

DOI: 10.1134/S0869813918110079

**РЕОРГАНИЗАЦИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ
ЛОБНО-ВИСОЧНОЙ СИСТЕМЫ МОЗГА ЧЕЛОВЕКА
В ПРОЦЕССЕ ПОРОЖДЕНИЯ ГЛАГОЛОВ
РУССКОГО ЯЗЫКА**

© М. В. Киреев,^{1,2} Н. А. Слюсарь,^{2,3} А. Д. Коротков,¹ И. А. Котомин,¹
Р. С. Машарипов,¹ Т. В. Черниговская,² С. В. Медведев¹

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

² Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург, Россия

³ Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики»,
Москва, Россия

Настоящая работа посвящена изучению функционирования мозговых структур, составляющих звенья лобно-височной системы, которая вовлекается в процессы порождения речи и организацию ментального лексикона. В рамках данной работы решался вопрос, можно ли, опираясь на данные функциональной томографии, разделить процессы образования словоформ на те, которые осуществляются по правилу (для так называемых регулярных форм), и те, которые опираются на извлечение формы из памяти целиком (для так называемых нерегулярных форм). Для этого проводилось исследование, призванное определить, каким образом порождение регулярных форм модулирует взаимовлияния между областью Брока и двумя зонами верхней височной извилины обоих полушарий. Предполагалось, что если регулярные глаголы порождаются с опорой на символические правила (согласно двусистемному подходу), то изменения взаимовлияний затронут только левополушарную часть системы.

В результате проведенного исследования по изучению причинно-следственных связей с использованием метода динамического причинно-следственного моделирования была установлена зависимость между типом морфологического процесса и характером взаимовлияний между зонами лобно-височной системы. Так, процессы, связанные с порождением регулярных форм, которые подразумевают составление словоформы из морфем, характеризовались отрицательным модулирующим влиянием левой зоны верхних височных извилин на активность в области Брока. На основании полученных данных можно утверждать, что наблюдавшийся нами ранее эффект регулярности при изучении функциональной связности в действительности отражает процесс порождения по правилу и обеспечивается взаимодействиями левой верхней височной коры с областью Брока. Между тем порождение нерегулярных глаголов характеризуется взаимовлияниями между областью Брока и зонами верхней височной извилины обоих полушарий, что подтверждает предположение о вовлечении процессов извлечения из памяти.

Ключевые слова: динамическое причинно-следственное моделирование, словоизмени-
тельная морфология, лобно-височная система, двусистемный подход, односистемный под-
ход.

Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. Т. 104. № 11. С. 1331—1346. 2018

Kireev M. V.,^{1,2} *Slioussar N. A.*,^{2,3} *Korotkov A. D.*,¹ *Kotomin I. A.*,¹ *Masharipov R. S.*,¹
Chernigovskaya T. V.,² *Medvedev S. V.*¹ REORGANIZATION OF FUNCTIONAL INTE-
RACTIONS WITHIN THE FRONTOTEMPORAL BRAIN SYSTEM INVOLVED IN THE
PRODUCTION OF RUSSIAN VERBS. ¹ N. P. Bechtereva Institute of the Human Brain of
the RAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: max@ihb.spb.ru; ² Saint-Petersburg State Univer-
sity, St. Petersburg, Russia; ³ School of Linguistics, Higher School of Economics, Moscow,
Russia.

The present study is aimed to investigate several issues regarding the involvement of the frontotemporal brain language network in word production and the organization of the mental lexicon. Based on the data acquired by the functional MRI and using dynamic causal modeling (DCM), we checked whether inflectional processes could be divided into those relying on rules (for regular verb forms) and those involving only lexical memory (for irregular forms). As a result, the effective connectivity analysis revealed that the configuration of the investigated frontotemporal network varied as a function of the morphological process involved. Obtained data provided evidence towards the involvement of the left-lateralized frontotemporal system in the processes associated with the generation of regular forms. Based on these data it can be argued that the previously observed effect of increased psychophysiological interactions between the Broca's area and the temporal gyri associated with the production of regular verbs supports the existence of rule-based regular form production. At the same time, the bilateral system is involved in the processes associated with retrieval from lexical memory.

Key words: dynamic causal modeling, inflectional morphology, frontotemporal brain network, dual-route theories, single-route theories.

RUSSIAN JOURNAL OF PHYSIOLOGY. V. 104. N 11. P. 1331—1346. 2018

Направление исследований, посвященных фундаментальным принципам мозговой функциональной организации внутри- и межсистемных отношений, которые лежат в основе высших видов деятельности человека, является одним из ключевых для современной психофизиологии. В рамках этого направления существует проблема мозгового обеспечения психофизиологических процессов восприятия и порождения слов, для решения разнообразных аспектов которой, например при изучении мозговых основ морфологических свойств языка, ведутся довольно интенсивные исследования. Фактически ставится вопрос о том, проявляет ли мозговая система организации речи свойство модулярности, т. е. состоит ли она из функционально разных подсистем или же является единой системой взаимодействующих элементов. Решение этой проблемы приблизит нас к пониманию организации ментального лексикона, а именно к пониманию того, за счет каких особенностей работы мозговых систем в процессе порождения и восприятия речи человек способен комбинировать элементы, из которых строятся слова, — морфемы. Один из основных вопросов, обсуждаемых в связи с мозговым обеспечением ментального лексикона, касается того, можно ли разделить формы слов на те, которые образуются по правилу (регулярные), и те, которые обрабатываются с относительно большим вовлечением процессов памяти (нерегулярные).

В рамках изучения мозговых основ ментального лексикона на материале обеспечения различных морфологических процедур существует два конкурирующих подхода. Сторонники так называемого «двусистемного» подхода проводят категориальное различие между регулярными и нерегулярными формами слов. Предполагается, что для порождения регулярных форм и для

их анализа при восприятии используются символические правила, которые являются частью продуктивной, комбинаторной системы грамматики, в то время как нерегулярные формы обычно хранятся в памяти целиком и лишь в исключительных случаях могут быть порождены или обработаны по аналогии с другими схожими по звучанию нерегулярными формами. Так, английские и немецкие глаголы легко разделить на регулярные, например: *play* — *played* «играть» (в настоящем и прошедшем времени), *work* — *worked* «работать») и нерегулярные (*do* — *did* «делать», *think* — *thought* «думать»). Наиболее известна в рамках двусистемного подхода модель «Слова и правила», предложенная S. Pinker [42, 43]. Этот подход также развивают в своих работах и многие другие [32—34, 40—41, 46, 55—59].

