физиология человека. — 2016. — Т. 42. — № 1. — С. 82-93.
22. **Саркисов, С. А.** Нейроны и межнейрональные связи коры большого мозга. Цитоархитектоника коры большого мозга человека. / Саркисов С.А., Поляков Г.И. — М., 1949. — 454 с.
23. **Солсо, Роберт** Когнитивная психология. / Роберт Солсо. — М., 1995. — 589 с.
24. **Флорес, Ц.** Память. Экспериментальная психология. Вып. IV. / Флорес Ц. Под ред. П. Фресса и Ж. Пиаже. — М., 1973. — 340 с.
25. **Швырков, В. Б.** Введение в объективную психофизиологию. Нейрональные основы психики / Швырков В.Б. Предисловие и ред. Ю.И.Александров. — М., 1995. — 162 с.
26. **Absatova, K.A.** The Recall Modality Affects the Source-Space Effective Connectivity in the theta-band During the Retention of Visual Information/ Absatova K.A., Kurgansky A.V., Machinskaya R.I. // Psychology Neuroscience. — 2016. — V. 9(3). — P. 344-361.
27. **Absatova, K.A.** Does the way we memorize information depend on the way we are going to use it? / Absatova K.A., Kurgansky A.V. // Psychology. Journal of Higher School of Economics. — 2016. — V. 16. — № 1. — P. 154-166.
28. **Afifi, A.** The Basal Ganglia: A Neural Network With More Than Motor Function / Adel K. Afifi // Seminars in Pediatric Neurology. — 2003. — V. 10. — P. 3-10.

29. **Aggleton, J.P.** Hippocampal-anterior thalamic pathways for memory: uncovering a network of direct and indirect actions. / Aggleton, J.P., O'Mara, S.M., Vann, S.D., Wright, N.F., Tsanov, M., and Erichsen, J.T. // *Eur. J. Neurosci.* — № 31. — 2010. — P. 2292–2307.
30. **Alexandrov, Yu. I.** Effect of emotional context in auditory-cortex processing / Alexandrov Yu. I., Klucharev V., Sams M. // *International Journal of Psychophysiology.* — V. 65. — 2007. — P. 261—271.
31. **Alexandrov, Yu. I.** Emotion and consciousness: Ends of a continuum / Alexandrov Yu.I., Sams M.E. // *Cognitive Brain Research.* — V.25. — 2005. — P. 387-405.
32. **Alves, N. T.** Models of brain asymmetry in emotional processing. / Alves, N. T., Fukusima, S. S., Aznar-Casanova, J. A. // *Psychology Neuroscience.* — 1(1). — 2008 — P. 63-66.
33. **Anders, S.** Brain activity underlying emotional valence and arousal: a response-related fMRI study. / Anders S, Lotze M, Erb M, Grodd W, Birbaumer N. // *Hum Brain Mapp.* — 2004 — № 23(4) — P. 200-209.
34. **Ashkenazi, S.** Number line estimation under working memory load: dissociations between working memory subsystems. / Sarit Ashkenazi, Shir Shapira // *Trends in Neuroscience and Education.* — 2017 — V. 8–9. — P. 1-9.
35. **Atkinson, R.C.** Psychology of Learning and Motivation. / Atkinson R.C., Shiffrin R.M. // *Human Memory: A Proposed System and its Control Processes.* — 1968 — V. 2. — P. 89-195.
36. **Baddeley, A. D.** Working memory: looking back and looking forward. / Baddeley, A. // *Nat Rev Neurosci.* — 2003. — V. 4(10). — P. 829-839.
37. **Baddeley, A. D.** Working memory. / Baddeley A. // *Science.* — 1992. — V. 255. — № 5044. — P. 556-559.
38. **Baddeley, A.D.** The episodic buffer: a new component of working memory? / Baddeley A.D. // *Trends in Cognitive Sciences.* — V.4. — I.11. — 2000. — P. 417-423.

39. **Baddeley, A. D.** Working Memory. / Baddeley Alan D., Hitch Graham // Psychology of Learning and Motivation. — 1974. — V. 8 — P. 47-89.
40. **Baghdadi, G.** An Electrophysiological Model of Working Memory Performance. / Baghdadi, G., Towhidkhah, F., Rostami, R. // Cognitive Systems Research. — 2017 — V. 45 — P. 1-16.
41. **Balconi, M.** rTMS stimulation on left DLPFC affects emotional cue retrieval as a function of anxiety level and gender. / Balconi M, Ferrari C. // *Depress Anxiety*. — 2012 — V. 29(11). — P. 976-82.
42. **Balconi, M.** Subliminal and Supraliminal Processing of Facial Expression of Emotions: Brain Oscillation in the Left/Right Frontal Area. / Balconi M, Ferrari C. // *Brain Sciences*. V. 2(2). — P. 85-100.
43. **Barbey, A.** Dorsolateral prefrontal contributions to human working memory. / Barbey Aron K., Koenigs Michael and Grafman Jordan // *Cortex*. — 2013. — V. 49. — P. 1195-1205.
44. **Barrett, L. F.** The Structure of Emotion Evidence From Neuroimaging Studies / Barrett, L. F., Wager, T. D. // *Current Directions in Psychological Science*. — 2006. — V. 15(2). — P. 79-83.
45. **Barrouillet, P.** Time constraints and resource sharing in adults' working memory spans. / Barrouillet, P., Bernardin, S., Camos // *Journal of Experimental Psychology: General*. — 2004 — V. 133(1). — P. 83-100.
46. **Beraha, E.** Hemispheric asymmetry for affective stimulus processing in healthy subjects – a fMRI study. / Beraha E., Eggers J., Hindi Attar C., Gutwinski S, Schlagenhaut F, Stoy M, Sterzer P, Kienast T, Heinz A, Bermpohl F. // *PLoS One*. — 2012. — V. 7(10). — e46931.
47. **Bettencourt, K.C.** Decoding the content of visual short-term memory under distraction in occipital and parietal areas. / Bettencourt, K.C., Xu, Y. // *Nat. Neurosci*. — 2016. — V.19. — P. 150-157.
48. **Blakemore, S.-J.** Development of the adolescent brain: implications for executive function and social cognition. / Blakemore, S.-J., Choudhury, S.



- // Journal of Child Psychology and Psychiatry. — 2006 — V. 47(3-4). — P. 296-312.
49. **Bogdanov, M.** Transcranial Stimulation of the Dorsolateral Prefrontal Cortex Prevents Stress-Induced Working Memory Deficits. / Bogdanov M., Schwabe L. // J Neurosci. — 2016. V. 36(4). — P. 1429-1437.
50. **Bradley, B.P.** Emotional factors in forgetting. / Bradley B.P., Baddeley A.D. // Psychol Med. — 1990. — V. 20(2). — P. 351-355.
51. **Bradley, M. M.** The International Affective Picture System (IAPS) in the study of emotion and attention. Handbook of Emotion Elicitation and Assessment. / Bradley, M. M., Lang, P. J. In J. A. Coan and J. J. B. Allen (Eds.). — Oxford University Press., 2007. — 504 p.
52. **Brett, M.** Region of interest analysis using an SPM toolbox. / Brett Matthew, Anton Jean-Luc, Valabregue Romain, Poline Jean-Baptiste. // Presented at the 8th International Conference on Functional Mapping of the Human Brain, June 2-6, 2002, Sendai, Japan. Available on CD-ROM in NeuroImage. — 2002. — V. 16, № 2.
53. **Buchanan, T. W.** The role of the human amygdala in emotional modulation of long-term declarative memory. Emotional cognition: From brain to behavior / Buchanan, T. W., Adolphs, R. In S. Moore., M. Oaksford (Eds.), 2002. — 350 p.
54. **Buckner, Randy L.** The Cerebellum and Cognitive Function: 25 Years of Insight from Anatomy and Neuroimaging. / Buckner Randy L. // Neuron. — 2013. — V. 80. — I.3. — P. 807-815.
55. **Burgess, P. W.** Function and localization within rostral prefrontal cortex (area 10). / Burgess, P. W., Gilbert, S. J., Dumontheil, I. // Philosophical Transaction of the Royal Society of London B. — 2007. — V. 362(1481). — P. 887–899.
56. **Burgess, P. W.** Strategy application disorder: The role of the frontal lobes in human multitasking. / Burgess, P. W. // Psychological Research., — 2000., — V. 63(3–4). — P. 279–288.

57. **Cabeza, R.** The parietal cortex and episodic memory: an attentional account. / Cabeza R., Ciaramelli E., Olson I.R., Moscovitch M. // *Nat. Rev. Neurosci.* — 2008. — V. 9(8). — P. 613-625.
58. **Chen, Sha** Temporal dynamics of cerebro-cerebellar network recruitment during a cognitive task. / Chen Sha, Desmond J.E. // *Neuropsychologia.* — 2005. — V. 43. — P. 1227-1237.
59. **Chen, Sha** Cerebrocerebellar networks during articulatory rehearsal and verbal working memory tasks. / Chen Sha, Desmond J.E. // *Neuroimage.* — 2005. — V. 24. — P. 332-338.
60. **Christophel, Thomas B.** The Distributed Nature of Working Memory. / Thomas B. Christophel, P. Christiaan Klink, Bernhard Spitzer, Pieter R. Roelfsema, and John-Dylan Haynes // *Trends in Cognitive Sciences.* — 2017. — V. 21. — No. 2. — P. 57-150.
61. **Corbetta, M.** Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. / Corbetta, M., and Shulman, G.L. // *Nat. Rev. Neurosci.* — 2002/ — V. 3. — P. 201-215.
62. **Cowan, Nelson** Working Memory Underpins Cognitive Development, Learning, and Education. / Cowan Nelson // *Educ. Psychol. Rev.* — 2014. — V. 26(2). — P. 197-223.
63. **Cowan, Nelson** What are the differences between long-term, short-term, and working memory? / Cowan Nelson // *Progress in Brain Research.* — 2008. — V. 169. — P. 323-338.
64. **Cowan, Nelson** Visual working memory depends on attentional filtering. / Cowan Nelson, Morey Candice C. // *Trends in Cognitive Sciences.* — 2006. — V. 10. — I. 4. — P. 139-141.
65. **Cragg, L.** Skills underlying mathematics: The role of executive function in the development of mathematics proficiency. / Cragg L, Gilmore C. // *Trends Neurosci Educ.* — 2014. — V. 3(2). — P. 63-68.

