

**ОРГАНИЗАЦИЯ ФРОНТОСТРИАРНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ  
ПРИ ВОВЛЕЧЕНИИ МОЗГОВОГО ДЕТЕКТОРА ОШИБОК  
В ОБЕСПЕЧЕНИЕ МАНИПУЛЯТИВНЫХ ЛОЖНЫХ  
И ПРАВДИВЫХ ДЕЙСТВИЙ**

© М. В. Киреев,<sup>1,2</sup> А. Д. Коротков,<sup>1</sup> И. А. Котомин,<sup>1</sup> С. В. Медведев<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт мозга человека им. Н. П. Бехтеревой РАН,  
Санкт-Петербург, Россия  
E-mail: max@ihb.spb.ru

<sup>2</sup> Санкт-Петербургский государственный университет,  
Санкт-Петербург, Россия

Настоящая работа посвящена изучению мозговых механизмов сознательных манипулятивных ложных и правдивых действий. Проведенный анализ причинно-следственных связей показал, что реализация и ложных, и правдивых действий, направленных на манипуляцию мнением оппонента, характеризуется восходящим характером взаимовлияний между звеньями лобно-стриарной системы: хвостатые ядра модулировали активность префронтальной коры. Полученный результат подтверждает гипотезу о вовлечении мозгового механизма детекции ошибок при выборе целесообразного варианта действия при реализации манипулятивных действий.

*Ключевые слова:* динамическое причинно-следственное моделирование, лобно-стриарная система, ложь, детектор ошибок.

Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. Т. 104. № 3. С. 300—311. 2018

*M. V. Kireev,<sup>1,2</sup> A. D. Korotkov,<sup>1</sup> I. A. Kotomin,<sup>1</sup> S. V. Medvedev.<sup>1</sup> ORGANIZATION OF FRONTAL-STRIATAL INTERACTIONS ASSOCIATED WITH INVOLVEMENT OF ERROR-DETECTION SYSTEM IN EXECUTION OF HONEST AND DECEPTIVE MANIPULATIVE ACTIONS.* <sup>1</sup> N. P. Bechtereva Institute of the Human Brain of the RAS, St. Petersburg, Russia; <sup>2</sup> Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russia; e-mail: max@ihb.spb.ru.

The present work is devoted to the study of the brain mechanisms associated with execution of manipulative false and truthful actions. The analysis of effective connectivity revealed that the realization of both false and truthful actions, associated with manipulating the opponent's opinion, is characterized by a bottom-up interaction between the nodes of the frontal-striatal system: the caudate nuclei modulated the activity of the prefrontal cortex. Revealed data support the involvement of an error detection mechanism in selecting between purposeful manipulative actions.

*Key words:* dynamical causal modeling, fronto-striatal brain system, deception, error detection.

RUSSIAN JOURNAL OF PHYSIOLOGY. V. 104. N 3. P. 300—311. 2018

Ложь является одним из сложноорганизованных видов целенаправленной деятельности человека, играющих важную роль в его жизнедеятельности. Без лжи довольно сложно представить межсубъектную коммуникацию, одним из важных аспектов которой является манипуляция оппонентом, что получило отражение в одном из распространенных ее определений: «удачная или неудачная осознанная попытка индивида создать в оппоненте чувство веры в то, что воспринимается самим индивидом как не соответствующее правде» [47]. В соответствии с этим определением, ключевыми свойствами ложного действия являются его намеренность и манипулятивная направленность. Однако лишь относительно недавно стали появляться исследования, в которых используемые тестовые задания учитывали бы эти особенности, т. е. подразумевали бы самостоятельное принятие решений солгать или нет, а не ложь по инструкции [1, 4, 5, 7, 8, 16, 23, 27, 40, 41, 46]. Как правило, в исследованиях так называемой «вынужденной лжи», когда испытуемые лгали по сигналу, сформировалось представление о важности структур префронтальной коры для обеспечения ложных действий [9, 12, 16, 20, 21, 24, 31, 32, 35, 38, 42]. Однако благодаря появлению исследований, моделирующих естественные условия применения лжи, т. е. учитывающих и произвольный характер принятия решения о лжи, и его манипулятивный характер, было продемонстрировано, что обеспечение и ложных, и манипулятивных правдивых действий обеспечивается работой структур мозга, входящих в состав лобно-теменной нейрональной системы [27]. Считается, что функциональная специализация этой системы носит универсальный характер, поскольку она может вовлекаться в обеспечение широкого спектра видов деятельности, требующих когнитивных усилий, поэтому носит название «multiple demand network» [17]. Так, ранее было показано, что области нижней и средней лобных извилин, передней поясной коры могли вовлекаться в реализацию и ложных, и правдивых действий [1, 27, 40]. При этом относительно большая активность аналогичных структур при реализации правдивых действий по сравнению с ложными наблюдалась в ситуации, когда такие правдивые действия давали возможность манипулировать оппонентом [46] или реализовывались в ситуации отказа от более выгодных ложных действий [23]. И хотя представление о том, что ложные действия по сравнению с правдивыми требуют больше когнитивных усилий, остается доминирующим и подтверждается большим объемом поведенческих данных [43], вопрос о том, какие мозговые механизмы и как именно вовлекаются в обеспечение ложных действий, остается открытым.