Альтернативный «односистемный» подход предполагает, что все формы порождаются и обрабатываются с помощью единой системы. В рамках этого подхода получила распространение так называемая коннекционистская «сетевая модель» [49], представляющая собой систему без каких-либо символических правил. Подразумевается, что все формы слов генерируются и обрабатываются ассоциативными механизмами, которые учитывают фонологическое сходство, частотность отдельных слов и словоизменительных типов и другие характеристики [29—31, 35, 44]. Несмотря на довольно активные исследования, данные, получаемые в перечисленных выше работах, пока не позволяют сделать выбор в пользу одного или другого подхода.

Важную роль в этой дискуссии сыграло то, что поведенческие исследования, начатые на материале английского языка, затем проводились на материале целого ряда других языков, которые позволяют сравнить различные факторы и сбалансировать стимульный материал по ряду параметров, что было недоступно на базе морфологически бедного английского языка. В частности, были исследованы немецкий, исландский, норвежский, итальянский, испанский, русский, арабский и иврит [8, 10—12, 20, 38, 45, 47]. Расширение множества исследованных языков выявило необходимость формулировки новых и более универсальных гипотез, объясняющих особенности разных языковых систем.

При этом подавляющее большинство нейровизуализационных исследований, в которых сравнивались предсказания двусистемного и односистемного подхода, ранее проводилось с использованием только немецкого и английского языков [9, 15, 17, 23—24, 26, 36, 50—51, 54, 56]. Очевидно, что это является фактором, который ограничивает развитие исследований в этом направлении. Кроме того, в литературе отмечается разная направленность выявляемых изменений активности мозга в структурах, вовлеченных в процессы обработки регулярных и нерегулярных глаголов. В ряде исследований сообщалось об относительно больших значениях локальной активности зон левой нижней лобной извилины (включая область Брока) в условиях порождения нерегулярных глаголов [9, 16, 51]. В других работах наблюдалась обратная картина: больший уровень активности в области Брока фиксировался при порождении регулярных глаголов [17, 36, 54].

Кроме того, целенаправленный контроль некоторых ранее неучитываемых переменных (таких, как фонологическая сложность или частотность) либо приводил к отсутствию значимых различий, связанных с морфологической регулярностью [50], либо к увеличению локальной активности билатерально расположенных структур в нижней лобной коре, в зоне центральных извилин при порождении нерегулярных глаголов по сравнению с регулярными [15]. При этом авторы последней работы предлагали связывать наблюдаемые различия между условиями не с регулярностью, а с когнитивной сложностью: имеющихся данных было недостаточно для однозначного выбора той или

иной трактовки. С учетом того, что сопоставимые по характеру результаты одними авторами интерпретировались в пользу двусистемного подхода, а другими — в пользу односистемного (например, [15, 26, 50]), крайне затруднительно сделать непротиворечивый вывод относительно мозговой организации ментального лексикона.

Учитывая вышесказанное, нами было проведено исследование функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ) мозгового обеспечения порождения глаголов на материале русского языка. Существует несколько подходов к делению русских глаголов на словоизменительные классы [3, 5, 13, 25], но в любом из них выделяется 10 и более классов, зачастую с несколькими подклассами. Четыре или пять классов (в зависимости от избранного подхода) являются продуктивными, т. е. продолжают пополняться новыми словами. Все эти классы высокочастотны, несколько непродуктивных классов также обладают высокой частотностью и включают в себя много глаголов. Таким образом, мы имеем дело с намного более сложной системой, чем в таких языках, как английский или немецкий, и нет очевидного способа разделить глаголы на регулярные и нерегулярные. Для исследования мы отобрали глаголы из самого частотного продуктивного класса, куда входят такие глаголы, как *читать*, и из нескольких самых редких непродуктивных классов, чтобы в первую очередь проверить, будут ли выявлены какие-то различия между двумя «полюсами» этой системы. Далее мы условно называем первую группу регулярной, а вторую — нерегулярной.

Проведенное исследование выявило относительно большее вовлечение области Брока в процессы порождения нерегулярных глаголов [52]. Похожий характер изменения уровня локальной активности в области Брока, связанный с обработкой нерегулярных глаголов, наблюдался ранее в работах на материале других языков [15, 16, 36]. Однако в нашем исследовании аналогичные результаты были получены и при сравнении порождения реальных глаголов и квазиглаголов (например, *кетать*, *длесту*): для второй группы также было выявлено большее вовлечение области Брока. Это свидетельствует о том, что такой результат не связан с противопоставлением регулярных и нерегулярных процессов, а скорее объясняется степенью когнитивной нагрузки, связанной с морфологической обработкой. Принимая это во внимание, полученные данные были интерпретированы как свидетельство в пользу односистемного подхода, который не проводит различий между регулярным и нерегулярным словоизменением. Кроме того, двусистемный подход, напротив, предсказывает вовлечение области Брока в обеспечение применения символических правил для порождения регулярных форм. Однако анализ дистантных взаимодействий данной структуры неожиданно выявил новые данные, свидетельствующие об усилении функциональных взаимодействий с областями верхней височной извилины обоих полушарий при порождении регулярных глаголов [27].

Таким образом, с точки зрения изменений локальной активности и дистантных взаимодействий звеньев лобно-височной системы была выявлена противоречивая картина организации ее функциональной активности. С одной стороны, энергетические показатели активности одного из ее звеньев (области Брока) соответствовали идее о единой системе порождения глаголов. С другой — показатели функциональных взаимодействий, напротив, подтверждали мнение сторонников двусистемного подхода, так как были обнаружены различия, связанные именно с морфологической регулярностью. Поскольку в настоящий момент в литературе не представлен анализ функциональных взаимодействий структур лобно-височной речевой системы мозга в процессе

порождения или восприятия регулярных и нерегулярных форм (за исключением статей [27, 53]), изучение данного вопроса требует дальнейшего развития.

В частности, в литературе нам не удалось обнаружить данных о том, как именно организваны функциональные взаимодействия в выявленной лобно-височной системе. Исходя из этого целью настоящего исследования явилось выяснение вопроса, вовлекается ли в порождение именно регулярных форм только левосторонняя речевая лобно-височная система (т. е. символические правила согласно двусистемному подходу), или же все глаголы порождаются единой, но по-разному организованной системой (односистемный подход). Решение данного вопроса в рамках настоящей работы осуществлялось путем установления причинно-следственных связей между выявленными в предыдущих работах нашей группы звеньями лобно-височной мозговой системы обеспечения речевой деятельности. Это было сделано при помощи метода причинно-следственного моделирования (*dynamic causal modeling*, или DCM), основные принципы которого представлены в следующем разделе.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Испытуемые и тестовое задание. Исследование проводилось на экспериментальном материале, полученном в ходе фМРТ-анализа при изучении глагольной морфологии русского языка [52]. В эксперименте принял участие 21 здоровый праворукий испытуемый (13 женщин и 8 мужчин) в возрасте от 19 до 32 лет (средний возраст участников 23.5 лет). Для всех участников русский был единственным родным языком. Праворукость оценивалась по вопроснику R. C. Oldfield [37]. Проведение исследования было одобрено комитетом по этике Института мозга человека им. Н. П. Бехтерева РАН. Все испытуемые подписывали информированное согласие на участие в исследовании.