66. **Craik, F. I. M.** Levels of Processing: A Framework for Memory Research  
1. / Craik F. I. M., Lockhart R. S. // Journal of verbal learning and verbal behavior. — 1972. — V. 11. — P. 671-684.
67. **Cui, J.** BSMART: A Matlab/C toolbox for analysis of multichannel neural time series. / Cui J., Xu L., Bressler S.L., Ding M., Liang H. // Neural Networks. — 2008. — V.21(8). — P.1094-1104.
68. **D'Esposito, M.** Is the prefrontal cortex necessary for delay task performance? Evidence from lesion and fMRI data. / D'Esposito M, Cooney JW, Gazzaley A, Gibbs SE, Postle B.R. // J. Int. Neuropsychol. Soc. — 2006. — V. 12(2). — P. 248-260.
69. **D'Esposito, M.** From cognitive to neural models of working memory. / D'Esposito Mark // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. — 2007. — V. 29. — I. 362(1481). — P. 761-772.
70. **D'Esposito, M.** The dependence, of span and delayed-response performance on prefrontal cortex. / Mark D'Esposito, Bradley R. Postle // Neuropsychologia. — 1999. — V. 37. — I. 11. P. 1303-1315.
71. **Dagry, I.** Cleaning working memory: The fate of distractors. / Isabelle Dagry, Evie Vergauwe, Pierre Barrouillet // Journal of Memory and Language. — 2017. — V. 92. P. 327-342.
72. **Dan-Glauser, E. S.** The Geneva affective picture database (GAPED): a new 730-picture database focusing on valence and normative significance. / Dan-Glauser, E. S., Scherer, K. R. // Behavior Research Methods. — 2011. — V. 43. — I. 2. — P. 468-477.
73. **Daneman, M.** Individual differences in working memory and reading. / Daneman, M., Carpenter, P. A. // Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior. — 1980. — V. 19(4). — P. 450-466.
74. **Davidson, R.J.** Anterior cerebral asymmetry and the nature of emotion. / Davidson R.J. // Brain Cogn. — 1992. — V. 20(1). — P. 125-151.
75. **Davidson, R.J.** The functional neuroanatomy of emotion and affective style. / Davidson RJ, Irwin W. // Trends Cogn. Sci. — 1999.- V. 3(1). P.11-21.

- 76.**Davis, M.** The amygdala: vigilance and emotion. / Davis M., Whalen P. J. // Mol. Psychiatry. — 2001. — V. 6(1). P. 13-34.
- 77.**De Bourbon-Teles, Jose** Thalamic Control of Human Attention Driven by Memory and Learning. / de Bourbon-Teles Jose, Bentley Paul, Koshino Saori, Shah Kushal, Dutta Agneish, Malhotra Paresh, Egner Tobias, Husain Masud, Soto David // Current Biology. — 2014. — V. 24. — P. 993–999.
- 78.**DeStefano, D.** The role of working memory in mental arithmetic. / DeStefano D., LeFevre J. // Eur. J. Cogn. Psychol. — 2004. — P. 16(3). — P. 353–386.
- 79.**Dolcos, F.** Opposing influences of emotional and non-emotional distracters upon sustained prefrontal cortex activity during a delayed-response working memory task. / Florin Dolcos, Paul Diaz-Granados, Lihong Wang, Gregory McCarthy // Neuropsychologia. — 2008. — V. 46. — I.1. — P. 326-335.
- 80.**Dolcos, F.** Neural correlates of emotion-cognition interactions: a review of evidence from brain imaging investigations. / Dolcos F, Iordan AD, Dolcos S. // J. Cogn. Psychol. — 2011. — V. 23(6). — P. 669-694.
- 81.**Dolcos, F.** Brain systems mediating cognitive interference by emotional distraction. / Dolcos, F., McCarthy, G. // The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience. — 2006. — V. 26. — № 7. — P. 2072-2079.
- 82.**Domenech, P.** Executive control and decision-making in the prefrontal cortex. / Domenech Philippe, Koechlin Etienne. // Current Opinion in Behavioral Sciences. — 2015. — V. 1. — P. 101-106.
- 83.**Dörfler, T.** Complexity-dependent synchronization of brain subsystems during memorization / Dörfler T., Simmel A., Schleif F.-M., Sommerfeld E. // In Proceedings of the 17th Meeting of the International Society for Psychophysics (Leipzig: Pabst Publishing; ). 2001. — P. 343–348.
- 84.**Dumontheil, I.** Brain activity during a visuospatial working memory task predicts arithmetical performance 2 years later. / Dumontheil I., Klingberg T. // Cereb Cortex. — 2012. — V. 22(5). — P. 1078-1085.

- 85.**Duncan, C. P.** The retroactive effect of electroshock on learning. / Duncan, C. P. // *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. — 1949. — V. 42(1). — P. 32-44.
- 86.**Dutta, A.** Neural basis of non-conscious visual working memory. / Dutta Agneish, Kushal Shah, Silvanto Juha, Soto David // *NeuroImage*. — 2014. — V. 91. — P. 336-343.
- 87.**Engle, R.W.** Working memory, short-term memory and general fluid intelligence: a latent-variable approach. / Engle, R.W., Tuholski, S.W., Laughlin, J.E., Conway, A.R.A. // *J. Exp. Psychol. Gen.* — 1999. — V. 128. — P. 309–331.
- 88.**Engle, R. W.** Executive attention, working memory capacity, and a two-factor theory of cognitive control. / Engle, R.W., Kane, M.J. In: Ross, B. (Ed.) // *The Psychology of Learning and Motivation*. — 2004. — V. 44. — P. 145-199.
- 89.**Eriksson, J.** Neurocognitive Architecture of Working Memory. / Eriksson J., Vogel E. K., Lansner A., Bergström F., Nyberg L. // *Neuron*. — 2015. — V. 88. — I. 1. — P. 33-46.
- 90.**Erk, S.** Valence-specific regulation effects in a working memory task with emotional context. / Erk, S., Kleczar, A., Walter, H. // *NeuroImage*. — 2007. — V. 37. — № 2. — P. 623-632.
- 91.**Fernández-Rey, J.** Recognition memory for pictorial stimuli: biasing effects of stimulus emotionality. / Fernández-Rey, J., Redondo, J. // *Psicothema*. — 2007. — V. 19. — № 3. — P. 375-380.
- 92.**Fiebach, C.J.** Modulation of inferotemporal cortex activation during verbal working memory maintenance./ Fiebach C.J., Rissman J., D'Esposito M. // *Neuron*. — 2006. — V. 51(2). — P. 251-261.
- 93.**Fuster, J.M.** Network memory. / Fuster J.M. // *Trends Neurosci*. — 1997. — V. 20(10). P. 451 – 459.
- 94.**Fuster, J. M.** The prefrontal cortex--an update: time is of the essence. / Fuster J.M. // *Neuron*. — 2001. — V. 30(2). P. 319-333.

95. **Gazzaley, A.** Functional connectivity during working memory maintenance. / Gazzaley A., Rissman J., D'Esposito M. // *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* — 2004. — V. 4(4). — P. 580-599.
96. **Gazzaley, A.** Influence of early attentional modulation on working memory. / Gazzaley, A. // *Neuropsychologia.* — 2011. — V. 49(6). — P. 1410-1424.
97. **Ghashghaei, H. T.** Sequence of information processing for emotions based on the anatomic dialogue between prefrontal cortex and amygdala. / Ghashghaei, H. T., Hilgetag, C. C., Barbas, H. // *NeuroImage.* — 2007. — V. 34(3). — P. 905-923.
98. **Gilbert, S. J.** Functional specialization within rostral prefrontal cortex (Area 10): A meta-analysis. / Gilbert, S. J., Spengler, S., Simons, J. S., Steele, J. D., Lawrie, S. M., Frith, C. D., Burgess, P. W. // *Journal of Cognitive Neuroscience.* — 2006. — V. 18(6). — P. 932–948.
99. **Goldman-Rakic, P. S.** Circuitry of primate prefrontal cortex and regulation of behavior by representational memory. / Goldman-Rakic, P. S. In F. Plum, V. Mountcastle (Eds.) // *Handbook of physiology: The nervous system.* — 1987. — V. 5. — P. 373-417.
100. **Grahn, J. A.** The cognitive functions of the caudate nucleus. / Grahn, J. A., Parkinson, J. A., Owen, A. M. // *Progress Neurobiology.* — 2008. — V. 86(3). — P. 141–155.
101. **Gray, J. R.** Effects of state and trait emotion on cognitive control: fMRI evidence for selective interactions in dorsolateral prefrontal and anterior cingulate cortex. / Jeremy R. Gray, Todd S. Braver, Marcus E. Raichle // *NeuroImage.* — 2001. — V. 13. — I. 6. — P. 412-427.
102. **Gray, J. R.** Integration of emotion and cognition in the lateral prefrontal cortex. / Gray, J. R., Braver, T. S., Raichle, M. E. // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA.* — 2002. — V. 99. — P. 4115-4120.
103. **Gray, J. R.** Personality differences in cognitive control? BAS, processing efficiency, and the prefrontal cortex. / Jeremy R Gray, Gregory C

