

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)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата психологических наук

Москва — 2019

Работа выполнена в лаборатории нейрофизиологии когнитивной деятельности Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института возрастной физиологии Российской академии образования

Научный руководитель:	доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАО Мачинская Регина Ильинична
Официальные оппоненты:	Михайлова Елена Семеновна доктор биологических наук, главный научный сотрудник Лаборатории физиологии сенсорных систем ФГБУН Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН
-	Кисельников Андрей Александрович кандидат психологических наук, старший научный сотрудник кафедры психофизиологии факультета психологии, ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»
Ведущая организация:	ФГБОУ ВО «Ярославский государственный университет им. П.Г.Демидова»

Защита состоится «26» декабря 2019 года в 13.00 часов на заседании диссертационного совета Д002.016.03 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института психологии Российской академии наук (ИП РАН) по адресу: 129366, Москва, ул. Ярославская, д. 13, корп. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института психологии Российской академии наук (ИП РАН): www.ipras.ru.

Автореферат разослан «23» октября 2019 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат психологических
наук



Никитина Елена Альфредовна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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; Nur 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. Кортикальные 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 дезорганизирующий 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 окраски 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 вычлнить 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 Vi-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.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

Во введении к диссертации обосновывается актуальность исследования, его теоретическая и практическая значимость, указываются цель и задачи исследования и определяются его объект и предмет, формулируются положения, выносимые на защиту.

Глава 1 «Функциональная организация и мозговое обеспечение рабочей памяти» состоит из трёх разделов.

В разделе «Рабочая память как когнитивная функция» кратко изложена эволюция психологических и психофизиологических концепций кратковременной и долговременной памяти и анализируется формирование представления о РП как особом виде памяти и ее специфике по сравнению с кратковременной памятью. Рассматриваются модели Н. Во и Д. Нормана (Waugh, Norman, 1965), Р. Аткинсона и Р. Шиффрина (Atkinson, Shiffrin, 1968), а также выступающая в качестве альтернативы теории двойственности памяти теория уровневой обработки информации Ф. Крейка и Р. Локхарта (Craik, Lohhart, 1972). Рассматривается работа Д. Миллера, Ю. Галантера и К. Прибрама (Miller et al., 1960), в которой вводится термин «рабочая память» для обозначения памяти, используемой для планирования или коррекции поведения.

Раздел «Развитие представлений о функциональной организации рабочей памяти» посвящен анализу различных моделей РП. Современное представление как о функциональной организации, так и о нейрофизиологической основе РП базируется на модели, предложенной А. Бэддели и Г. Хитчем (Baddeley, Hitch, 1974, 2000; Baddeley, 2003). Эта модель в самой поздней её версии включает центральный управляющий механизм, два блока (буфера) для временного хранения информации (фонологическая петля и визуально-пространственный блокнот) и интерфейс для взаимодействия трех перечисленных компонентов — «эпизодический буфер».

Альтернативное представление о РП и её месте среди других когнитивных функций разработано Н. Коуэном (Cowan, 2008). Эта модель РП не предполагает существование специализированных временных хранилищ. Внутренние репрезентации формируются на основе удержания в поле внимания всей необходимой для решения актуальной задачи информации, в том числе, актуализированных долговременных следов.

Анализ данных о функциональной организации РП позволяет сделать вывод о ее тесной связи с управляющими функциями мозга, ключевой роли в обеспечении когнитивных функций и когнитивном развитии.

В разделе «Мозговое обеспечение рабочей памяти» рассмотрены взгляды на мозговое обеспечение РП. Изначально А. Бэддели и Г. Хитч (Baddeley, Hitch, 1974) построили свою модель РП из виртуальных функциональных компонентов; данных о морфологическом и нейрофизиологическом субстрате этих компонентов в то время ещё накоплено не было.

Основа современного представления о мозговом обеспечении РП — его распределенный характер (Christophel et al., 2017). Кроме корковых зон, входящих во фронто-париетальные сети внимания (различные области префронтальной и теменной коры) и сенсорно-специфических корковых зон, в мозговом обеспечении РП принимают участие базальные ядра, гиппокамп (Gazzaley et al., 2004; Nee, D'Esposito, 2015; Moore et al., 2013), а также области, лежащие вне больших полушарий, в частности, дорсомедиальные и передние ядра таламуса (de Bourbon-Teles et al., 2014; Aggleton et al., 2010; Corbetta, Shulman, 2002; Watanabe, Funahashi, 2012).

В большом количестве исследований показано, что мозговое обеспечение РП зависит от сенсорной модальности информации, которая предлагается в качестве материала для когнитивных задач и характере её обработки (Nee, D'Esposito, 2015; Ranganath et al., 2004; Absatova, Kurgansky, 2016; Li et al., 2014). При этом независимо от характера стимулов, дизайна эксперимента и других параметров особую роль в мозговом обеспечении РП играет префронтальная кора (D'Esposito, Postle, 1999; Barbey et al., 2013).

