

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Российский государственный педагогический университет
им. А. И. Герцена»

На правах рукописи

Адамович Тимофей Валерьевич

**Топологические особенности функциональных сетей мозга как фактор
индивидуальных различий в когнитивных способностях**

Специальность: 5.12.1 Междисциплинарные исследования
когнитивных процессов (психологические науки)

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата психологических наук

Научный руководитель:
академик РАО
доктор психологических наук,
профессор
С. Б. Малых

Санкт-Петербург
2026

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ	6
Глава 1. ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ	16
1.1 Когнитивные способности как предмет сетевого нейрофизиологического анализа	16
1.2 Структура и взаимодействие когнитивных процессов.....	25
1.3 Сетевой подход к психофизиологическим исследованиям.....	47
1.4 Функциональная связность мозга как основа организации когнитивных функций	60
1.5 Заключение	81
Глава 2. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	85
2.1 Участники исследования	85
2.2 Экспериментальная процедура	85
2.3 Оценка невербального интеллекта	86
2.4 Когнитивные задачи.....	86
2.5 Предварительная обработка данных ЭЭГ.....	88
2.6 Реконструкция источников активности ЭЭГ.....	90
2.7 Оценка функциональной связности и топологических характеристик сетей	90
2.8 Статистический анализ поведенческих показателей	96
2.9 Статистический анализ взаимосвязей между метриками функциональной связности и когнитивными показателями.....	96
Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ.....	99

3.1 Проблема выбора порогового значения при анализе функциональной связности мозга.....	99
3.1.1 Подходы к выбору порогового значения при анализе функциональной связности.....	99
3.1.2 Индивидуальные различия в силе функциональных связей	103
3.1.3 Различия в метриках графа, ассоциированные с различными значениями порога.....	105
3.1.4 Регрессионный анализ изменений, ассоциированных с различными значениями порога.....	108
3.1.5 Корреляционный анализ метрик топологии графа на различных порогах.....	110
3.1.6 Топологическая структура сетей функциональной связности при различных порогах	114
3.1.7 Сравнение традиционного подхода к определению порога с подходом, основанным на данных	117
3.1.8 Оценка межполовых различий на разном уровне порогов..	122
3.1.9 Заключение.....	126
3.2 Топологические особенности функциональной связности мозга, ассоциированные с индивидуальными различиями в невербальном интеллекте	133
3.2.1 Корреляции метрик топологии функциональной связности с невербальным интеллектом	133
3.2.2 Корреляции метрик топологии функциональной связности для различных порогов	137
3.2.3 Заключение.....	139

3.3 Топологические особенности функциональной связности мозга, ассоциированные с индивидуальными различиями в рабочей памяти и когнитивном тормозном контроле.....	144
3.3.1 Анализ взаимосвязи поведенческих показателей.....	144
3.3.2 Связь когнитивных характеристик с топологией функциональной связности мозга в процессе решения задачи.....	146
3.3.3 Связь когнитивных характеристик с топологией функциональной связности мозга в состоянии покоя.....	150
3.3.4 Связь когнитивных характеристик с реконfigurацией функциональной связности мозга между состоянием покоя и состоянием когнитивной нагрузки	153
3.3.5 Заключение.....	157
3.4 Роль слабых функциональных связей в индивидуальных различиях когнитивных способностей	167
3.4.1 Связь когнитивных характеристик с топологией функциональной связности мозга на более низких порогах	167
3.4.2 Заключение.....	177
ВЫВОДЫ	181
Список литературы.....	194
Приложения.....	239
Приложение №1. Примеры экспериментальных стимулов	239
Приложение №2. Оценка эффекта пространственной утечки на значения функциональной связности, полученные с помощью общей информации	240
Приложение №3. Распределение сил связей для различных метрик оценки синхронизации.....	243

Приложение №4. Оценка количества изолированных узлов на различных уровнях порога	244
Приложение №5. Описательные статистики для метрик топологии сетей функциональной связности состояния покоя и невербального интеллекта	245
Приложение №6. Корреляции между невербальным интеллектом и метриками топологии сетей функциональной связности покоя.....	246
Приложение №7. Корреляции между длиной пути сетей функциональной связности альфа-диапазона и невербальным интеллектом	249

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Актуальность исследования обусловлена необходимостью углублённого понимания нейрофизиологических механизмов, лежащих в основе индивидуальных различий в когнитивных способностях. Когнитивные функции — внимание, память, мышление и связанные с ними процессы — обеспечивают переработку поступающей информации и во многом определяют успешность адаптации человека к требованиям среды. Устойчивые межиндивидуальные различия в уровне и структуре когнитивной эффективности при этом остаются одной из центральных проблем дифференциальной психологии, поскольку определяют вариативность в обучении, профессиональной деятельности и повседневном функционировании. Изучение этих различий позволяет перейти от описания усреднённых характеристик когнитивных процессов к выявлению факторов, от которых зависит их продуктивность, и служит одним из ключевых инструментов анализа базовых механизмов психической деятельности. При этом вопрос о том, какие именно характеристики мозговой организации формируют устойчивые межиндивидуальные различия в когнитивной эффективности, — при значительном объёме накопленных данных — по-прежнему остаётся открытым.

Традиционные психометрические подходы надёжно фиксируют существование таких различий, однако оставляют открытым вопрос об механизмах. В то же время классические нейробиологические модели, ориентированные на локализацию функций, оказываются недостаточными для описания сложных форм когнитивной деятельности, поскольку последние реализуются как результат согласованной работы множества распределённых мозговых систем. Это делает необходимым переход от анализа изолированных мозговых структур к исследованию принципов организации их взаимодействия.

В отечественной психологии и нейронауке данная логика получила развитие в рамках системного подхода, согласно которому когнитивные функции рассматриваются как результат работы функциональных систем, объединяющих различные звенья в целостную организацию поведения. Современная когнитивная нейронаука продолжает эту линию в рамках сетевого подхода и коннектомики, рассматривающих мозг как сложную систему взаимодействующих элементов, образующих динамически перестраивающиеся конфигурации. В этом контексте когнитивные способности могут быть поняты как характеристики организации распределённой обработки информации.

Несмотря на активное развитие сетевых моделей, ряд принципиальных вопросов в этой области остаётся нерешённым. Во-первых, неясно, какие параметры функциональной сетевой организации связаны с общим компонентом когнитивной эффективности, а какие — со спецификой отдельных когнитивных процессов. Во-вторых, недостаточно работ, где различные когнитивные способности — в частности, интеллект, рабочая память и когнитивный тормозной контроль — рассматриваются в рамках единой нейрофизиологической схемы. В-третьих, роль динамических характеристик сети — в том числе её способности к реконфигурации при переходе от покоя к выполнению задачи — по-прежнему изучена недостаточно.

Дополнительную методологическую сложность создаёт зависимость результатов сетевого анализа от способа построения функциональных графов. Большинство исследований ориентировано на наиболее сильные взаимодействия, тогда как слабые связи, несмотря на их возможный вклад в межмодульную интеграцию и гибкость сети, систематически исключаются из анализа. Выбор порога при этом существенно влияет на конечную структуру графа и, следовательно, на интерпретацию результатов — это требует

методологических подходов, позволяющих учитывать вариативность сетевых конфигураций, а не жёстко фиксировать один из возможных вариантов.

Таким образом, актуальность настоящего исследования определяется необходимостью системного анализа функциональной сетевой организации мозга как основы индивидуальных различий в когнитивных способностях. В рамках этого подхода когнитивная эффективность рассматривается как результат взаимодействия процессов интеграции и сегрегации — то есть баланса между распределённой координацией и селективностью обработки информации. Особое значение при этом приобретает совместное рассмотрение устойчивых характеристик функциональной архитектуры, её динамической перестройки, вклада слабых взаимодействий и пороговой зависимости сетевых эффектов.

Реализация такого подхода позволяет перейти от описания локальных нейронных коррелятов к анализу принципов организации когнитивной системы в целом и тем самым уточнить механизмы, лежащие в основе различий в интеллекте, рабочей памяти и когнитивном тормозном контроле.

Степень научной разработанности проблемы

К настоящему времени накоплен значительный массив исследований, посвящённых индивидуальным различиям в когнитивных способностях и их психофизиологическим основаниям. В отечественной дифференциальной психологии и психофизиологии данное направление получило развитие в работах Б.М. Теплова, В.Д. Небылицына, В.С. Мерлина, Б.Г. Ананьева, Э.А. Голубевой и др., где индивидуальные различия рассматривались как проявление устойчивых свойств нервной системы и системной организации психической деятельности. В зарубежной науке исследование индивидуальных различий оформилось в рамках дифференциальной психологии и психометрической традиции (С. Spearman, L. Thurstone, Н. Eysenck, Р. Vernon и др.), а в дальнейшем получило развитие в современных

теориях интеллекта, ориентированных на анализ вариативности обработки информации и исполнительного контроля. Совокупность этих исследований показывает, что индивидуальные различия выступают не только как описательная характеристика когнитивных способностей, но и как ключ к выявлению механизмов их формирования. Целый ряд исследований посвящен анализу структуры интеллекта, рабочей памяти и когнитивного тормозного контроля, а также их взаимосвязей. В рамках психометрических, когнитивных и нейропсихологических подходов описаны общие и специфические компоненты когнитивных способностей; существенный вклад в разработку данной проблематики внесли A. Baddeley, G. Miller, E. Miller, H. Gardner, J. Carroll, R. Cattell, J. Horn, N. Friedman, A. Conway, R. Engle, M. Kane, J. Cohen, A. Miyake, P. Ackerman, K. Kovacs, N. Unsworth, A.-L. Schubert, T. Braver и др. Совокупность этих исследований показывает, что когнитивные способности имеют иерархическую организацию и включают как общий компонент, отражающий эффективность переработки информации, так и более специализированные механизмы, связанные с выполнением отдельных когнитивных операций. При этом рабочая память и когнитивный контроль рассматриваются как ключевые процессы, обеспечивающие координацию когнитивной деятельности и вносящие существенный вклад в индивидуальные различия в интеллекте.

В области сетевой нейронауки и нейрофизиологии когнитивных способностей на данных фМРТ показана значимость распределённой организации мозговой активности и функциональной связности; соответствующие результаты представлены в работах A. Barbey, K. Bansal, D. Bassett, O. Sporns, M. Cole, A. Engel, P. Fries, K. Hilger, F. Krienen, J. Kruschwitz, S. Sadaghiani, E. Santarnecchi, K. Sreenivasan, J. Thiele и др. Эти исследования демонстрируют, что когнитивные способности не могут быть сведены к активности отдельных локализованных областей, а определяются характеристиками взаимодействия между различными мозговыми системами,

включая параметры интеграции, сегрегации и динамической реконфигурации функциональной связности. В частности, показано, что эффективность когнитивного функционирования ассоциирована с особенностями топологической организации функциональной связности, такими как эффективность передачи информации, модулярность и распределение центральности.

Вместе с тем имеющиеся исследования преимущественно сосредоточены либо на отдельных когнитивных способностях, либо на частных сетевых показателях; совместный анализ невербального интеллекта, рабочей памяти и когнитивного тормозного контроля в рамках единой нейрофизиологической схемы представлен в немногих работах. Недостаточно разработан и вопрос о том, какие топологические характеристики функциональной связности отражают общий компонент когнитивной эффективности, а какие специфичны для отдельных способностей. Отдельного внимания требуют также два методологических аспекта — вклад слабых связей в организацию сети и влияние выбора порога на получаемые результаты, — каждый из которых пока изучен слабо. Указанные пробелы и определяют постановку цели настоящего исследования.

Цель исследования — определить топологические особенности функциональных сетей мозга, ассоциированные с индивидуальными различиями в когнитивных способностях.

Объект исследования — индивидуальные различия в когнитивных способностях.

Предмет исследования — параметры организации функциональных сетей мозга, ассоциированные с индивидуальными различиями в когнитивных способностях.

Гипотезы исследования:

1. Топологическая структура сетей функциональной связности мозга ассоциирована с уровнем когнитивных способностей, включающих

невербальный интеллект, рабочую память и когнитивный тормозной контроль.

2. Архитектура функциональных сетей мозга является уникальной для отдельных когнитивных способностей.
3. Индивидуальные различия в когнитивных способностях обусловлены не только сравнительно сильными связями внутри сетей, но и сравнительно слабыми связями.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Проанализировать текущие представления о сетевых основах когнитивных способностей и их индивидуальных различий.
2. Разработать методологию, позволяющую выделить топологические особенности индивидуальных сетей.
3. Определить топологические особенности сетей, ассоциированные с индивидуальными различиями в когнитивных способностях.
4. Определить топологические особенности сетей, уникальные для отдельных когнитивных задач.
5. Определить эффект сравнительно слабых связей в сетях на индивидуальные различия в когнитивных способностях.

Теоретико-методологическую основу исследования составили ключевые положения системной психофизиологии (П.К. Анохин, В.Б. Швырков, Ю.И. Александров и др), когнитивной психологии (J. Carroll, R. Cattell, J. Horn и др.), когнитивной нейронауки (O. Sporns, A. Barbey и др.), дифференциальной психологии и психофизиологии (Б.М. Теплов, В.Д. Небылицын, Э.А. Голубева, С.Б. Малых, J-G. Gustafson и др.).

Эмпирическая база исследования. В исследовании приняли участие 195 человек. Возраст участников варьировался от 17 до 39 лет ($M = 20,3$, $SD = 3,35$; 37 % — женщины). Участники не имели зарегистрированных случаев психиатрических или неврологических расстройств и травм головы.

Методы исследования. Регистрация нейрофизиологической активности мозга осуществлялась методом электроэнцефалографии (ЭЭГ). Оценка невербального интеллекта проводилась с использованием стандартных прогрессивных матриц Дж. Равена; рабочая память исследовалась в рамках задачи Стернберга; когнитивный тормозной контроль — с применением задачи Фланкера. Функциональная организация мозговых сетей анализировалась на основе оценки межканальной фазовой и амплитудной синхронизации ЭЭГ-сигналов, интерпретируемой как показатель функциональной связности. На основе матриц связности конструировались взвешенные сети, для которых рассчитывались топологические характеристики в рамках теории графов. Статистическая обработка данных включала корреляционный анализ, линейные регрессионные модели, а также линейные смешанные модели со случайными эффектами.

Научная новизна. В рамках настоящего исследования впервые критически осмыслена методология анализа функциональной связности в ЭЭГ, определены топологические корреляты невербального интеллекта, рабочей памяти и когнитивного тормозного контроля, а также показана значимость сравнительно слабых связей сети.

Теоретическая значимость. Расширены представления о топологии функциональных сетей как нейрофизиологическом базисе когнитивных способностей, показана их дифференцированная организация в зависимости от типа когнитивной деятельности.

Нейросетевая теория интеллекта распространена на другие когнитивные способности — рабочую память и когнитивный тормозной контроль, — что позволило описать специфические топологические особенности функциональных сетей, связанные с организацией переработки информации в каждой из этих систем.

Обоснована функциональная значимость сравнительно слабых связей как потенциального механизма межмодульной интеграции и гибкой реконфигурации когнитивной системы; до настоящего времени эта компонента сетевой архитектуры в рамках сетевого анализа оставалась недостаточно изученной.

Практическая значимость. В рамках исследования предложен методический подход, основанный на одновременном анализе множественных графов функциональной связности, построенных при различных значениях порога. Такой подход повышает устойчивость и воспроизводимость результатов, снижает зависимость выводов от произвольного выбора порогового значения и обеспечивает более корректную интерпретацию сетевых метрик.

Разработан и апробирован метод анализа топологии функциональных сетей, учитывающий индивидуальные различия в когнитивных способностях и специфику ЭЭГ как источника данных. Метод даёт возможность разделять общие и специфические параметры сетевой организации, связанные с различными когнитивными способностями, и может применяться в широком спектре исследований когнитивных процессов.

Систематизирован и апробирован комплекс методических решений, повышающих качество анализа функциональной связности: учёт слабых взаимодействий, оценка сетей на множестве пороговых значений, сопоставление разных способов построения графов. Это повышает чувствительность анализа к механизмам межмодульной интеграции и динамической реконфигурации сети.