В качестве стимулов были использованы реальные глаголы и квазиглаголы в форме инфинитива, а также реальные существительные и квазисуществительные в именительном падеже единственного числа. Испытуемые должны были сгенерировать определенную форму от предъявленного на экране стимула: либо глагол в первом лице единственного числа настоящего времени (например, *мести* — *мету*), либо существительное во множественном числе (например, *альбом* — *альбомы*). Испытуемые были проинструктированы давать ответ как можно быстрее и вслух. Использование глаголов и существительных, реальных слов и квазислов делало тестовое задание более разнообразным.

Предъявляемые глаголы относились к самому частотному продуктивному словоизменительному классу («регулярные») или к нескольким низкочастотным непродуктивным классам («нерегулярные»). Существительные также делились на две группы: в одной из них при образовании множественного числа выпадала гласная (например, *шнурок* — *шнурки*), а в другой основа оставалась неизменной (например, *седок* — *седоки*). Первую группу можно назвать нерегулярной по сравнению со второй, однако эта нерегулярность довольно незначительная: склонение существительных в русском языке в целом содержит меньше нерегулярностей, чем спряжение глаголов. В связи с этим в дальнейшем мы сосредоточимся на анализе данных, полученных при порождении глагольных форм. Группы квазислов были созданы по аналогии с использованными реальными словами. Таким образом, всего в исследовании было 8 групп стимулов. Предъявлялось по 35 стимулов каждого типа.

Тестовое задание состояло из трех исследовательских сессий, включавших предъявление 140 слов, 140 квазислов и 140 так называемых «пустых проб». В качестве пустых проб предъявлялась последовательность символов «xxxxx» (она соответствовала фоновой надписи на экране) для обеспечения статистической мощности обработки фМРТ-данных, получаемых в «связанной с событиями» исследовательской парадигме. Первые две сессии включали по 12 проб в каждой из 8 групп, в последней сессии предъявлялось по 11 проб. Для каждого испытуемого программа предъявления стимулов (E-prime) генерировала случайную последовательность предъявления проб, которая никогда не повторялась. Среднее значение интервала между пробами составляло 4000 мс, а время предъявления целевого стимула, в ответ на который было необходимо сгенерировать подходящую форму, составляло 700 мс. Стимулы предъявлялись белым шрифтом на черном фоне (Times New Roman, кегль 40). В интервалах, когда слова не предъявлялись, на экране выводилась фоновая надпись «xxxxxx», время предъявления которой варьировало в псевдослучайном порядке от 3100 до 3500 мс с шагом 100 мс (средняя длительность 3300 мс). Пустые пробы всегда длились 3500 мс. Общая чистая длительность фМРТ-исследования составляла 29 мин (с учетом 10 холостых фМРТ-сканов перед каждой исследовательской фМРТ-сессией).

Все устные ответы записывались одновременно с регистрацией фМРТ-данных в условиях шума. Для этих целей использовалась система шумоподавления (Persaio™ Psychology Software Tools Inc., Pittsburgh, PA, США). Корректность сгенерированных форм оценивалась после процедуры исследования. Пробы, в которых порожденные испытуемыми формы не соответствовали ожидаемой модели (например, испытуемый говорил *бугоры* вместо *бугры* или применял к квазиглаголу на *-ать* модель, которая не используется с аналогичными реальными глаголами в русском языке: *бетать* — *бетую*, *бецу*, *бетатью*), учитывались как «ошибка» при последующем статистическом анализе фМРТ-данных.

Регистрация фМРТ-данных. Для предъявления стимулов использовался специальный монитор в составе комплекса для проведения фМРТ-исследований (Invivo Eloquence fMRI System), располагавшийся за головой испытуемого. Изображение с монитора проецировалось испытуемому с помощью системы встроенных зеркал. Программирование последовательности предъявления проб, а также всех временных параметров презентации стимулов осуществлялось на базе программного пакета E-prime 1.1 (Psychology Software Tools Inc., Pittsburgh, PA, США), совмещенного с исследовательским комплексом *in vivo*. Тестовое задание состояло из трех сессий (с перерывами для отдыха по 1—2 мин). Перед началом фМРТ-сканирования испытуемые обязательно выполняли тренировочное задание.

Исследование проводилось на магнитном томографе Philips Achieva (3 Тесла). Структурные T1-взвешенные изображения регистрировались до проведения функционального исследования (T1W3DTFE) со следующими параметрами: поле обзора — 240 × 240 (FOV); TR — 25 мс; срезы — 130 аксиальных срезов толщиной 1 мм и размером пикселя 1 × 1 мм; угол отклонения вектора намагниченности — 30°. Для регистрации BOLD-сигнала использовалась эхопланарная одноимпульсная последовательность. Время, за которое происходила регистрация данных со всех 32 аксиальных срезов (TR), составляло 2 с (TE = 35 мс). Поле обзора составляло 208 × 208, а угол отклонения вектора намагниченности (flip angle) — 90°. Размер пикселя составлял 3 × 3 мм. Толщина срезов равнялась 3 мм с промежутком между ними в

0.3 мм. Таким образом, после трехмерной реконструкции изображения размер единицы объема (воксела, от volume cell) составлял $3 \times 3 \times 3$ мм.

В каждой исследовательской сессии перед запуском регистрации BOLD-сигнала и началом предъявления тестового задания, которые были синхронизированы, выполнялись два так называемых холостых «динамических скана». Под динамическим сканом понимается BOLD-сигнал, зарегистрированный в 32 срезах за 2 с (TR). Дополнительно два первых динамических скана удалялись из последующего анализа. Данная процедура является стандартным способом избегания так называемого T1-эффекта, который приносит артефакты в фМРТ-данные.

Статистическая обработка данных и DCM-анализ. Перед проведением статистического анализа данных осуществлялась предварительная обработка и преобразование индивидуальных фМРТ-данных, включавшая: выравнивание (realignment), коррекцию на различия во времени регистрации для разных сканов (slice-timeregistration), совместную регистрацию функциональных данных со структурными изображениями (coregistration), нормализацию в стандартное анатомическое пространство и сглаживание. Параметры гауссовского сглаживания — 8 мм (FWHM).

Суть использованного в данной работе метода причинно-следственного моделирования (dynamic causal modeling, или DCM), который позволяет устанавливать характер взаимовлияний между анализируемыми областями интереса, может быть описана следующим образом. Каждая динамическая каузальная модель является так называемой «порождающей/генеративной моделью», которая количественно описывает, как могли быть «сгенерированы» полученные данные. В случае фМРТ речь идет о BOLD-сигнале, зарегистрированном в выбранных областях интереса (взаимодействующих звеньях нейрональной сети), которые вовлекаются в обеспечение текущей деятельности. Причем модель может основываться как на результатах активационных исследований, так и на данных анализа психофизиологических взаимодействий, или PPI-анализа (как было сделано в рамках данного исследования).