С целью изучения мозговых механизмов, которые могут вовлекаться в обеспечение ложных действий, нами ранее была проведена экспериментальная проверка предположения о том, что одним из кандидатов на роль такого механизма может быть механизм детекции ошибок [4, 5]. Исходя из того, что функциональная роль этого мозгового механизма, впервые обнаруженного Н. П. Бехтеревой и В. Б. Гречиным [10], заключается в независимом от сознания мониторинге корректности реализуемых действий или событий окружающего мира, предполагалось, что такой механизм срабатывает при ложных действиях, несмотря на их целесообразность. Исследование, проведенное с использованием метода связанных с событиями потенциалов и в экспериментальных условиях, подразумевающих чередование произвольных ложных и правдивых действий (как в карточной игре «верю/не верю»), показало, что ложные действия характеризуются повышенной амплитудой негативного компонента с латентностью около 200 мс [4, 5]. Выявленный ВП-феномен по своим характеристикам был сопоставим с так называемой негативностью ошибки, обычно регистрируемой при ненамеренных некорректных действиях. Впоследствии сформулированное предположение о вовлечении детектора ошибок в обеспечение ложных действий получило подтверждение по результатам ПЭТ [2] и фМРТ исследований [1, 27], проводившихся с использованием разработанного тестового задания по сознательной лжи. Было установлено, что реализация и ложных, и правдивых действий обеспечивается единой лобно-теменной системой, в состав которой входят нижняя и средняя лобная из-

вилины (преимущественно левого полушария), передняя поясная кора и области нижней и верхней теменной коры, а также структуры стриатума [27]. Дополнительно было показано, что ложные действия характеризуются относительно большими значениями фМРТ-сигнала (BOLD-сигнал, отражающий уровень оксигенации крови) в хвостатых ядрах и нижней теменной извилине. Принимая во внимание, что именно в хвостатых ядрах впервые была зафиксирована физиологическая реакция на некорректное выполнение тестового задания [10], полученные данные были интерпретированы как доказательство гипотезы о вовлечении детектора ошибок в обеспечение ложных действий. Это получило дополнительное экспериментальное подтверждение в исследовании функциональной связности, в котором применялся метод психофизиологических взаимодействий. Так, было показано, что ложные действия по сравнению с правдивыми характеризовались усилением функциональных взаимодействий между хвостатым ядром и нижней лобной извилиной левого полушария [3]. Кроме того, дополнительный анализ показал, что при ложных действиях наблюдается усиление функциональных взаимодействий на уровне самой префронтальной коры, а именно между структурами средней и нижней лобных извилин левого полушария [28]. Однако остается неясным, как организованы именно взаимовлияния между выявленными структурами префронтальной коры и хвостатых ядер.

С учетом вышесказанного настоящее исследование было посвящено изучению причинно-следственных связей между структурами мозга, взаимодействие между которыми, как это было установлено ранее, лежит в основе реализации сознательных действий [3]. Для решения этой задачи использовался метод динамического причинно-следственного моделирования (DCM-анализ [18]), в рамках которого выяснялась организация функциональных взаимодействий между хвостатым ядром (элемент системы детекции ошибок) и структурой в нижней лобной извилине (связанных с обеспечением процессов выбора и контроля реализации действий). В соответствии с проверяемой гипотезой предполагается, что вовлечение механизма ДО в обеспечение ложных действий должно оказывать модулирующее влияние на активность указанных структур префронтальной коры. В качестве альтернативной гипотезы можно предположить, что наблюдавшееся ранее усиление взаимодействий нижней лобной извилины и хвостатых ядер может отражать процессы, связанные с подавлением действий. При этом моделирующее влияние на активность хвостатого ядра как одного из звеньев фронтостриатосубталамической системы тормозного контроля [25] может оказываться со стороны структур префронтальной коры для осуществления такого тормозного контроля. Это соответствует мнению о том, что реализация ложных действий подразумевает обязательное торможение правдивого варианта действия [14, 15].

## МЕТОДИКА

*Испытуемые.* В исследовании приняло участие 24 здоровых праворуких испытуемых (14 женщин и 10 мужчин) в возрасте 19—44 лет ( $26.4 \pm 5.3$  лет). Праворучность оценивалась по вопроснику Олдфилда [36]. Проведение исследования было одобрено Комитетом по этике Института мозга человека им. Н. П. Бехтеревой РАН. Все участники исследования подписывали информированное согласие на участие в исследовании.

*Тестовое задание.* Экспериментальные условия тестового задания моделировали интерактивную игру с компьютером, выступающим в качестве оппонента. За основу игрового тестового задания был взят принцип карточной игры «верю/не верю», а в задачу испытуемого входило добиться от компьютера согласия с ложным и несогласия с правдивым предложением о направлении стрелки, предъявляемой на экране монитора. Испытуемые инструктировались, что играют со специализированной программой (далее «компьютер»), которая, используя спе-

циализированный алгоритм путем построения модели поведения испытуемого, будет пытаться предугадать, ложное или правдивое предложение поступает от испытуемого. Далее «компьютер» должен был либо «согласиться», либо «отвергнуть» поступившее от испытуемого предложение о направлении стрелки. Положительным для испытуемого исходом считалась ситуация, когда компьютер «соглашался» с ложным предложением и не соглашался с правдивым. Во всех выигрышных пробах добавлялось 5 рублей к общей сумме вознаграждения за участие в исследовании. В проигрышных пробах, когда «компьютер» не соглашался с ложью и верил правде, испытуемые штрафовались на аналогичную сумму. В задачу испытуемого входило выиграть в каждой пробе.

Каждая экспериментальная проба состояла из: 1) предъявления на экране монитора изображения стрелки, направленной вверх или вниз; 2) действия испытуемого — нажатие правой или левой кнопки мыши, которое соответствовало сообщаемому оппоненту предложению «стрелка направлена вверх» или «стрелка направлена вниз» соответственно (соответствие между нажатием конкретной кнопки мыши и содержанием сообщаемого направления было фиксированным); 3) стимула обратной связи информирующего испытуемого о решении «компьютера» — предъявлялись слова «согласен» или «не согласен».