Предложенные методы могут быть адаптированы для данных других нейровизуализационных методов (в частности, фМРТ и МЭГ) и применены при сравнении различных групп испытуемых — в том числе в исследованиях индивидуальных различий и клинических выборок.

Полученные результаты и разработанные подходы могут быть использованы при построении более надёжных и воспроизводимых моделей функциональной организации мозга, учитывающих вариативность сетевых конфигураций и вклад взаимодействий различной силы.

Достоверность и обоснованность результатов исследования обеспечиваются методологической обоснованностью работы, выбором методических средств, адекватных цели и объекту исследования, характеристиками выборки, применением релевантных методов сбора и анализа данных, а также использованием современного программного обеспечения.

Положения, выносимые на защиту:

1. Индивидуальные различия в невербальном интеллекте ассоциированы преимущественно с особенностями глобальной организации функциональных сетей мозга.
2. Когнитивные способности (рабочая память и когнитивный тормозной контроль) отражают сочетание общих и специфических механизмов обработки информации, проявляющихся в частично перекрывающихся и дифференцированных параметрах функциональной сетевой организации мозга.
3. Необходимым условием корректной интерпретации связи между когнитивными показателями и параметрами сетевой организации мозга является учёт слабых взаимодействий и особенностей пороговой репрезентации функциональных сетей.

Апробация результатов исследования. Результаты исследования были представлены на заседаниях Лаборатории возрастной психогенетики Психологического института РАО (2019-2026), кафедры психофизиологии факультета психологии Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова (2019–2024), на конференциях «8th Annual Meeting of The Mathematical Cognition and Learning Society (MCLS2025)» (Гонконг, 2025),

«Cognitive Neuroscience» (Екатеринбург, 2022–2024), «IEEE Ural-Siberian Conference on Computational Technologies in Cognitive Science, Genomics and Biomedicine (CSGB)» (Новосибирск, 2023), VII Съезде Российского психологического общества (Екатеринбург, 2022), «Научной конференции молодых учёных в области наук об образовании» (Москва, 2022), «Обработка и интеграция информации в сенсорных системах: от внешнего сигнала к сложному образу» (Москва, 2022), «Network Neuroscience» (online, 2021), 32nd International Congress of Psychology (Прага, 2021), Neuromatch (online, 2020–2021), «IX Международной конференции по когнитивной науке» (Москва, 2020), «Big Data & AI Conference» (online, 2020), «Когнитивная наука в Москве — 2020: новые исследования» (Москва, 2020).

Публикации исследования. По теме диссертационного исследования опубликовано 7 работ, из них не менее 6 — в изданиях, рекомендованных ВАК. Общий объём опубликованных работ составил 9,45 печатных листа, из которых 8,99 — в изданиях, рекомендованных ВАК.

Структура и объём диссертации. Работа состоит из введения, трёх глав, выводов и заключения, списка литературы и приложений. Диссертация содержит 20 таблиц и 12 рисунков. Список литературы включает 424 наименования.

Глава 1. ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

Основные положения, представленные в настоящей главе, изложены в публикации (Адамович, 2020)

1.1 Когнитивные способности как предмет сетевого нейрофизиологического анализа

Исследование индивидуальных различий в когнитивных способностях является одной из центральных задач современной когнитивной науки. Его значение определяется не только в описании вариативности интеллекта, рабочей памяти и исполнительных функций, но и в объяснении механизмов успешности познавательной деятельности. В этом контексте целесообразно различать когнитивные функции и когнитивные способности. Под когнитивными функциями понимаются относительно специфические процессы переработки информации, обеспечивающие удержание, селекцию, преобразование и подавление информации (Kiely, 2014), тогда как когнитивные способности отражают устойчивые индивидуальные различия в организации и эффективности этих процессов, проявляющиеся в успешности выполнения когнитивных задач (Dilchert, 2018).

Психометрические данные надёжно фиксируют существование межиндивидуальных различий в познавательной деятельности, однако сами по себе не позволяют объяснить, за счёт чего они возникают. Поэтому проблема когнитивных способностей не исчерпывается сопоставлением результатов тестирования. Она требует обращения к нейрофизиологическим механизмам, лежащим в основе различий в эффективности мышления, памяти и когнитивного контроля. При этом поиск таких механизмов целесообразно связывать не столько с выявлением прямых «субстратов» отдельных функций,

сколько с анализом системных характеристик мозговой организации, задающих условия переработки информации.

Исторически проблема мозговой организации психических функций развивалась в рамках дискуссии между локаляционистскими и антилокаляционистскими представлениями. Первая традиция стремилась как можно более прямо соотнести отдельные области мозга с конкретными психическими функциями; вторая подчёркивала распределённый характер мозгового обеспечения поведения и зависимость сложных форм деятельности от совместной работы нескольких областей. Современная когнитивная нейронаука в значительной степени снимает это противопоставление. Накоплены убедительные данные о функциональной специализации корковых и подкорковых структур, однако одновременно становится всё более очевидным, что сложные когнитивные процессы не могут быть адекватно описаны через активность изолированных участков мозга. Их реализация предполагает согласованное участие множества специализированных элементов, объединённых в динамические системы взаимодействия (Bassett, Sporns, 2017; Bullmore, Sporns, 2009).

В этой связи исследовательский фокус смещается от вопроса о локальной функции той или иной зоны к вопросу об организации связей между областями мозга, обеспечивающих целостный когнитивный акт. Такая постановка проблемы хорошо согласуется с отечественной традицией, в рамках которой высшие психические функции рассматривались как системные образования, формирующиеся в процессе развития и реализующиеся через взаимодействие нескольких взаимосвязанных звеньев (Выготский, 1983; Лурия, 2013), а также с современным сетевым подходом и коннектомикой. В рамках этого подхода в центре внимания находятся не отдельные мозговые «центры», а конфигурации взаимодействий между ними. Соответственно, когнитивные функции рассматриваются как формы распределённой обработки информации, а индивидуальные различия в

когнитивных способностях — как различия в параметрах организации этой обработки.

Особое значение такой подход приобретает применительно к исследованию когнитивной сферы, поскольку её структура носит иерархический и лишь частично дифференцированный характер. Психометрические модели показывают, что индивидуальные различия в познавательной деятельности могут быть описаны на нескольких уровнях: на уровне общего фактора, отражающего наиболее широкие различия в эффективности когнитивного функционирования, на уровне более частных доменов и на уровне отдельных измеряемых способностей (Carroll, 1993; Spearman, 1904). При этом между различными когнитивными конструкциями, в частности между интеллектом, рабочей памятью и исполнительными функциями, устойчиво обнаруживаются значимые, но не исчерпывающие связи (Kovacs, Conway, 2019; Miyake et al., 2000). Это позволяет предполагать, что в основе когнитивной деятельности лежат одновременно и общий организационный компонент, и более специфические механизмы, обеспечивающие выполнение отдельных классов задач. Следовательно, нейрофизиологическое исследование когнитивных способностей должно учитывать как системное единство когнитивной сферы, так и её функциональную дифференцированность.

Сетевой подход создаёт для этого продуктивную теоретическую перспективу. Если когнитивные способности формируются в результате взаимодействия распределённых систем обработки информации, то характеристики функциональной организации мозга могут рассматриваться как индикаторы тех условий, в которых осуществляется познавательная деятельность. В этом случае исследовательский интерес смещается к свойствам системы взаимодействий в целом: степени интеграции информации между удалёнными областями, выраженности локальной специализации, распределению связей между модулями, а также роли узлов-хабов (hubs; узлы

с высокой центральностью), обеспечивающих межмодульное согласование и связывающих относительно специализированные подсистемы в единую архитектуру (Bassett, Sporns, 2017; Bullmore, Sporns, 2009; Sporns, 2013b). Такой подход позволяет перейти от описания того, где реализуется когнитивная функция, к анализу того, как организуется её выполнение.

Наиболее последовательно эта логика была реализована в исследованиях интеллекта. Согласно теории фронто-париетальной интеграции (P-FIT), интеллект не сводится к свойствам одной анатомической структуры, а обеспечивается переработкой информации в распределённой системе лобных и теменных областей (Jung, Haier, 2007). В близком направлении развивается представление о системе множественных требований (multiple-demand system), в рамках которого ряд фронто-париетальных областей рассматривается как универсальная система, поддерживающая решение широкого круга задач за счёт организации этапов переработки, распределения ресурсов и управления требованиями задачи (Duncan, 2010). Теория перекрытия процессов, в свою очередь, предлагает понимать общий фактор интеллекта не как проявление единого механизма, а как результат частичного наложения нескольких базовых когнитивных процессов, прежде всего внимания, рабочей памяти и контроля (Kovacs, Conway, 2019). Наконец, в нейросетевой теории интеллекта индивидуальные различия в способностях связываются прежде всего с топологией нейронных сетей и их способностью к адаптивной реконфигурации (Barbey, 2018). Во всех этих подходах интеллект выступает не как сумма локальных функций, а как характеристика организации распределённой обработки информации.

Ключевым следствием такого подхода становится представление о том, что успешность когнитивной деятельности определяется не максимальной выраженностью какой-либо одной характеристики сети, а балансом интеграции и сегрегации. Сегрегация обеспечивает относительную автономность специализированных подсистем и тем самым создаёт условия

для эффективной локальной переработки информации. Интеграция, напротив, позволяет объединять результаты работы отдельных модулей и согласовывать их в рамках решения более сложных задач. Для когнитивной системы необходимы оба механизма: избыточная изолированность подсистем затрудняет синтез информации, тогда как чрезмерная глобальная связность снижает селективность переработки и может сопровождаться функциональной избыточностью (Bassett, Sporns, 2017; Bullmore, Sporns, 2009; Sporns, 2013b). Поэтому более корректно говорить не о максимизации интеграции или сегрегации как таковых, а об их оптимальном соотношении, зависящем от структуры выполняемой задачи.

Особенно важным это оказывается при анализе рабочей памяти и когнитивного тормозного контроля. В данном исследовательском контексте они могут рассматриваться как промежуточный уровень анализа: с одной стороны, как относительно специфические механизмы обработки информации, с другой — как способности, проявляющиеся в устойчивых индивидуальных различиях в успешности выполнения задач. Современные модели описывают рабочую память и когнитивный контроль через взаимодействие распределённых систем, прежде всего фронто-париетальной сети когнитивного контроля, дорсальной системы внимания, сети пассивного режима и других сетей (Badre, 2008; Cole et al., 2013; Cole et al., 2014; Dehaene, Changeux, 2011; Duncan, 2010; Gu et al., 2015; Miller, Cohen, 2001). В этих моделях фронто-париетальная сеть выступает как гибкий управляющий компонент, обеспечивающий поддержание целей, кодирование релевантных правил и согласование межсетевых взаимодействий в зависимости от текущих требований.

При этом не все когнитивные функции в одинаковой степени опираются на одни и те же сетевые механизмы. С теоретической точки зрения важно различать общие и специфические компоненты сетевой организации. Если одни и те же характеристики функциональной архитектуры оказываются

значимыми сразу для нескольких когнитивных показателей, это может указывать на существование общего организационного ядра когнитивной обработки. Если же разные способности соотносятся с различными параметрами сетевой структуры, это будет свидетельствовать в пользу наличия частных механизмов, обеспечивающих специфику отдельных когнитивных процессов. В этом смысле сопоставление интеллекта, рабочей памяти и когнитивного тормозного контроля представляет особый интерес, поскольку позволяет уточнить, в какой мере общие когнитивные ресурсы реализуются через общие, а в какой — через специфические конфигурации межрегионального взаимодействия (Kovacs, Conway, 2019; Miyake et al., 2000).

Не менее важен и динамический аспект когнитивной организации. Если когнитивные способности действительно связаны с распределённой обработкой информации, то их нейрофизиологической основой должна выступать не только относительно стабильная архитектура функциональных связей, но и способность системы к перестройке. Состояние покоя можно рассматривать как характеристику базовой организации взаимодействий, задающей структурные ограничения и ресурсные возможности когнитивной системы. Выполнение задачи, напротив, позволяет выявить изменения в конфигурации сети, возникающие в ответ на необходимость удержания информации, её селекции, преобразования или подавления конкурирующих реакций. Сопоставление состояния покоя и решения когнитивных задач тем самым открывает возможность различить относительно устойчивые особенности функциональной организации и процессуальные механизмы, актуализирующиеся непосредственно в ходе деятельности (Bassett, Sporns, 2017; Cole et al., 2014).

Для решения этой задачи особую ценность представляет анализ функциональной связности по данным электроэнцефалографии. ЭЭГ позволяет исследовать временную организацию активности различных областей мозга с высокой временной точностью, что принципиально важно

для когнитивных процессов, разворачивающихся в масштабе сотен миллисекунд. Показатели функциональной связности, основанные на согласованности колебательной активности, дают возможность описывать межрегиональные взаимодействия как систему распределённых функциональных отношений, а методы анализа графов — характеризовать эту систему в терминах глобальной и локальной организации сети (Bassett, Sporns, 2017; Bastos, Vezoli, Fries, 2015; Bullmore, Sporns, 2009).

Существенным аспектом такой организации является её частотно-специфический характер. Осцилляторная активность в различных частотных диапазонах обеспечивает временную координацию межрегиональных взаимодействий, селективно объединяя и разделяя функциональные подсистемы в рамках общей сетевой архитектуры. Альфа-диапазон в этом отношении занимает особое место. Его традиционная трактовка как индикатора фонового состояния коры в последние годы существенно пересмотрена: накоплены данные о роли альфа-ритма в контролируемом доступе к информации, нисходящей регуляции обработки и функциональном подавлении нерелевантных репрезентаций (Klimesch, 2012; Klimesch, Sauseng, Hanslmayr, 2007). Фазовая синхронизация в альфа-диапазоне, в свою очередь, выступает механизмом согласования локальных и крупномасштабных сетевых взаимодействий (Palva, Palva, 2011). Это определяет продуктивность анализа функциональной связности в альфа-диапазоне при оценке когнитивной производительности — прежде всего в аспектах интеграции информации и избирательной фильтрации нерелевантных сигналов.

При всём накопленном эмпирическом материале ряд базовых вопросов в данной области сохраняет дискуссионный статус. Во-первых, современные данные не дают однозначного ответа на то, какие параметры функциональной сетевой организации связаны с общим компонентом когнитивной эффективности, а какие отражают специфику отдельных когнитивных процессов. Во-вторых, сравнительно мало работ, в которых интеллект,

рабочая память и тормозной контроль сопоставлялись бы в рамках единой аналитической схемы. В-третьих, недостаточно ясно, в какой мере когнитивная успешность определяется исходной архитектурой функциональной сети, а в какой — её способностью к перестройке при переходе от покоя к задаче. Наконец, методологически существенным остаётся вопрос о том, насколько устойчивы выводы о связи когнитивных показателей с параметрами сети при изменении способа её построения (Garrison et al., 2015; Wijk van, Stam, Daffertshofer, 2010).

Последний вопрос имеет не только методологическое, но и содержательное значение. Значительная часть исследований функциональной связности ориентирована прежде всего на наиболее интенсивные взаимодействия, тогда как сравнительно слабые связи нередко исключаются из анализа как менее надёжные или малосущественные. Между тем именно такие взаимодействия могут играть важную роль в обеспечении межмодульной коммуникации, избыточности, гибкости и адаптивной реконфигурации когнитивной системы. Если сильные связи в большей степени отражают устойчивые магистральные пути обработки информации, то слабые связи потенциально обеспечивают вариативность сетевых переходов и вовлечение периферийных элементов в решение новых или более сложных задач (Barbey, 2018; Gallos, Makse, Sigman, 2012; Sporns, 2013b). Исключение слабых взаимодействий из анализа может тем самым приводить к упрощению реальной архитектуры когнитивной обработки и снижать чувствительность исследования к тем механизмам, которые особенно значимы для гибких форм познавательной деятельности.