В результате каждая создаваемая модель описывает нейрональную систему взаимодействующих структур (звеньев), которая может быть представлена в виде ориентированного графа. Источниками в нем являются звенья, а условные зависимости скрытых состояний каждого из них опосредованы причинными связями (казуальными или «эффективными»), т. е. «ребрами» графа. Казуальные модели с помощью так называемых эволюционных дифференциальных уравнений описывают, как именно манипуляции с тестовыми условиями, т. е. исследуемыми компонентами и/или аспектами деятельности, влияют на динамику изменений скрытых нейрональных состояний звеньев системы.

Помимо этого в рамках DCM-анализа фМРТ-данных осуществляется соотнесение скрытых состояний нейрональной активности звеньев системы с регистрируемыми параметрами (BOLD-сигнал в области интереса) с помощью функции наблюдения $y = g(X, \phi)$, где g отражает соотношение между нейрональной активностью звеньев анализируемой системы, состоящей из нескольких областей интереса, и наблюдаемыми изменениями BOLD-сигнала. При этом ϕ являются неизвестными, рассчитываемыми параметрами. В результате осуществляется объединение модели нейрональной динамики с биофизически обоснованной и экспериментально валидизированной гемодинамической моделью, которая описывает трансформацию нейрональной активности в BOLD-сигнал. В качестве такой модели используется модель «воздушного шара» [18]: изменения нейрональной активности приводят к ло-

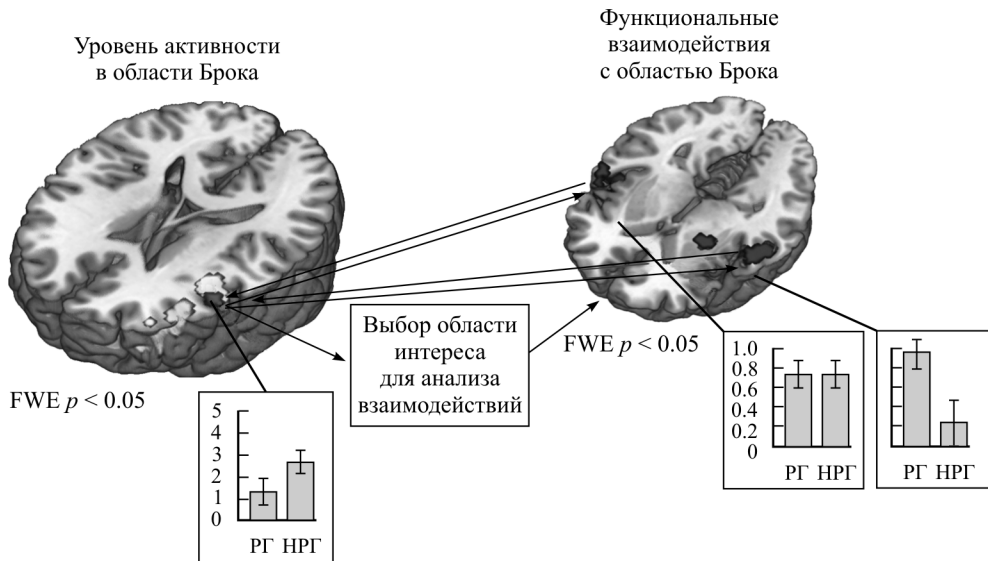


Рис. 1. Звенья лобно-височной мозговой системы, вовлекаемой в процессы порождения регулярных и нерегулярных глаголов.

В левой части рисунка представлены области мозга, уровень функциональной активности в которых был значимо выше при порождении нерегулярных глаголов по сравнению с регулярными [56]. С использованием кластера в области Брока была выбрана область интереса для анализа психофизиологических взаимодействий, результаты которого представлены в правой части рисунка. На ней изображены кластеры, располагающиеся в областях мозга, которые демонстрировали усиление функциональных взаимодействий при порождении регулярных глаголов по сравнению с нерегулярными [29]. Данные этих исследований использовались для выбора областей интереса для настоящей работы. РГ — пробы с порождением регулярных глаголов, НРГ — пробы с порождением нерегулярных глаголов, FWE — метод коррекции на множественность сравнений (family-wise error).

кальным изменениям гемодинамики, что вызывает увеличение объема кровотока и снижение содержания окисленного гемоглобина.

Статистические компоненты DCM-анализа базируются на принципах Байесовской статистики, которая используется для сравнения нескольких моделей с одним и тем же набором экспериментально полученных данных. Такое сравнение основывается на доказательстве, в соответствии с которым при рассчитанных параметрах выбранной модели поведения взаимодействующих звеньев нейрональной системы (параметрах взаимовлияния между звеньями) получение реально зарегистрированного BOLD-сигнала является наиболее вероятным. Такое доказательство иногда называется «маргинальным правдоподобием», которое варьирует между сравниваемыми моделями. Задача DCM-анализа, таким образом, сводится к выбору одной или нескольких моделей с максимальными значениями «маргинального правдоподобия». Более подробное описание статистических методов можно найти в работах [14, 39, 48].

В соответствии с вышеописанной процедурой на первом этапе анализа данных все исследовательские сессии каждого испытуемого объединялись в одну для построения моделей множественной регрессии. В качестве регрессоров выступали совокупности проб трех видов (с учетом их временных параметров): 1) группа «слова», включающая все виды проб, в которых корректно генерировались формы реальных слов — глаголов и существитель-