Важной особенностью организации тестового задания являлось то, что в действительности испытуемые вводились в заблуждение относительно поведения «компьютера», а слово «согласен» предъявлялось в 60 % проб (в остальных 40 % проб предъявлялось словосочетание «не согласен»). Такое соотношение стимулов обратной связи было выбрано для провоцирования испытуемого реализовывать ложные действия, но при этом не создать предпочтения в пользу одного из вариантов действий. В результате ни в ПЭТ-фМРТ [1, 2], ни в ВП исследованиях, проводимых с использованием данного тестового задания [4, 5], групповые значения количества реализуемых ложных и правдивых действий значимо не отличались.

Из 180 экспериментальных проб 120 были игровыми, а в остальных 60 контрольных пробах от испытуемого требовалось нажимать кнопки в строгом соответствии с направлением стрелки. Характер пробы кодировался окрасом предъявляемой стрелки (рис. 1). Исследование состояло из двух исследовательских 15-минутных сессий с перерывом между ними.

*Регистрация и анализ фМРТ данных.* Исследование проводилось на магнитном томографе Philips Achieva с индукцией магнитного поля 3 Тесла. Структурные T1-взвешенные МРТ-изображения, используемые впоследствии для пространственной нормализации функциональных МРТ-изображений, регистрировались со следующими параметрами: поле обзора —  $240 \times 240$  (FOV); TR — 25 мс; срезы — 130 аксиальных срезов толщиной 1 мм и размером пикселя  $1 \times 1$  мм; угол отклонения вектора намагниченности —  $30^\circ$ . Регистрация BOLD-сигнала осуществлялась с помощью эхопланарных одноимпульсных последовательностей со следующими параметрами: время регистрации 32 аксиальных срезов составляло 2 с (TE = 35 мс), поле обзора  $208 \times 208$ , угол отклонения вектора намагниченности (flip angle)  $90^\circ$ , размер пикселя  $3 \times 3$  мм. Толщина срезов равнялась 3 мм.

Перед проведением статистического анализа данных осуществлялась предварительная обработка и преобразование индивидуальных фМРТ-данных, включавшая: выравнивание (realignment), коррекцию на разницу во времени регистрации сигнала с разных срезов изображения (slice time coregistration), совместную регистрацию функциональных данных со структурными изображениями (coregistration), нормализацию в стандартное анатомическое пространство и сглаживание [19]. Параметры гауссовского сглаживания — 8 мм (FWHM).

В рамках данной работы под функциональными взаимодействиями понимается влияние активности одной структуры мозга на активность другой, которое может меняться или модулироваться в зависимости от типа деятельности. Анализ

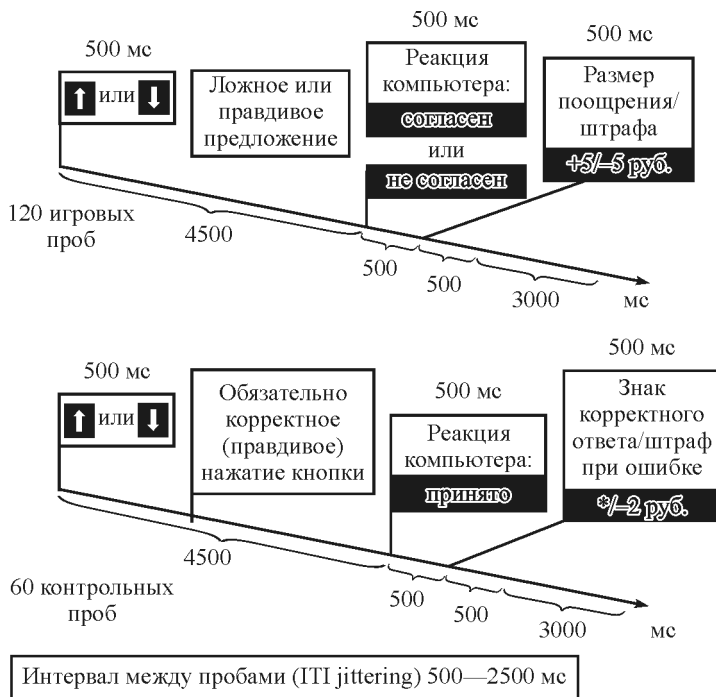


Рис. 1. Структура тестового задания.

причинно-следственных связей по методу DCM, направленный на выявление вектора функциональных взаимодействий между анализируемыми структурами мозга (областями интереса), проводился в несколько этапов. Для начала две исследовательские сессии каждого испытуемого объединялись в одну для построения индивидуальных статистических основных линейных моделей регрессионного анализа. Регрессоры моделей формировались с использованием временных параметров экспериментальных проб всех типов [т. е. временные значения от начала исследования всех ложных (Л), правдивых (Пр) и контрольных нажатий кнопки(К)]. В соответствии с процедурой DCM-анализа были созданы три регрессора, соответствующие трем совокупностям экспериментальных проб. Первая совокупность объединяла все пробы (Л, Пр и К), вторая совокупность проб включала только ложные действия (Л), а третья — только правдивые (Пр).

Далее на основе результатов ранее проведенных исследований, полученных с использованием метода психофизиологических взаимодействий [3, 28] (рис. 2), были выбраны три области интереса (сферы радиусом 4 мм), которые использовались в качестве взаимодействующих звеньев моделируемых систем при построении DCM-моделей (рис. 3).