Глава 2 «Влияние эмоциональной окраски стимулов на функциональную организацию рабочей памяти» посвящена краткому обзору представлений о роли эмоций в осуществлении когнитивных функций и более частному вопросу — влиянию на эффективность РП эмоциональной окраски информации. Теоретическая и методологическая сложность этого вопроса объясняется некоторой искусственностью самой его постановки: эмоции и когнитивные функции являются неотъемлемыми друг от друга компонентами одного адаптационного механизма, их развитие взаимосвязано как в фило-, так и в онтогенезе. Первый раздел главы 2 «Когнитивные функции и эмоции» посвящён общим вопросам взаимосвязей и взаимодействия когнитивных функций и эмоций в обеспечении поведения, способствующего адаптации организма к условиям окружающей среды. В нем приведены данные о корковых и подкорковых структурах, задействованных в мозговом обеспечении эмоций и когнитивных функций. Далее кратко изложены основные теории, рассматривающие когнитивные функции и эмоции как общий комплекс. Согласно психоэволюционной теории эмоций Р. Плутчика (Plutchik, 1962), для возникновения эмоции необходимо распознавание стимула, его когнитивный анализ. В двухфакторной теории эмоций С. Шехтер и Дж. Зингер (Schachter, Singer, 1962), напротив, когнитивная интерпретация стимула следует за физиологическим возбуждением, и эмоция определяется как сочетание физиологической реакции и когнитивной интерпретации ситуации.

В своих работах Ю.И. Александров с коллегами (Alexandrov, Sams, 2005; Александров, 2006; Александров, 2009; Александров, 2011) предложили более интегрированную концептуальную модель эмоций и сознания. В рамках данной модели сознание и эмоции являются характеристиками разных, одновременно актуализируемых уровней системной организации поведения, представляющих собой трансформированные этапы развития. Концепция Ю.И. Александрова позволяет рассматривать когнитивные процессы и эмоции как различные

компоненты функциональных систем мозга, реализующих сложную, в том числе, произвольную и интеллектуальную деятельность.

В разделе «Влияние эмоций на эффективность рабочей памяти» изложены данные о возможности как негативного (Perlstein et al., 2002; Mather et al., 2006; Dolcos et al., 2008), так и позитивного влияния эмоциональных состояний на РП (Osaka et al., 2013; Erk et al., 2007). Приводятся данные о том, что направленность влияния эмоций на эффективность РП может зависеть от релевантности эмоций когнитивной задаче (Hur et al., 2016).

Раздел «Влияние эмоций на мозговое обеспечение рабочей памяти» содержит анализ данных фМРТ и ЭЭГ исследований, а также других работ, в которых изучался мозговой субстрат РП. С точки зрения влияния эмоций на мозговое обеспечение РП ключевым направлением исследований можно считать изучение активации префронтальных зон коры при удержании в РП информации различной эмоциональной окраски в сочетании с оценкой эффективности РП. Так, Дж. Р. Грей с коллегами показали, что для активного удержания эмоционально окрашенной информации в РП важно участие дорсомедиальных участков префронтальной коры (DLPFC) (Gray et al., 2002). Приводятся также ссылки на исследования, в которых показано, что, с одной стороны, эффективность РП зависит от активации DLPFC, а с другой стороны, активация DLPFC зависит от эмоциональных процессов, в частности, снижается в случае переживания негативных эмоций (Gray, Burgess, 2004; Perlstein et al., 2002; Bogdanov, Schwabe, 2016). Кроме того, показано (Erk et al., 2007), что увеличение сложности когнитивной задачи может привести к снижению уровня эмоциональной активации. Результаты, собранные в данном разделе, иллюстрируют сложность и неоднозначность влияния эмоциональной окраски стимулов на эффективность и мозговое обеспечение РП, в том числе, по причине взаимного характера влияния РП и эмоций ввиду конкуренции за фокус внимания.

Глава 3 «Материалы и методы исследования» содержит описание методических аспектов исследования. В разделе «Организация экспериментального исследования» приведены характеристики экспериментальных выборок, описан дизайн экспериментов и обоснован выбор изображений, которые использовались в качестве материала для решения когнитивной задачи.

Итоговая 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. 40 участников ЭЭГ исследования приняли участие также в фМРТ исследовании.

В качестве источников изображений использовались 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), содержащие стандартизированные эмоционально окрашенные изображения. Всего было отобрано 240 изображений различной эмоциональной валентности, которые были апробированы в предварительном исследовании.

В этом разделе также приводится процедура проведения экспериментов. Испытуемым предлагалось сравнить два последовательно предъявляемых изображения (эталонное из базы и тестовое). Это распространенная методика экспериментального исследования РП (задача обнаружения изменений, *change detection task*), была предложена в работе С. Лак и И. Вогель (Luck, Vogel, 1997). Временная последовательность событий в одной пробе эксперимента представлена на рисунке 1.