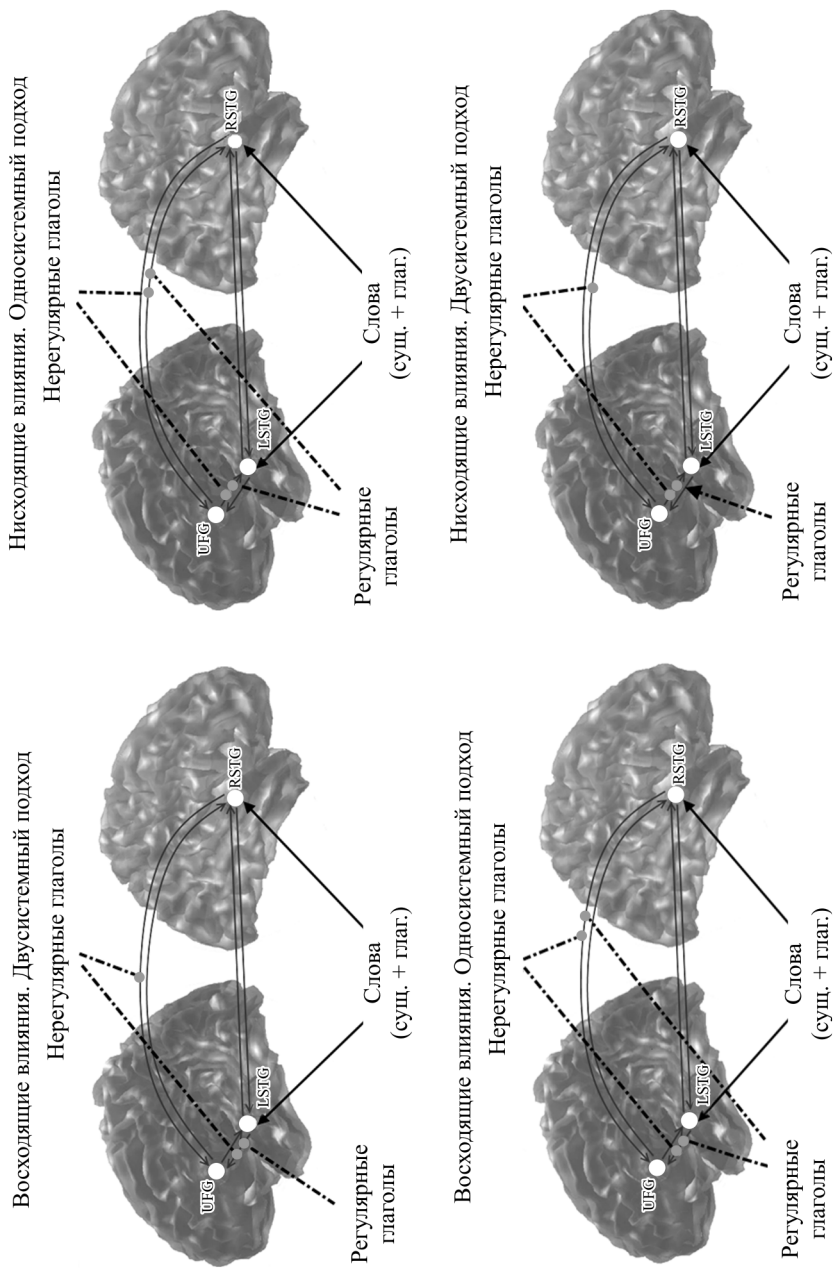


Рис. 2. Анализируемые ДСМ-модели: сравниваемые варианты взаимовлияний между звеньями лобно-височной системы.

Сплошные линии обозначают направления взаимовлияний между звеньями; пунктирные линии указывают на направление причинных влияний, которые модулируются при порождении регулярных и нерегулярных глаголов; сферами белого цвета обозначены области интереса; LIFG — нижняя лобная извилина левого полушария, RSTG/LSTG — верхняя височная извилина правого/левого полушария; надпись «слова (сущ. + глаг.)» обозначает совокупность проб, в которых порождались реальные слова (как существительные, так и глаголы).

ных; 2) группа «регулярные глаголы», которая включала в себя пробы с корректным порождением регулярных глаголов; 3) группа «нерегулярные глаголы», которая включала в себя пробы с корректным порождением нерегулярных глаголов. Так как эффект, связанный с морфологической регулярностью, был обнаружен при анализе психофизиологических взаимодействий в работе [27] при сравнении реальных регулярных и нерегулярных глаголов, в настоящем исследовании, призванном прояснить природу наблюдаемых различий, мы также сосредоточимся на этих группах стимулов.

Модели множественной регрессии рассчитывались для каждого испытуемого в трех областях интереса, которые отбирались по результатам предварительного активационного исследования [52] и анализа психофизиологических взаимодействий [27] (рис. 1). Выбранные области интереса представляли из себя сферы радиусом в 4 мм и локализовались: 1) в области Брока (LIFG, $x = -57, y = 14, z = 16$); 2) в верхней височной извилине левого полушария (LSTG, $x = -54, y = -16, z = -5$); 3) в верхней височной извилине правого полушария (RSTG, $x = 54, y = -10, z = -2$). Указанные координаты приведены в стандартизованном стереотаксическом пространстве атласа мозга человека Монреальского неврологического института (система измерения в мм).

Всего было сформировано четыре DCM-модели исходя из предсказаний двусистемного и односистемного подходов, которые мы планировали сопоставить. Все модели представлены на рис. 2. При их формировании предполагалось, что порождение любых слов (как существительных, так и глаголов) оказывает модулирующее влияние на активность в структурах верхней височной коры. Анализируемые модели описывали восходящие и нисходящие варианты направления модулирующего влияния (активность структур височной коры (LSTG/RSTG) влияет на активность в области Брока (LIFG) или наоборот), так как сопоставляемые подходы не делают уточнений по этому поводу. Согласно односистемному подходу ожидалось, что порождение регулярных и нерегулярных глаголов будет обеспечиваться работой единой билатеральной системы согласно двусистемному — левосторонней и билатеральной системой соответственно.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного DCM-анализа установлено, что наиболее соответствующей данным является первая модель (рис. 2). В соответствии с этой моделью порождение регулярных глаголов осуществляется на фоне такого влияния левой верхней височной извилины (LSTG) на область Брока (LIFG), при котором увеличение активности LSTG приводит к снижению активности в LIFG. При этом параметр влияния LSTG => LIFG составил -0.22 [0.17 CO (стандартное отклонение)]. Это означает, что при приросте активности в LSTG на 100 % активность в LIFG снижается на 22 %. Порождение нерегулярных глаголов, напротив, характеризуется активирующим влиянием структур височной коры правого и левого полушария на область Брока: LSTG => => LIFG 0.39 (0.18 CO), RSTG => LIFG 0.27 (0.18 CO). В соответствии с полученными данными можно говорить о том, что порождение регулярных и нерегулярных глаголов обеспечивается в результате изменения режима функционирования исследуемой лобно-височной системы. При порождении регулярных глаголов вовлечение левой височной извилины сопровождается тор-

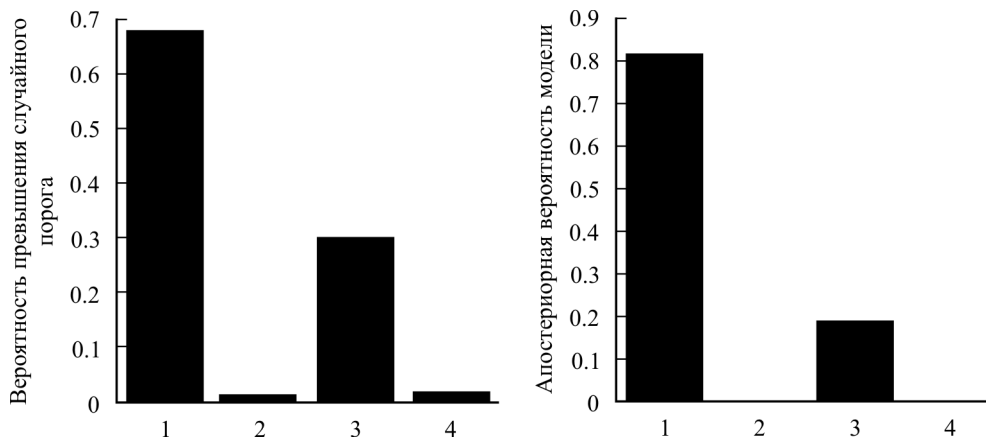


Рис. 3. Результаты DCM-анализа.