В качестве первой области интереса (ОИ) была выбрана головка хвостатого ядра (Cd на рис. 2), которая демонстрировала относительно больший уровень локальной активности при ложных действиях по сравнению с правдивыми [27]. Исходя из представлений о связи хвостатого ядра с обеспечением работы мозговой системы детекции ошибок [10] и мониторинга действий [33], а также процессов их селекции и подавления [25, 26, 48], их подготовки и реализации [22, 45] при построении DCM-моделей данного исследования активность звена в головке хвостатого ядра модулировалась всеми типами экспериментальных проб. Эта же структура использовалась в качестве ОИ при анализе психофизиологических взаимодействий [3], которое выявило усиление функциональных взаимодействий при ложных действиях по сравнению с правдивыми. Результаты этого исследова-

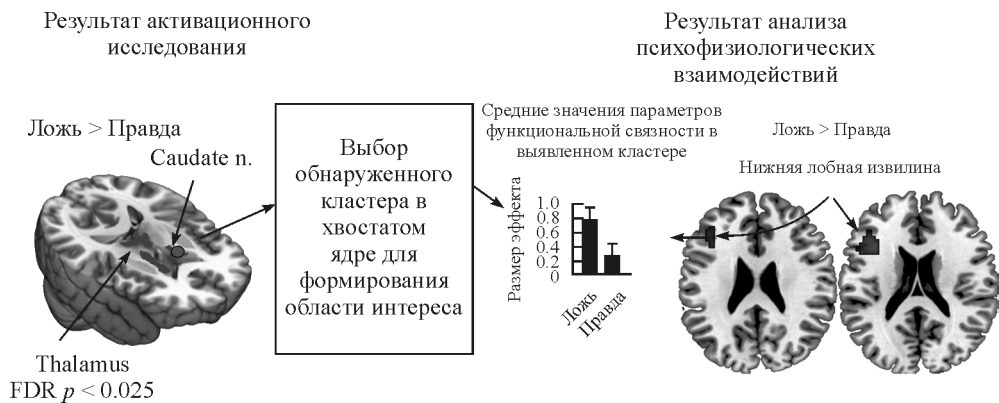
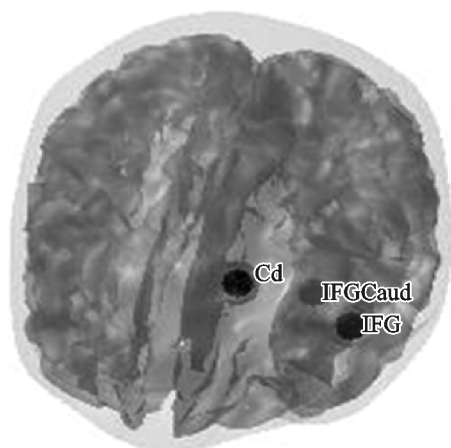


Рис. 2. Результаты активационного исследования и анализа психофизиологических взаимодействий, использованных для выбора областей интереса.

В левой части рисунка представлены области мозга, уровень функциональной активности в которых был значимо выше при реализации ложных действий по сравнению с правдивыми. В правой части рисунка изображены области мозга, демонстрирующие усиление функциональных взаимодействий с хвостатыми ядрами при реализации ложных действий по сравнению с правдивыми.

ния были использованы для выбора второй ОИ, располагавшейся в зоне нижней лобной извилины (IFGCaud на рис. 2). Третья ОИ была выбрана по результатам анализа психофизиологических взаимодействий для области интереса в средней лобной извилине левого полушария [28] (IFG на рис. 2) и локализовалась также в нижней лобной извилине левого полушария кпереди от ОИ в IFGCaud. Важно отметить, что зоны левой нижней лобной извилины, выбранные в качестве ОИ, демонстрировали формирование функциональных взаимодействий как при ложных, так и при правдивых действиях. Однако при этом именно реализация ложных действий характеризовалась большими значениями соответствующих статистических параметров функциональных взаимодействий. Это получило отражение при построении DCM-моделей, некоторые из которых учитывали возможную одинаковую направленность взаимовлияний между анализируемыми



ОИ воксели	Локализация, мм			
Cd	19	-12	11	13
IFGCaud	21	-39	17	19
IFG	18	-51	14	4

Рис. 3. Расположение анализируемых областей интереса.

Cd — область интереса в районе головки хвостатого ядра; IFGCaud — область интереса в зоне нижней лобной извилины; IFG — область интереса в нижней лобной извилине левого полушария.