С этим напрямую связана и проблема пороговой зависимости при построении функциональных сетей. Поскольку графовая репрезентация функциональной связности предполагает выбор критерия включения связей в сеть, результаты анализа во многом зависят от того, какие взаимодействия сохраняются, а какие исключаются. Использование одного произвольно

выбранного порога способно искажать структуру графа, менять значения глобальных и локальных метрик и, как следствие, влиять на интерпретацию связи между параметрами сети и когнитивными показателями. Поэтому методологически более оправдан подход, при котором функциональная сеть рассматривается не как фиксированная структура, полученная при одном уровне отсечения, а как совокупность конфигураций, анализируемых в диапазоне пороговых решений (Garrison et al., 2015; Wijk van, Stam, Daffertshofer, 2010). В таком случае метод построения сети перестаёт быть внешним техническим условием и становится существенной частью исследования когнитивных механизмов.

Таким образом, современное состояние проблемы позволяет рассматривать когнитивные способности как результат работы распределённой системы, в которой сочетаются общий организационный компонент, обеспечивающий согласование различных форм познавательной деятельности, и более специфические механизмы, связанные с особенностями отдельных когнитивных процессов. Сетевой анализ функциональной связности открывает возможность исследовать оба уровня одновременно, описывая когнитивную эффективность через параметры интеграции, сегрегации и реконфигурации межрегиональных взаимодействий. В этой связи представляется обоснованным исследование, направленное на выявление того, каким образом параметры функциональной сетевой организации мозга соотносятся с индивидуальными различиями в интеллекте, рабочей памяти и когнитивном тормозном контроле; какие из этих параметров отражают общий компонент когнитивной эффективности, а какие — специфику отдельных процессов; как меняется функциональная архитектура сети при переходе от состояния покоя к выполнению задачи; и в какой мере учёт слабых взаимодействий и вариативности пороговых решений влияет на интерпретацию связи между характеристиками сети и показателями когнитивной деятельности.

1.2 Структура и взаимодействие когнитивных процессов

Когнитивные способности могут быть описаны как различные уровни и варианты обработки информации, поступающей в мозг из окружающей среды (Lachman, Lachman, Butterfield, 2016).

Интеллект представляет собой многокомпонентный когнитивный конструкт, включающий широкий спектр когнитивных способностей, таких как внимание, память, логическое мышление, решение проблем, обучение и адаптация к окружающей среде. Изучение интеллекта — его структуры, внутренней организации и связей с другими когнитивными функциями — остаётся одной из центральных линий дифференциальной психологии: уровень интеллекта выступает устойчивым предиктором академической и профессиональной успешности и одним из основных измерений при описании индивидуальных различий.

Единого определения интеллекта психологическая наука до настоящего времени не выработала. В формулировке рабочей группы Американской психологической ассоциации (Neisser et al., 1996) он характеризуется как способность понимать сложные идеи, адаптироваться к среде, извлекать уроки из опыта, использовать различные формы рассуждения и преодолевать когнитивные затруднения. Л. Готтфредсон предлагает более узкое определение — универсальная умственная способность, объединяющая абстрактное мышление, планирование, решение задач и обучение (Gottfredson, 1997). В обоих подходах акцент смещён с академической эрудиции на общий регуляторный ресурс, проявляющийся при решении разнородных задач.

Показатели IQ, интерпретируемые как операционализация общего интеллекта (g-фактора), используются в качестве предикторов обучаемости, академической и профессиональной результативности (Bergman et al., 2014; Gottfredson, 2003; Primi, Ferrão, Almeida, 2010; Ree, Carretta, 2022; Schmidt, 2002; Schmidt, Hunter, 2004). Однако влияние IQ не является абсолютным,

поскольку успешность также зависит от мотивации и усилий, направленных на достижение целей (McGue et al., 2022).

Первые концепции интеллекта связывают его с g-фактором, предложенным Ч. Спирменом (Spearman, 1904). Спирмен обнаружил, что результаты различных когнитивных тестов положительно коррелируют между собой, что свидетельствует о наличии общего фактора интеллекта, который он назвал g-фактором (general intelligence). Этот фактор отражает общую умственную способность, влияющую на выполнение разнообразных когнитивных задач.

Альтернативные теории, такие как модель множественного интеллекта Г. Гарднера (Gardner, 2011; Gardner, Hatch, 1989; Visser, Ashton, Vernon, 2006), отрицают существование единого общего фактора, предполагая существование независимых видов интеллекта, включая лингвистический, логико-математический, пространственный, музыкальный и другие.

Р. Стернберг (Sternberg, 1984b; Sternberg, 1985) выделяет три типа интеллекта: аналитический, творческий и практический. Его инвестиционная теория акцентирует внимание на использовании когнитивных ресурсов для достижения целей (Sternberg, Lubart, 2010). Неопиажеанские модели связывают интеллект с этапами когнитивного развития (Case, 1992), а контекстуальные подходы подчеркивают роль среды и культуры в формировании когнитивных способностей (Sternberg, 1984a; Zimmerman, 1984).

В целом, интеллект охватывает интеграцию когнитивных процессов, индивидуальных способностей и адаптации, что делает его ключевым фактором в успешном взаимодействии человека с окружающим миром.

Теория интеллекта Кэттелла–Хорна–Кэрролла (CHC) (Flanagan, Dixon, 2014; Kan et al., 2011; Keith, Reynolds, 2010; Marnoufi et al., 2023; McGrew, 2009; McGrew, 2023; Wasserman, 2019) является одной из наиболее исследованных, эмпирически обоснованных и всеобъемлющих иерархических

психометрических концепций структуры познавательных способностей. Она представляет собой результат анализа мировой литературы по индивидуальным различиям в познавательных способностях, собранной на протяжении почти столетия (Carroll, 1993).

Эта теория, также известная как теория флюидного (гибкого) и кристаллизованного интеллекта (Fluid and Crystallized Intelligence), была первоначально предложена в 1971 году психологами Р. Кэттеллом, Дж. Хорном и Дж. Кэрроллом. Теория СНС определяет иерархическую структуру когнитивных способностей, построенную на факторном анализе большого корпуса психометрических тестов.

На нижнем уровне иерархии располагаются специфические способности — те, что проявляются при выполнении конкретных задач и измеряются отдельными тестами: например, способность воспроизвести предложение после однократного прослушивания или определить, параллельны ли две линии. Это единственный уровень, на котором измерение ведётся непосредственно.

Следующий уровень — узкие способности — образуется группами специфических способностей, устойчиво коррелирующих между собой. Так, воспроизведение предложений оказывается связано с воспроизведением отдельных слов, цифр, букв и псевдослов. Тесты на удержание различных видов зрительной информации на короткое время также коррелируют друг с другом, и именно их согласованность позволяет выделить объём кратковременного зрительно-пространственного запоминания как самостоятельную узкую способность. Если же задача требует не только удержания материала, но и его преобразования — воспроизведения слов в обратном порядке, сортировки по алфавиту, — соответствующие тесты могут образовывать отдельный кластер. Эта группа отражает индивидуальные различия в способности управлять фокусом внимания при обработке информации, аналогично центральному исполнительному компоненту модели

рабочей памяти А. Бэддели и Г. Хитча (1974) (Baddeley, 1997; Baddeley, Hitch, 1974).

Широкие способности — это группы узких способностей, взаимная корреляция между которыми выше, чем с другими группами. Например, аудиальное кратковременное хранение, зрительное кратковременное хранение и контроль внимания образуют группу узких способностей с более высокой взаимной корреляцией, чем с другими типами способностей. Эту группу можно назвать рабочей памятью (Unsworth, Engle, 2007).

Дж. Кэрролл (1993) обнаружил доказательства существования 8–10 широких кластеров узких способностей. Их может быть до 20, и точное число зависит от полноты данных и сложности классификации некоторых способностей. Термины «широкие» и «узкие» описывают степень общности способностей, и по мере углубления понимания интеллекта вводятся промежуточные категории для более корректного описания предметной области.

К широким способностям в рамках теории СНС относятся:

1. Флюидный интеллект (Gf): доменно-общая способность решать новые проблемы без опоры на приобретенные знания.
2. Кристаллизованный интеллект (Gc): накопленные знания и опыт.
3. Квантитативные знания (Gq): математические способности и численное понимание.
4. Чтение и письмо (Grw): навыки в области языка и письменности.
5. Кратковременная память (Gsm): удержание небольшого объёма информации в активном состоянии на короткое время.
6. Долговременная память (Glr): кодирование информации с последующим её извлечением спустя значительные интервалы.
7. Зрительная обработка (Gv): оперирование зрительными образами, включая мысленное вращение и пространственный анализ.

8. Слуховая обработка (Ga): разложение звукового потока на фонетические и просодические элементы.
9. Скорость обработки (Gs): темп выполнения относительно простых когнитивных задач под временным давлением.
10. Время реакции и скорость принятия решений (Gt): латентность элементарного сенсомоторного ответа.

В теоретической конструкции СНС широкие и узкие способности не существуют автономно: совокупно они описывают когнитивную архитектуру, на которую опираются современные подходы к психометрической диагностике интеллекта (McGrew et al., 2023).

За пределами англоязычной традиции модель получила распространение прежде всего через адаптации тестового инструментария. В испаноязычной психометрике, в частности, на основе СНС построена батарея *Batería III Woodcock-Muñoz*, активно применяемая в клинической и образовательной практике Латинской Америки (Muñoz-Sandoval et al., 2009). В Бразилии исследователи рано восприняли теорию СНС для разработки тестов интеллекта (Pasquali, Primi, 2003; Wechsler, Cassia Nakano de, 2016). Аналогично, в Канаде, Нидерландах, Бельгии, Германии, Великобритании, Иордании, Турции, Австралии, Новой Зеландии и Индонезии теория СНС положила основу для создания и адаптации различных психологических тестов и батарей.

Принципиальная схема интеллекта в рамках теории СНС определяет общий интеллект как комбинацию двух основных факторов: флюидного (гибкого) интеллекта (Gf) и кристаллизованного интеллекта (Gc).

Р. Кэттелл (Horn, Cattell, 1966) приводит три основных источника свидетельств в поддержку различия между флюидным и кристаллизованным интеллектом:

1. Структурные свидетельства: факторный анализ показывает, что тесты на кристаллизованный интеллект коррелируют сильнее между собой, чем с тестами на флюидный интеллект, и наоборот.
2. Возрастные свидетельства: эти два вида интеллекта имеют разные кривые развития. Флюидный интеллект достигает пика в молодом возрасте и затем постепенно снижается, тогда как кристаллизованный интеллект продолжает расти на протяжении жизни.
3. Нейрокогнитивные свидетельства: различные повреждения мозга по-разному влияют на эти два вида интеллекта; Флюидный интеллект более подвержен влиянию общих повреждений коры, в то время как кристаллизованный интеллект менее чувствителен к таким повреждениям, если они не затрагивают области, ответственные за язык.

Флюидный интеллект (Gf) — способность работать с информацией в реальном времени на основе логических и абстрактных операций. Сюда относятся аналитическая и индуктивная обработка, распознавание отношений между элементами, извлечение общих правил и манипуляция абстрактными конструктами. Операционально Gf трактуется как применение произвольно контролируемых процедур к задачам, решение которых нельзя найти в ранее усвоенном материале. Этот компонент устойчиво выступает базовым предиктором обучаемости — как в академической и профессиональной подготовке, так и в повседневной адаптации (Kyllonen, Anguiano Carrasco, Kell, 2017; Kyllonen, Kell, 2017).

Кристаллизованный интеллект (Gc), напротив, базируется на уже приобретённом содержании — лексическом запасе, фактологической и концептуальной эрудиции, освоенных процедурных схемах. Его объём наращивается с новыми знаниями и опытом и, в отличие от Gf, не

обнаруживает возрастного снижения: G_c , как правило, продолжает увеличиваться на протяжении большей части жизни.

Теория СНС оказалась удобной концепцией, в которой ранее конкурирующие модели интеллекта получили согласованное таксономическое описание. Она закрепились как стандарт при конструировании и интерпретации психометрических батарей, применяется в исследованиях индивидуальных различий и подкреплена значительным объёмом подтверждающих данных (Caemmerer, Keith, Reynolds, 2020; Lemann et al., 2019; Marnoufi et al., 2023; McGrew, 2009; McGrew et al., 2023; McGrew, 2023; Taub, McGrew, 2013).

Однако теория СНС подверглась серьезной критике. Часть критики касается содержательной сбалансированности: модель смещена в сторону академически значимых способностей и недооценивает некогнитивные составляющие продуктивной деятельности. Другая часть затрагивает собственно теоретический фундамент, психометрическую валидность отдельных факторов и пределы прикладной применимости конструкции.

1. Теоретические противоречия

- a. Сам статус разграничения G_f и G_c ставится под вопрос. По ряду работ G_c может оказаться не самостоятельной способностью, а побочным артефактом факторной процедуры, что создаёт избыточность в модели (Kan et al., 2011).
- b. Опора СНС на классический факторный анализ, по мнению критиков, не позволяет ухватить динамический, взаимосвязный характер когнитивных способностей; альтернативу предлагают методы психометрических сетей (McGrew et al., 2023).

2. Психометрические ограничения

- a. Значительная доля дисперсии в когнитивных оценках остаётся за пределами факторной структуры СНС; особенно отчётливо это

проявляется в задачах на исполнительные функции, что ставит под сомнение полноту модели (Lemann et al., 2019).

- b. Широкая классификация способностей в модели может неадекватно учитывать индивидуальные различия в когнитивных профилях (Mickley, Renner, 2019).

3. Практические последствия

- a. Критика теории СНС может привести к неправильной интерпретации результатов тестирования, что повлияет на планирование образования и распределение ресурсов для студентов с различными потребностями в обучении (Marnoufi et al., 2023).
- b. Акцент на широких способностях может отвлечь внимание от конкретных когнитивных навыков, необходимых для разработки индивидуальных образовательных стратегий (Gomes et al., 2014).

В контексте обсуждения структуры когнитивных способностей и интеллекта особое значение приобретает рабочая память, как ключевое звено обработки информации. Рабочая память (Working Memory, WM) представляет собой конструкт, используемый для описания и исследования когнитивной способности, связанной с поддержанием доступа к информации, релевантной для решения текущей задачи, в условиях одновременной обработки и/или наличия отвлекающих факторов и обычно рассматривается как процесс поддержания и манипулирования информацией (Baddeley, 2012).

Концепция рабочей памяти была впервые введена Дж. Миллером, Ю. Галантером и К. Прибрамом в их монографии «Планы и структура поведения» (Миллер, Галантер, Прибрам, 1965). Они предложили динамическую и гибкую систему краткосрочной памяти, необходимую для структурирования и выполнения планов. Они назвали эту систему кратковременного хранения информации «рабочей памятью» и связали её функционирование с активностью лобных отделов коры.

В качестве оформленного психологического конструкта рабочая память была предложена А. Бэддели и Г. Хитчем (Baddeley, Hitch, 1974; Baddeley, 1997). Доминировавшая в тот период многокомпонентная модель памяти отводила кратковременному хранилищу (КХ) роль узлового звена когнитивной архитектуры: именно через него, как предполагалось, проходит информация, участвующая в планировании, рассуждении и решении задач. Бэддели и Хитч, однако, обратили внимание на несоответствие: манипуляции, нагружающие КХ, лишь слабо отражались на выполнении сложных задач — прежде всего в области логического вывода и планирования (Crowder, 1982). А. Бэддели и Г. Хитч предложили более сложный конструкт — рабочую память. Рабочая память не просто хранит информацию, как краткосрочное хранилище, но и может одновременно её обрабатывать и поддерживать доступ к большому объёму данных, что позволяет более эффективно решать сложные задачи. В данной концепции рабочая память имеет структурированную организацию с выделением отдельных подсистем и обеспечивает более эффективное управление процессами хранения и обработки информации за счёт работы центрального исполнительного механизма.

Рабочая память и её механизмы являются активной областью исследований (Baddeley, 2012). Существует несколько моделей рабочей памяти, среди которых выделяется модель Н. Коуэна (Cowan et al., 2005; Cowan et al., 2006). Эта модель предполагает, что рабочая память состоит из активных представлений долговременной памяти и центрального исполнительного механизма, обеспечивающего когнитивный контроль. В частности, исполнительный механизм:

1. Регулирует поступление информации в рабочую память;
2. Контролирует переключение внимания между элементами рабочей памяти;
3. Подавляет отвлекающую информацию.