Цифрами под графиками представлены порядковые номера DCM-моделей (см. рис. 2).

можением активности области Брока. Порождение нерегулярных глаголов, напротив, характеризуется активирующим влиянием левой и правой верхней височной извилины на область Брока (рис. 3, 4).

Таким образом, установлено, что изменение типа морфологического процесса словоизменения (регулярного или нерегулярного), вовлекаемого в порождение слов, ассоциируется с реорганизацией работы лобно-височной системы мозга, которая имеет сложноорганизованный характер. При этом, как и в поведенческих исследованиях глагольной морфологии русского языка [7],

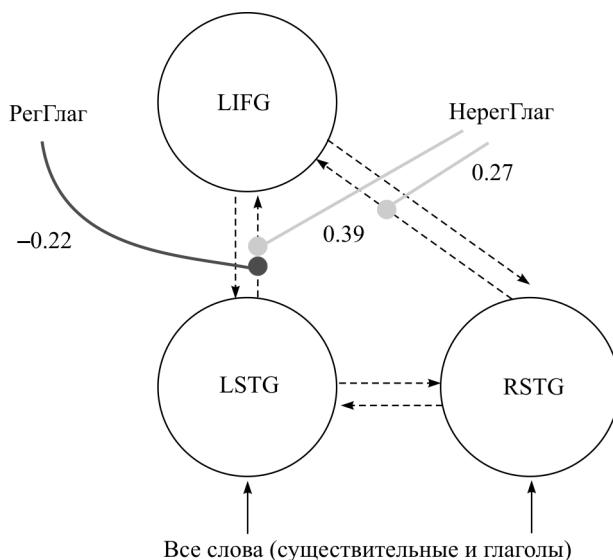


Рис. 4. Параметры взаимовлияний между звеньями наиболее вероятной DCM-модели.

LIFG — нижняя лобная извилина левого полушария; RSTG/LSTG — верхняя височная извилина правого/левого полушария; числами обозначены параметры влияния (например, -0.22 означает, что при приросте активности в LSTG на 100 % активность в LIFG снизится на 22 %); ПерГлаг — пробы с порождением регулярных глаголов, НереГлаг — пробы с порождением нерегулярных глаголов.

одно- или двусистемный подходы не предоставляют непротиворечивого объяснения данных. С одной стороны, как ожидалось с позиций двусистемного подхода, порождение регулярных глаголов модулирует лобно-височные взаимодействия именно в левом полушарии, а именно влияние височной коры на область Брока. Односистемный подход не может объяснить наблюдаемые различия между двумя группами глаголов. С другой стороны, двусистемный подход в своем классическом варианте (например, [52]) предполагает, что такое влияние должно быть активирующим. Между тем оно носит тормозящий характер, что соответствует выявленному ранее снижению локальной активности в области Брока в условиях порождения регулярных глаголов [9, 16, 51, 52]. При этом увеличению локальной активности в области Брока при порождении нерегулярных глаголов, которое наблюдается в нашей работе и исследованиях других авторов, в данном исследовании соответствует активирующий характер влияния со стороны структур верхней височной коры обоих полушарий на область Брока.

Вместе с тем доступные в литературе данные о характеристиках функциональных взаимодействий указывают на относительно большую функциональную интеграцию при порождении регулярных глаголов по сравнению с нерегулярными (этот вопрос исследовался всего в двух работах на материале русского и английского языков [27, 53]). Возникает ряд вопросов, почему изменения локальной активности и эффективной связности противоречат показателям функциональных взаимодействий, отражающих силу связности между звеньями лобно-височной системы? Почему функциональные взаимодействия, выявляемые методом психофизиологических взаимодействий, выше при порождении регулярных глаголов? На наш взгляд, это может быть связано с особенностью организации мозговых систем, обеспечивающих функционирование ментального лексикона.

Глаголы, называемые в данном исследовании регулярными, относятся к самому частотному продуктивному классу, который первым усваивается в процессе овладения речью [7]. Соответственно, мозговая система, обеспечивающая их порождение, формируется раньше в онтогенезе, за счет чего ее работа в большей степени автоматизирована и сами процессы порождения стереотипизированы. По всей видимости, это обуславливает высокую эффективность работы, что и отражается усилением функциональных взаимодействий с областью Брока на фоне снижения ее локальной активности и наблюдаемым минимальным количеством ошибок при порождении глаголов этого класса [52]. Вероятно, таким образом проявляется известный эффект минимизации территории при относительной стереотипизации деятельности одновременно относительного увеличения количества вовлекаемых жестких звеньев [2]. Можно говорить о том, что в наблюдаемом соотношении данных об энергетическом состоянии структур мозга, их дистантных взаимодействиях и взаимовлияниях проявляется принцип историзма в формировании функциональных систем [1].

Нерегулярные глагольные классы усваиваются позже, используются во много раз реже, чем регулярный. Соответственно и мозговое обеспечение их порождения в терминах системной работы мозга характеризуется меньшей эффективностью интеграции. Исходя из этого можно ожидать, что система обеспечения порождения нерегулярных глаголов будет характеризоваться относительно большим содержанием гибких звеньев. Вероятно, именно за счет большого количества вовлекаемых гибких звеньев и динамизма, присущего работе мозговых систем [4], наблюдается повышение локальной активности, но вместе с этим и снижение дистантных взаимодействий. Подобный эффект

наблюдался ранее при исследовании усложнения деятельности [6] и заключался в преобладании локальной синхронии над дистантной.

Еще одним объяснением повышенной локальной активности в области Брока при порождении нерегулярных глаголов, неоднократно отмечаемой в литературе [9, 16, 51, 52], может быть тот факт, что для корректного порождения таких глаголов необходимо выбирать из набора конкурирующих словоизменительных моделей. Это подтверждается и поведенческими данными: количество ошибок при порождении нерегулярных глаголов значимо больше, чем при порождении регулярных. Таким образом, всякий раз необходимо осуществлять селекцию действий, что препятствует высокой автоматизации деятельности и, следовательно, высокой интегрированности лобных и височных структур в процессе порождения таких слов.