Рис.1. Временная последовательность событий в одной пробе эксперимента.

После сравнения 30 пар изображений испытуемым предлагалось отдохнуть в течение двух-трёх минут, затем начиналась новая серия аналогичных задач. Каждая сессия состояла из четырех таких серий, таким образом, в рамках каждой сессии испытуемому предлагалось в общей сложности 120 задач.

Каждому испытуемому предлагалось принять участие в двух сессиях эксперимента: с параллельной записью ЭЭГ и с параллельной фиксацией фМРТ. Часть данных пришлось исключить из-за большого количества помех, поэтому итоговые выборки для анализа данных ЭЭГ и фМРТ не совпадают.

В разделе «Оборудование и параметры сбора данных» приводится описание оборудования (томографа Siemens Avanto и установки ЭЭГ) и параметров сбора данных, которые использовались для дальнейшей обработки и анализа.

С помощью томографа регистрировались функциональные и вспомогательные анатомические изображения головного мозга. Регистрировалось по 23 среза, содержащих по 64×64 изотропических воксела со стороной 3.2 мм. Срезы были ориентированы параллельно плоскости, проходящей через переднюю и заднюю комиссуры. В диапазон охвата

попадали лобные, теменные, затылочные доли, миндалевидное тело. Проводилось от одного до четырех подходов регистрации функциональных данных для каждого испытуемого. За каждый подход (продолжительностью 16 минут) регистрировалось 481 функциональное изображение. Вспомогательные анатомические изображения регистрировались с помощью импульсных последовательностей MPRAGE (T1-взвешенных изображений) и gre_fieldmap (карт неоднородности магнитного поля).

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

Эксперименты с записью ЭЭГ проходили в помещении, изолированном от звуков и света. Испытуемый в шлеме для регистрации ЭЭГ HydroCel GSN (HCGSN) сидел в кресле на расстоянии 1 м от монитора. Эталонные и тестовые изображения предъявлялись на черном фоне монитора с частотой кадровой развертки 60 Гц, угловые размеры изображений составляли 9.14°. Ответы испытуемые давали путем нажатия на кнопки джойстика (Genius, Usb-07) (одну кнопку требовалось нажать, если эталонное и тестовое изображения совпадают, другую — если различаются).

Экспериментальная установка для регистрации ЭЭГ параллельно с фиксацией поведенческих данных состояла из объединенных по протоколу TCP/IP двух компьютеров. Один из них был частью 128-канальной электроэнцефалографической системы EGI 300 (Electrical Geodesics, Inc., США), а второй использовался для предъявления стимулов и фиксации нажатий на кнопки. Предъявление стимулов, регистрация поведенческих параметров и запись ЭЭГ производились в автоматическом режиме с помощью специальной программы EEGExProc, разработанной С.Д. Дьяченко.

ЭЭГ регистрировалась в частотной полосе 0.5 – 70 Гц от 128 электродов с вертексным референтным электродом, частота оцифровки составляла 250 Гц.

В разделе «Первичная обработка и статистический анализ данных» описана процедура предварительной и последующей статистической обработки поведенческих данных, а также данных фМРТ и ЭЭГ для дальнейшего их анализа.

Статистическая обработка поведенческих параметров (ППО - процента правильных ответов и ВР – времени реакции) выполнялась с помощью общей схемы линейного анализа (GLM), эквивалентной дисперсионному анализу по схеме с повторными измерениями.

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. При регистрации ЭЭГ и проведении фМРТ-сканирования испытуемые находились в неодинаковых условиях (положение тела, уровень шума и т.д.). Чтобы проанализировать возможное влияние этого фактора, был проведен анализ согласованности поведенческих данных (*data*

consistency), вычислена линейная корреляция ППО и ВР для каждого испытуемого в двух сессиях (ЭЭГ и фМРТ). Так как корреляция оказалась достоверной, был проведен совместный анализ поведенческих данных, полученных в фМРТ- и ЭЭГ-сессиях.

Анализ индивидуальных данных фМРТ производился методом общей линейной модели с помощью программного пакета SPM8. Групповые данные строили на основе индивидуальных с использованием модели случайных эффектов с помощью GLMflex2. Карты активации участков мозга строились на основе одностороннего t-критерия.

В модели, которая применялась для анализа индивидуальных данных, 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:

- 1) запечатление предъявляемого эталонного стимула (4 сек.);
- 2) первые четыре секунды периода удержания;
- 3) пятая и шестая секунда периода удержания («чистый» период удержания, свободный от следа BOLD-сигнала при предъявлении стимула);
- 4) последние секунды периода удержания (3.5-5 сек.);
- 5) извлечение информации из РП, сличение тестового стимула с эталонным (3 сек.).