Центральный исполнительный механизм — это структура, которая в зависимости от цели фокусирует внимание, распределяет его, переключает между объектами и взаимодействует с долговременной памятью (Baddeley, 2012). Чем эффективнее этот механизм, тем больше элементов может удерживать рабочая память. Одной из его основных функций, называемой «связыванием», является установление связей между признаками стимулов (например, запоминание того, что квадрат был красным, а круг — синим, означает связывание красного цвета с квадратом и синего цвета с кругом). Считается, что пределы ёмкости рабочей памяти ограничены эффективностью создания и разрушения новых связей при решении задач (Shipstead et al., 2014). Поддержание множества объектов в фокусе внимания в течение длительного времени позволяет распознавать более сложные взаимосвязи между объектами, поэтому предполагается, что рабочая память является ядром пространственного мышления (De Alwis, Hale, Myerson, 2014; Duncan et al., 2017; Kuhn, 2016; Unsworth et al., 2014). Вероятно, именно исполнительный механизм лежит в основе вариаций ёмкости рабочей памяти у разных людей.

Последующие версии модели двигались в сторону большей детализации её внутренней структуры. К. Оберауэр (Oberauer, 2002) предложил трёхуровневую организацию, где элементы различаются по степени доступности и по объёму ресурсов, необходимых для работы с ними:

Фокус внимания — объект, над которым в данный момент ведётся активная операция; как правило, ограничен одним элементом.

Зона прямого доступа — ограниченный набор элементов (около четырёх), доступных без заметного усилия, но не находящихся под актуальным вниманием.

Активированные представления — элементы, сохраняющие активацию, но выходящие из зоны прямого доступа; их извлечение требует дополнительного поискового усилия.

Параллельно К. А. Эрикссон и У. Кинч (Ericsson, Kintsch, 1995) обратили внимание на другое ограничение классических моделей. В задачах, требующих осмысленной обработки — при чтении, рассуждении, решении проблем, — регулярно удерживается больше информации, чем допускает ёмкость кратковременного хранилища по Коуэну (около четырёх элементов). Объяснить это можно, только допустив существование быстрого доступа к долговременной памяти. Предложенный авторами конструкт — долговременная рабочая память (*long-term working memory*) — описывает, как специально сформированные схемы извлечения делают отдельные элементы долговременной памяти доступными практически с той же скоростью, что и элементы кратковременной.

Исследования Н. Ансворта и коллег (Unsworth et al., 2014) показали, что ёмкость (объём внимания), контроль внимания и вторичная (долговременная) память являются ключевыми аспектами, определяющими индивидуальные различия в рабочей памяти и предсказывающими её производительность. Кроме того, существуют и другие процессы, важные для рабочей памяти, например, интеграционные и координационные процессы, необходимые для сочетания операций обработки и хранения (Bayliss et al., 2003; Oberauer, 2002), а также операции обновления и переключения внимания, требующиеся в более сложных задачах с большим объёмом информации (Oberauer, 2002; Unsworth, Brewer, Spillers, 2009; Unsworth, Engle, 2007; Verhaeghen et al., 2005). Важным процессом является связывание элементов, необходимое для быстрого объединения информации (Halford, Cowan, Andrews, 2007; Schmiedek et al., 2007). Ранее каждый из этих процессов связывали с рабочей памятью и предлагали, как возможную причину сильной связи между рабочей памятью и общим фактором интеллекта.

Структуры хранения информации в памяти сильно ограничены в количестве независимых фрагментов, которые могут удерживаться одновременно. Большинство людей могут хранить около трёх–пяти «блоков»

информации (Cowan et al., 2005), но эти ограничения можно обойти двумя способами. Во-первых, информацию можно перенести в долговременную память и затем восстановить в рабочей памяти при необходимости (Unsworth, Engle, 2007). Во-вторых, небольшие блоки могут быть объединены в более сложные структуры (Gobet, 2005).

Исходя из текущих теоретических представлений, рабочая память состоит по крайней мере из трёх основных компонентов:

1. Механизмы когнитивного контроля (или центральный исполнительный механизм), связанные с поддержанием информации в фокусе и фильтрацией нерелевантной информации
2. Представления в фокусе внимания (от одного до четырёх)
3. Механизм извлечения, ответственный за быстрое получение информации из долговременной памяти.

Отношения между рабочей памятью и интеллектом широко изучались в последние десятилетия. Исследования продемонстрировали тесную связь между конструктами, указывая на значительное перекрытие между процессами. В частности, корреляция между оценками рабочей памяти и интеллектом лежит в диапазоне 0.6–0.9, а сама рабочая память объясняет порядка половины дисперсии общего фактора интеллекта (Ackerman, Beier, Boyle, 2005; Chooi, 2012; Colom et al., 2004; Kane, Hambrick, Conway, 2005b; Oberauer et al., 2005; Wongupparaj, Kumari, Morris, 2015).

Два метаанализа показали корреляцию между ёмкостью рабочей памяти и флюидным интеллектом на уровне 0.72–0.85 (Kane, Hambrick, Conway, 2005b; Oberauer et al., 2005). Эти оценки согласуются с результатами исследования на большой выборке ($N = 2200$), где корреляция рабочей памяти с общим интеллектом составила 0.77 (Gignac, 2014).

При этом механизмы, стоящие за столь устойчивой связью, до конца не ясны. Так, тренировки, улучшающие показатели рабочей памяти, далеко не

всегда приводят к росту интеллекта (Chooi, Thompson, 2012; Colom et al., 2010; Melby-Lervåg, Redick, Hulme, 2016).

Существует несколько теорий относительно возможных связей между рабочей памятью и интеллектом. Первоначально была предложена идея, что и интеллект, и рабочая память полагаются на фиксированный пул ресурсов, определяющий баланс между хранением и обработкой информации (Just, Carpenter, 1992; Unsworth, Brewer, Spillers, 2009). Согласно этой концепции, задачи типа Complex Span измеряют динамический баланс между обработкой и хранением информации. При возрастании когнитивной нагрузки на процессуальный компонент сокращается объем ресурсов, доступных для удержания целевых стимулов (Case, Kurland, Goldberg, 1982; Just, Carpenter, 1992). Оценка способности к хранению информации позволяет определить, насколько эффективно человек может одновременно обрабатывать и хранить информацию. Однако теория общих ресурсов имеет недостатки, поскольку обработка и хранение могут вносить независимый вклад в выполнение задач и коррелировать с показателями интеллектуальных способностей (Bayliss et al., 2003; Unsworth, Brewer, Spillers, 2009).

В целом исследования выявили сильную корреляцию между ёмкостью рабочей памяти и общим фактором интеллекта (g-фактор). Люди с большей ёмкостью рабочей памяти склонны набирать более высокие баллы по тестам интеллектуального коэффициента. Рабочая память участвует в высших когнитивных функциях, требующих сознательной манипуляции и контроля информации — способностях, центральных для интеллекта. Ограничения по хранению и обработке информации в рабочей памяти сужают объём активно поддерживаемых и манипулируемых представлений, тогда как большая ёмкость рабочей памяти позволяет обрабатывать больший объём информации.

Когнитивный контроль, или исполнительные функции, — это набор когнитивных процессов, позволяющих человеку регулировать свое мышление и поведение в соответствии с поставленными целями (Miyake et al., 2000).

Основные компоненты когнитивного контроля включают управление вниманием, тормозной контроль, когнитивную гибкость, планирование и организацию, а также мониторинг и коррекцию ошибок (Diamond, 2013; Miyake et al., 2000).

В целом, когнитивный контроль включает в себя процессы, которые позволяют людям организовывать мысли и действия для достижения долгосрочных целей, а когнитивный тормозной контроль относится к способности подавлять импульсивные реакции и не отвлекаться. Эта форма контроля имеет решающее значение в различных когнитивных областях, включая рассуждения, принятие решений и академическое обучение, поскольку позволяет людям ориентироваться в конфликтах и соответствующим образом адаптировать свое поведение (Borst, 2021). Тормозной контроль обеспечивает выполнение заданий, требующих произвольной регуляции, и проявляет себя далеко за пределами лаборатории. На его работу завязаны, в частности, ситуации с высокой ценой ошибки: так, в военно-оперативных задачах сбой торможения может напрямую приводить к случайным жертвам среди своих и гражданских (Biggs, Pettijohn, 2021). Целенаправленные тренировки тормозного контроля дают прирост в выполнении соответствующих задач, особенно выраженный у пожилых испытуемых (Satler et al., 2021). При этом данные о дальнем переносе таких эффектов на поведение вне тренировочной ситуации неоднозначны, и ограничения переноса остаются одним из узких мест когнитивных вмешательств (Ganesan et al., 2024).

Когнитивный контроль направляет интеллектуальную деятельность: он распределяет ресурсы обработки — удерживает фокус на релевантном материале, подавляет помехи, переключает стратегии, обеспечивает планирование и предиктивные оценки. Дефицит любого из этих компонентов прямо отражается на продуктивности сложных когнитивных задач.

С точки зрения механизмов регуляция внимания разделяется на две линии — нисходящую и восходящую. Нисходящая (top-down) задаёт фокус на значимых для субъекта элементах среды, исходя из его текущих целей и намерений. Восходящая (bottom-up), напротив, определяется самим стимулом — его физической выраженностью, новизной или неожиданностью.

Оба типа сигналов опираются на частично общий нейронный субстрат, и то, как именно будут распределены ресурсы внимания в каждый момент времени, зависит от их конкуренции (Buschman, Miller, 2007; Yantis, Serences, 2003).

В области формальных моделей селективного внимания заметно выделяются два подхода. Согласно модели сужающегося прожектора (Shrinking Spotlight Model), внимание сначала покрывает широкую зону и лишь постепенно стягивается к целевому стимулу. Модель неплохо воспроизводит данные классической задачи Фланкера (Heitz, Engle, 2007; White, Curl, 2018; White, Ratcliff, Starns, 2011), но наталкивается на плохую идентифицируемость параметров: разные начальные размеры «прожектора» могут приводить к сходным предсказаниям (Pratte et al., 2010).

Двухэтапная модель (Dual-Stage Two-Phase Model) разводит процесс на две фазы:

параллельное накопление свидетельств в пользу реакций как на целевой, так и на отвлекающие стимулы;

после выбора цели скорость накопления определяется только выбранным стимулом.

Эта модель также успешно описывает данные по задаче Фланкера (Hübner, Steinhauser, Lehle, 2010). Какая из двух моделей точнее передаёт механику селективного внимания, однозначно не установлено (Hübner, Steinhauser, Lehle, 2010; Pratte et al., 2010).

Независимо от конкретной модели, в основе теорий контроля внимания лежит одно и то же допущение: удержание релевантной информации и

подавление конкурирующих репрезентаций — существенный компонент интеллекта. Если конкурирующий сигнал не гасится, он вторгается в ход выполнения задачи.

Т. Брейвер и коллеги (Braver et al., 2008) обобщили эти наблюдения в теории двойных механизмов когнитивного контроля (Dual Mechanisms of Control, DMC), различающей два режима.

Проактивный контроль предполагает заблаговременное удержание контекста — целей, правил, релевантных признаков — в активном состоянии до момента, когда контекст потребуется. Нейронный коррелят — устойчивая активация дорсолатеральной префронтальной коры (ДЛПФК); режим затратный по ресурсам, но позволяет опережающе готовить систему к задаче и снижать интерференцию (Cohen et al., 1997; Braver et al., 2002).

Реактивный контроль запускается постфактум — в ответ на уже поступивший стимул. Он экономичнее проактивного, но хуже справляется с интерференцией. В его реализации задействованы передняя поясная кора и сопряжённые структуры, обеспечивающие кратковременное восстановление контекста по мере необходимости (Botvinick et al., 2001).

Эти механизмы представляют собой два полюса спектра когнитивного контроля, каждый из которых имеет свои преимущества и ограничения в зависимости от задач и условий.

Контроль и внимание тесно связаны с рабочей памятью и флюидным интеллектом (Gf). Исследования показали, что контроль внимания тесно связан с интеллектуальными способностями и частично объясняет связь между рабочей памятью и интеллектом (Unsworth, Brewer, Spillers, 2009; Unsworth, Spillers, 2010). В целом, исследования указывают на корреляцию около 0.30 между интеллектом и когнитивным контролем (Deary, 2000; Schweizer, Koch, 2003). Помимо контроля и внимания, важную роль играют ёмкость памяти и способности к извлечению информации из долговременной памяти (Unsworth, Engle, 2007; Unsworth, Spillers, 2010). Совокупность этих

факторов лучше объясняет индивидуальные различия в когнитивных способностях, чем каждая из них в отдельности (Unsworth et al., 2014).

Теории предполагают, что различия в уровнях контроля внимания объясняют индивидуальные различия в рабочей памяти (Engle, Kane, 2004). Для активного удержания информации и блокирования нерелевантных представлений необходимы общие способности контроля внимания. Люди с высокой ёмкостью рабочей памяти обладают бóльшими возможностями управления вниманием и ингибирования, что позволяет им лучше поддерживать информацию в условиях отвлечения.

Эти положения находят эмпирическую поддержку: связь между мерами контроля внимания и рабочей памятью обнаруживается как на уровне отдельных задач, так и на уровне латентных переменных (Engle, Kane, 2004; Unsworth, Spillers, 2010). Контроль внимания коррелирует и с флюидным интеллектом (Gf), частично опосредуя связь между рабочей памятью и интеллектом. При этом он не исчерпывает механизмов этой связи: рабочая память объясняет в Gf самостоятельную долю дисперсии сверх эффектов исполнительного контроля (Unsworth, Brewer, Spillers, 2009; Unsworth, Spillers, 2010).

В исследовании Л. Нюберга с коллегами (Nyberg et al., 2009) показано, что продуктивность в задачах с высокой нагрузкой на рабочую память тесно сопряжена с эффективностью торможения — в частности, с подавлением доминантных реакций и отсеиванием нерелевантного материала. Авторы фиксируют несколько положений:

1. Роль исполнительного контроля. Рабочая память удерживает в активном состоянии содержание, требующееся для блокирования автоматических реакций, и позволяет при необходимости его преобразовывать. Это требует подключения ресурсов исполнительного внимания, что проявляется в устойчивой корреляции

объёма рабочей памяти со способностью к торможению (Conway, Kane, Engle, 2003; Engle, Kane, 2004).

2. Общий ресурсный пул. Поскольку ресурсы внимания и рабочей памяти ограничены, одновременная высокая нагрузка на обе функции приводит к взаимному ухудшению показателей. Иллюстрацию даёт задача go/no-go — один и тот же набор стимулов требует реагировать на одни и тормозить реакцию на другие, что делает её удобным инструментом оценки тормозного контроля. В варианте с усиленной нагрузкой на оба компонента испытуемые с меньшим объёмом рабочей памяти допускали заметно больше ошибок, чем участники с высоким объёмом (Redick et al., 2011).
3. Связь с интеллектом. Уровень флюидного интеллекта (Gf) коррелирует с эффективностью когнитивного контроля: испытуемые с более высокими показателями Gf лучше справляются с задачами на управление вниманием и когнитивными ресурсами. Предположительно, это связано с более гибким распределением внимания, доступным таким участникам (Conway, Kane, Engle, 2003).

Теория исполнительного внимания, разработанная Р. Энглом и М. Кейном, наиболее полно объясняет взаимосвязь между рабочей памятью и общим интеллектом (Gf) (Engle, 2002; Engle, Kane, 2004). Согласно данной теории, индивидуальные различия в механизмах когнитивного контроля, таких как удержание целей, фокусирование внимания и подавление интерференции, определяют способность человека выполнять задачи, измеряющие рабочую память и Gf (Braver, Gray, Burgess, 2008; Burgess et al., 2011; Kane, Hambrick, Conway, 2005a; Unsworth, Engle, 2007).

Многочисленные эмпирические данные подтверждают теорию исполнительного внимания. Выполнение задач, измеряющих рабочую память, в значительной степени зависит от когнитивного контроля, включая подавление интерференции (Bunting, 2006; Unsworth, Engle, 2007). У людей с

высокими показателями в сложных задачах на запоминание наборов информации наблюдается более эффективное восприятие и подавление отвлекающей информации в задаче n-back, а также более высокие значения Gf (Braver, Gray, Burgess, 2008; Burgess et al., 2011; Gray, Chabris, Braver, 2003). Кроме того, корреляция между результатами задач на запоминание и Gf линейно возрастает с увеличением уровня проактивной интерференции (Bunting, 2006).