- Burgess // *Journal of Research in Personality*. — 2004. — V. 38 — I.1. — P. 35-36.
104. **Habeck, C.** An event-related fMRI study of the neural networks underlying the encoding, maintenance, and retrieval phase in a delayed-match-to-sample task. / Habeck, C., Rakitin, B. C. Moeller, J., Scarmeas, S., Zarahn, E., Brown, T., Stern, Y. // *Cognitive Brain Research*. — 2005. — V. 23. — P. 207–220.
105. **Hasher, L.** Inhibitory mechanisms and the control of attention. / Hasher, L., Lustig, C., Zacks, R. T. In A. Conway, C. Jarrold, M. Kane, A. Miyake, J. Towse (Eds.) // *Variation in working memory*. — 2007. — P. 227-249.
106. **Hebb, D. O.** *The Organization of Behavior*. / Hebb, D.O. — NY., 1949. — 378 p.
107. **Hsieh, L.T.** Frontal midline theta oscillations during working memory maintenance and episodic encoding and retrieval. / Hsieh L.T., Ranganath C. // *NeuroImage*. — 2014. — V. 85(Pt 2). — P. 721-729.
108. **Hur, Juyoen** Emotional influences on perception and working memory. / Juyoen Hur, Alexandru D. Iordan, Florin Dolcos Howard Berenbaum // *Cognition and Emotion*. — 2017. — V. 31. — I. 6. — P. 1294-1302.
109. **Iordan, A. D.** Brain Activity and Network Interactions Linked to Valence-Related Differences in the Impact of Emotional Distraction. / Iordan A. D., Dolcos F. // *Cerebral Cortex*. — 2017. — V. 27 (1). — P. 1-19.
110. **Ishii, R.** Frontal midline theta rhythm and gamma power changes during focused attention on mental calculation: an MEG beam former analysis. / Ryouhei Ishii, Leonides Canuet, Tsutomu Ishihara, Yasunori Aoki, Shunichiro Ikeda, Masahiro Hata, Themistoklis Katsimichas, Atsuko Gunji, Hidetoshi Takahashi, Takayuki Nakahachi, Masao Iwase, Masatoshi Takeda // *Front. Hum. Neurosci*. — 2014. — V. 8. — P. 406-422.

111. **James, William** The Principles of Psychology. / William James. — M., 1950. — 720 p.
112. **Jeneson, A.** Working memory, long-term memory, and medial temporal lobe function. / Jeneson A., Squire L.R. // Learning Memory. — 2011. — V. 19(1). — P. 15-25.
113. **Johannsen, P.** Cortical responses to sustained and divided attention in Alzheimer's disease. / Johannsen P., Jakobsen J., Bruhn P., Gjedde A. // Neuroimage. — 1999. — V. 10(3). — Pt. 1. — P. 269-281.
114. **Johnson, M. H.** Components of visual orienting in early infancy: contingency learning, anticipatory looking and disengaging. / Johnson, M. H., Posner, M., Rothbart, M. K. // J. Cogn. Neurosci. — 1991. — V. 3. — P. 335-344.
115. **Johnson, Elizabeth L.** Bidirectional Frontoparietal Oscillatory Systems Support Working Memory. / Elizabeth L. Johnson, Callum D. Dewar, Anne-Kristin Solbakk, Tor Endestad, Torstein R. Meling, Robert T. Knight // Current Biology. — 2017. — V. 27. P. 1829-1835.
116. **Jonides, John** Processes of Working Memory in Mind and Brain. / John Jonides, Steven C. Lacey, Derek Evan Nee // Current Directions in Psychological Science. — 2005. — V. 14(1). — P. 2-5.
117. **Kanske, P.** Exploring Executive Attention in Emotion: ERP and fMRI Evidence. Max Planck Inst. for Human Cognitive and Brain Sciences. / Philipp Kanske. — L, 2008. — 247 p.
118. **Katus, T.** Electrophysiological evidence for a sensory recruitment model of somatosensory working memory./ Katus T., Grubert A., Eimer M. // Cereb. Cortex. — 2015. — V. 25. — №12. — P. 4697-4703.
119. **Kensinger, E.** Remembering Emotional Experiences: The Contribution of Valence and Arousal. / Kensinger E. // Reviews in the Neurosciences,. — 2004. — V. 15. — I.4. — P. 241-251.
120. **Kessel, D.** Working memory of emotional stimuli: Electrophysiological characterization. / Kessel Dominique, García-Rubio María J., González E.



- Kirstin, Tapia Manuel, López-Martín Sara, Román Francisco J., Capilla Almuden, Martínez Kenia, Colom Roberto, Carretié Luis // *Biological Psychology*. — 2016. — V. 119 — P. 190-199.
121. **Kleiner, M.** What's new in Psychtoolbox-3? Poster presented at 30th European Conference on Visual Perception (ECCV 2007), Arezzo, Italy. / Kleiner M, Brainard D, Pelli D, // — 2007. — V. 36. — I. — 14. — P. 1-16.
122. **Klimesch, W.** Oscillatory EEG correlates of episodic trace decay. / Klimesch W, Hanslmayr S, Sauseng P, Gruber W, Brozinsky CJ, Kroll NE, Yonelinas AP, Doppelmayr M. // *Cereb Cortex*. — 2006. — V.16(2). — P. 280-90.
123. **Kober, H.** Functional grouping and cortical-subcortical interactions in emotion: a meta-analysis of neuroimaging studies. / Kober H, Barrett LF, Joseph J, Bliss-Moreau E, Lindquist K, Wager TD // *Neuroimage*. 2008. — V. 42(2). — P. 998-1031.
124. **Koenigs, M.** Superior parietal cortex is critical for the manipulation of information in working memory. / Koenigs M, Barbey AK, Postle BR, Grafman J. // *J Neurosci*. — 2009. — V. 29(47). — P. 14980-14986.
125. **Ku, Y.** Prefrontal cortex and sensory cortices during working memory: quantity and quality. / Ku, Y., Bodner, M., and Zhou, Y.-D. // 2015. — *Neurosci. Bull*. — V. 31. — P. 175–182.
126. **Kurgansky, A.V.** Interregional functional connectivity at characteristic frequencies of EEG rhythms during working memory process. / Kurgansky A.V, Sokolova L.S, Machinskaya R.I. // *International Journal of Psychophysiology*. — 2008. — V. 69 — I. 3. — P. 308-308.
127. **Kyllonen, P.C.** Reasoning ability is (little more than) working-memory capacity? / Kyllonen, P.C., Christal, R.E. // *Intelligence*. 1990. — V. 14. — P. 389-433.
128. **Lang, P.J.** International affective picture System (IAPS): Affective ratings of pictures and instruction manual. / Lang, P.J., Bradley, M.M.,

- Cuthbert, B.N. // Technical Report A-8. University of Florida, Gainesville, FL. 2008.
129. **Lavric, A.** Threat-Evoked Anxiety Disrupts Spatial Working Memory Performance: An Attentional Account. / Lavric, A., Rippon, G., Gray, J. R. Threat-Evoked // *Cognitive Therapy and Research*. — 2003. — V. 27. — № 5. — P. 489-504.
130. **Lee, Y. Y.** Classifying different emotional states by means of eeg-based functional connectivity patterns./ Lee Y. Y., Hsieh S. // *PLoS One*. — 2014. — V. 9(4). — e95415.
131. **Leh, S. E.** The neural circuitry of executive functions in healthy subjects and Parkinson's disease. / Leh, S. E., Petrides, M., Strafella, A. P. // *Neuropsychopharmacology*. — 2010. — V. 35(1). P. 70-85.
132. **Lehnert, G.** Modality and domain specific components in auditory and visual working memory tasks. / Lehnert G., Zimmer H.D. // *Cogn. Process*. — 2008. — V. 9(1). — P. 53-61.
133. **Li, Dawei** Domain-general and domain-specific functional networks in working memory. / Dawei Li, Shawn E. Christ, Nelson Cowan // *NeuroImage*. — 2014. — V. 102. — P. 646-656.
134. **Lindquist, K. A.** The brain basis of emotion: A meta-analytic review. / Lindquist K. A., Wager T. D., Kober H., Bliss-Moreau E., Barrett L. F. // *Behav Brain Sci*. — 2012. — V. 35(3). — P.121-143.
135. **Lindquist, K. A.** A functional architecture of the human brain: emerging insights from the science of emotion. / Lindquist K, Barrett L. // *Trends Cogn Sci*. — 2012. — V. 16(11). — P. 533-540.
136. **Lipska, B.K.** Neonatal damage of the ventral hippocampus impairs working memory in the rat. / Lipska BK, Aultman JM, Verma A, Weinberger DR, Moghaddam B. // *Neuropsychopharmacology*. — 2002. — V. 27. — P. 47-54.

137. **Luck, S. J.** The capacity of visual working memory for features and conjunctions. / Luck, S. J., Vogel, E. K. // *Nature*. — 1997. — V. 390. — № 6657. — P.279-281.
138. **Maljkovic, V.** Short-term memory for scenes with affective content. / Maljkovic, V., Martini, P. // *Journal of Vision*. — 2005. — V. 5. — № 3. — P.215-229.
139. **Maran, T.** From Specificity to Sensitivity: Affective states modulate visual working memory for emotional expressive faces. / Maran T., Sachse P., Furtner M. // *Front. Psychol.* — 2015. — V. 6. — P. 1297.
140. **Mather, M.** Emotional arousal can impair feature binding in working memory. / Mather M., Mitchell KJ, Raye CL, Novak DL, Greene EJ, Johnson MK. // *J. Cogn. Neurosci.* — 2006. — V. 18(4). — P. 614-625.
141. **McRae, K.** The Neural Bases of Distraction and Reappraisal. / McRae, K., Hughes B, Chopra S, Gabrieli JD, Gross JJ, Ochsner KN. // *Journal of Cognitive Neuroscience*. — 2010. — V. 22. — № 2. — P.248-262.
142. **Metzger, C. D.** High field fMRI reveals thalamocortical integration of segregated cognitive and emotional processing in mediodorsal and intralaminar thalamic nuclei. / Metzger, C. D., Eckert, U., Steiner, J., Sartorius, A., Buchmann, J. E., Stadler, J., ... Walter, M. // *Frontiers in Neuroanatomy*. — 2010.- V. 4. — P. 138.
143. **Miller, George A.** Plans and the Structure of Behaviour. / George A. Miller, Eugene Galanter, Karl Pribram. — E., 1960. — 238 p.
144. **Miller, G.** The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. / Miller, G. // *Psychological Review*. — 1956. — V. 63 (2). — P. 81-97.
145. **Miller, E.K.** Parallel neuronal mechanisms for short-term memory. / Miller EK, Desimone R. // *Science*. — 1994. — V. 263(5146). — P. 520-522.