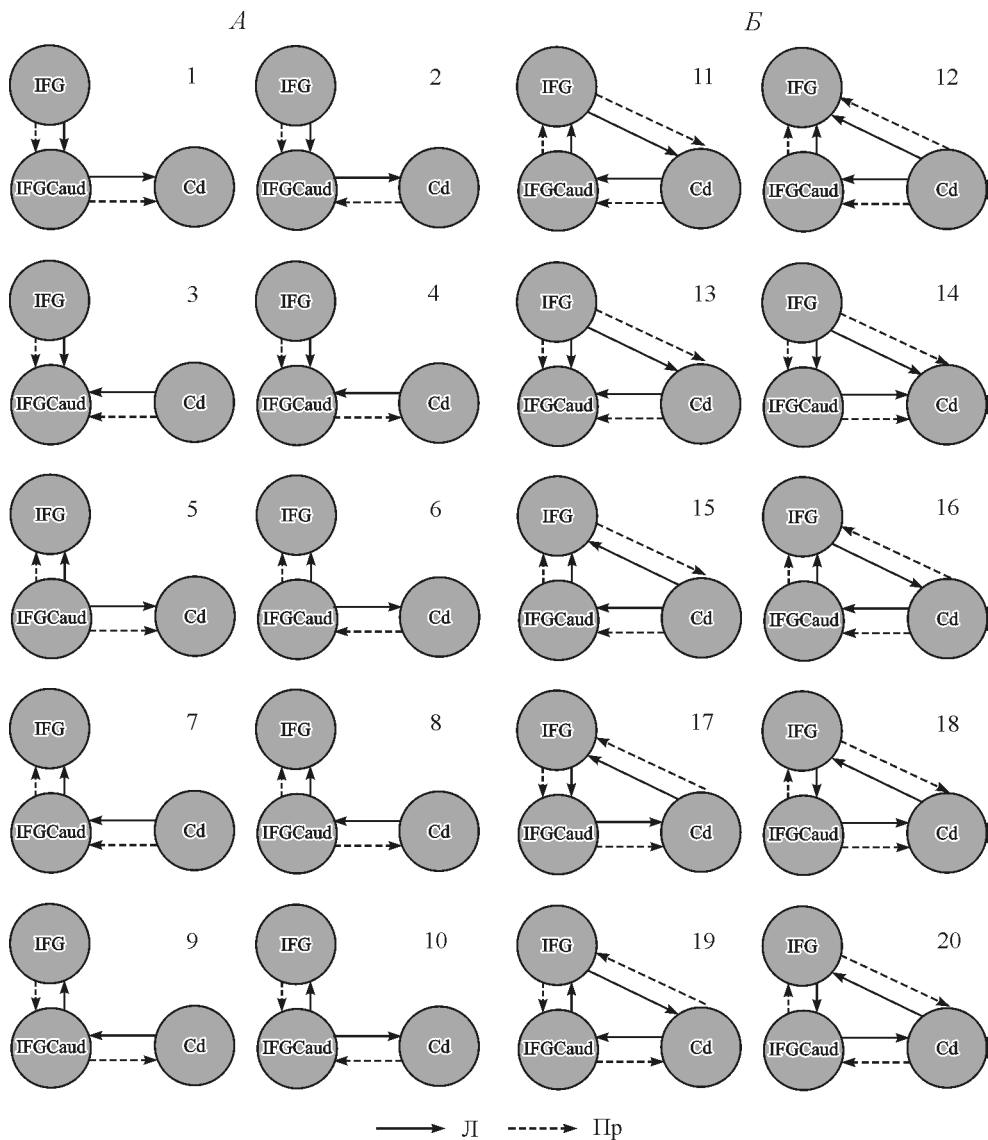


Рис. 4. Анализируемые DCM-модели.

Цифрами обозначен порядковый номер модели, пунктирные и сплошные стрелки обозначают направление влияния между областями интереса, моделируемое соответственно правдивыми (Pr) и ложными действиями (Л); Cd, IFGCaud, IFG — анализируемые области интереса; *A* — семейство DCM-моделей с последовательной структурой причинно-следственных связей; *B* — семейство DCM-моделей, у которых все звенья взаимосвязаны.

областями интереса. Кроме того, создание анализируемых DCM-моделей базировалось на следующих исходных положениях: 1) первая совокупность проб, объединяющая все типы действий испытуемых, модулировала их влияние на функциональную активность в хвостатом ядре (Cd); 2) взаимовлияния между анализируемыми областями интереса модулировались только ложными и правдивыми действиями, поскольку контрольные нажатия по инструкции использовались в качестве контроля и не подразумевали вовлечения процессов селекции, выбора и

подавления действий, вовлекаемых в обеспечение ложных и правдивых действий в условиях интерактивной игры.

При построении DCM-моделей предполагалось несколько вариантов организации взаимовлияний между исследуемыми звеньями анализируемой стриарно-префронтальной системы, которые были представлены в виде двух семейств моделей: 1) последовательная иерархическая организация прямых и обратных связей от Cd к IFGcaud и далее к IFG, в рамках которой моделировались варианты восходящих и нисходящих влияний между хвостатым ядром и структурами префронтальной коры (т. е.  $Cd \rightarrow FGcaud \rightarrow IFG$  и/или  $Cd \leftarrow FGcaud \leftarrow IFG$  соответственно); 2) организация, при которой и ложные, и правдивые действия совместно модулируют и прямые, и обратные связи между всеми ОИ. Всего было создано 20 моделей, которые подразделялись на 2 семейства по вышеуказанному принципу моделирования взаимосвязей, по 10 в каждой (рис. 4). Исходя из того, что механизм детекции ошибок обеспечивает мониторинг любых действий, для проверки гипотезы о его вовлечении в обеспечение и ложных, и правдивых действий использовались модели 3, 7 и 12. В этих DCM-моделях хвостатое ядро оказывало модулирующее влияние на активность префронтальной коры. Для проверки альтернативного варианта, в соответствии с которым установление функциональных взаимодействий между хвостатым ядром и префронтальной корой могло отражать процессы реализации действий, использовались DCM-модели 1, 5, 14: моделировались варианты управляющего воздействия префронтальной коры на активность хвостатых ядер. Остальные DCM-модели описывали более сложнорегулируемые разнообразные сочетания и направления вышеуказанных вариантов взаимовлияний.

Подробно с проведенем процедуры DCM-анализа можно ознакомиться в соответствующих методических материалах [19]. Здесь же следует отметить, что процедура выбора наиболее адекватной («победившей») DCM-модели осуществляется с использованием байесовской статистики, при которой сформированные модели сравниваются с одним и тем же набором экспериментально полученных данных (BOLD-сигнал в выбранных областях интереса). Более подробное описание статистических методов можно найти в работах [13, 37, 39].

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Статистический анализ показал, что наиболее вероятным является семейство моделей, отражающих вовлечение всех ОИ во взаимовлияния (рис. 5, А). В соответствии с этим «победившей моделью» оказалась DCM-модель № 12 (см. рис. 5, Б, В), в соответствии с которой и ложные, и правдивые действия усиливают непосредственное и опосредованное влияние хвостатого ядра на зоны нижней лобной извилины левого полушария. При этом анализ характера причинно-следственной связи указывает на восходящее активирующее влияние (рис. 5, В). И хотя характер выявленной причинной связи указывает на ее положительную валентность (т. е. активирующее влияние в терминах усиления BOLD-сигнала), значимой разницы в модулирующем влиянии хвостатого ядра на префронтальную кору между ложными и правдивыми действиями выявлено не было.