При анализе ЭЭГ данных использовались только пробы, в которых испытуемые решали когнитивную задачу успешно. Очищенные от артефактов (на основе визуального экспертного анализа кривых) участки ЭЭГ преобразовывались в сигналы в отдельных элементарных объемах корковой ткани (вокселах). Сигналы в вокселах вычислялись с помощью метода минимальной нормы (*minimum norm estimates*, MNE) с использованием программного пакета SPM8.

Точное положение электродов для каждого испытуемого не было известно в данном эксперименте, поэтому локализация отведений рассчитывалась с помощью модели черепа и головного мозга (ICBM 152, часть системы SPM8) и усредненных координат сенсоров шлема HydroCel GSN. Из всего множества сигналов в отдельных вокселах отбирались соответствующие исследуемым областям (*regions of interest*, ROI). Выбор ROI был произведен на основании данных фМРТ, полученных у тех же испытуемых в сессии с параллельным фМРТ-сканированием.

Для каждого из пяти односторонних Т-контрастов (негативные стимулы vs. нейтральные; позитивные vs. нейтральные; нейтральные vs. позитивные; нейтральные vs. негативные; негативные vs. позитивные) были определены значимые 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 в большой степени пересекавшихся кластеров, полученных для разных контрастов, отбирался один. В обработку данных были включены источники электрической активности коры, находящиеся вблизи точек, определенных как центры масс

отобранных кластеров активации. Для определения координат центра масс кластера активации использовался атлас AAL (Automated Anatomical Labeling) (Tzourio-Mazoyer et al., 2002), пакеты статистической обработки данных фМРТ и средства визуализации Marsbar (Brett et al., 2002) и FIVE (<http://mrtools.mgh.harvard.edu/>). Воксели внутри шара с радиусом 10 мм, центр которого соответствовал центру ROI (обычно от 5 до 12 вокселей), рассматривались как принадлежащие этой ROI.

При дальнейшем анализе функциональных связей каждая ROI представлялась одним характеристическим сигналом, который выбирался с помощью метода главных компонент (Principal Component Analysis, PCA). Все множество таких характеристических сигналов образовывало многоканальную запись низкой размерности (по числу ROI) в пространстве источников ЭЭГ.

Для несмещенной оценки функциональных корковых связей использовалась следующая процедура. Все десятиканальные отрезки (по числу ROI), очищенные от искажений, разбивались на последовательные (не перекрывающиеся) интервалы длиной по 200 мс (50 отсчетов). В результате для каждого сочетания «испытуемый/период экспериментальной пробы» было получено определенное количество фрагментов длиной 200 мс (по три группы фрагментов для каждой пробы: для периода ожидания эталонного стимула, для периода удержания информации в РП и для периода отдыха между пробами).

Для всех испытуемых в каждой пробе была выбрана одинаковая базовая суммарная длительность безартефактной ЭЭГ, равная 2 сек. (десять сегментов по 200 мс). Для каждого множества из десяти 200-миллисекундных сегментов вычислялись коэффициенты векторной авторегрессионной модели (VAR-модели) 14-го порядка по методу, предложенному в (Cui et al., 2008).

Полученные коэффициенты векторной авторегрессии использовались для вычисления функции когерентности (Курганский, 2010). При этом количество оценок для каждого испытуемого в каждом экспериментальном условии равнялось количеству двухсекундных отрезков, которые удалось составить из соответствующего множества 200-миллисекундных фрагментов. Эти оценки усреднялись и, таким образом, в каждом экспериментальном условии каждый испытуемый характеризовался одним набором функций когерентности. Описанная выше процедура оценки когерентности была необходима для исключения неодинакового статистического смещения, возникающего при сравнении оценок, полученных для временных отрезков разной длительности (Курганский, 2010). Дальнейшему статистическому анализу подвергались значения когерентности, усредненные 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 (лямбда Уилкса).

В главе 4 «Влияние эмоциональной окраски изображений на эффективность зрительной рабочей памяти. Анализ точности и скорости решения когнитивной задачи» представлены результаты анализа поведенческих

данных, полученных в фМРТ и ЭЭГ сессиях и их обсуждение. Раздел «Сравнение показателей эффективности зрительной рабочей памяти в ЭЭГ и фМРТ сессиях эксперимента» содержит изложение результатов анализа ППО и ВР для экспериментов в разных условиях (с параллельной регистрацией ЭЭГ и фМРТ) с использованием зрительных сцен различной эмоциональной окраски.

Результаты дисперсионного анализа показали, что фактор УСЛОВИЕ (ЭЭГ или фМРТ) не оказывает статистически значимого влияния ни на ВР, ни на ППО, а также не демонстрирует взаимодействия с фактором ВАЛЕНТНОСТЬ (положительная, нейтральная или негативная эмоциональная окраска стимулов). При этом среднее ВР в фМРТ сессии составило 1595.08 ± 185.38 мс, в ЭЭГ сессии – 1571 ± 219.21 мс., средний ППО в фМРТ сессии составил 78.11 ± 5.90 %, в ЭЭГ сессии – 79.57 ± 5.75 %.