146. **Moore, Anna Bacon** Bilateral basal ganglia activity in verbal working memory. / Anna Bacon Moore, Zhihao Li, Callie E. Tyner, Xiaoping Hu, Bruce Crosson // *Brain Language*. — 2013. — V. 125. — P.316-323.
147. **Murphy, FC** Functional neuroanatomy of emotions: a meta-analysis. / Murphy FC, Nimmo-Smith I, Lawrence AD // *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* — 2003. — V. 3(3). — P. 207-233.
148. **Nauta, W. J. H.** The problem of the frontal lobe: a reinterpretation. / Nauta, W. J. H. // *Journal of Psychiatric Research*. — 1971. — V. 8. — P. 167-187.
149. **Nauta, W. J. H.** Neural associations of the frontal cortex. / Nauta, W. J. // *Acta Neurobiologiae Experimentalis*. — 1972. — V. 32(2). P. 125-140.
150. **Nee, Derek Evan** Interference resolution: Insights from a meta-analysis of neuroimaging tasks, Cognitive, Affective. / Derek Evan Nee, Tor D Wager, John Jonides // *Behavioral Neuroscience*. — 2007. — V.7. — N.1. — P. 1-17.
151. **Nee, Derek Evan** A meta-analysis of executive components of working memory. / Nee DE, Brown JW, Askren MK, Berman MG, Demiralp E, Krawitz A, Jonides J. // *Cereb Cortex*. — 2012. — V. 23 (2). — P. 264-282.
152. **Nee, D. E.** Working Memory / Nee, D. E., D’Esposito, M. In A. W. Toga (Ed.) // *Brain Mapping*, Waltham: Academic Press. — 2015. — V. 2. — P. 589-603.
153. **Ng, Tommy** Modality specificity in the cerebro-cerebellar neurocircuitry during working memory. / Ng HB Tommy, Kao K-L Cathy, Chan YC, Chew Effie, Chuang KH, Chen S.H. Annabel // *Behavioural Brain Research*. — 2016. — V. 305. — P. 164-173.
154. **Niendam, T. A.** Meta-analytic evidence for a superordinate cognitive control network subserving diverse executive functions. / Niendam TA, Laird AR, Ray KL, Dean YM, Glahn DC, Carter CS // *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* — 2012. — V. 12(2) — P. 241-268.

155. **Norman, D. A.** Attention to action / Norman, D. A., Shallice, T. Davidson, R. J., Schwartz, G. E., Shapiro, D., (Eds.) // *Consciousness and Self-regulation. Advances in Research and Theory.* – 1986. – V. 4. – P. 1-18.
156. **Ochsner, K. N.** Functional imaging studies of emotion regulation: a synthetic review and evolving model of the cognitive control of emotion. / Ochsner, K. N., Silvers, J. A., Buhle, J. T. // *Annals of the New York Academy of Sciences.* — 2012. — V. 1251. — № 1. — P. 1-24.
157. **Olesen, P. J.** Brain Activity Related to Working Memory and Distraction in Children and Adults. / Olesen, P. J., Macoveanu, J., Tegnér, J., Klingberg, T. // *Cerebral Cortex.* — 2007. — V. 17. — № 5. — P. 1047-1054.
158. **Osaka, M.** When do negative and positive emotions modulate working memory performance? / Osaka, M., Yaoi, K., Minamoto, T., Osaka, N. // *Scientific Reports.* — 2013. — V. 3. — P. 1375-1389.
159. **Owen, A. M.** N-back working memory paradigm: A meta-analysis of normative functional neuroimaging studies. / Owen, A. M., McMillan, K. M., Laird, A. R., Bullmore, E. // *Human Brain Mapping.* — 2005. — V. 25. — P. 46-59.
160. **Palva, S.** Localization of cortical phase and amplitude dynamics during visual working memory encoding and retention. / Palva S., Kulashekhar S., Hamalainen M., Palva J.M. // *J. Neurosci.* — 2011. — V. 31(13). — P. 5013-5025.
161. **Panksepp, J.** *Affective neuroscience : the foundations of human and animal emotions.* / Panksepp J. — New York., 1998. — 466 p.
162. **Pascual-Marqui, R.D.** Assessing interactions in the brain with exact low-resolution electromagnetic tomography. / Pascual-Marqui RD, Lehmann D, Koukkou M, Kochi K, Anderer P, Saletu B, Tanaka H, Hirata K, John ER, Prichep L, Biscay-Lirio R, Kinoshita T. // *Philos. Trans. A Math. Phys. Eng. Sci.* — 2011. — V. 369(1952). — P. 3768-3784.

163. **Perlstein, W. M.** Dissociation in human prefrontal cortex of affective influences on working memory-related activity. / Perlstein, W. M., Elbert, T., Stenger, V. A. // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2002. — V. 99. — № 3. — P. 1736-1741.
164. **Pessoa, L.** Interactions between cognition and emotion during response inhibition. / Pessoa L., Padmala S., Kenzer A., Bauer A. // *Emotion*. — 2012. — V. 12. — P. 192-197.
165. **Pessoa, L.** On the relationship between emotion and cognition. / Pessoa, L. // *Nature Publishing Group*. — 2008. — V. 9. — P.148-158.
166. **Pessoa, L.** How do emotion and motivation direct executive control? / Pessoa, L. // *Trends in Cognitive Sciences*. — 2009. — V. 13(4). — P. 160-166.
167. **Petit, L.** Sustained activity in the medial wall during working memory delays. / Petit L., Courtney S.M., Ungerleider L.G., Haxby J.V. // *J. Neurosci*. — 1998. — V. 18(22). — P. 9429-9437.
168. **Petrides, M.** The frontal cortex. / Petrides, M., Pandya, D. N. In G. Paxinos, U. Mai (Eds.) // *The human nervous system*. — San Diego, 2004. — P. 950-972.
169. **Phan, K. L.** Functional neuroanatomy of emotion: a meta-analysis of emotion activation studies in PET and fMRI. / Phan KL, Wager T, Taylor SF, Liberzon I. // *Neuroimage*. — 2002. — V. 16(2). — P. 331-348.
170. **Phelps, E.** Human emotion and memory: interactions of the amygdala and hippocampal complex. / Phelps E. // *Current Opinion in Neurobiology*. — 2004. — V. 14. — P. 198-202.
171. **Plakke, B.** Neural circuits in auditory and audiovisual memory. / Plakke B., Romanski L.M. // *Brain Research*. — 2016. — V. 1640, Part B. — P. 278-288.
172. **Plutchik, R.** The emotions: Facts, theories and a new model. / R. Plutchik. — NY., 1962. — 204 p.

173. **Popov, T.** Dorsal and ventral cortices are coupled by cross-frequency interactions during working memory. / Popov, T., Jensen, O., Schoffelen, J.-M. // *NeuroImage*. — 2018. — V. 178. — P. 277-286.
174. **Posner, M. I.** The attention system of the human brain. / Posner, M. I., and Peterson, S. // *Annu. Rev. Neurosci.* — 1990. — V. 13. — P. 25-42.
175. **Postle, B. R.** Using event-related fMRI to assess delay-period activity during performance of spatial and nonspatial working memory tasks. / Postle, B. R., Zarahn, E., D'Esposito, M. // *Brain Research Protocols*. — 2000. — V. 5. — P. 57-66.
176. **Postle, B. R.** How does the brain keep information “in mind”? / Postle, B.R. // *Curr. Dir. Psychol. Sci.* — 2016. — V. 25. — P. 151-156.
177. **Raghavachari, S.** Theta oscillations in human cortex during a working#memory task: evidence for local generators. / Raghavachari S., Lisman JE, Tully M, Madsen JR, Bromfield EB, Kahana MJ // *J. Neurophysiol.* — 2006. — V. 95(3). — P. 1630-1638.
178. **Raghubar, K. P.** Working memory and mathematics: A review of developmental, individual difference, and cognitive approaches. / Raghubar KP, Barnes MA, Hecht SA. // *Learn. Individ. Differ.* — 2010. — V. 20(2). — P.110–122.
179. **Ranganath, C.** Inferior temporal, prefrontal, and hippocampal contributions to visual working memory maintenance and associative memory retrieval. / Ranganath, C., Cohen, M. X., Dam, C., D'Esposito, M. // *J. Neurosci.* — V. 24. — 2004. — P. 3917-3925.
180. **Ray, R. D.** Anatomical insights into the interaction of emotion and cognition in the prefrontal cortex. Review. / Ray, R. D., Zald, D. H. // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. — 2012. — V. 36. — P. 479–501.
181. **Rorden, C.** Stereotaxic Display of Brain Lesion. / Chris Rorden, Matthew Brett // *Behavioural neurology*. — 2000. — V. 12(4). — P. 191-200.

182. **Rovee-Collier, C.** Multiple memory systems are unnecessary to account for infant memory development: an ecological model. / Rovee-Collier, C., Cuevas, K. // *Dev. Psychol.* — 2009. — V. 45. — P. 160-174.
183. **Ruff, H. A.** Development of attention and distractibility in the first 4 years of life. / Ruff, H. A., Capozzoli, M. C. // *Dev. Psychol.* — 2003. — V. 39. — P. 877–890.
184. **Sauseng, P.** Dissociation of sustained attention from central executive functions: local activity and interregional connectivity in the theta range. / Sauseng P., Hoppe J., Klimesch W, Gerloff C, Hummel FC. // *Eur. J. Neurosci.* — 2007. — V. 25(2). — P. 587-593.
185. **Sauseng, P.** Spontaneous locally restricted EEG alpha activity determines cortical excitability in the motor cortex. / P. Sauseng, W. Klimesch, C. Gerloff, F. C. Hummel // *Neuropsychologia.* — 2009. — V. 47. — I. 1. — P. 284-288.
186. **Schachter, S.** Cognitive, Social, and Physiological Determinants of Emotional State. / Schachter, S., Singer, J. // *Psychological Review.* — 1962. — V. 69. P. 379–399.
187. **Seeley, W. W.** Dissociable intrinsic connectivity networks for salience processing and executive control. / Seeley WW, Menon V, Schatzberg AF, Keller J, Glover GH, Kenna H, Reiss AL, Greicius MD // *J. Neurosci.* — 2007. — V. 27(9). — P. 2349-2356.
188. **Sergerie, K.** The role of the amygdala in emotional processing: a quantitative meta-analysis of functional neuroimaging studies. / Sergerie K, Chochol C, Armony JL // *Neurosci. Biobehav. Rev.* — 2008. — V. 32 (4). — P. 811-830.
189. **Shah, P.** Models of Working Memory / Shah P., Miyake A. An Introduction In Miyake, A., Shah, P. (Eds.). In *Models of working memory: Mechanisms of active maintenance and executive control.* — NY., 1999. — 528 p.