Теория исполнительного внимания Р. Энга получила значительную эмпирическую поддержку, однако подвергается критике за чрезмерную зависимость от исследований, использующих сложные задачи на запоминание. Хотя Р. Энгл и М. Кейн рассматривают исполнительное внимание как главный источник вариативности в подобных задачах, другие авторы указывают на дополнительные факторы индивидуальных различий. Один из них — доменно-специфические способности, на которые опирается выполнение конкретных заданий: математические, вербальные и т. п. (Bayliss et al., 2003). Другой — стратегии запоминания: успешность в сложных мнемических пробах во многом зависит от того, какими приёмами пользуется испытуемый, а не только от ёмкости рабочей памяти как таковой (Dunlosky, Kane, 2007).

В концепции Н. Коуэна объём внимания ограничен примерно четырьмя элементами, и именно индивидуальные различия в объёме и контроле внимания рассматриваются как ведущий фактор, стоящий за корреляцией между показателями рабочей памяти (WMC) и Gf (Drew et al., 2009). Современные модели дополняют эту картину вкладом исполнительных функций (Miyake et al., 2000) и контроля внимания (Unsworth, Spillers, 2010) в высокоуровневые когнитивные способности. Исполнительные функции и управление вниманием позволяют более эффективно манипулировать элементами в рабочей памяти (Wiley et al., 2011), используя различные компоненты исполнительных функций (Benedek et al., 2014).

Тем не менее остаётся открытым вопрос, в какой мере задания, оценивающие объём внимания (например, задачи на сравнение визуальных образов), могут объяснять ту же долю вариативности общего интеллекта (Gf), что и сложные задания на запоминание. Результаты Н. Коуэна и соавторов (Cowan et al., 2005) показывают, что сложные задания на запоминание содержат компоненты, общие с Gf, которые не проявляются в заданиях на объём внимания, и двухфакторная модель (поле внимания vs. сложная память) не превосходит однофакторную. В более поздних работах, однако, были обнаружены корреляции между показателями объёма внимания и Gf, сопоставимые с корреляциями между Gf и результатами сложных задач на запоминание (Awh, Barton, Vogel, 2007; Cowan et al., 2006). Некоторые исследования показывают, что корреляция между объемом внимания и Gf сопоставима с корреляцией между результатами сложных задач на запоминание и Gf (Awh, Barton, Vogel, 2007; Cowan et al., 2006; Fukuda et al., 2010).

Н. Ансворт и Р. Энгл (Unsworth, Engle, 2007) полагают, что в рамках рабочей памяти существуют два универсальных механизма, влияющих на рабочую память: 1) динамический компонент внимания, отвечающий за активное поддержание информации в доступном состоянии; и 2) вероятностный компонент поискового восстановления по подсказкам, отвечающий за извлечение информации, утраченной из фокуса внимания. Например, при выполнении сложной задачи на запоминание динамический компонент внимания необходим для координации процессов обработки и хранения информации, а также для поддержания в доступном состоянии элементов, которые необходимо запомнить. Компонент поиска становится важным на этапе извлечения информации, позволяя восстановить забытые элементы, утраченные из-за процессов обработки задачи.

Кроме того, существует ряд теорий, основанных на идее фиксированного числа элементов в рабочей памяти и связывающих

индивидуальные различия в интеллекте с индивидуальными различиями в емкости рабочей памяти (Awh, Barton, Vogel, 2007; Vogel, Awh, 2008). Хотя эта концепция получила некоторую поддержку, она не полностью объясняет взаимосвязи между интеллектом и рабочей памятью (Shipstead et al., 2014).

Ещё одно объяснение связи рабочей памяти с интеллектом проходит через долговременную память. Эффективность рабочей памяти, согласно этой линии рассуждений, частично обеспечивается возможностью быстро извлекать релевантный материал из долговременного хранилища. Эмпирические данные эту гипотезу подкрепляют, но и она, как и предыдущие, связь рабочей памяти с интеллектом исчерпывающе не объясняет (Unsworth, Brewer, Spillers, 2009; Unsworth, Spillers, 2010).

Среди работ последних лет, рассматривающих связь рабочей памяти и тормозного контроля, можно выделить две линии. В работах Т. Брейвера с соавторами (Braver et al., 2008) центральное место занимает активное удержание контекста — проактивный контроль. У Л. Ньюберга с коллегами (Nyberg et al., 2009) акцент смещён в сторону динамики: ресурсы между рабочей памятью и торможением перераспределяются в зависимости от текущих требований задачи. При разных акцентах обе линии сходятся в нескольких пунктах.

Во-первых, рабочая память и торможение конкурируют за один и тот же ресурсный пул — прежде всего за исполнительное внимание и механизмы, отвечающие за удержание целей в активном состоянии (Hasher et al., 2007). Во-вторых, одновременная нагрузка на оба компонента усиливает их взаимное влияние, причём то, какой из них получает приоритет, — дело индивидуальное: здесь вмешиваются и базовые когнитивные способности, и мотивационный фон. В-третьих, проактивный контроль разгружает тормозные механизмы: нерелевантный материал нередко отсекается ещё до того, как его потребовалось бы специально подавлять (Miyake et al., 2000).

Интеллект, рабочую память и тормозной контроль едва ли можно рассматривать как независимые конструкты. Все три используют один и тот же лимитированный ресурс — исполнительное внимание, — и отличаются они друг от друга тем, какую именно функцию этот ресурс обслуживает в конкретный момент обработки.

Рабочая память удерживает и при необходимости перестраивает содержание, релевантное текущей задаче; тормозной контроль решает, что из поступающего потока включается в обработку, а что блокируется; интеллект — прежде всего в его флюидном компоненте — характеризует продуктивность использования удержанного материала в новых задачах.

1.3 Сетевой подход к психофизиологическим исследованиям

Сетевой подход — методологическая рамка изучения психологических (Ismatullina et al., 2022) и нейрофизиологических процессов (Sporns, 2013b), в которой теория графов применяется к описанию сложных систем взаимодействующих элементов. В приложении к мозгу она даёт возможность представить нервную систему как сеть связанных между собой узлов и получить количественные характеристики её организации. За счёт этого становится доступен анализ тех структурных свойств, которые не считываются с отдельных регионов и проявляются только на уровне целого.

В когнитивной нейронауке работа со взаимосвязями между элементами мозга ведётся в рамках парадигмы связности мозга, различающей несколько способов описания межрегионального взаимодействия. Выделяют три основных типа (Park, Friston, 2013):

- Структурная связность: физические соединения между нейронами и отдельными регионами: аксоны, пучки нервных волокон, синаптические контакты. Картируется нейроанатомическими методами, прежде всего диффузионной тензорной томографией (DTI).
- Функциональная связность: статистическая согласованность нейронной активности в разных участках мозга. Прямой анатомической связи между регионами она не требует и оценивается через синхронизацию сигналов, регистрируемых электроэнцефалографией (ЭЭГ), функциональной магнитно-резонансной томографией (фМРТ) и смежными методами.
- Эффективная связность: характеризует причинно-следственные влияния одних нейронных систем на другие, отражая направление и динамику этих влияний. Она исследуется с помощью методов, способных установить причинность, например, моделирование причинных связей и динамический каузальный анализ.

Функциональная связность играет особую роль в понимании того, как мозг осуществляет координированную деятельность без непосредственных анатомических связей. Она отражает функциональные ассоциации, возникающие в результате совместной активности, и позволяет исследовать, как различные области мозга интегрируются для выполнения определенных задач. Исследование функциональной связности предоставляет ценную информацию о динамике мозговых процессов как в норме, так и при различных патологических состояниях.

Сетевой подход, более подробно рассматривающий структуру попарных взаимодействий, имеет ряд преимуществ над более простым подходом с прямой оценкой матриц зависимостей и корреляций. Традиционные методы анализа функциональной связности часто ограничиваются исследованием парных корреляций между отдельными областями мозга, не учитывая при этом глобальную архитектуру и сложность взаимодействий в мозге. В отличие от этого, сетевой подход позволяет:

1. Рассмотреть мозг как единую систему, в которой связи между всеми элементами учитываются одновременно, что дает более полное представление о его функциональной организации;
2. Оценить более сложные паттерны взаимодействий, проявляющиеся в сети;
3. Объединить и сравнить данные из разных модальностей (ЭЭГ, МРТ) и исследований, способствуя более глубокому пониманию межсистемных взаимодействий.

При переносе этого аппарата на функциональную связность мозга узлами графа выступают отдельные нейронные элементы или анатомические области — в зависимости от выбранного уровня описания: электрод ЭЭГ, воксель фМРТ, ROI. Рёбра соответствуют функциональным взаимодействиям между этими узлами.

Рёбра различают по двум независимым параметрам. По весу: взвешенные рёбра несут количественную меру силы взаимодействия, невзвешенные фиксируют только факт связи. По направленности: направленные рёбра описывают асимметричные отношения — когда активность одного узла предсказывает или вызывает активность другого, — ненаправленные представляют симметричную связанность без указания источника.

Построение графа функциональной сети проходит в несколько шагов. Сначала определяется набор узлов — исходя из выбранных областей мозга или раскладки электродов. Затем для каждой пары узлов рассчитывается мера функциональной связности: коэффициент корреляции, взаимная информация, когерентность или другая подходящая для задачи метрика.

Результаты расчетов структурируются в матрицу смежности, где каждый элемент представляет силу связности между парой узлов. После этого для полной матрицы связности проводится процедура выбора порогового значения для выявления значимых связей и построения бинарной или разреженной сети. Наконец, используя метрики теории графов, исследуются свойства полученной сети. Рассмотрим этапы подробнее.

Ключевым в исследованиях функциональной связности является определение элементов или узлов сети. В рамках исследований связи динамики мозга с когнитивными способностями, такими элементами являются участки коры или отдельные части мозга, которые могут быть репрезентированы активностью на отдельных электродах (пространство электродов ЭЭГ), восстановленной на основе ЭЭГ активностью отдельных

корковых зон, выделенных через анатомические атласы (пространство источников ЭЭГ), либо активность вокселей, оценённая через BOLD-сигнал (Blood Oxygenation Level Dependent, визуализация, зависящая от уровня кислорода в крови) функциональной МРТ. В таких условиях, отдельными узлами являются определенные области мозга, а сети, построенные на их основе, отражают симметричный или асимметричный обмен информацией между этими областями.

Далее, для каждой пары узлов необходимо рассчитать меру функциональной связности. В рамках исследований фМРТ получаемый сигнал отражает уровень кислорода в крови (BOLD-сигнал, Blood Oxygen Level Dependent), который может быть непосредственно измерен и соотнесён с уровнем кислорода в других областях, что позволяет оценивать синхронность активности различных областей мозга. В рамках функциональной связности ЭЭГ ключевой является концепция коммуникации через когерентность (communication through coherence, CTC). Концепция предполагает, что синхронизация нейронных осцилляций по фазе между различными областями мозга связана с обменом информацией между ними. Эта теория была подробно разработана Паскалем Фрисом, который предложил, что фазовая когерентность осцилляторной активности позволяет нейронным популяциям избирательно взаимодействовать, регулируя тем самым информационные потоки в мозге (Fries, 2015). По его мнению, когда осцилляции отправляющих и принимающих нейронных групп синхронизированы, пики их возбудимости совпадают, что указывает на обмен информацией и повышает вероятность успешной передачи сигналов. В силу этого, в исследованиях ЭЭГ в пространстве сенсоров, в котором используется сырой сигнал, преимущественно используются меры по оценке синхронизации двух каналов ЭЭГ.

В целом, был разработан существенный набор метрик, позволяющих построить матрицы функциональной связности на основе сигналов ЭЭГ и фМРТ.

К числу базовых временных мер относится кросс-корреляция, отражающая степень линейной зависимости между двумя временными рядами и позволяющая учитывать возможные временные задержки между ними, что особенно важно при анализе направленных или запаздывающих взаимодействий. В частотной области широко применяется когерентность, характеризующая линейную согласованность сигналов на определённых частотах и отражающая уровень их синхронизации в конкретных диапазонах — дельта, тета, альфа, бета и гамма; данный показатель чувствителен к устойчивым осцилляторным взаимодействиям. Производной формой является модулированная когерентность (*magnitude-squared coherence*), представляющая собой квадрат модуля когерентности и обеспечивающая более устойчивую количественную оценку силы связи на каждой частоте. В основе расчёта когерентности лежит кросс-спектральная плотность мощности, описывающая взаимосвязь сигналов в спектральной области и позволяющая анализировать как амплитудные, так и фазовые соотношения между ними. В отличие от сугубо линейных мер, взаимная информация оценивает общий объём статистической зависимости между сигналами, учитывая как линейные, так и нелинейные компоненты взаимодействия, может применяться как во временной, так и в частотной репрезентации данных. Существенную группу составляют фазовые показатели: индекс блокировки фазы (PLV) измеряет консистентность разности фаз между сигналами во времени, отражая стабильность фазовой синхронизации; индекс согласованности фаз оценивает степень их синфазности; индекс фазового сдвига (PLI) анализирует асимметрию распределения фазовых различий и снижает влияние эффекта объёмной проводимости, что повышает специфичность оценки функциональных связей. Наконец, амплитудная корреляция, основанная на

вычислении корреляции между огибающими амплитуды сигналов, позволяет выявлять согласованные изменения мощности колебаний и характеризует синхронизацию медленных флуктуаций активности.

Для фМРТ чаще всего используются метрики, основанные на коэффициентах корреляции Пирсона и Спирмена, частичные варианты корреляционных коэффициентов, ковариация и взаимная информация.

Анализ функциональной связности на ЭЭГ сталкивается с несколькими взаимосвязанными ограничениями.

Главное из них — объёмная проводимость. Электрические поля, распространяясь по тканям головы, регистрируются одновременно несколькими электродами и создают артефактные корреляции, не имеющие собственной нейрофизиологической природы (Babiloni et al., 2020). С ней соседствует проблема невысокого пространственного разрешения метода: источники нейронной активности локализуются с точностью, уступающей другим нейровизуализационным методам, что ограничивает возможности содержательной интерпретации результатов.

Вторая группа ограничений связана не с пространственной, а с временной природой сигнала. ЭЭГ-сигналы нестационарны — их статистики меняются во времени, — и получаемые на их основе оценки связности не воспроизводимы без подстройки параметров анализа под конкретную запись. Отдельный слой проблем — зашумлённость исходных данных: мышечные артефакты, моргание, глазодвигательные компоненты. Их предварительная фильтрация — обязательный этап, без которого оценки связности оказываются недостоверными.

По этой причине при анализе функциональной связности в ЭЭГ принято сочетать два подхода: тщательную очистку данных от артефактов и применение специализированных мер связности, снижающих вклад объёмной проводимости и общих источников сигнала за счёт исключения компонентов с нулевым фазовым сдвигом.

Значения связности для всех пар узлов формируют матрицу смежности A размером $N \times N$, где N — число узлов, а элемент A_{ij} соответствует силе связи между узлами i и j . Матрица, в которой заполнены все возможные рёбра (то есть все пары узлов связаны), называется полной.

нейрофизиологических исследованиях принято исходить из того, что часть рёбер матрицы может появляться по случайным причинам — из-за спонтанных флуктуаций активности либо как артефакт, связанный с особенностями метода оценки связности. В прикладной практике интерес, как правило, сосредоточен на «сильных» рёбрах: большие значения силы связи с большей вероятностью отражают реальный информационный обмен между регионами, а не случайный шум. Чтобы отсеять слабые или случайные связи, применяют пороговую процедуру (thresholding). Порог задаётся одним из нескольких способов:

Абсолютный порог — фиксированное значение силы связи: связи, попадающие под этот порог, обнуляются.

Относительный (пропорциональный) порог — в графе оставляется заданный процент самых сильных рёбер (например, по определённому квантилю распределения силы связи), остальные обнуляются.

Статистический порог — значимость каждой связи проверяется формально, в частности через пермутационные тесты; отсеиваются связи, не достигающие заданного уровня значимости.