Поскольку испытуемые продемонстрировали высокую корреляцию ППО и ВР, полученных в двух сессиях (ЭЭГ и фМРТ), данные двух сессий анализировались совместно.

В разделе «Сравнение показателей эффективности зрительной рабочей памяти при различной эмоциональной окраске изображений» представлены результаты, полученные при объединении поведенческих данных ЭЭГ и фМРТ сессий. Дисперсионный анализ выявил значимое влияние эмоциональной окраски изображений на оба показателя эффективности зрительной РП.

Средние значения и стандартное отклонение ППО для трех валентностей изображений представлены в таблице 1. Минимальная точность наблюдалась при сравнении изображений с негативной эмоциональной валентностью, максимальная – при сравнении нейтральных изображений. 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 сравнением нейтральных и позитивно окрашенных изображений значимых различий в точности решения задачи выявлено не было ($p = 0.474$).

Таблица 1. 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

Средние значения и стандартное отклонение ВР для трех валентностей изображений представлены в таблице 2. 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 2. Дескриптивная статистика ВР при удержании в РП изображений с разной эмоциональной окраской.

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

Таким образом, максимальной эффективностью РП была в пробах с нейтральными стимулами. В пробах с негативно окрашенными изображениями и ППО, и ВР были ниже, чем в пробах с позитивно окрашенными. При удержании позитивно окрашенных изображений были ниже по сравнению с нейтральными изображениями только скоростные характеристики, и, хотя точность решения когнитивной задачи также снижалась, эти изменения не были статистически значимы.

В разделе «Обсуждение результатов анализа влияния эмоциональной окраски изображений на эффективность зрительной рабочей памяти» обсуждаются результаты, полученные на объединенном массиве данных (в ЭЭГ и фМРТ сессиях).

Согласно литературным данным, высокий уровень эмоционального возбуждения (arousal) создает неоптимальные условия для решения когнитивной задачи (Bradley, Lang, 2007), поэтому для объяснения полученных данных было необходимо учесть и этот фактор. 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 GAPPED.

Таблица 3. Дескриптивная статистика стандартных балльных оценок уровня возбуждения для изображений разной эмоциональной окраски.

Эмоциональная окраска	Среднее значение (в баллах)	Стандартное отклонение
Нейтральная	2,86	0,61
Позитивная	3,73	1,23
Негативная	6,15	0,86

Дисперсионный анализ выявил значимые различия в уровне возбуждения в зависимости от валентности используемых в данном исследовании изображений ($F(2, 237) = 233.23, p < 0.0005$). Парные сравнения показали статистически значимые различия ($ps < 0,0005$) между изображениями всех трех типов валентности. Изображения с негативной валентностью имеют самые высокие показатели возбуждения, с положительной — ниже, и с самыми низкими — нейтральные. Разница между негативными и позитивными изображениями по уровню потенциального эмоционального возбуждения в данном исследовании обусловлена особенностями набора позитивных изображений, в который не включались изображения эротического характера, так как тот же набор стимулов использовался и в экспериментах с подростками,

Вместе с тем, более высокий уровень возбуждения, вызванный негативно окрашенными стимулами, не может рассматриваться в качестве основной причины снижения эффективности РП. Литературные данные 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 удержании негативно окрашенных стимулов по сравнению с нейтральными. 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 свидетельствуют 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» содержит изложение результатов, полученных при анализе данных фМРТ. Данные фМРТ об активации различных участков мозга в период удержания в РП зрительной информации демонстрируют различия топографии активации корковых зон в пробах с использованием изображений различной

эмоциональной валентности (см. Таблицу 4) и в целом соответствуют литературным данным (Gazzaley et al., 2004; Habeck et al., 2005).

Таблица 4. 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. 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 Левая средняя височная борозда	-67	-28	-3	4.35	66
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 Правая верхняя лобная извилина,	4	63	20	5.47	

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

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» и «Уровень возбуждения»), полученные на основе данных таблиц IAPS и GAPERD, 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.

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, на основании имеющихся данных мы можем предположить, что снижение эффективности РП и изменение ее мозговой организации при удержании негативно окрашенной информации по сравнению с удержанием эмоционально нейтральной информации обусловлено совместным влиянием двух факторов — отрицательной валентностью и высоким уровнем эмоционального возбуждения.

При удержании в РП негативно окрашенных изображений нами обнаружена повышенная активация в зоне лобного полюса (BA 10). Лобный полюс является зоной, участвующей в контроле деятельности в ситуации многозадачности (Burgess, 2000; Burgess et al., 2007; Petrides, Pandya, 2004; Gilbert et al., 2006). Мы предполагаем, что активация этого участка коры может быть связана с попыткой испытуемого подавить негативные эмоции, которые воспринимаются как дистрактор, мешающий успешному выполнению задания. Паттерн активации в DLPFC и OFC в нашем исследовании лишь частично совпал с литературными данными (Perlstein et al., 2002): активация в участках DLPFC была обнаружена преимущественно при удержании нейтральных, а активация OFC — при удержании негативно окрашенных изображений. Проведенное фМРТ исследование оставляет открытым вопрос о специфике мозгового обеспечения удержания в РП положительно окрашенной информации.