Полученные нами результаты не согласуются с представлениями о важной роли процессов торможения в обеспечении ложных действий. Довольно часто в литературе повышение времени реакции при ложных действиях интерпретируется как отражение когнитивных усилий, связанных с вовлечением процессов подавления правдивого варианта действия как необходимого этапа реализации лжи [15]. Имеющиеся данные о вариантах организации функциональных взаимодействий в условиях торможения действий указывают на нисходящую направленность причинных связей, которая не согласуется с выявленным в данной работе воздействием хвостатых ядер на префронтальную кору мозга человека. Например, в



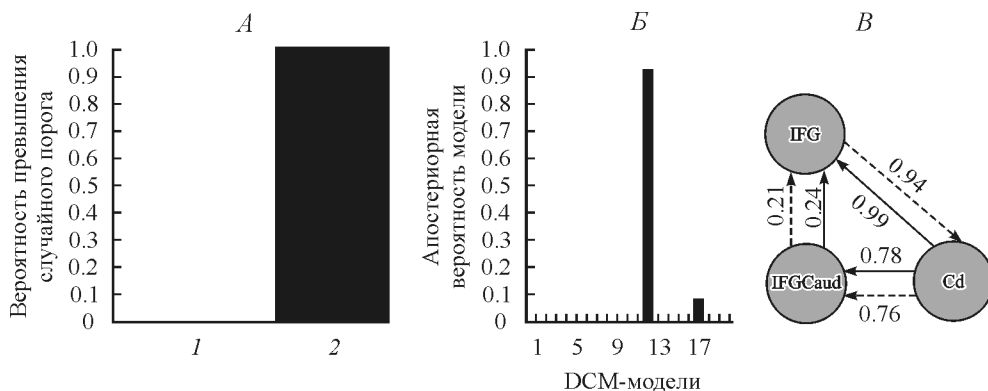


Рис. 5. Результат DCM-анализа.

*A* — результат байесовского анализа по выбору наиболее вероятного семейства моделей; *B* — результат байесовского анализа по выбору наиболее вероятной модели; *C* — параметры причинных связей победившей модели. Цифрами отмечены параметры причинно-следственной связи (Гц), отражающие долю изменений уровня активности по данным BOLD-сигнала при влиянии одной области интереса на другую. 1 — DCM-модели с последовательной организацией между областями интереса; 2 — DCM-модели, у которых все области интереса связаны между собой.

исследовании [26] было показано, что в условиях слабо предсказуемого стоп-сигнала, т. е. при относительно слабой автоматизации деятельности, наблюдалось некоторое усиление модулирующего воздействия со стороны префронтальной коры на хвостатое ядро. Аналогичным образом могут быть организованы взаимовлияния между лобной корой и хвостатыми ядрами и у животных: например, при произвольном поведении в условиях усиления роли процессов стратегического выбора поведения [6]. Таким образом, процессы торможения ассоциируются с нисходящим направлением влияний между звеньями лобно-стриарной системы. Поскольку при реализации как ложных, так и правдивых действий наблюдалось восходящее направление взаимовлияний, то и вовлечение процессов торможения действий в данном случае представляется маловероятным.

Победившая DCM-модель указывает на восходящий характер причинных связей, что укладывается в представления как о функциональной роли мозгового механизма детекции ошибок, так и модели мониторинга конфликтов [11], в рамках которых рекрутирование префронтальной коры для разрешения конфликта, например между альтернативными вариантами действий, осуществляется в результате детекции ошибки или конфликта. При этом, как показывают исследования причинно-следственных связей, вовлечение соответствующих структур мозга, связанных с обеспечением мониторинга конфликтов, оказывает модулирующее влияние на активности префронтальной коры [30]. По всей видимости, данный эффект носит универсальный характер, поскольку восходящее модулирующее влияние на кору со стороны базальных ганглиев может наблюдаться и при ошибках в моторных тестовых заданиях. Например, в недавнем исследовании с использованием регистрации потенциалов локального поля у пациентов с болезнью Паркинсона было установлено модулирующее влияние на сенсомоторную кору со стороны субталамического ядра при некорректных моторных актах [44].

Таким образом, полученные данные подтверждают гипотезу о вовлечении мозговой системы детекции ошибок, осуществляющей функцию мониторинга корректности всех действий, вне зависимости от того, ложное оно или правдивое. Результаты данного исследования показывают, что на фоне такого вовлечения хвостатые ядра модулируют активность префронтальной коры, что соответствует представлениям о ведущей роли механизма детекции ошибок в организации работы мозга. Срабатывание детектора ошибок может приводить к вовлечению