Процедура определения порога более подробно рассмотрена в главе 3 «Проблема определения порогового значения в построении сетей функциональной связности».

В результате определения порогового значения, за счет удаления слабых связей, получается разреженная матрица смежности, на основе которой строится граф сети $G(V, E)$, где V — множество узлов, а E — множество ребер (граней).

Этот граф представляет функциональную сеть мозга и может быть описан с помощью метрик топологии графа, которые описывают параметры структуры этой сети. Рассмотрим основные из них (Rubinov, Sporns, 2010).

Плотность графа (density) отражает количество ребер графа относительно всего возможного количества ребер графа. В исследованиях функциональной связности, плотность графа непосредственно связана с методом определения пороговых значений, так как большие значения порогов убирают больше связей, приводя к меньшей плотности. В случае с относительным порогом формируется прямая зависимость.

Степень узла (degree) Число инцидентных узлу ребер. Узлы с максимальной k_i — первые кандидаты на роль функциональных концентраторов сети. Усреднённая по всем узлам величина $\langle k \rangle$ характеризует общую плотность сети.

Длина пути (path length). Метрика описывает среднее минимальное число связей, необходимых для перехода между произвольной парой узлов сети. Во взвешенных графах, применяемых в исследованиях функциональной связности, вес ребра трактуется как «стоимость» перехода по нему. Короткие средние пути указывают на высокую эффективность передачи сигнала между удалёнными регионами.

$$l_G = \frac{1}{n(n-1)} * \sum_{i \neq j} d(v_i, v_j),$$

где n – количество узлов, а $d(v_i, v_j)$ – кратчайший путь от v_i к v_j .

Кластерный коэффициент (коэффициент кластеризации, cluster coefficient). Для отдельного узла i метрика показывает, с какой вероятностью двое его соседей связаны ребром между собой — то есть насколько его окружение замыкается в треугольник. Среднее по сети значение C отражает степень локальной структурированности: высокая кластеризация означает,

что связи концентрируются в тесных группах, что обычно интерпретируется как маркер функциональной специализации регионов.

$$C_{avg} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{2L_i}{k_i(k_i-1)},$$

где k_i – степень узла i , и L_i – количество ребер между соседями узла i .

Эффективность (efficiency) сети. Тесно связана с длиной пути, но строится обратным образом — как среднее обратных длин кратчайших путей. Такая запись менее чувствительна к изолированным узлам: при $d \rightarrow \infty$ вклад обращается в ноль, тогда как в L средний путь расходится. Локальная эффективность рассчитывается по той же формуле на подграфе соседей каждого узла и связана с устойчивостью сети к локальным повреждениям

$$l_G = \frac{1}{n(n-1)} * \sum_{i \neq j} \frac{1}{d(v_i, v_j)},$$

где n – количество узлов, а $d(v_i, v_j)$ – кратчайший путь от v_i к v_j .

Под центральностью объединяется семейство метрик, оценивающих «значимость» узла в сети; конкретный выбор зависит от того, какое определение значимости релевантно задаче.

Центральность по посредничеству (betweenness centrality) количественно отражает роль узла в транзите информации — частоту, с которой он оказывается на кратчайших путях между другими парами:

$$C_B(v) = \sum_{s \neq v \neq t} \frac{\sigma_{st}(v)}{\sigma_{st}},$$

Где σ_{st} – общее число кратчайших путей между узлами s и t , а $\sigma_{st}(v)$ – общее число кратчайших путей между узлами s и t , проходящих через узел v

Центральность по собственному вектору (eigenvector centrality) взвешивает значимость узла по значимости его соседей: «центральный» узел — не просто тот, у кого много связей, но тот, чьи связи

ведут к другим центральным узлам. Рекурсивная формулировка выделяет хабы сети:

$$x_i = \frac{1}{\lambda} * \sum_{x \in M(i)} x_j ,$$

где $M(i)$ – соседи узла x_i

Модулярность (модульность, modularity). Метрика степени, с которой сеть распадается на внутренне плотные, слабо связанные между собой сообщества. В нейронных сетях высокое Q связывается с выраженной функциональной специализацией отдельных регионов. Для фиксированного количества кластеров модулярность рассчитывается по формуле:

$$Q = \sum_{i=1}^k (e_{ii} - a_i^2),$$

где - e_{ii} вероятность того, что грани принадлежит модулю i , a_i^2 – вероятность того, что случайная грань принадлежит модулю i

Для неопределенного количества кластеров используется формула:

$$Q = \frac{1}{4m} \sum_{i,j} (A_{ij} - \frac{k_i k_j}{2m}),$$

где m – количество узлов, k_i и k_j – степени узлов i и j , A_{ij} – матрица смежности.

Коэффициент участия (коэффициент партиципации, participation coefficient) описывает, насколько равномерно узел распределяет свои связи между модулями сети. Узлы с высоким P_i работают «соединителями» между сообществами и обеспечивают глобальную интеграцию; узлы с низким P_i локализованы внутри одного модуля и вносят вклад в специализацию.

$$P_i = 1 - \sum_{s=1}^M \left(\frac{k_{is}}{k_i} \right)^2 ,$$

Где P_i – коэффициент участия узла I , M – общее количество модулей в сети, k_i – степень узла I , k_{is} – число связей узла I с узлами внутри модуля s .

Индекс малого мира (индекс тесного мира, small-world index, SWI) показывает, насколько топология сети приближается к архитектуре «small-world» — высокой локальной кластеризации при короткой средней длине пути. Такая структура сочетает эффективную локальную интеграцию с высокой скоростью глобальной передачи сигнала; эта комбинация неоднократно выявлялась в функциональных сетях мозга.

Индекс строится как нормировка к случайному графу с той же средней степенью:

$$\sigma = \frac{\frac{C}{L}}{\frac{C_r}{L_r}},$$

Где C – коэффициент кластеризации графа, L – средняя длина пути графа, C_r – коэффициент кластеризации случайного графа, L_r – средняя длина пути случайного графа

Коэффициент богатого клуба (rich-club coefficient) характеризует склонность высокостепенных узлов сети быть плотно связанными между собой — то есть образовывать «элиту», в которой каждый связан с каждым. Метрика рассчитывается отдельно для каждого порога k :

$$\phi(k) = \frac{2E_{>k}}{N_{>k}(N_{>k}-1)},$$

Где k – заданный порог степени узла, $N_{>k}$ – количество узлов со степенью, превышающей k , $E_{>k}$ – количество ребер между узлами со степенью более k

Совместное использование перечисленных метрик позволяет перейти от характеристик отдельных регионов к описанию сети мозга как целого. В нейрофизиологическом контексте высокая кластеризация и значения Q , превышающие случайный уровень, интерпретируются как маркеры функциональных модулей и локальной специализации; короткая средняя

длина пути и высокая глобальная эффективность — как признаки эффективной интеграции между удалёнными регионами; наличие «богатого клуба» из хабов — как структурный коррелят интегративного ядра сети. Короткие средние пути свидетельствуют об эффективной глобальной интеграции и быстром распространении информации по всей сети. Идентификация модулей и сообществ позволяет выявлять функциональные подсети, связанные с определенными когнитивными функциями. Центральные узлы, характеризующиеся высокой степенью связанности и центральностью, могут играть ключевую роль в интеграции информации и быть критическими для функционирования всей сети. При этом необходимо отметить, что метрики графа не являются инвариантами графа и не позволяют напрямую сравнивать графы между собой и определять изоморфизм. Связано это с тем, что одинаковые значения метрик топологии графа, используемых в рамках исследований функциональной связности, могут быть получены для графов различной топологии.

Тем не менее информация о структуре графа является важным инструментом оценки динамики мозга. В целом, помимо оценки непосредственно значений отдельных метрик, отражающих потенциально важные аспекты структуры информационного обмена в мозге, возможно рассмотрение всей совокупности метрик топологии функциональных сетей мозга через призму парадигмы интеграции-сегрегации.

В контексте функциональных сетей мозга концепции интеграции и сегрегации являются фундаментальными для понимания того, как мозг обрабатывает информацию и осуществляет свои разнообразные функции. Интеграция и сегрегация — два взаимодополняющих принципа организации мозговых сетей, балансирующих между скоординированной работой многих регионов и специализированной обработкой в пределах отдельных из них.

Интеграция — это способность пространственно разнесённых регионов объединяться в слаженную систему: сенсорные, моторные и когнитивные

потоки сводятся в общий контекст, без которого решение сложных задач невозможно. На уровне графа функциональной связности интеграция обеспечивается высокосвязанными узлами — хабами. Они имеют высокое значение центральности, связывают между собой отдельные модули сети и определяют скорость передачи сигнала между удалёнными областями. Соответствующий инструментарий оценки — глобальная эффективность, средняя длина пути и меры центральности.

Сегрегация описывает обратную тенденцию: организацию активности в относительно замкнутые модули, каждый из которых ведёт свою специализированную обработку без вмешательства посторонних процессов. Графически это проявляется как высокая плотность связей внутри модуля при относительно слабых связях с остальной сетью. Такая организация поддерживает параллельное выполнение задач, распределённое по функционально разным регионам. Уровень сегрегации оценивается через кластерный коэффициент, локальную эффективность и модулярность.

Для функциональной состоятельности мозга важно удержание баланса между двумя режимами. Избыток интеграции оборачивается тотальной синхронизацией нейронной активности, из-за которой сеть теряет способность параллельно вести специализированную обработку. Обратный сдвиг — в сторону избыточной сегрегации — изолирует модули друг от друга: координация между когнитивными процессами разрушается, а выполнение задач, требующих межмодульного взаимодействия, становится затруднено.

1.4 Функциональная связность мозга как основа организации когнитивных функций

Обработка информации в мозге реализуется через нейронные осцилляции (Buzsáki, Draguhn, 2004; Sadaghiani, Kleinschmidt, 2016; Ward, 2003), а функциональная архитектура, на которой разворачивается эта обработка, всё чаще описывается в терминах сетевой нейронауки. Последняя опирается на аппарат теории графов и методы нейровизуализации, трактуя мозг как граф взаимодействующих областей, в структуре которого и коренятся механизмы когнитивных функций (Deco et al., 2009; Deco, Kringelbach, 2017; Sporns, Betzel, 2016).

Значительная часть эмпирических данных указывает на то, что этот граф имеет топологию малого мира: короткую среднюю длину пути и высокую локальную кластеризацию (Watts, Strogatz, 1998; Cohen, D'Esposito, 2016; Deco et al., 2015). Короткие пути снижают стоимость передачи сигнала между удалёнными областями, а выраженная кластеризация означает тенденцию узлов формировать модули — группы с плотными внутренними и относительно редкими внешними связями. Существование таких модулей подтверждено по независимым линиям данных: анатомическим (Greicius et al., 2009; van den Heuvel et al., 2009; Vincent et al., 2007), генетическим (Fulcher, Fornito, 2016; Richiardi et al., 2015) и функциональным (Beldade, 2005; Bolker, 2000; Bordier, Nicolini, Bifone, 2017; Nomura et al., 2010; Raff, Raff, 2000; Yeo et al., 2014).

У модульной архитектуры есть несколько эволюционно осмысленных преимуществ. Первое — экономичность: если элементы одного модуля анатомически близки, протяжённость аксональных связей между ними меньше, что снижает и метаболические затраты на поддержание связей, и задержки в передаче сигнала (Bullmore, Sporns, 2012; Niven, Laughlin, 2008; Ahn, Jeong, Kim, 2006). Реальная структура нейронных связей в мозге, по-

видимому, представляет собой компромисс между стоимостью «проводки» и производительностью системы (Rivera-Alba et al., 2011).

Второе преимущество — адаптивность. Вычислительные эксперименты показывают, что при отсутствии ограничений на число связей сети не формируют модулей и плохо приспосабливаются к изменению задач; стоит ввести в модель цену ребра или начать менять внешние условия — архитектура реорганизуется в модульную (Clune, Mouret, Lipson, 2013; Kashtan, Alon, 2005). При этом модульные сети при той же эффективности могут обходиться меньшим числом рёбер (Tosh, McNally, 2015). Модули, кроме прочего, дают пространство для функциональной специализации: отдельный модуль способен решать свою подзадачу относительно независимо, что в эволюционной перспективе расширяет репертуар поведения (Bullmore, Sporns, 2012; Meunier, Lambiotte, Bullmore, 2010; Werner, 2010).

Относительная автономия модулей (Cole et al., 2014; Meunier, Lambiotte, Bullmore, 2010; Power et al., 2011; Siegel, Buschman, Miller, 2015) поднимает вопрос о том, как объединять результаты их работы. Прямое попарное соединение всех модулей потребовало бы слишком длинных и метаболически дорогих связей. Более экономичный вариант — иерархическая архитектура (Meunier, Lambiotte, Bullmore, 2010), в которой потоки информации сходятся в небольшом числе ключевых узлов — хабов.

Хабы — узлы, имеющие много связей и, что особенно важно, связанные с другими хабами. Их совокупность формирует плотное «ядро» сети, описанное в литературе как «богатый клуб» (rich club): узлы с высокой степенью связаны между собой теснее, чем можно было бы ожидать в случайной сети с тем же распределением степеней узлов (Bassett et al., 2013; Hagmann et al., 2008; van den Heuvel, Sporns, 2011; Krienen, Yeo, Buckner, 2014; Senden et al., 2017).

Хабы, как правило, локализируются в областях коры, демонстрирующих высокую гибкость — способность менять свой паттерн связей в зависимости

от текущей задачи (Cole et al., 2013; Gonzalez-Castillo, Bandettini, 2018; Shine et al., 2016). За счёт одновременной связанности со множеством модулей они организуют избирательную интеграцию под конкретные требования задачи (Bertolero et al., 2018; van den Heuvel, Sporns, 2013; Mattar et al., 2015; Senden et al., 2017; Yeo et al., 2015). К таким гибким хамам относят, в частности, медиальную теменную кору, поясную извилину, латеральные отделы височной коры и верхнюю лобную извилину (Buckner et al., 2009; Bullmore, Sporns, 2012). При этом зоны высокой гибкости и зоны хабов полностью не совпадают (Telesford et al., 2016): сами хабы располагаются в областях с высокой межмодульной связностью (Park, Friston, 2013), на относительно небольшом анатомическом расстоянии от обслуживаемых модулей (Power et al., 2013).

Модульная, но интегрируемая за счёт хабов архитектура (Bertolero, Yeo, D'Esposito, 2015) оказывается эффективной именно потому, что одновременно поддерживает локальную специализацию модулей и возможность их быстрой сборки в единый контур (Alavash et al., 2015; Bassett et al., 2011; Spadone et al., 2015). Показательно, что интегративная роль хабов востребована не во всех режимах: в хорошо отработанных задачах их активность снижается (Bassett et al., 2011; Blank, Kanwisher, Fedorenko, 2014). Работоспособность мозга, судя по всему, опирается не на какой-то один полюс — распределённую модульную обработку или интегративную координацию, — а на динамическое соотношение между ними (Bassett, Gazzaniga, 2011; Deco et al., 2015; Sporns, 2013b).

Формально эти два режима задаются через статистические характеристики связей между элементами системы (Tononi, Sporns, Edelman, 1994). Сегрегация предполагает относительную независимость элементов — на уровне топологии это высокая модулярность, плотно связанные кластеры с небольшим числом межкластерных рёбер. Интеграция, напротив, соответствует высокой статистической взаимозависимости: в предельно

интегрированной сети модулярность низкая, а взаимодействие распределено равномерно по всем узлам.

Баланс между этими двумя режимами рассматривается как один из ключевых принципов адаптивной работы мозга: он позволяет одновременно опираться на накопленную информацию и перестраиваться под новые условия (Aston-Jones, Cohen, 2005), а заодно является одним из общих принципов стабильности сложных динамических систем (Park, Friston, 2013; Tognoli, Kelso, 2014). Избыточная специализация модулей лишает систему гибкости, недостаточная — специфичности обработки; и в том, и в другом случае система выходит из оптимума (Kelso, 2012; Park, Friston, 2013; Sporns, 2013a).