В главе 6 «Влияние эмоциональной валентности изображений на мозговую организацию зрительной рабочей памяти. Анализ когерентности тета-ритма в пространстве ЭЭГ источников» представлены результаты и обсуждение анализа данных ЭЭГ.

Координаты ROI, выбранные на основе данных фМРТ, различались в правом и левом полушариях, поэтому статистический анализ зависимости функционального взаимодействия корковых зон от факторов эксперимента производился отдельно для каждого полушария. Для данных ЭЭГ мы анализировали влияние следующих внутри-индивидуальных факторов: «условия» (3 уровня: период ожидания эталонного стимула, период удержания информации в РП, период отдыха между пробами), «эмоциональная валентность» (3 уровня: позитивная, негативная, нейтральная) и «локализации пар областей» (10 уровней: все возможные внутриполушарные пары областей).

С помощью дисперсионного анализа когерентности ритмических колебаний тета-диапазона в различные периоды выполнения когнитивной

задачи, нам удалось обнаружить различия корково-корковых функциональных связей по тета-ритму между тремя различными периодами (поддержание неспецифического внимания в ожидании эталонного стимула, удержание в РП репрезентации эталонного стимула и отдых между двумя пробами).

Функциональное взаимодействие корковых зон правого полушария

В правом полушарии степень взаимодействия по тета-ритму корковых зон была выше в период удержания информации в РП, чем в период отдыха при всех типах эмоциональной валентности изображений. Значимые различия (см. рис. 2) для проб со всеми типами эмоциональной валентности стимулов зафиксированы для корковых связей с фокусом в области средней цингулярной коры (rMFG-rMCC, rMTG, rIFG-rMCC).

Также было обнаружено усиление функционального корково-коркового взаимодействия в период ожидания эталонного стимула, когда основная задача испытуемого состояла в концентрации внимания, по сравнению с периодом отдыха. Значимое повышение величины когерентности ($F(1,42) = 8,635$, $p = 0,005$) в период ожидания эталонного стимула ($M = 0,224$, $SD = 0,08$) по сравнению с периодом отдыха ($M = 0,201$, $SD = 0,06$) выявлено для связей пар областей, принадлежащих средней цингулярной и нижнелобной коре (rIFG-rMCC).

При сопоставлении данных ЭЭГ для периода удержания репрезентаций эталонного стимула в РП с данными, полученными в период ожидания эталонного стимула, выявлено значимое усиление функционального взаимодействия по тета-ритму для всех типов эмоциональной валентности стимулов в паре областей, расположенных на латеральной поверхности полушария в нижнелобной и средневисочной коре (rMTG – rIFG). Удержание в РП эмоционально окрашенных изображений сопровождалось также усилением связи по тета-ритму между зонами, расположенными в средней височной и средней лобной извилинах (rMFG — rMTG), как для позитивной, так и для негативной валентностей. Усиление функционального взаимодействия при удержании в РП негативно окрашенных изображений было наиболее обширным и распространялось также на связи нижнетеменной коры и зон, расположенных в средневисочной и нижнелобной извилинах (rMTG — rIPL и rIPL — rIFG). Топография значимого роста когерентности в парах областей правого полушария представлена на рис. 2, нижний ряд схем.