структур обеспечения контроля и выбора действий, что, по всей видимости, и проявляется как усиление модулирующего влияния хвостатых ядер на префронтальную кору. А с учетом особенностей тестового задания, подразумевающего свободу выбора действий и их манипулятивную направленность, выявленный эффект укладывается в представления о рострокаудальной функциональной организации префронтальной коры [29]. В соответствии с этими представлениями каудальные отделы префронтальной коры чаще вовлекаются в обеспечения действий, которые реализуются с опорой на абстрактные правила (как, например, в ситуации произвольного принятия решений при выборе нескольких вариантов действий). В этом отношении полученные результаты подтверждают предположения о взаимодействии между хвостатыми ядрами и зонами префронтальной коры для обеспечения вербальной деятельности более высокого порядка [34].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ причинно-следственных связей между звеньями лобно-стриарной системы показал, что реализация ложных и правдивых действий, направленных на манипуляцию мнением оппонента, характеризуется восходящим характером взаимовлияний. Выявленный факт, указывающий на то, что воздействие хвостатых ядер на структуры префронтальной коры усиливается при реализации манипулятивных действий, не подтверждает идею о ключевой роли механизма подавления действий при лжи. Полученный результат подтверждает гипотезу о мониторирующей роли мозгового механизма детекции ошибок, вовлечение которого является важным элементом работы процессов когнитивного контроля, необходимого для выбора целесообразного варианта действия. Выявленный эффект демонстрирует, что механизм детекции ошибок играет организующую роль в работе механизмов управления действиями.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 16-18-00040).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1] Киреев М. В., Коротков А. Д., Медведев С. В. Исследование методом функциональной магнитно-резонансной томографии мозгового обеспечения сознательной лжи. Физиология человека. 38 (1) : 41—51. 2012.
- [2] Киреев М. В., Коротков А. Д., Поляков Ю. И., Аничков А. Д., Медведев С. В. Мозговой механизм детекции ошибок — ПЭТ исследование. Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. 97 (10) : 1060—1065. 2011.
- [3] Киреев М. В., Медведева Н. С., Коротков А. Д., Медведев С. В. Особенности функционального взаимодействия хвостатого ядра и нижней лобной извилины в процессе обеспечения ложных действий. Физиология человека. 41 (1) : 29—34. 2015.
- [4] Киреев М. В., Старченко М. Г., Пахомов С. В., Медведев С. В. Этапы мозгового обеспечения заведомо ложных ответов. Физиология человека. 33 (6) : 5—13. 2007.
- [5] Киреев М. В., Пахомов С. В., Медведев С. В. Исследование механизмов мозгового «детектора ошибок» при ложных ответах в норме и под воздействием алкоголя. Физиология человека. 34 (2) : 13—22. 2008.
- [6] Сидорина В. В., Мерджанова Г. Х., Кулешова Е. П., Залешин А. В. Кооперативная деятельность нейронов зрительной, фронтальной, сенсомоторной областей коры и дорзально-стриатума при реализации поведенческой программы в условиях выбора стратегии. Журн. высш. нервн. деятельности. 62 (2) : 1—12. 2012.
- [7] Abe N., Greene J. D. Response to anticipated reward in the nucleus accumbens predicts behavior in an independent test of honesty. J. Neurosci. 34 : 10 564—10 572. 2014.
- [8] Abe N., Fujii T., Ito A., Ueno A., Koseki Y., Hashimoto R., Hayashi A., Mugikura S., Takahashi S., Mori E. The neural basis of dishonest decisions that serve to harm or help the target. Brain Cogn. 90 : 41—49. 2014.

- [9] Abe N., Suzuki M., Tsukiura T., Mori E., Yamaguchi K., Itoh M., Fujii T. Dissociable roles of prefrontal and anterior cingulate cortices in deception. *Cereb. Cortex.* 16 : 192—199. 2006.
- [10] Bechtereva N. P., Gretchin V. B. Physiological foundations of mental activity. *Int. Rev. Neurobiol.* 11 : 329—352. 1968.
- [11] Botvinick M. M., Braver T. S., Barch D. M., Carter C. S., Cohen J. D. Conflict monitoring and cognitive control. *Psychol. Rev.* 108 : 624—652. 2001.
- [12] Christ S. E., Van Essen D. C., Watson J. M., Brubaker L. E., McDermott K. B. The contributions of prefrontal cortex and executive control to deception: evidence from activation likelihood estimate meta-analyses. *Cereb. Cortex.* 19 : 1557—1566. 2009.
- [13] Daunizeau J., David O., Stephan K. E. Dynamic causal modelling: A critical review of the biophysical and statistical foundations. *Neuroimage.* 58 (2) : 312—322. 2011.
- [14] Debey E., De Houwer J., Verschuere B. Lying relies on the truth. *Cognition.* 132 : 324—334. 2014.
- [15] Debey E., Ridderinkhof R. K., De Houwer J., De Schryver M., Verschuere B. Suppressing the truth as a mechanism of deception: delta plots reveal the role of response inhibition in lying. *Conscious. Cogn.* 37 : 148—159. 2015.
- [16] Ding X. P., Gao X., Fu G., Lee K. Neural correlates of spontaneous deception: a functional near-infrared spectroscopy (fNIRS) study. *Neuropsychologia.* 51 : 704—712. 2013.
- [17] Duncan J. The multiple-demand (MD) system of the primate brain: Mental programs for intelligent behaviour. *Trends Cogn. Sci.* 14 (4) : 172—179. 2010.
- [18] Friston K. J., Harrison L., Penny W. Dynamic causal modelling. *Neuroimage.* 19 : 1273—1302. 2003.
- [19] Friston K. J. *Statistical parametric mapping: The analysis of functional brain images.* Boston. Elsevier Ltd. 2007.
- [20] Ganis G., Keenan J. P. The cognitive neuroscience of deception. *Soc. Neurosci.* 4 : 465—472. 2009.
- [21] Ganis G., Kosslyn S. M., Stose S., Thompson W. L., Yurgelun-Todd D. Neural correlates of different types of deception: an fMRI investigation. *Cereb. Cortex.* 13 : 830—836. 2003.
- [22] Grahn J., Parkinson J., Owen A. M. The cognitive functions of the caudate nucleus. *Prog. Neurobiol.* 86 (3) : 141—155. 2008.
- [23] Greene J. D., Paxton J. M. Patterns of neural activity associated with honest and dishonest moral decisions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 106 (30) : 12506—20511. 2009.
- [24] Ito A., Abe N., Fujii T., Ueno A., Koseki Y., Hashimoto R., Mugikura S., Takahashi S., Mori E. The role of the dorsolateral prefrontal cortex in deception when remembering neutral and emotional events. *Neurosci. Res.* 69 (2) : 121—128. 2011.
- [25] Jahanshahi M., Obeso I., Rothwell J. C., Obeso J. A. A fronto-striato-subthalamic-pallidal network for goal-directed and habitual inhibition. *Nat. Rev. Neurosci.* 16 (12) : 719—732. 2015.
- [26] Jahfari S., Verbruggen F., Frank M. J., Waldorp L. J., Colzato L., Ridderinkhof K. R., Forstmann B. U. How Preparation changes the need for top-down control of the basal ganglia when inhibiting premature actions. *J. Neurosci.* 32 (32) : 10 870—10 878. 2012.
- [27] Kireev M., Korotkov A., Medvedeva N., Medvedev S. Possible role of an error detection mechanism in brain processing of deception: PET-fMRI study. *Int. J. Psychophysiol.* 90 (3) : 291—299. 2013.
- [28] Kireev M., Korotkov A., Medvedeva N., Masharipov R., Medvedev S. Deceptive but not honest manipulative actions are associated with increased interaction between middle and inferior frontal gyri. *Front. Neurosci.* 11 : 482. 2017.
- [29] Koechlin E., Summerfield C. An information theoretical approach to prefrontal executive function. *Trends Cogn. Sci.* 11 (6) : 229—235. 2007.
- [30] Kounieher F., Charron S., Koechlin E. Motivation and cognitive control in the human prefrontal cortex. *Nat. Neurosci.* 12 (7) : 939—945. 2009.
- [31] Langleben D. D., Schroeder L., Maldjian J. A., Gur R. C., McDonald S., Ragland J. D., O'Brien C. P., Childress A. R. Brain activity during simulated deception: an event-related functional magnetic resonance study. *Neuroimage.* 15 (3) : 727—732. 2002.
- [32] Lee T. M. C., Au R. K. C., Liu H. L., Ting K. H., Huang C. M., Chan C. C. H. Are errors differentiable from deceptive responses when feigning memory impairment? an fMRI study. *Bra- in Cogn.* 69 (2) : 406—412. 2009.
- [33] Lee T. M. C., Liu H., Tan L., Chan C. C. H., Mahankali S., Feng C., Hou J., Fox P. T., Gao J. Lie detection by functional magnetic resonance imaging. *Hum. Brain Mapp.* 15 (3) : 157—164. 2002.