190. **Shallice, T.** From Neuropsychology to Mental Structure. Behavioral and Brain Sciences. / Shallice T. — Cambridge, 1988. — 438 p.
191. **Shallice, T.** Executive function profile of children with attention deficit hyperactivity disorder. / Shallice T, Marzocchi GM, Coser S, Del Savio M, Meuter RF, Rumiati RI // Dev. Neuropsychol. — 2002/ — V.21(1). — P. 43-71.
192. **Shields, Grant S.** The Effects of Acute Stress on Core Executive Functions: A Meta-Analysis and Comparison with Cortisol. / Grant S. Shields, Matthew A. Sazma, Andrew P. Yonelinas // Neurosci. Biobehav. Rev. — 2016. — V. 68. — P. 651-668.
193. **Soemer, A.** Maintenance of auditory\_nonverbal information in working memory. / Soemer A., Saito S. // Psychon. Bull. Rev. — 2015. — V. 22. — № 6. — P. 1777-1783.
194. **Sun, Lihua** Human anterior thalamic nuclei are involved in emotion–attention interaction. / Lihua Sun Jari Peräkylä Markus Polvivaara Juha Öhman Jukka Peltola Kai Lehtimäki Heini Huhtala Kaisa M. // Hartikainen Neuropsychologia. — 2015. — V. 78. — P. 88-94.
195. **Taylor, Shelley E.** Asymmetrical Effects of Positive and Negative Events: The Mobilization–Minimization Hypothesis. / Shelley E. Taylor // Psychological Bulletin. — 1991. — V. 110(1). — P. 67-85.
196. **Tiaotiao, Liu** Directional hippocampal-prefrontal interactions during working memory. / Liu Tiaotiao, Bai Wenwen, Xia Mi, Tian Xin // Behavioural Brain Research. — 2018. — V. 338. — P. 1-8.
197. **Touroutoglou, A.** Intrinsic Connectivity in the Human Brain Does Not Reveal Networks for ‘basic’ Emotions. / Touroutoglou, A., Lindquist K.A., Dickerson B.C. Barrett Feldman L. // Social Cognitive and Affective Neuroscience. — 2015. — V. 10(9). — P. 1257-1265.
198. **Tsujimoto, T.** Theta oscillations in primate prefrontal and anterior cingulate cortices in forewarned reaction time tasks. / Tsujimoto T., Shimazu

- H., Isomura Y., Sasaki K. // *J. Neurophysiol.* — 2010. — V. 103(2). — P. 827-843.
199. **Tzourio-Mazoyer, B.** Automated anatomical labeling of activations in SPM using a macroscopic anatomical parcellation of the MNI MRI single-subject brain. /Tzourio-Mazoyer, B. Landeau, D. Papathanassiou, F. Crivello, O. Etard, N. Delcroix, B. Mazoyer, and M. Joliot // *NeuroImage.* — 2002. — V.15. — P. 273-289.
200. **Van der Velde, Frank** A model of visual working memory in PFC. / Van der Velde Frank, Kamps Marcde // *Neurocomputing.* — 2003. — V. 52-4. P. 419-424.
201. **Vigneau, M.** Meta\_analyzing left hemisphere language areas: phonology, semantics, and sentence processing. / Vigneau M., Beaucousin V, Hervé PY, Duffau H, Crivello F, Houdé O, Mazoyer B, Tzourio-Mazoyer N. // *Neuroimage.* — 2006. — V. 30 (4). — P. 1414-1432.
202. **Viinikainen, M.** Nonlinear relationship between emotional valence and brain activity: evidence of separate negative and positive valence dimensions. / Viinikainen M, Jääskeläinen IP, Alexandrov Y, Balk MH, Autti T, Sams M. // *Human Brain Mapping.* — 2010. — V.31(7). — P.1030-1040.
203. **Vogel, E. K.** Neural measures reveal individual differences in controlling access to working memory. / Vogel EK, McCollough AW, Machizawa MG // *Nature.* — 2005. — V. 24; 438 (7067). — P. 500-503.
204. **Vytal, K.** Neuroimaging support for discrete neural correlates of basic emotions: a voxel-based meta-analysis. / Vytal K, Hamann S. // *J. Cogn. Neurosci.* — 2010. — V. 22(12). — P. 2864-2885.
205. **Wager, Tor D.** Valence, gender, and lateralization of functional brain anatomy in emotion: a meta-analysis of findings from neuroimaging./ Tor D Wager, K. Luan Phan, Israel Liberzon, Stephan F Taylor // *NeuroImage.* — 2003. — V. 19. — I. 3. — P. 513-531.

206. **Watanabe, Yumiko** Thalamic mediodorsal nucleus and working memory. / Yumiko Watanabe, Shintaro Funahashi // Neuroscience Biobehavioral Reviews. — 2012. — V. 36. — I. 1. — P. 134-142.
207. **Waugh, N.C.** Primary Memory. / Waugh, N.C. Norman, D.A. // Psychological Review. — 1965. — V. 72. — P. 89-104.
208. **Weber, Galeano** Distributed Patterns Of Occipito-Parietal Functional Connectivity Predict The Precision Of Visual Working Memory. / Galeano Weber, E.M., Hahn, T., Hilger, K., And Fiebach, C.J. // Neuroimage. — 2017. — V. 146. — P. 404-418.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

## ПРИЛОЖЕНИЕ 1.



ФГБУ «ЛРЦ» Минздрава России  
 Центр лучевой диагностики

(495) 942-40-20

[www.med-rf.ru](http://www.med-rf.ru)

### Лист информированного согласия пациента на проведение магнитно-резонансной томографии

#### Уважаемый пациент!

Вам назначена магнитно-резонансная томография (МРТ). МРТ позволяет безопасно получить качественные высокоинформативные изображения внутренних органов и тканей человека. Во время исследования пациент не находится под воздействием ионизирующего излучения, однако подвергается влиянию магнитного поля и радиочастотных импульсов. Поэтому для Вашей безопасности нам необходимо получить от Вас лист информированного согласия на проведение исследования.

Существуют абсолютные противопоказания к проведению МРТ – это **наличие кардиостимулятора** или **металлических инородных тел внутри головного мозга или глаза** (скрепки на сосудах, осколки и пр.). Если у вас имеются абсолютные противопоказания, обязательно сообщите об этом врачу, исследование МРТ при этом выполнять нельзя. **Для снижения риска осложнений или возможного дискомфорта во время исследования нам необходимо знать о Вас следующее** (пожалуйста, отметьте правильный вариант крестиком или другим условным знаком):

	Да	Нет
Имеются ли у Вас в теле какие-либо металлические инородные тела (протезы суставов, внутреннего уха, инсулиновые помпы, фильтры, скобки или клипсы на сосудах, стенты, искусственные клапаны,	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

осколки, пули, фрагменты металлической стружки и пр.)

Проводились ли Вам когда-либо хирургические вмешательства?

Имеется ли у Вас боязнь замкнутого пространства или эпилепсия?

Для женщин детородного возраста: есть ли возможность того, что Вы беременны?

Если у Вас есть утвердительные ответы на один или несколько из вышеприведенных вопросов, или Вы не уверены, как на них ответить, или Вам нужны дополнительные разъяснения, обратитесь, пожалуйста, за консультацией к врачу, проводящему исследование. После обсуждения с ним и получения дополнительной информации, Вы сможете принять решение о целесообразности проведения этого исследования.

Вы имеете право отказаться по своим соображениям от проведения магнитно-резонансной томографии. Ваш отказ не будет иметь для Вас никаких административных последствий, однако может повлиять на точность диагностики предполагаемого заболевания.

Я, \_\_\_\_\_  
\_\_\_\_\_,

*(Фамилия, Имя, Отчество)*

даю добровольное согласие на проведение магнитно-резонансной томографии. Я информирован(а) о характере предстоящего исследования и возможном риске развития неприятных ощущений и осложнений.

Я прочитал(а) и понял(а) все вышеизложенное, удовлетворен(а) ответами лечащего врача на мои вопросы.

Дата \_\_\_\_\_  
Подпись \_\_\_\_\_

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2.

**Опросный лист для испытуемых, проходящих фМРТ**

**Конфиденциальность.** Личные данные испытуемых (ФИО, точная дата рождения) необходимы для занесения в базу данных клиники. Они не будут передаваться за пределы клиники и не будут фигурировать в отчетах о результатах исследования.

ФИО \_\_\_\_\_

Дата рождения \_\_\_\_\_

Вес \_\_\_\_\_ кг

Пол \_\_\_\_\_

e-mail:

тел. для связи:

**Проверка до сканирования.** Пожалуйста, тщательно прочтите следующие вопросы и ответьте на них. Для большинства людей сканирование совершенно безвредно. Однако в некоторых случаях может причинить неприятные ощущения или серьезный вред – ранения и ожоги. Следующие вопросы помогут нам удостовериться, что сканирование не причинит Вам вреда.