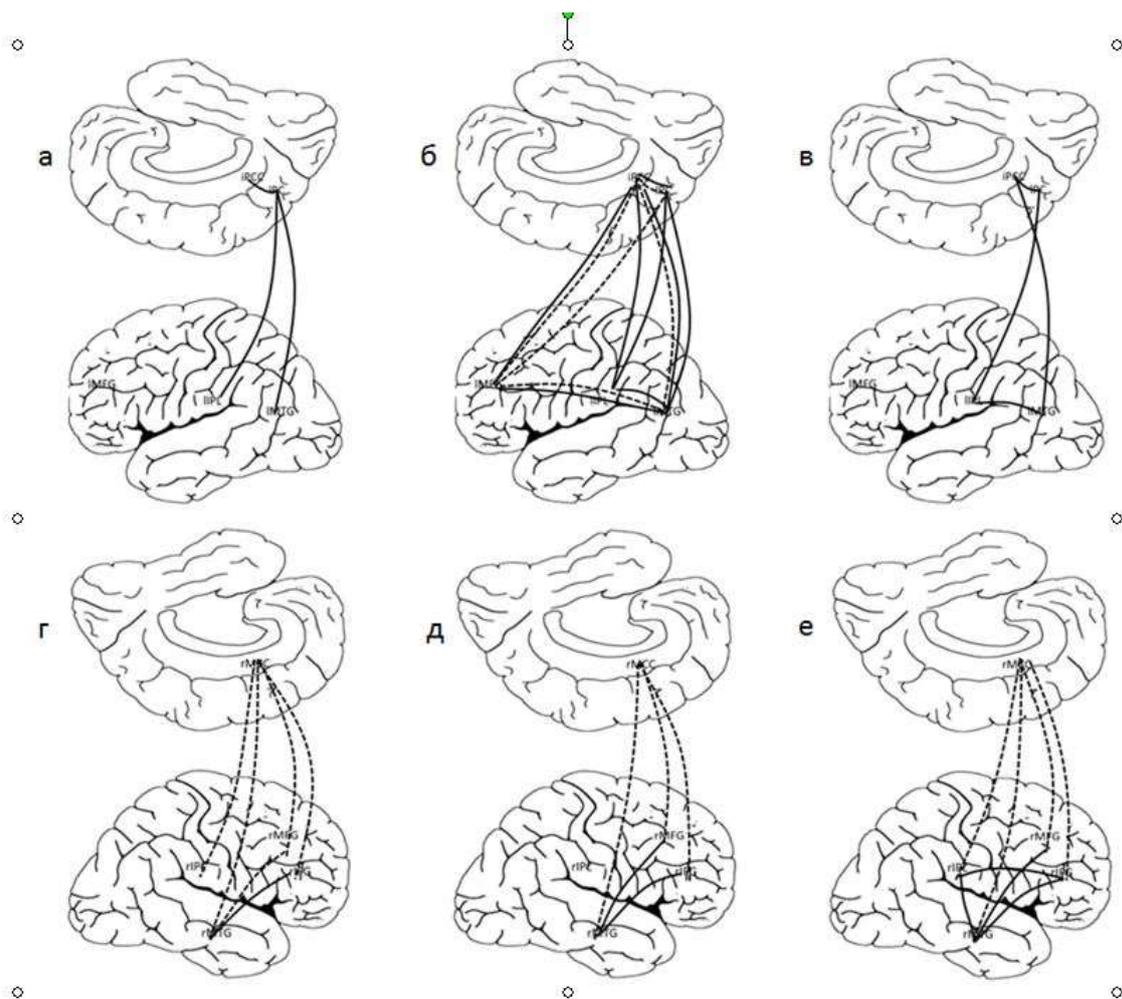


Рис. 2. Топография пар корковых областей, в которых обнаружен значимый рост величины когерентности тета-колебаний в период удержания в РП изображений с нейтральной (а, г), позитивной (б, д) и негативной (в, е) эмоциональной валентностью по сравнению с периодом отдыха (пунктир) и периодом поддержания неспецифического внимания во время ожидания эталонного изображения (сплошная линия). Верхний ряд схем относится к парам областей левого полушария, нижний ряд — к парам областей правого полушария. Линиями соединены пары отведений, для которых были выявлены значимые различия с учетом поправки на множественные сравнения ($p < 0.005$). Значимое снижение КОГ не было выявлено ни в одной паре областей.

Дисперсионный анализ когерентности тета-колебаний в областях *левого полушария* при сравнении периода удержания изображений в РП с периодом отдыха выявил влияние фактора «условие» только для стимулов с позитивной эмоциональной валентностью

Удержание в РП зрительных репрезентаций, имеющих позитивную эмоциональную валентность, сопровождалось ростом интенсивности

функционального взаимодействия по тета-ритму по сравнению с периодом отдыха преимущественно в парах корковых зон с центром в задней цингулярной коре (IPCC) левого полушария.

В отличие от данных, полученных при анализе функциональных связей между корковыми зонами правого полушария, связи в левом полушарии в период удержания информации 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 ($M = 0.519$, $SD = 0.09$) валентностями: $p = 0.05$ 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, состоит в отсутствии роста интенсивности функционального взаимодействия корковых зон в период поддержания неспецифического внимания перед появлением эталонного стимула 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 тета-когерентности, не достигающее значимых различий.

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 (IPCC). Усиление перечисленных связей было характерно только для периода удержания в РП зрительных репрезентаций. Это позволяет предположить, что данные корково-корковые связи преимущественно отражают активацию нейронных сетей, обеспечивающих мнестические процессы.

Полученные результаты позволяют предположить участие в мозговом обеспечении зрительной РП, по крайней мере, двух систем функциональных связей, объединяющих корковые зоны на основе синхронизации их активности по тета-ритму. Эти системы соответствуют функциональным компонентам РП, описанным в работах Р.И. Мачинской и соавт. как мотивационный и мнестический (Мачинская и соавт., 2011, 2014, 2016). Одна система включает активацию лимбических структур, связанных с мотивацией, в том числе, вовлечение 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).

Знак эмоциональной валентности (положительная или негативная) оказывал значимое влияние преимущественно на функциональные связи корковых зон левого полушария.

Анализ внутрикорковых связей по тета-ритму позволил обнаружить влияние эмоциональной валентности изображений на функциональную организацию мнестического компонента РП.