Приведем пример. Порождая формы от регулярных глаголов, таких как *читать*, мы пользуемся самой частотной моделью, так называемым дефолтным правилом ([7, 22] и др.). К нерегулярным глаголам это правило неприменимо, и если, например, глагол заканчивается на *-ывать*, он может образовывать формы как по модели *крыть* — *крою*, так и по модели *плыть* — *плыву*. При этом обе эти модели крайне низкочастотны.

В связи с тем, что полученные в данной работе и в наших предыдущих исследованиях [27, 52] данные не могут быть объяснены ни в рамках односистемного, ни в рамках двусистемного подхода, одно из наиболее вероятных объяснений может быть найдено в гибридной модели С. D. Yang [60], подразумевающей существование нескольких правил, которые организованы иерархически. Для русского языка подобная модель была предложена в работе [22]. Правильность такого подхода подтверждается и данными поведенческих исследований, проводившихся на материале русского языка [19–22].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученный в настоящей работе результат подтверждает гипотезу о том, что свойство регулярности языковых процедур связано с работой лобно-височной нейрональной системы, обеспечивающей комбинаторику морфем в процессе порождения речи. Наблюдаемый характер причинных связей между активностью в левой височной коре и в области Брока при порождении регулярных глаголов соответствует представлениям об относительно автоматизме обработки наиболее частотного класса и демонстрирует возможную причину эффекта снижения уровня локальной активности области Брока, неоднократно наблюдаемого в предыдущих исследованиях [9, 15, 16, 36, 51, 52]. Полученный результат находится в соответствии с тем, что морфологическая модель, характерная для регулярных глаголов, осваивается раньше других в процессе усвоения языка.

Вместе с тем по сравнению с порождением регулярных глаголов, порождение нерегулярных глаголов характеризуется относительно большим вовлечением области Брока во взаимодействия с билатеральной височной нейрональной речевой системой. Судя по всему, это отражает процесс поиска корректной словоизменительной модели, для выбора которой вовлекается область Брока. Свидетельством в пользу вовлечения процессов выбора подходящей модели словоизменения может являться наблюдавшееся наибольшее количество ошибок, совершаемых именно в процессе порождения нерегулярных форм.

Таким образом, получены новые данные, раскрывающие работу мозговых структур — звеньев нейрональных систем обеспечения порождения речи и

организации ментального лексикона. Установлено, что в зависимости от типа морфологического процесса реорганизуется конфигурация причинных связей между звеньями такой системы.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 16-18-00041).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1] *Александров Ю. И.* Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении. М. Наука. 1989.
- [2] *Бехтерева Н. П.* Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Изд. 2-е, перераб. и доп. Л. Медицина. 1974.
- [3] *Зализняк А. А.* Грамматический словарь русского языка. Словоизменение. М. Русский язык. 1977.
- [4] *Медведев С. В., Пахомов С. В.* Динамическая организация мозговых систем. Л. Наука. 1989.
- [5] *Русская грамматика.* Гл. ред. *Н. Ю. Шведова.* М. Наука. 1980.
- [6] *Свидерская Н. Е.* Синхронная электрическая активность мозга и психические процессы. М. Наука. 1987.
- [7] *Черниговская Т. В., Гор К., Свистунова Т. И.* Формирование глагольной парадигмы в русском языке: правила, вероятности, аналогии как основа организации ментального лексикона (экспериментальное исследование). Когнитивные исследования. Сб. научн. трудов. Вып. 2. (Отв. ред. *Т. В. Черниговская, В. Д. Соловьев*). М. Изд-во Института психологии РАН. 165—181. 2008.
- [8] *Berent I., Pinker S., Shimron J.* Default nominal inflection in Hebrew: Evidence for mental variables. *Cognition.* 72 (1): 1—44. 1999.
- [9] *Beretta A., Campbell C., Carr T. H., Huang J., Schmitt L. M., Christianson K., Cao Y.* An ER-fMRI investigation of morphological inflection in German reveals that the brain makes a distinction between regular and irregular forms. *Brain Lang.* 85 (1): 67—92. 2003.
- [10] *Chernigovskaya T., Gor K.* The complexity of Paradigm and input frequencies in native and second language verbal processing: evidence from Russian. *Language Language Behavior.* 2 (3): 20—37. 2000.
- [11] *Clahsen H., Avelo F., Roca I.* The development of regular and irregular verb inflection in Spanish child language. *J. Child Lang.* 29 (3): 591—622. 2002.
- [12] *Clahsen H.* Lexical entries and rules of language: a multidisciplinary study of German inflection. *Behav. Brain Sci.* 22 (6): 991—1060. 1999.
- [13] *Davidson D. E., Gor K. S., Lekic M. D.* Russian: Stage one: Live from Moscow! Dubuque, IO. Kendall Hunt Publishing Company. 1996.
- [14] *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.
- [15] *Desai R., Conant L. L., Waldron E., Binder J. R.* fMRI of past tense processing: The effects of phonological complexity and task difficulty. *J. Cogn. Neurosci.* 18 (2): 278—297. 2006.
- [16] *De Diego-Balaguer R., Rodriguez-Fornells A., Rotte M., Bahlmann J., Heinze H. J., Münte T. F.* Neural circuits subserving the retrieval of stems and grammatical features in regular and irregular verbs. *Hum. Brain Mapp.* 27 (11): 874—888. 2006.
- [17] *Dhond R. P., Marinkovic K., Dale A. M., Witzel T., Halgren E.* Spatiotemporal maps of past-tense verb inflection. *Neuroimage.* 19 (1): 91—100. 2003.
- [18] *Friston K. J., Mechelli A., Turner R., Price C. J.* Nonlinear responses in fMRI: The Balloon model, Volterra kernels and other hemodynamics. *Neuroimage.* 12 (4): 466—477. 2000.
- [19] *Gor K., Chernigovskaya T.* Mental lexicon structure in L1 and L2 acquisition: Russian evidence. 2003.
- [20] *Gor K., Chernigovskaya T.* Rules in the processing of Russian verbal morphology. In: Current issues in formal Slavic Linguistics. G. Zybatow, U. Junghanns, G. Mehlhorn, L. Szucsich (Eds). Frankfurt am Main. Peter Lang. 528—536. 2001.