1. Были ли у Вас черепно-мозговые травмы? Если да, то какие и когда?	
2. Переносили ли Вы какие-либо заболевания нервной системы? Если да, то какие и когда?	
3. Были ли у Вас осколочные ранения?	
4. Есть ли в организме какие-нибудь имплантанты (сердечный стимулятор, искусственные клапаны и т.п.)? Если да, то какие?	
5. Переносили ли Вы какие-нибудь хирургические операции? Если да, то какие и когда?	
6. Не ставили ли Вам хирургические скрепы, штифты и т.п.? Если да, то какие?	
7. Какое у Вас зрение?	
8. Носите ли Вы очки?	

9.	Носите ли Вы обычные контактные линзы?	
10.	Носите ли Вы цветные контактные линзы?	
11.	Какой у Вас слух?	
12.	Пользуетесь ли Вы слуховым аппаратом?	
13.	Есть ли у Вас татуировки?	
14.	Есть ли у Вас несъемный пирсинг?	
15.	Носите ли Вы брэкеты, ретэйнеры или другие несъемные ортодонтические приспособления?	
16.	Носите ли Вы зубные протезы? Есть ли у Вас металлические зубные коронки, пломбы, мосты, штифты и т.п.?	
17.	Есть ли в теле какие-либо другие металлические вещи, которые были проглочены, имплантированы или которые трудно снять?	
18.	Не страдаете ли Вы клаустрофобией?	
19.	Вы считаете себя левшой или правой?	
20.	Размер головы (измеряется по надбровным дугам и затылочным буграм)	
	Для женщин:	
21.	Есть ли у Вас вживленные средства контрацепции (например, спирали)?	
22.	Не беременны ли Вы?	

**Проверка перед сканированием.** Непосредственно перед исследованием мы также попросим Вас:

Вынуть из карманов все, в чем может содержаться металл.

Снять или переодеть на одноразовое белье и одежду, на которых содержится металл (например, бюстгальтер с металлической пряжкой или ремень).

Снять часы, заколки, очки.

Смыть косметику, если в ней содержатся блестки или стразы.

Снять цветные линзы (принесите контейнер для линз!)

Снять никотиновый пластырь с фольгой.

Снять пирсинг, кольца, серьги.

Снять ортодонтические пластинки или вставные челюсти (принесите контейнер!)

### ПРИЛОЖЕНИЕ 3.

#### **Информация для испытуемых**

Уважаемый доброволец!

Вам предлагается принять участие в исследовании «Влияние эмоциональной окраски запоминаемой информации на мозговую организацию рабочей памяти».

Участие в исследовании добровольное.

Исследование проводит Розовская Рената Исаковна под руководством д.б.н. Мачинской Регины Ильиничны и к.п.н. Печенковой Екатерины Васильевны.

В случае, если у Вас возникнут какие-то вопросы, вы всегда можете связаться с экспериментатором.

Контактная информация:

renatar@inbox.ru, тел. +7-916-130-19-83

**Конфиденциальность:** полученные в ходе исследования данные (изображения головного мозга, заполненные опросники, информация об успешности выполнения задания и времени реакции) будут использованы в целях научного исследования и научных публикациях при сохранении Вашего имени и других персональных данных в тайне. При описании индивидуальных данных испытуемого будут



использоваться первая буква фамилии, пол и возраст (например: испытуемый А., муж., 53 года).

Исследование состоит из двух частей: электроэнцефалография (ЭЭГ) и функциональная магнитно-резонансная томография (фМРТ). Поскольку знакомство с гипотезами исследования может повлиять на его результаты, подробная информация о целях исследования и ожидаемых результатах будет Вам дана после прохождения обеих частей исследования.

Перед фМРТ-исследованием Вам предложат заполнить 2 опросника на определение ведущей руки. Заполнение опросников занимает в среднем 10-20 минут.

Также Вам будет необходимо ознакомиться и заполнить два документа (Опросный лист для испытуемых, проходящих фМРТ и Лист информированного согласия пациента на проведение магнитно-резонансной томографии), в которых объясняются возможные противопоказания к исследованию и определяется наличие или отсутствие этих противопоказаний у Вас. Вы сможете участвовать в исследовании только при отсутствии таких противопоказаний.

По итогам исследования Вам не будут выдаваться индивидуальные рекомендации, результаты будут иметь исключительно научную ценность. Для Вас лично польза от участия в исследовании будет заключаться только в том, что Вы получите возможность ознакомиться с современными методами нейрофизиологических исследований, а также получите МРТ-изображения Вашего мозга.

## ПРИЛОЖЕНИЕ 4. Информация об фМРТ-исследовании

### Информация об фМРТ-исследовании

Если Вы соглашаетесь принять участие в исследовании, то процедура исследования будет выглядеть следующим образом.

Вам предстоит лежать в томографе в течение примерно полутора часов. Процедура фМРТ является неинвазивной, безопасной и безболезненной. В некоторых случаях магнитное поле томографа может давать «наводки» на мышцы, которые у некоторых людей сопровождаются небольшими необычными ощущениями в мышцах.

С собой в томограф ни в коем случае нельзя вносить металлические предметы, электронику, магнитные карточки. Украшения, пирсинг, очки и цветные линзы необходимо снять. В случае, если Вам необходима коррекция зрения, Вам выдадут специальные пластмассовые очки. Для того, чтобы снизить эффект от шума томографа, Вам выдадут беруши. В случае, если в Вашей одежде содержатся металлические части, ее будет необходимо снять и переодеться в одежду, которая лежит в кабинке для переодевания.

Вы можете в любой момент прекратить участие в исследовании. Вам будет выдано устройство (груша) для связи с экспериментатором, Вы сможете нажать ее в любой момент, если почувствуете какой-либо физический или психологический дискомфорт, и исследование будет тут же остановлено.

В первой части исследования будет выполняться анатомическое сканирование, во время которого Вам нужно будет просто лежать и смотреть фильм.

После этого Вы будете участвовать в эксперименте, где Вам будут предъявляться пары изображений и нужно будет определять, является ли второе изображение идентичным первому или нет.

Каждая проба устроена следующим образом:

- 1) вначале на экране появляется восклицательный знак, это означает, что сейчас начнется проба, приготовились;
- 2) за ним появится крестик, сразу после которого появится первое изображение из данной пары;
- 3) Вам нужно его внимательно рассмотреть.
- 4) после него пауза с изображением крестика на экране, на крестик надо смотреть.
- 5) когда появится вторая картинка, нужно быстро решить, такая же она, как первая или в ней какие-то отличия? Если Вы считаете, что картинки одинаковые, то нажимаете на кнопку 1 джойстика, если Вы считаете, что картинки разные, то нажимаете на кнопку 2 джойстика.

Важно: решение нужно принимать быстро, потому что вторая картинка будет показываться очень коротко, а ответ, данный, после ее исчезновения — не засчитывается. То есть, нажать на кнопку нужно во время второй картинки, до того, как она исчезнет.

Спасибо за участие!

ПРИЛОЖЕНИЕ 5.  
**Информация об ЭЭГ-исследовании**

Информация об ЭЭГ-исследовании

Если Вы соглашаетесь принять участие в исследовании, то процедура исследования будет выглядеть следующим образом.

Исследование будет длиться около полутора часов. Данная процедура является неинвазивной, безопасной и безболезненной.

На Вас наденут шапку с электродами, с помощью которых будет записываться электрическая активность с поверхности Вашей головы. Для улучшения проводимости электроды смачиваются водно-солевым раствором, это обычная вода с добавлением соли и шампуня Джонсонс беби, после эксперимента Вы сможете высушить волосы, воспользовавшись феном.

В первой части исследования будет выполняться запись фоновой ЭЭГ, во время которой Вам в течение 5 минут нужно будет расслабиться и сидеть с закрытыми глазами.

После этого Вы будете участвовать в эксперименте, где Вам будут предъявляться пары изображений и нужно будет определять, является ли второе изображение идентичным первому или нет.

Каждая проба устроена следующим образом:

- 1) вначале на экране появляется восклицательный знак, это означает, что сейчас начнется проба, приготовились;
- 2) за ним появится крестик, сразу после которого появится первое изображение из данной пары;
- 3) Вам нужно его внимательно рассмотреть.
- 4) после него пауза с изображением крестика на экране, на крестик надо смотреть.
- 5) когда появится вторая картинка, нужно быстро решить, такая же она, как первая или в ней какие-то отличия? Если Вы считаете, что картинки одинаковые, то нажимаете на кнопку 1 джойстика, если Вы считаете, что картинки разные, то нажимаете на кнопку 2 джойстика.

Важно: решение нужно принимать быстро, потому что вторая картинка будет показываться очень коротко, а ответ, данный, после ее исчезновения — не засчитывается. То есть, нажать на кнопку нужно во время второй картинки, до того, как она исчезнет. Спасибо за внимание!

**ПРИЛОЖЕНИЕ 6.**  
**Заявление о добровольном участии**

**ЗАЯВЛЕНИЕ О ДОБРОВОЛЬНОМ УЧАСТИИ**

Я, \_\_\_\_\_,

даю добровольное согласие на участие в психофизиологическом исследовании, проводящимся совместно Институтом Возрастной Физиологии и Лечебно-Реабилитационным центром Минздрава РФ.

Я даю согласие на обработку моих персональных данных (фамилия, имя, отчество, дата рождения, пол, контактный телефон и адрес электронной почты), а также аудио-, фото- и видеofиксацию хода исследования.

Я проинформирован(а) о процедуре и общих целях исследования, технике безопасности и возможных противопоказаниях, а также о том, что могу прекратить участие в исследовании в любое время.

Я даю согласие на анонимное использование полученных в ходе исследования данных (изображений головного мозга, фрагментов электроэнцефалограммы, текстов протоколов решения задач) в целях научного исследования и для публикации при условии, что мое имя останется в тайне.

ФИО и подпись участника \_\_\_\_\_

Дата \_\_\_\_\_

Я также даю согласие на использование полученных в ходе исследования аудио-, видео- и фотоматериалов с моим участием в иллюстративных целях для публикации или в докладах на научных конференциях при условии, что авторы исследования будут предварительно согласовывать со мной использование фрагментов аудио- или видеозаписи, а также фотографий.