Сетевая топология при этом не является фиксированной характеристикой: она чувствительна к текущему функциональному состоянию. В литературе чаще всего противопоставляются два режима — состояние покоя (Allen et al., 2014; Betzel et al., 2016; Calhoun et al., 2014; Shine et al., 2016; Zalesky et al., 2014) и состояние когнитивной нагрузки (Bassett et al., 2013; Bassett et al., 2015; Cole et al., 2014).

Согласно имеющимся данным, функциональная архитектура мозга изменяется как внутри одного когнитивного состояния, так и при переходах между ними (Bassett et al., 2011; Braun et al., 2012; Chai et al., 2016; Davison et al., 2015; Gallen et al., 2016; Gonzalez-Castillo, Bandettini, 2018; Kitzbichler et al., 2011; Krienen, Yeo, Buckner, 2014; Mattar et al., 2015; Moussa et al., 2011; Preti, Bolton, Van De Ville, 2017; Schultz, Cole, 2016; Shine, Poldrack, 2018; Spadone et al., 2015; Vatansever et al., 2016; Zalesky et al., 2014). Исследования когнитивных состояний можно условно разделить на два направления:

Термин «состояние покоя» является достаточно условным и не подразумевает полного отсутствия когнитивной активности (Morcom, Fletcher, 2007). Участники экспериментов обычно задействованы в разнообразных мыслях — от сознательных попыток не двигаться до размышлений о смысле эксперимента и внутренней речи (Hurlburt et al., 2015). Исследования

функциональной связности в состоянии покоя преимущественно направлены на оценку стабильной внутренней архитектуры сетей (Buckner et al., 2009; Cole, Smith, Beckmann, 2010; Smith et al., 2009), не учитывая индивидуальные различия (Shine, Poldrack, 2018).

Результаты исследований показывают, что функциональная архитектура при выполнении задач состоит из относительно крупного и стабильного «ядра», часто ассоциированного с гибкими зонами-хабами (Bassett, Mattar, 2017; Mattar et al., 2015), а также из меньшей по размерам «периферии», которая изменяет свою активность в зависимости от задачи (Bassett et al., 2013; Cole et al., 2014; Krienen, Yeo, Buckner, 2014; Shine et al., 2018). Повышение уровня интеграции в функциональной архитектуре часто связывается с когнитивной деятельностью (Cole et al., 2014). Уровень интеграции сети может предсказывать успешность выполнения когнитивных задач (Braun et al., 2015; Gallen et al., 2016; Gonzalez-Castillo, Bandettini, 2018; Schultz, Cole, 2016).

Несмотря на то, что когнитивные задачи чаще связываются с увеличением интеграции, ряд когнитивных способностей связывается с увеличением сегрегации в сети. В задачах на поддержание внимания (*sustained vigilance task*) успешность нахождения стимула предсказывалось увеличением модулярности, а не её снижением (Sadaghiani et al., 2015). Аналогичное увеличение сегрегации отмечено и в задачах на эффективную визуально-семантическую память (*effective visual semantic memory task*) (DeSalvo et al., 2014). Расхождения в функциональной архитектуре памяти могут быть связаны с различиями в хранении и обработке хорошо и плохо знакомых элементов памяти (O'Reilly et al., 2014).

Повышение сегрегации также наблюдается в заданиях, связанных с автоматическими навыками. Обучение и усвоение навыка приводят к увеличению сегрегации в архитектуре сети как в простых (Braun et al., 2015), так и в сложных задачах (Mohr et al., 2016).

Сравнение функциональной связности в состоянии покоя и при выполнении различных задач показывает существенные различия (Cole et al., 2014; Gerchen, Bernal-Casas, Kirsch, 2014; Spadone et al., 2015), включая изменения на уровне нейронов (Foster et al., 2015). В рамках Human Connectome Project (Barch et al., 2013) было показано, что от 38% до 76% связей различаются между двумя состояниями (Cole et al., 2014; Kaufmann et al., 2017). Тем не менее, некоторые исследования отмечают высокую схожесть функциональных сетей в обоих состояниях (Braun et al., 2015; Krienen, Yeo, Buckner, 2014; Shah et al., 2016), например, индивидуальные различия, выявленные в состоянии покоя, сохраняются и при выполнении заданий (Shah et al., 2016) и могут напрямую от них зависеть (Geerligs et al., 2015).

К основным различиям между сетями состояния покоя и сетями при выполнении задач относятся следующие эффекты (Gonzalez-Castillo, Bandettini, 2018):

Уменьшение вариативности значений функциональной связности при выполнении задач. Исследования показывают, что межполушарные связи являются наиболее стабильными, тогда как связи в регионах, отвечающих за когнитивную деятельность, имеют наибольшую вариативность (Allen et al., 2014; Gonzalez-Castillo et al., 2014). Однако при выполнении задач общая стабильность связей повышается, что позволяет выделять определенные паттерны активности (Chen et al., 2015; Elton, Gao, 2015). Повышенная стабильность связывается с тенденцией мозга переходить к ограниченному набору возможных архитектур для конкретной когнитивной деятельности.

Изменения в расположении хабов. Например, в задачах на семантическое сходство (semantic similarity task) (DeSalvo et al., 2014) и задачах на слуховое восприятие (auditory perception task) (Leske et al., 2015) наблюдаются изменения в расположении регионов-хабов. Мета-анализ (Di et al., 2013) показывает, что в задачах на выполнение заданий хабами становится таламус, что не происходит в состоянии покоя.

Изменения в частотно-специфичных потоках передачи информации. Ритмическая активность мозга связана с передачей информации между зонами (Fries, 2015). В состоянии покоя передача информации определяется петлей, включающей тета-ритм из лобных областей в затылочные, и альфа- и бета-ритмы в обратном направлении (Engels et al., 2017; Hillebrand et al., 2016; Min, Park, 2010). В задачах на рабочую память (Wang et al., 2019) наблюдается усиление взаимодействия между лобной и теменной долями в тета-диапазоне, между префронтальной и теменной корой — в альфа-диапазоне, а также между правой височной долей и агранулярной корой — в тета-диапазоне. Эти изменения связываются с управляющими функциями (Sauseng et al., 2005), внутренним вниманием (Forbes et al., 2015) и процессами переработки и хранения информации в рабочей памяти (Kawasaki, Kitajo, Yamaguchi, 2014).

Наблюдаются определённые возрастные различия в функциональной связности (Hutchison, Morton, 2015). В состоянии покоя динамика изменений и сложность сетей не различаются между детьми до 18 лет и взрослыми. При выполнении задач более взрослые испытуемые демонстрируют большее количество возможных архитектур сетей и повышенную частоту переключения между ними.

Повышение среднего уровня интеграции при выполнении задач является характерной особенностью функциональной динамики (Di et al., 2013). При выполнении заданий уровень синхронизации увеличивается, а уровень модулярности снижается (Kitzbichler et al., 2011). При просмотре фильмов усиливается интеграция между областями, отвечающими за обработку визуальной информации и языковые отделы (Betti et al., 2013). Эти результаты подтверждаются как методами томографии (Braun et al., 2015; Gallen et al., 2016; Gonzalez-Castillo, Bandettini, 2018; Schultz, Cole, 2016), так и электрофизиологическими данными (Bola, Borchardt, 2016; Kitzbichler et al., 2011; Pasquale de et al., 2012; Zippo et al., 2016).

Архитектура сетей как в состоянии покоя, так и во время выполнения задач постоянно флуктуирует между состояниями относительной интеграции и сегрегации (Betz et al., 2016; Shine et al., 2016; Zalesky et al., 2014). При появлении задачи происходит реконфигурация сетей под текущие требования задачи, что обуславливает успешность ее выполнения (Gonzalez-Castillo, Bandettini, 2018; Shine et al., 2018). Существует несколько предположений относительно механизмов, лежащих в основе динамики интеграции и сегрегации:

1. Сложность задания. Архитектура сети может зависеть от сложности задачи. Вовлечение большего количества параметров может требовать задействования дополнительных участков мозга, не вовлеченных в простые задачи (Cohen, D'Esposito, 2016).
2. В рамках информационной теории сознания повышение интеграции может рассматриваться как индикатор более интенсивной, требовательной к ресурсам когнитивной обработки (Bertolero, Yeo, D'Esposito, 2015; Finn et al., 2017), тогда как преобладание сегрегации ассоциируется с относительно менее требовательными, «фоновыми» режимами обработки.
3. Автоматизация процессов. Уровень сегрегации может отражать степень автоматизации процесса. В более автоматизированных моторных задачах уровень сегрегации выше (Mohr et al., 2016), чем в задачах с когнитивной нагрузкой.

Существующие данные свидетельствуют о значительных индивидуальных различиях в структуре и адаптивности сетей мозга, которые способствуют изменению когнитивных показателей, подчеркивая важность динамической реконфигурации мозга в ответ на когнитивные задачи (Cole et al., 2014; Finn et al., 2015; Krienen, Yeo, Buckner, 2014).

Далее мы рассмотрим нейросетевую основу исследованных нами когнитивных способностей: интеллекта, рабочей памяти и когнитивного тормозного контроля.

Общий и невербальный интеллект, рассматриваемые как сложные и многогранные конструкты, отражающие обработку информации об окружающей среде, преимущественно связываются с общемозговыми характеристиками и активностью распределённых по коре регионов больших полушарий, координирующих свою активность при решении задач (Deary, Penke, Johnson, 2010).

Интеллект тесно связан со структурными и функциональными особенностями мозга. Общий объем мозга, измеряемый с помощью структурной магнитно-резонансной томографии (сМРТ), умеренно коррелирует с интеллектуальными способностями ($r \sim 0.30-0.40$) (Mcdaniel, 2005). Более детальные исследования выявили, что объемы фронтальных, теменных и височных корковых областей, а также гиппокампа, существенно связаны с индивидуальными различиями в интеллекте. Наибольший вклад в индивидуальные различия в уровне интеллекта вносят дорсолатеральная префронтальная кора, теменная кора, передняя поясная кора (ACC) и отдельные области височной и затылочной коры (Deary, Penke, Johnson, 2010; Jung, Haier, 2007). Вклад фронтальных и парietальных областей дополнительно подтверждается исследованиями лиц с повреждениями мозга, которые показали, что повреждения в левой фронтальной и парietальной коре, а также в определенных участках правой парietальной коры, связаны с уменьшением когнитивных способностей (Gläscher et al., 2009).

Современные представления о нейрофизиологическом субстрате интеллекта наиболее полно изложены в нескольких теориях, связывающих динамику мозговой активности на разных уровнях с уровнем общего или невербального интеллекта.

Согласно теории нейрональной эффективности интеллекта (Haier et al., 1988), у людей с более высоким уровнем интеллекта мозг использует свои ресурсы более эффективно. Это может быть обусловлено особенностями микроструктуры мозга, такими как формирование менее затратных с метаболической точки зрения путей (Luders et al., 2009). В основополагающих исследованиях (Haier et al., 1988; Haier et al., 1992), в которых использовался метод позитронно-эмиссионной томографии (PET), было показано, что участники с более высокими баллами по прогрессивным матрицам Равена потребляют меньше глюкозы по сравнению с участниками с низкими баллами. Эта теория находит эмпирическую поддержку в исследованиях (Neubauer, Fink, 2009; Nussbaumer, Grabner, Stern, 2015). Однако есть данные, указывающие на то, что более низкий уровень активации у более интеллектуальных людей может быть связан с адаптацией мозга к индивидуальным требованиям задач (Dunst et al., 2014).

Теория фронто-париетальной интеграции (Jung, Haier, 2007) предполагает, что интеллект определяется взаимодействием между фронтальными и теменными отделами мозга. Процесс передачи информации в мозге, обуславливающий интеллект, проходит через несколько этапов:

1. Восприятие сенсорной информации через височные и затылочные отделы (поля Бродмана 18, 19 и 37 для визуальных стимулов и зона Вернике, поле 22, для аудиальных).
2. Передача информации в теменные области, особенно в поля 7, 39 и 40, где она аккумулируется в сложные, абстрактные образы.
3. Взаимодействие теменных отделов с лобными областями (поля 6, 9, 10, 45-47), формируя сеть рабочей памяти, которая анализирует поступающую информацию и оценивает возможные варианты поведенческого ответа.
4. Инициирование поведенческого ответа передней поясной корой (поле 32), которая дополнительно подавляет отвергнутые альтернативы.

Взаимодействия между этими областями обусловлены путями белого вещества, обеспечивающими быструю и точную передачу информации. Эмпирическая поддержка данной теоретической модели представлена в различных исследованиях (Basten, Hilger, Fiebach, 2015; Colom et al., 2009; Wang et al., 2011). Однако имеются данные, указывающие на вовлечённость множества распределённых кортикальных зон в когнитивные процессы (Cole et al., 2012; Colom et al., 2009; Luders et al., 2009). Кроме того, в рамках данной теории нейрофизиологические основы индивидуальных различий в уровне интеллекта раскрыты недостаточно подробно (Hearne, Mattingley, Cocchi, 2016).

Система распределения требований (Duncan, 2013) анатомически включает нижнюю лобную борозду и межтеменную борозду и отвечает за разбиение сложной задачи на ряд более простых последовательных операций, а также за управление их исполнением с привлечением специализированных когнитивных функций. Авторы указывают, что активность системы распределения требований важна для флюидного интеллекта, поскольку разбиение задачи на простые компоненты критически важно при решении проблем. Эмпирически, активация областей, связанных с системой распределения требований, коррелирует с флюидным интеллектом (Duncan, 2010; Woolgar et al., 2010; Woolgar et al., 2011) и различными когнитивными задачами (Power et al., 2011; Senden et al., 2017).

Теория перекрытия процессов (Kovacs, Conway, 2016) основывается на предположении, что общий фактор интеллекта (g-factor) является следствием наложения множества специфических когнитивных процессов. С психометрической точки зрения, g-фактор представляет собой единый фактор, объединяющий тесты различных специфических способностей, таких как флюидный и кристаллизованный интеллект, рабочая память, исполнительные функции и внимание. Нейрофизиологически каждой из этих специфических функций соответствует отдельная функциональная сеть, а когнитивная

деятельность возникает в результате перекрытия множества автономных процессов, локализованных в различных областях мозга. Теория перекрытия процессов получила широкое обсуждение в литературе, как положительное, так и критическое (Colom, Chuderski, Santarnecchi, 2016; Gottfredson, 2016; Kan, Maas van der, Kievit, 2016). На данный момент в литературе отсутствуют эмпирические подтверждения этой теории, что связано с трудностью проверки ее положений. В частности, надежная эмпирическая проверка возможна только при создании тестов, измеряющих исключительно отдельные специфические способности, что затруднительно на практике и не позволяет подтвердить или опровергнуть наличие g-фактора только с помощью психологических данных (Bartholomew et al., 2019).

Нейросетевая теория интеллекта (Barbey, 2018) предполагает, что общий фактор интеллекта является результатом индивидуальных особенностей топологии сетей и динамики их реконфигурации в зависимости от требований задачи. В рамках теории g-фактор рассматривается как глобальное свойство функциональной организации мозга. Реконфигурация сетей основана на балансе между локальной и глобальной обработкой информации. Структура функциональных сетей иерархична: локальные вычислительные модули встроены в более крупные модули, которые являются основой общих когнитивных способностей и g-фактора. Общие когнитивные способности включают кристаллизованный интеллект, основанный на связях между хабами и легко доступных состояниях функциональной архитектуры, требующих минимальной реконфигурации, а также флюидный интеллект, опирающийся на более слабые функциональные связи и требующий значительной перестройки архитектуры сети. Сдвиг архитектуры в сторону большей сегрегации трактуется как включение специализированных когнитивных механизмов, тогда как сдвиг в сторону интеграции — как задействование общих когнитивных способностей, в пределе — g-фактора. Эта гипотеза подкреплена рядом косвенных эмпирических данных (Anderson, Barbey, 2023;

Braun et al., 2015; Hearne, Mattingley, Cocchi, 2016; Schultz, Cole, 2016), но прямых подтверждений пока не получила.