- [21] Gor K., Jackson S. Morphological decomposition and lexical access in a native and second language: a nesting doll effect. *Lang. Cogn. Proc.* 28 (7): 1065—1091. 2013.
- [22] Gor K. Symbolic rule versus analogy in the processing of complex verbal morphology. *Revue d'intelligence artificielle.* 17 (5—6): 823—840. 2003.
- [23] Indefrey P., Brown C., Hagoort P., Herzog H., Sach M., Seitz R. A PET study of cerebral activation patterns induced by verb inflection. *Neuroimage.* 5 (4): 548. 1997.
- [24] Jaeger J. J., Lockwood A. H., Kemmerer D. L., Van Valin R. D., jr., Murphy B. W., Khalak H. G. A positron emission tomographic study of regular and irregular verb morphology in English. *Language.* 72 (3): 451—497. 1996.
- [25] Jakobson R. O. Russian conjugation. *Word.* 4: 155—167. 1948.
- [26] Joanisse M. F., Seidenberg M. S. Imaging the past: neural activation in frontal and temporal regions during regular and irregular past-tense processing. *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* 5 (3): 282—296. 2005.
- [27] Kireev M., Slioussar N., Korotkov A. D., Chernigovskaya T. V., Medvedev S. V. Changes in functional connectivity within the fronto-temporal brain network induced by regular and irregular Russian verb production. *Front. Hum. Neurosci.* 9: 36. 2015.
- [28] Lecik M. D., Davidson D. E., Gor K. S. Russian stage one: Live from Russia. Dubuque. I. A. Kendall/ Hunt. 2008.
- [29] MacWhinney B., Leinbach J. Implementations are not conceptualizations: revising the verb learning model. *Cognition.* 40 (1—2): 121—157. 1991.
- [30] Marchman V. A. Constraints on plasticity in a connectionist model of the English past tense. *J. Cogn. Neurosci.* 5 (2): 215—234. 1993.
- [31] Marchman V. A., Plunkett K., Goodman J. Overregularization in English plural and past tense inflectional morphology: a response to Marcus. *J. Child Lang.* 24 (3): 767—779. 1997.
- [32] Marcus G. F. Plasticity and nativism: Towards a resolution of an apparent paradox. In: Emergent neural computational architectures based on neuroscience. S. Wermter, J. Austin and D. Willshaw (Eds). Springer-Verlag. 368—382. 2001.
- [33] Marcus G. F., Pinker S., Ullman M., Hollander T. J., Rosen F. Xu. Overregularization in language acquisition. *Monogr. Soc. Res. Child Dev.* 57 (4). 1992.
- [34] Marslen-Wilson W. D., Tyler L. K. Dissociating types of mental computation. *Nature.* 387 (6633): 592—594. 1997.
- [35] McClelland J. L., Patterson K. Rules or connections in past-tense inflections: what does the evidence rule out? *Trends Cogn. Sci.* 6 (11): 465—472. 2002.
- [36] Oh T. M., Tan K. L., Ng P., Berne Y. I., Graham S. The past tense debate: is phonological complexity the key to the puzzle? *Neuroimage.* 57 (1): 271—280. 2011.
- [37] Oldfield R. C. The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia.* 9 (1): 97—113. 1971.
- [38] Orsolini M., Marslen-Wilson W. D. Universals in morphological representation: evidence from Italian. *Lang. Cogn. Proc.* 12 (1): 1—47. 1997.
- [39] Penny W. D. Comparing dynamic causal models. *Neuroimage.* 22 (3): 1157—1172. 2004.
- [40] Pinker S., Prince A. On language and connectionism: analysis of a parallel distributed processing model of language acquisition. *Cognition.* 28 (1—2): 73—193. 1988.
- [41] Pinker S., Ullman M. T. The past and future of the past tense. *Trends Cogn. Sci.* 6 (11): 456—463. 2002.
- [42] Pinker S. Rules of language. *Science.* 253 (5019): 530—535. 1991.
- [43] Pinker S. Words and rules: The ingredients of language. New York. Harper Collins. 1999.
- [44] Plunkett K., Marchman V. From rote learning to system building: acquiring verb morphology in children and connectionist nets. *Cognition.* 48 (1): 21—69. 1993.
- [45] Plunkett K., Nakisa R. C. A connectionist model of the Arabic plural system. *Language Cognit. Processes.* 12 (5—6): 807—836. 1997.
- [46] Prasada S., Pinker S. Generalizations of regular and irregular morphology. *Language Cognitive Processes.* 8 (1): 1—56. 1993.
- [47] Ragnasdottir H., Simonsen H. G., Plunkett K. The acquisition of past tense morphology in Icelandic and Norwegian children: An experimental study. *J. Child Language.* 26 (3): 577—618. 1999.

- [48] *Rigoux L., Stephan K. E., Friston K. J., Daunizeau J.* Bayesian model selection for group studies — Revisited. *Neuroimage*. 84: 971—985. 2014.
- [49] *Rumelhart D., McClelland J.* «On learning the past tenses of English verbs» in *Parallel distributed processing: Explorations in the microstructure of cognition, Psychological and Biological Models*. V. 2. Cambridge, MA. MIT Press. 216—271. 1986.
- [50] *Sach M., Seitz R., Indefrey P.* Unified inflectional processing of regular and irregular verbs: a PET study. *Neuroreport*. 15 (3): 533—537. 2004.
- [51] *Sahin N., Pinker S., Halgren E.* Abstract grammatical processing of nouns and verbs in Broca's area: evidence from fMRI. *Cortex* 42 (4): 540—562. 2006.
- [52] *Slioussar N., Kireev M. V., Chernigovskaya T. V., Kataeva G. V., Korotkov A. D., Medvedev S. V.* An ER-fMRI study of Russian inflectional morphology. *Brain Lang*. 130: 33—41. 2014.
- [53] *Stamatakis E. A., Marslen-Wilson W. D., Tyler L. K., Fletcher P. C.* Cingulate control of fronto-temporal integration reflects linguistic demands: a three-way interaction in functional connectivity. *Neuroimage*. 28 (1): 115—121. 2005.
- [54] *Tyler L. K., Stamatakis E. A., Post B., Randall B., Marslen-Wilson W. D.* Temporal and frontal systems in speech comprehension: an fMRI study of past tense processing. *Neuropsychologia*. 43 (13): 1963—1974. 2005.
- [55] *Ullman M. T.* Acceptability ratings of regular and irregular past-tense forms: Evidence for a dual-system model of language from word frequency and phonological neighborhood effects. *Language. Cognit. Proc.* 14 (1): 47—67. 1999.
- [56] *Ullman M. T., Bergida R., O'Craven K.* Distinct fMRI activation patterns for regular and irregular past tense. *NeuroImage*. 5: 549. 1997.
- [57] *Ullman M. T.* Contributions of memory circuits to language: The declarative/procedural model. *Cognition*. 92 (1—2): 231—270. 2004.
- [58] *Ullman M. T., Gopnik M.* Inflectional morphology in a family with inherited specific language impairment. *Appl. Psycholinguist*. 20 (1): 51—117. 1999.
- [59] *Ullman M. T., Pancheva R., Love T., Yee E., Swinney D., Hickok G.* Neural correlates of lexicon and grammar: Evidence from the production, reading, and judgment of inflection in aphasia. *Brain Language*. 93(2): 185—238. 2005.
- [60] *Yang C. D.* *Knowledge and learning in natural language*. Oxford. Oxford University Press. 2002.

Поступила 12.12.2017
 После доработки 04.10.2018
 Принята к публикации 19.11.2018