ПРИЛОЖЕНИЕ 7.  
**Обязательство о конфиденциальности**

Я, Розовская Рената Исааковна, обязуюсь сохранять конфиденциальность персональных данных испытуемых (здоровых добровольцев), полученных мною в ходе работы над диссертацией, обезличивать и не раскрывать их при анализе биомедицинских и психологических показателей, в научных публикациях, выступлениях и при других подобных обстоятельствах.

Дата \_\_\_\_\_

Подпись \_\_\_\_\_

## ПРИЛОЖЕНИЕ 8.

### **Перечень критериев включения в исследование**

Во взрослую группу включались испытуемые от 18 до 60 лет, не сообщившие о наличии у себя неврологических или психических заболеваний (пункты 1-2 анкеты для испытуемых), а также не имеющих противопоказаний к МРТ (пункты 3-6, 13-18, 21-22 анкеты для испытуемых). Острота зрения у испытуемых нормальная или скорректированная до нормальной (пункты 7-10 анкеты для испытуемых).

Включение испытуемых в группу происходит после оценки экспериментатором предварительного опроса испытуемого — по телефону или электронной почте — о возможном наличии противопоказаний. В группу включались только здоровые испытуемые без неврологических или психиатрических отклонений и без противопоказаний к проведению МРТ-сканирования.



## ПРИЛОЖЕНИЕ 9.

**Адреса организаций, где проводилось исследование**

фМРТ-исследование проводилось в Центре Лучевой Диагностики  
Лечебно-реабилитационного Центра Минздрава России, Центре Лучевой  
Диагностики. Адрес: 125367, Москва, Ивановское шоссе, д.3.

ЭЭГ-исследование проводилось в Институте возрастной физиологии.  
119121, Москва, ул. Погодинская, дом 8, корпус 2

## ПРИЛОЖЕНИЕ 10.

**Опросник Аннет**

1. Были ли у Вас среди близких родственников лица, лучше владевшие левой рукой или обеими руками одинаково (нужное подчеркнуть)?  
Кто? .....
2. Были ли склонности в начале школьного обучения к зеркальному (отраженному) изображению букв, цифр?  
Да  
Нет
3. Какой рукой в детстве Вы начинали:  
рисовать – правой, левой, попеременно  
писать – правой, левой, попеременно  
есть – правой, левой, попеременно
4. Какой рукой Вы:  
пишете – правой, левой, попеременно  
набираете номер телефона – правой, левой, попеременно  
открываете замок ключом – правой, левой, попеременно
5. Какой рукой Вы держите:  
чашку – правой, левой, попеременно  
ложку – правой, левой, попеременно  
нож – правой, левой, попеременно
6. Какой рукой Вы держите:  
расческу – правой, левой, попеременно  
зубную щетку – правой, левой, попеременно  
ножницы – правой, левой, попеременно
7. Какой рукой Вы бросаете:  
мяч – правой, левой, попеременно  
камень – правой, левой, попеременно  
палку – правой, левой, попеременно
8. Какой рукой Вы:  
подметаете пол – правой, левой, попеременно  
забиваете гвозди – правой, левой, попеременно  
зажигаете спичку – правой, левой, попеременно

## ПРИЛОЖЕНИЕ 11.

**Результаты обработки данных фМРТ для первых 4 секунд периода  
удержания информации в РП.**

*Примечание:* Для каждого контраста первыми приведены кластеры наибольшего объема, координаты пиков расположены по убыванию величины t-критерия (см. Таблицу 5). Применена поправка на множественные сравнения FDR на уровне кластеров,  $p < 0.05$ ,  $q < 0.05$ . Порог на уровне вокселей  $p < 0.001$ . Координаты пространства MNI.

**R–E (Позитивные) > R–E (Нейтральные)**

Мозговые структуры внутри кластера	Координаты пиков в пространстве MNI			t- критерий	Размер кластера (в вокселях)
	X	Y	Z		
R. Fusiform Gyrus Правая веретенообразная извилина	33	-46	-8	6.80	133
L. Fusiform Gyrus Левая веретенообразная извилина	-22	-47	-12	4.71	61
L. Parahippocampal Gyrus Левая парагиппокампальная извилина	-30	-37	-14	4.29	
L. Middle Occipital Gyrus Левая средняя затылочная извилина	-36	-88	19	4.99	46
L. Inferior Temporal Gyrus Левая нижняя височная извилина	-54	-58	-11	4.76	45
R. Middle Occipital Gyrus Правая средняя затылочная извилина	36	-82	10	4.35	42

**R–E (Позитивные) > R–E (Нейтральные)**

Мозговые структуры внутри кластера	Координаты пиков в пространстве MNI			t-критерий	Размер кластера (в вокселях)
	X	Y	Z		
R. Fusiform Gyrus Правая веретенообразная извилина	33	-46	-8	6.80	133
L. Fusiform Gyrus Левая веретенообразная извилина	-22	-47	-12	4.71	61
L. Parahippocampal Gyrus Левая парагиппокампальная извилина	-30	-37	-14	4.29	
L. Middle Occipital Gyrus Левая средняя затылочная извилина	-36	-88	19	4.99	46
L. Inferior Temporal Gyrus Левая нижняя височная извилина	-54	-58	-11	4.76	45
R. Middle Occipital Gyrus Правая средняя затылочная извилина	36	-82	10	4.35	42

**R–E (Негативные) > R–E (Нейтральные)**

Мозговые структуры внутри кластера	Координаты пиков в пространстве MNI			t-критерий	Размер кластера (в вокселях)
	X	Y	Z		
R. Middle Frontal Gyrus — Orbital Part Правая средняя лобная извилина, орбитальная часть	39	50	-11	6.16	807
R. Middle Frontal Gyrus Правая средняя лобная извилина	42	41	25	5.45	
R. Gyrus Rectus Правая прямая извилина	15	23	-11	4.87	
R. Superior Temporal Gyrus Правая верхняя височная извилина	63	-10	1	7.48	505
R. Middle Temporal Gyrus Правая средняя височная извилина	66	-22	-11	7.11	
R. Superior Temporal Pole Правый верхний височный полюс	57	8	-11	5.26	
R. Inferior Temporal Gyrus Правая нижняя височная извилина	60	-22	-23	5.07	
L. Middle Frontal Gyrus Левая средняя лобная извилина	-31	51	5	5.35	458
L. Superior Frontal Gyrus Левая верхняя лобная извилина	-33	59	1	5.08	
L. Middle Frontal Gyrus — Orbital Part Левая средняя лобная извилина, орбитальная часть	-42	59	-5	3.66	
R. Inferior Parietal Lobule Правая нижняя теменная доля	51	-46	40	9.93	321
R. Angular Gyrus Правая угловая извилина	42	-49	32	4.99	
L. Inferior Parietal Lobule Левая нижняя теменная доля	-45	-52	44	5.91	252
L. Angular Gyrus Левая угловая извилина	-39	-49	34	5.10	
R. Middle Occipital Gyrus Правая средняя затылочная извилина	39	-85	4	4.30	106
L. Cuneus Левый клин	-3	-82	22	4.84	95
R. Calcarine Sulcus Правая шпорная борозда	6	-79	7	4.02	
R. Cuneus Правый клин	6	-85	28	3.74	
L. Middle Temporal Gyrus	-67	-28	-3	4.35	66

Левая средняя височная борозда					
L. Superior Temporal Gyrus Левая верхняя височная извилина	-57	-10	1	3.89	
L. Caudate Левое хвостатое ядро	-18	-4	23	5.38	55

**R–E (Нейтральные) > R–E (Негативные)**

Мозговые структуры внутри кластера	Координаты пиков в пространстве MNI			t-критерий	Размер кластера (в вокселях)
	X	Y	Z		
R. Middle Temporal Gyrus Правая средняя височная извилина	52	-67	7	12.58	634
R. Superior Temporal Gyrus Правая верхняя височная извилина	58	-44	14	5.67	
L. Middle Occipital Gyrus Левая средняя затылочная извилина	-48	-73	10	10.62	558
L. Middle Temporal Gyrus Левая средняя височная извилина	-42	-67	13	10.62	
L. Superior Frontal Gyrus — Medial Part Левая верхняя лобная извилина, медиальная часть	3	57	20	6.97	272
R. Middle Temporal Gyrus Правая средняя височная извилина	54	-4	-17	6.31	157
R. Hippocampus Правый гиппокамп	21	-4	-14	6.07	
R. Inferior Frontal Operculum Правая нижняя лобная покрывка	33	11	31	4.60	110
R. Inferior Frontal Gyrus — pars triangularis Правая нижняя лобная извилина, треугольная часть	48	23	22	4.30	
R. SupraMarginal Gyrus Правая супрамаргинальная извилина	66	-22	28	5.52	65
L. Insula Левый островок	-28	12	-18	5.06	60
L. Superior Temporal Pole Левый верхний височный полюс	-42	14	-23	3.39	
R. Inferior Frontal Gyrus — pars triangularis Правая нижняя лобная извилина, треугольная часть	54	29	4	5.35	53
L. SupraMarginal Gyrus Левая супрамаргинальная извилина	-60	-31	28	4.82	42

R. Fusiform Gyrus Правая веретенообразная извилина	27	-67	-5	4.77	31
L. Lingual Gyrus Левая язычная извилина	-24	-67	-8	4.48	28
L. Fusiform Gyrus Левая веретенообразная извилина	-33	-73	-11	3.64	
R. Fusiform Gyrus Правая веретенообразная извилина	42	-52	-20	5.29	26
L. Superior Temporal Gyrus Левая верхняя височная извилина	-54	-4	-14	4.60	25
R. Gyrus Rectus Правая прямая извилина	1	50	-15	4.11	
R. Medial Surface of the Frontal Lobe — Orbital Part Правая медиальная поверхность лобной доли, орбитальная часть	6	62	-11	3.69	