Усиление функциональных связей по тета-ритму в левом полушарии было более выраженным при удержании в РП изображений с позитивной эмоциональной окраской, чем при удержании в РП нейтральных изображений и изображений с негативной эмоциональной окраской. Кроме того, удержание эмоционально окрашенных изображений 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 нашей гипотезы о дополнительном напряжении мнестических процессов при удержании в РП эмоционально окрашенных изображений. А также согласуется с результатами анализа данных фМРТ, которые также свидетельствуют в пользу этой гипотезы.

При этом полученные в исследовании результаты оставляют открытым вопрос о связи наблюдаемых при удержании негативно окрашенных изображений изменений функционального взаимодействия корковых зон по тета-ритму с выраженным отрицательным влиянием негативно окрашенных стимулов на эффективность РП. Логично предположить, что отрицательные эмоции снижают эффективность управляющего компонента РП, который обеспечивает избирательную активацию внутренних репрезентаций, необходимую для успешного функционирования РП. Проверка этого предположения, учитывая данные ЭЭГ о функциональной организации управляющего компонента РП, требует проведения дополнительного анализа полученных данных, включающего оценку когерентности других (более быстрых) ритмических составляющих ЭЭГ.

В заключении подведены итоги работы, выделены наиболее важные результаты и возможные направления дальнейших исследований. В частности, отмечается, что полученные нами данные о различном влиянии эмоций на мнестический и мотивационный компоненты РП, а также об активации в зоне лобного полюса при удержании в РП зрительных сцен с негативной эмоциональной окраской вносят вклад в понимание взаимодействия эмоций и РП и эмоций и когнитивных функций в целом.

По итогам анализа полученных данных и их обсуждения были сделаны следующие **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.

В **Приложении** приведены бланки информированного согласия испытуемых, обязательство о конфиденциальности, перечень критериев включения в исследование, адреса организаций, где проводилось исследование, бланк опросника для определения ведущей руки и таблицы результатов анализа данных фМРТ.

Содержание диссертации отражено в 8 научных публикациях общим объемом 4 п.л. (авторский вклад – 3 п.л.).

Публикации в международных изданиях, цитируемых в базах Scopus и Web of Science и отечественных рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК при Министерстве науки и высшего образования Российской Федерации:

1. **Розовская Р.И.,** Печенкова Е.В., Мершина Е.А., Мачинская Р.И. фМРТ-исследование удержания в рабочей памяти изображений различной эмоциональной валентности. // Психология. Журнал Высшей Школы Экономики. — 2014. — Т. 11, № 1. — С. 27-48.
2. **Розовская Р.И.,** Мачинская Р.И., Печенкова Е.В. Влияние эмоциональной окраски изображений на зрительную рабочую память у взрослых и подростков. // Физиология человека. — 2016. — Т.42, №1. — С. 82-93.
3. Мачинская Р.И., **Розовская Р.И.,** Курганский А.В., Печенкова Е.В. Корково-корковое функциональное взаимодействие при удержании эмоционально окрашенных изображений в рабочей памяти. Анализ когерентности тета-ритма ЭЭГ в пространстве источников. // Физиология человека. — 2016. — Т. 42, № 3. — С. 279-293.

Научные статьи в журналах и сборниках, тезисы докладов:

4. **Розовская Р.И.,** Печенкова Е.В., Мачинская Р.И. Экспериментальная модель для исследования влияния эмоциональной активации на мозговую организацию рабочей памяти. // В сборнике: Когнитивная наука в Москве: новые исследования материалы конференции. — 2013. — С. 252-257.
5. **Розовская Р.И.,** Печенкова Е.В., Мачинская Р.И. Исследование мозговой организации рабочей памяти в процессе обработки эмоционально окрашенной информации. // В сборнике: Материалы XIV Международных чтений памяти Л.С. Выготского. Психология сознания. Истоки и перспективы изучения. — 2013 — Том II., стр. 106-111.
6. **Розовская Р.И.,** Печенкова Е.В., Мершина Е.А., Мачинская Р.И. Особенности мозговой организации рабочей памяти при удержании эмоционально окрашенных изображений. // Конференция, посвященная 85-летию со дня рождения Хомской Е.Д. Психологический факультет МГУ, г. Москва. Тезисы доклада — 2014. — С. 124.

7. **Rozovskaya R.**, Merzhina E., Pechenkova E. How working memory is influenced by processing of emotional information: an event-related fMRI study. // Шестая международная конференция по когнитивной науке, г. Калининград. Сборник тезисов — 2014. — С. 81-83.
8. **Rozovskaya R.**, Pechenkova E. How emotional coloring of stimulus influences on working memory: fMRI study. // Bi-Annual Conference of the International Society for Research on Emotion, Geneva, Swiss. Электронный сборник тезисов — 2015. <https://www.unige.ch/cisa/isre2015/node/89.html>