- [34] Lungu O. V., Binenstock M. M., Pline M. A., Yeaton J. R., Carey J. R. Neural changes in control implementation of a continuous task. *J. Neurosci.* 27 (11) : 3010—3016. 2007.
- [35] Marchewka A., Jednorog K., Falkiewicz M., Szeszkowski W., Grabowska A., Szatkowska I. Sex, lies and fMRI-gender differences in neural basis of deception. *PLoS One.* 7 (8) : e43076. 2012.
- [36] Oldfield R. C. The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia.* 9 (1) : 97—113. 1971.
- [37] Penny W. D. Comparing dynamic causal models. *Neuroimage.* 22 (3) : 1157—1172. 2004.
- [38] Phan K. L., Magalhaes A., Ziemlewicz T. Neural correlates of telling lies: a functional magnetic resonance imaging study at 4 Tesla. *Acad. Radiol.* 12 (2) : 164—172. 2005.
- [39] Rigoux L., Stephan K. E., Friston K. J., Daunizeau J. Bayesian model selection for group studies — Revisited. *Neuroimage.* 84 : 971—985. 2014.
- [40] Sip K. E., Lynge M., Wallentin M., McGregor W. B., Frith C. D., Roepstorff A. The production and detection of deception in an interactive game. *Neuropsychologia.* 48 (12): 3619—3626. 2010.
- [41] Sip K. E., Skewes J. C., Marchant J. L., McGregor W. B., Roepstorff A., Frith C. D. What if I get busted? deception, choice, and decision-making in social interaction. *Front. Neurosci.* 6 : 58. 2012.
- [42] Spence S. A., Hunter M. D., Farrow T. F., Green R. D., Leung D. H., Hughes C. J., Ganesan V. Cognitive neurobiological account of deception: evidence from functional neuroimaging. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 359 (1451) : 1755—1762. 2004.
- [43] Suchotzki K., Verschuere B., Van Bockstaele B., Ben-Shakhar G., Crombez G. Lying takes time: a meta-analysis on reaction time measures of deception. *Psychol. Bull.* 143 (4) : 428—453. 2017.
- [44] Tan H., Zavala B., Pogosyan A., Ashkan K., Zrinzo L., Foltynie T., Limousin P., Brown P. Human subthalamic nucleus in movement error detection and its evaluation during visuomotor adaptation. *J. Neurosci.* 34 (50) : 16 744—16 754. 2014.
- [45] Vink M., Kahn R. S., Raemaekers M., van den Heuvel M., Boersma M., Ramsey N. F. Function of striatum beyond inhibition and execution of motor responses. *Hum. Brain Mapp.* 25 (3): 336—344. 2005.
- [46] Volz K. G., Vogeley K., Tittgemeyer M., von Cramon D. Y., Sutter M. The neural basis of deception in strategic interactions. *Front. Behav. Neurosci.* 9 : 27. 2015.
- [47] Vrij A. Detecting lies and deceit: Pitfalls and opportunities. 2nd Edn. Chichester. John Wiley & Sons, Ltd. 2008.
- [48] Wager T. D., Sylvester C. Y., Lacey S. C., Nee D. E., Franklin M., Jonides J. Common and unique components of response inhibition revealed by fMRI. *Neuroimage.* 27 (2) : 323—340. 2005.

Поступила 10 XI 2017  
После доработки 12 XII 2017