**R–E (Нейтральные) > R–E (Позитивные)**

Мозговые структуры внутри кластера	Координаты пиков в пространстве MNI			t-критерий	Размер кластера (в вокселях)
	X	Y	Z		
R. Middle Temporal Gyrus Правая средняя височная извилина	51	-67	10	12.05	970
R. Superior Temporal Gyrus Правая верхняя височная извилина	63	-46	16	7.79	
R. SupraMarginal Gyrus Правая супрамаргинальная извилина	51	-40	16	6.64	
R. Fusiform Gyrus Правая веретенообразная извилина	27	-73	-5	4.30	
R. Precuneus Правое предклинье	6	-55	40	7.50	629
L. Posterior Cingulate Cortex Левая задняя поясная кора	0	-40	31	5.44	
R. Cuneus Правый клин	21	-73	34	3.41	
L. Middle Occipital Gyrus Левая средняя затылочная извилина	-48	-73	10	10.36	551
L. Middle Temporal Gyrus Левая средняя височная извилина	-45	-49	16	4.67	
L. Superior Frontal Gyrus — Medial Part Левая верхняя лобная извилина, медиальная часть	3	56	31	5.51	198
R. Superior Frontal Gyrus — Medial Part	4	63	20	5.47	

Правая верхняя лобная извилина, медиальная часть					
L. Superior Frontal Gyrus Левая верхняя лобная извилина	-12	62	22	4.11	
R. Superior Temporal Pole Правый верхний височный полюс	39	5	-20	5.18	179
R. Superior Frontal Gyrus — Orbital Part Правая верхняя лобная извилина, орбитальная часть	21	14	-20	5.11	
R. Superior Temporal Gyrus Правая верхняя височная извилина	54	-7	-14	4.89	
R. Hippocampus Правый гиппокамп	24	-16	-11	4.71	
R. Middle Temporal Gyrus Правая средняя височная извилина	53	5	-23	4.04	
R. Amygdala Правое миндалевидное тело	24	5	-20	3.98	
L. Middle Occipital Gyrus Левая средняя затылочная извилина	-21	-100	13	7.81	65
L. Superior Occipital Gyrus Левая верхняя затылочная извилина	-9	-97	7	4.47	
L. Superior Temporal Pole Левый верхний височный полюс	-33	5	-20	4.50	55
L. Insula Левый островок	-24	11	-20	4.31	
L. Middle Temporal Pole Левый средний височный полюс	-40.5	9.5	-27.5	4.28	
R. Superior Occipital Gyrus Правая верхняя затылочная извилина	24	-94	19	5.84	41
R. Fusiform Gyrus Правая веретенообразная извилина	42	-52	-20	6.24	38

## ПРИЛОЖЕНИЕ 12.

**Результаты дополнительного статистического анализа на основе параметрического плана обработки данных фМРТ для периода запечатления информации в РП.**

*Примечание:* Для каждого контраста первыми приведены кластеры наибольшего объема, координаты пиков расположены по убыванию величины t-критерия. Применена поправка на множественные сравнения FDR на уровне кластеров,  $p < 0.05$ ,  $q < 0.05$ . Порог на уровне вокселей  $p < 0.001$ . Координаты пространства MNI.

**А. Положительная корреляция с параметром «Валентность».**

Мозговые структуры внутри кластера	Координаты пиков в пространстве MNI			t-критерий	Размер кластера (в вокселях)
	X	Y	Z		
L. Precuneus Левое предклинье	0	-55	40	10,17	2030
R. Superior Occipital Gyrus Правая средняя затылочная извилина	24	-97	16	8,62	2030
L. Middle Occipital Gyrus Левая средняя затылочная извилина	-9	-100	1	7,01	2030
L. Superior Occipital Gyrus Левая верхняя затылочная извилина	-18	-100	13	6,87	2030
R. Calcarine Sulcus Правая шпорная борозда	15	-91	4	5,64	2030
L. Posterior Cingulate Cortex Левая задняя поясная кора	0	-37	25	5,22	2030
R. Middle Cingulate Cortex Правая средняя поясная кора	3	-19	31	5,13	2030
L. Calcarine Sulcus Левая шпорная борозда	3	-91	4	4,75	2030
L. Lingual Gyrus Левая язычная извилина	-9	-61	-5	4,40	2030
L. Postcentral Gyrus Левая постцентральная извилина	-21	-43	52	3,87	2030
Cerebellum Vermis IV/V Червь мозжечка IV/V	3	-61	1	3,65	2030
L. Cuneus Левый клин	0	-82	16	3,53	2030
R. Middle Temporal Gyrus Правая средняя височная извилина	51	-70	1	11,40	1079



R. Superior Temporal Gyrus Правая верхняя височная извилина	60	-46	16	7,86	1079
R. SupraMarginal Gyrus Правая супрамаргинальная извилина	48	-34	25	5,61	1079
R. Inferior Occipital Gyrus Правая нижняя затылочная извилина	33	-79	-8	4,82	1079
L. Middle Occipital Gyrus Левая средняя затылочная извилина	-48	-73	10	9,40	768
L. Angular Gyrus Левая угловая извилина	-39	-58	40	5,32	768
L. Rolandic Operculum Оперкулярный отдел левой роландовой борозды	-30	-43	19	4,49	768
L. SupraMarginal Gyrus Правая супрамаргинальная извилина	-40,5	-44,5	22	4,32	768
L. Insula Левый островок	-33	-37	25	4,29	768
L. Superior Temporal Gyrus Левая верхняя височная извилина	-54	-46	13	4,08	768
R. Inferior Parietal Lobule Правая нижняя теменная доля	48	-58	49	4,80	210
R. Angular Gyrus Правая угловая извилина	51	-58	37	4,47	210
L. Middle Frontal Gyrus Левая средняя лобная извилина	-30	59	7	5,12	175
L. Anterior Cingulate Cortex Левая передняя поясная кора	-15	44	7	4,37	175
L. Medial Surface of the Frontal Lobe — Orbital Part Правая медиальная поверхность лобной доли, орбитальная часть	-6	51,5	-5	4,15	175
R. Hippocampus Правый гиппокамп	21	-19	-11	4,86	58
R. Parahippocampal Gyrus Правая парагиппокампальная извилина	18	-16	-23	3,77	58

**Б. Отрицательная корреляция с параметром «Валентность».**

Мозговые структуры внутри кластера	Координаты пиков в пространстве MNI			t-критерий	Размер кластера (в вокселях)
	X	Y	Z		

L. Middle Occipital Gyrus Левая средняя затылочная извилина	-36	-88	19	8,35	239
L. Superior Occipital Gyrus Левая верхняя затылочная извилина	-24	-73	37	3,89	239
R. Middle Occipital Gyrus Правая средняя затылочная извилина	40,5	-83,5	20,5	8,05	220
R. Fusiform Gyrus Правая веретенообразная извилина	30	-40	-14	8,53	213
L. Fusiform Gyrus Левая веретенообразная извилина	-30	-46	-11	8,48	173
L. Inferior Temporal Gyrus Левая нижняя височная извилина	-46,5	-62,5	-6,5	7,08	166
L. SupraMarginal Gyrus Левая супрамаргинальная извилина	-57	-28	34	5,48	82
L. Postcentral Gyrus Левая постцентральная извилина	-39	-34	43	3,57	82

**Результаты дополнительного статистического анализа на основе параметрического плана обработки данных фМРТ для первых 4 секунд периода удержания в РП информации.**

***Отрицательная корреляция с параметром «Валентность».***

*Примечание:* Для каждого контраста первыми приведены кластеры наибольшего объема, координаты пиков расположены по убыванию величины t-критерия. Применена поправка на множественные сравнения FDR на уровне кластеров,  $p < 0.05$ ,  $q < 0.05$ . Порог на уровне вокселей  $p < 0.001$ . Координаты пространства MNI.

Мозговые структуры внутри кластера	Координаты пиков в пространстве MNI			t-критерий	Размер кластера (в вокселях)
	X	Y	Z		
L. Middle Occipital Gyrus Левая средняя затылочная извилина	-21	-97	16	5,21	415
L. Inferior Parietal Lobule Левая нижняя теменная доля	-39	-40	34	4,36	415
L. Angular Gyrus Левая угловая извилина	-39	-61	25	4,28	415
L. Precuneus Левое предклинье	-15	-58	64	3,91	415
L. Superior Parietal Lobule Левая верхняя теменная доля	-18	-67	58	3,84	415
R. Inferior Temporal Gyrus Левая нижняя височная извилина	57	-52	-5	5,57	384

R. Superior Temporal Gyrus Правая верхняя височная извилина	57	-37	10	5,17	384
R. Middle Temporal Gyrus Правая средняя височная извилина	54	-61	13	5,16	384
R. SupraMarginal Gyrus Правая супрамаргинальная извилина	60	-34	28	3,59	384
L. Middle Temporal Gyrus Левая нижняя височная извилина	-57	-64	7	4,83	151
L. Middle Occipital Gyrus Левая средняя затылочная извилина	-48	-76	11,5	4,33	151
R. Middle Cingulate Cortex Правая задняя поясная кора	3	-22	34	6,16	106
L. Middle Cingulate Cortex Левая средняя поясная кора	-6	-31	43	4,38	106
L. Posterior Cingulate Cortex Левая задняя поясная кора	-6	-37	28	3,59	106
R. Posterior Cingulate Cortex Правая задняя поясная кора	9	-34	28	3,34	106
R. Middle Temporal Gyrus Правая средняя височная извилина	51	-25	-5	6,40	99
R. Insula Правый островок	36	-19	1	3,97	99
R. Fusiform Gyrus Правая веретенообразная извилина	45	-34	-14	3,52	99
R. Middle Occipital Gyrus Правая средняя затылочная извилина	39	-85	10	4,51	83
R. Lingual Gyrus Правая язычная извилина	7,5	-58	2,5	4,28	52
L. Calcarine Sulcus Левая шпорная борозда	-6	-59,5	5,5	3,88	52
R. Precuneus Правое предклинье	12	-61	37	4,29	46
R. Inferior Frontal Gyrus — pars triangularis Правая нижняя средняя лобная извилина – треугольная часть	43,5	35	26,5	4,22	45