Отдельная линия исследований касается того, что сопоставимые уровни интеллекта могут достигаться разными нейронными конфигурациями (Haier et al., 2005; Johnson, Bouchard, 2007). Один из наиболее заметных источников такой вариативности — межполовые различия в мозговых коррелятах интеллекта. В работе Narr с соавторами (Narr et al., 2007) показано, что у женщин уровень интеллекта сильнее связан с толщиной коры лобных отделов, у мужчин — затылочных и теменных. Сопоставимые различия описаны в толщине коры зоны Брока (Haier et al., 2004), а также в поясной и дорсомедиальной префронтальной коре правого полушария (Goh et al., 2011). Кроме того, Schmithorst и Holland (Schmithorst, Holland, 2007) показали, что у мужчин когнитивные функции обеспечиваются менее многочисленными, но более крупными и плотными пучками белого вещества. Эти данные указывают на то, что идентичный уровень интеллекта у мужчин и женщин может достигаться различными нейрональными путями (Goh и др., 2011; Haier и др., 2005). Однако наличие значительной гетерогенности в вовлечении различных зон мозга в когнитивные процессы предполагает, что отмеченные половые различия могут быть преимущественно связаны с индивидуальными особенностями развития мозга и когнитивными стратегиями, используемыми испытуемыми (Choi et al., 2008; Colom et al., 2009; Johnson, Bouchard, 2007; Park, Reuter-Lorenz, 2009).

Несмотря на наличие высокоуровневых теорий о связи нейрональной динамики и уровня интеллекта, эмпирические данные о связи между топологией сетей функциональной связности и индивидуальным уровнем интеллекта противоречивы. К примеру, нейросетевая теория интеллекта согласуется с результатами исследований, которые связывают эффективную реконфигурацию сети с флюидным интеллектом, предполагая, что способность мозга переключаться между различными состояниями сети в

ответ на когнитивные требования является основой когнитивных способностей (Anderson, Barbey, 2023; Bassett et al., 2011; Dubois et al., 2018; Wen et al., 2015). В некоторых ЭЭГ-исследованиях характеристики функциональной связности мозга в состоянии покоя коррелировали с интеллектом (Langer et al., 2011).

Однако в ряде недавних исследований были обнаружены обратные связи между реконfigurацией мозга и интеллектом: большая стабильность мозговых сетей была связана с более высоким интеллектом (Hilger et al., 2017; Hilger et al., 2020; Pamplona et al., 2015; Thiele et al., 2022). Другие исследования не смогли установить связь между общим фактором интеллекта на фМРТ-данных крупномасштабного проекта Human Connectome Project, имеющего более 1200 участников (Kruschwitz et al., 2018), и воспроизвести ассоциацию между общим интеллектом и показателями топологии функциональных сетей на четырех независимых наборах данных (Metzen et al., 2024).

Отсутствие значимых ассоциаций может быть обусловлено методом оценки функциональной связности. В исследовании использовались осцилляции сигнала BOLD fMRI, имеющие низкую временную разрешающую способность (2–3 сек). Ряд исследований показал, что мозговые осцилляции значительно более высокой частоты могут играть важную роль в когнитивных процессах (Fries, 2015; Palva, Palva, 2011).

С точки зрения потенциальных мозговых механизмов когнитивных функций рабочая память и когнитивный тормозной контроль демонстрируют более надёжные ассоциации с динамикой мозговых сетей, чем интеллект. Недавние исследования с использованием функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ) показали, что рабочая память (РП) поддерживается довольно распределенной сетью, включающей префронтальную, теменную и сенсорную кору, при этом внутритеменная борозда (posterior intraparietal sulcus, IPS) играет ключевую роль как центральный узел сетей, связанных с рабочей памятью (Sreenivasan et al., 2014;

Sreenivasan, Curtis, D'Esposito, 2014; Sreenivasan, Vytlačil, D'Esposito, 2014; Yamashita et al., 2018).

Исследования, основанные на электрофизиологических данных, связывают рабочую память с вовлечением префронтальной коры (ПФК), височных и теменных долей (Avery et al., 2020; Finc et al., 2020; Murphy et al., 2020; Sala-Llonch et al., 2012). Эти области интегрированы в общие мозговые сети, такие как фронтопариетальная сеть (Emch, Bastian von, Koch, 2019) и сеть режима работы по умолчанию (Liu et al., 2018b). Фронтопариетальная сеть может быть разделена на две отдельные подсети: одна связана с сетью режима по умолчанию, а другая — с дорсальной системой внимания, причем конкуренция между ними влияет на производительность рабочей памяти (Murphy et al., 2020).

В целом, три компонента рабочей памяти могут быть соотнесены с активностью мозговых структур:

1. Механизмы когнитивного контроля (или центральный исполнительный механизм), которые, вероятно, реализуются префронтальной корой (ПФК), передней поясной корой (ППК) и подкорковыми структурами, включая базальные ганглии и таламус (Ashby et al., 2005; Botvinick, 2007; O'Reilly, Frank, 2006).
2. Представления в фокусе внимания (от одного до четырёх), которые, вероятно, поддерживаются активностью фронтопариетальной сети (Todd, Marois, 2004; Vogel, Machizawa, 2004).
3. Механизм извлечения, ответственный за быстрое получение информации из долговременной памяти. Этот процесс, вероятно, осуществляется через связи между ПФК и медиальной височной долей, включая гиппокамп (Chein, Moore, Conway, 2011; Nee, Jonides, 2008; Unsworth, Engle, 2007).

В задачах типа N-back показано, что работа рабочей памяти связана с увеличением интеграции между лобно-теменными и лобно-височными

отделами, а увеличение реконфигурации в лобных отделах положительно ассоциировано с успешностью запоминания (Braun et al., 2015). В других исследованиях демонстрируется снижение уровня модулярности при увеличении когнитивной нагрузки (Alavash et al., 2015; Cohen, D'Esposito, 2016; Shine et al., 2016; Vatansever et al., 2016)

Некоторые исследования также показали, что актуализация эпизодической памяти приводит к снижению модулярности сети (Westphal, Wang, Rissman, 2017) и увеличению уровня интеграции (Fornito et al., 2012; Spreng et al., 2010) между лобной долей и структурами сети пассивного режима работы мозга, включающей медиальную префронтальную кору, заднюю поясную извилину и медиальную височную долю (Supekar et al., 2010). При актуализации памяти активизируются гиппокамп, предклинье и фронтальная кора, выполняющие роль хабов (Schedlbauer et al., 2014). Гиппокамп может отвечать за реконфигурацию мозговой сети при вспоминании ярких событий (Geib et al., 2017).

Нейронные основы рабочей памяти демонстрируют выраженную частотную специфичность. Тета-диапазон связан с механизмами контроля и исполнительными функциями (Sauseng, Klimesch, 2008), тогда как альфа-, бета- и гамма-диапазоны участвуют в кодировании и поддержании информации (Roux et al., 2012; Wianda, Ross, 2019). Однако существуют некоторые разногласия относительно влияния более высокочастотных диапазонов (Pavlov, Kotchoubey, 2022).

Нейронные механизмы рабочей памяти, по-видимому, зависят от характера выполняемой задачи, отражая требования, характерные для типа информации, которую необходимо обработать. Это указывает на высокие требования к конфигурации и реконфигурации сетей, ответственных за выполнение текущей задачи. Например, задачи вербальной рабочей памяти обычно активируют область Брока, тогда как задачи пространственной

рабочей памяти задействуют более обширную сеть областей мозга (Bernal, Ardila, Rosselli, 2015; Ren et al., 2019; Rogalsky, Matchin, Nickok, 2008).

Исследования также выделили особенности мозговых сетей в различных фазах рабочей памяти и соответствующих им задачах, а именно: кодирование, поддержание (или хранение) и извлечение (вспоминание). Эти фазы вызывают изменения в активации мозга и топологии мозговых сетей, что связано со спецификой обработки информации на каждом этапе. Было обнаружено, что на этапе кодирования во всех частотных диапазонах наблюдалась топология малого мира, указывающая на оптимальное сочетание глобальной и локальной обработки информации и конфигурации сети для выполнения задачи. Топология малого мира сохранялась, но уменьшалась во время фаз поддержания и репетиции (Torri et al., 2018). Другие исследования показали более сложный и зависящий от частоты паттерн топологических свойств, а также временную, пространственную и частотную динамику, связанную с фазами рабочей памяти и её компонентами, такими как центральный исполнительный компонент и единицы хранения (Ernstson, Adamovich, 2023; Rossi et al., 2023).

Когнитивный тормозной контроль связан с согласованной активностью нескольких кортикальных и подкорковых систем, прежде всего префронтальной коры, передней поясной коры (АСС) и теменных областей.

Упомянутые Унsworthом и Энглom (Unsworth, Engle, 2007), динамические процессы внимания согласуются с современными вычислительными моделями рабочей памяти, связывающими префронтальную кору, переднюю поясную кору и теменную кору, как области, участвующие в активном поддержании, обновлении и мониторинге информации (Botvinick et al., 2001; O'Reilly et al., 2014; O'Reilly, Frank, 2006). Нейровизуализационные исследования показывают, что префронтальная кора, передняя поясная кора и теменная кора активируются сильнее при выполнении сложных задач с комбинированной нагрузкой по сравнению с простыми задачами на

запоминание (Chein, Moore, Conway, 2011). Теория также указывает на потенциальный вклад височных областей в исполнительные процессы во время задач на рабочую память (Blumenfeld, Ranganath, 2006). Исследования, проведенные с использованием фМРТ, показывают более высокую активацию префронтальной коры и гиппокампа во время воспроизведения в сложных задачах на запоминание по сравнению с простыми (Chein, Moore, Conway, 2011).

Нейросетевые основы когнитивного тормозного контроля обычно связываются с активностью в сети когнитивного контроля (CCN), включающей префронтальную кору, дорсальную переднюю поясную кору и латеральную префронтальную кору (Cole, Schneider, 2007). Исследования предполагают, что реконфигурация CCN имеет решающее значение для эффективной фильтрации информации (Bartholomew et al., 2019; Cocchi et al., 2011; Marek et al., 2015; Menon, D'Esposito, 2022; Spielberg et al., 2015).

В частности, фронтопариетальная сеть в тета-диапазоне демонстрирует повышение активности во время конфликтной интерференции. Кроме того, со временем наблюдается снижение влияния конфликта на топологические показатели графа (Liu et al., 2024). ФМРТ-исследования задачи Фланкера выявляют несколько функционально вовлечённых областей: латеральную префронтальную кору, дополнительную моторную зону, верхнюю теменную долю и переднюю поясную кору (Iannaccone et al., 2015; Siemann, Herrmann, Galashan, 2016). В качестве основного вклада передней поясной коры устойчиво выделяется мониторинг конфликта; роль лобных и теменных областей, связанных со зрительным избирательным вниманием, фиксируется реже. ЭЭГ-данные согласуются с этой ролью передней поясной коры: нарастание конфликта по ходу выполнения задачи сопровождается усилением тета-активности в срединно-лобных и срединно-теменных отведениях (Naciahmet, Frings, Pastötter, 2021).

Когнитивный тормозной контроль также сопровождается характерным паттерном модуляции альфа-мощности: в регионах, не задействованных в задаче, мощность альфа-ритма возрастает, тогда как в релевантных регионах — снижается (McDermott et al., 2017; Suzuki et al., 2018). Этот паттерн интерпретируется как задачно-специфичное распределение внимания (Xie et al., 2017).

Существенная реконфигурация сети наблюдается и в заданиях на внимание. В задании на визуально-пространственное внимание (*visuospatial attention task*) происходит увеличение интеграции между теменными и затылочными областями (Spadone et al., 2015). Усиление интеграции также наблюдается при выполнении задач на зрительное восприятие (Cocchi et al., 2016; Kwon et al., 2017), отслеживание одного (Córdova, Tompary, Turk-Browne, 2016) или множества объектов (Alnæs et al., 2015). Топологические изменения фиксируются и при выполнении заданий на стратегическое внимание (*strategic attention task*) (Telesford et al., 2016), а также являются факторами объема внимания (Kucyi et al., 2017) и бдительности (*vigilance task*) (Wang et al., 2016).

В целом, и рабочая память, и когнитивный тормозной контроль связаны с многочисленными нейронными механизмами, участвующими в манипулировании информацией в рамках этих когнитивных процессов. Эти процессы пересекаются в деятельности префронтальной и теменной коры, что позволяет предположить существование «ядра» функциональной архитектуры, поддерживающей познание (Krienen, Yeo, Buckner, 2014). Центральный механизм здесь является включение префронтальной коры (ПФК). ПФК удерживает цели деятельности и через них управляет текущей обработкой информации; в этом качестве она оказывается центральной структурой и для рабочей памяти, и для когнитивного тормозного контроля (Menon, D'Esposito, 2022).

Сети, включающие ПФК, — в первую очередь фронтопариеальная — участвуют в широком спектре когнитивных задач. В контексте рабочей памяти они отвечают за селекцию релевантной информации и отсеивание отвлекающих стимулов: последние при этом выводятся за пределы актуального фокуса внимания (Buschman, Miller, 2007; Miller, Lundqvist, Bastos, 2018). Сама префронтальная кора распределяет когнитивные ресурсы, направляет фокус внимания и регулирует активность задних областей — прежде всего теменной и височной коры, в которой и кодируется информация о стимулах (Riley, Constantinidis, 2015).

Эти же авторы (Miller, Lundqvist, Bastos, 2018) описывают и частотные эффекты обработки информации в рабочей памяти: низкочастотная активность подавляет всплески высокочастотной и тем самым контролирует удержание материала.

Другой важный аспект исследований связан с индивидуальными различиями в мозговом фундаменте когнитивных функций. Хотя традиционно исследования фокусировались на групповом уровне, все чаще признается значимость индивидуальных различий в мозговых сетях. Паттерны функциональной связности в состоянии покоя показывают высокую стабильность на индивидуальном уровне (Finn et al., 2015) и используются для предсказания личностных характеристик — в частности, темперамента и креативности (Beatty et al., 2018; Markett, Montag, Reuter, 2018), а также ассоциируются с психопатологическими состояниями (van den Heuvel, Sporns, 2019).

Поведенческие особенности человека коррелируют и со степенью совпадения паттернов связности в покое и при выполнении задач (Tompson et al., 2018). За счёт этого индивидуальные паттерны организации сетевой активности оказываются связаны с уникальными когнитивными стилями и чертами испытуемого. Межиндивидуальная вариабельность функциональной связности, зафиксированная в ряде работ (Bansal et al., 2019; Liu et al., 2018a),

распределена по сети неравномерно. Наиболее высокая изменчивость обнаруживается во фронтопариетальной и цингуло-оперкулярной сетях — то есть в системах когнитивного контроля, в отличие от более однородных сенсорных сетей (Bansal et al., 2019). Сходную картину даёт рабочая память: её сетевая организация выражено гетерогенна на межиндивидуальном уровне.

В работе Лю с коллегами (Liu et al., 2018a) показано, что наибольшие межиндивидуальные различия в динамической функциональной связности (ДФС) проявляются как в сетях высшего порядка — сети пассивного режима (DMN), дорсальной сети внимания, фронтопариетальной, — так и в низкоуровневых сенсорных сетях (зрительной, сенсомоторной). При этом для идентификации испытуемого и предсказания результатов когнитивных тестов диагностически более информативны именно высокоуровневые сети. Это согласуется с предположением, что ДФС в них несёт уникальные сигнатуры индивидуальных когнитивных способностей и демографических характеристик, тогда как первичные сети в этом отношении менее индивидуально специфичны.

Такое расхождение естественно интерпретируется через различия в онтогенезе и функциональной роли. Высокоуровневые сети дольше созревают и дольше остаются чувствительны к средовым воздействиям, что накапливает индивидуальные различия в их конфигурации. Первичные сенсорные сети, напротив, формируются раньше, несут относительно стереотипную нагрузку — базовую зрительную и сенсомоторную обработку — и демонстрируют меньшую вариабельность.

1.5 Заключение

Психометрические данные указывают на то, что, наряду с общим фактором интеллекта (g), выделяются относительно автономные когнитивные конструкты, такие как рабочая память и тормозной контроль. Рабочая память обнаруживает устойчивую связь с g , однако не сводится к нему; аналогичным образом, отдельные компоненты исполнительных функций в различной степени сопряжены с интеллектуальными показателями. Тем самым формируется структура когнитивных способностей, сочетающая общность и дифференциацию: наряду с доменно-общими источниками вариативности предполагается наличие частично специфических механизмов, обуславливающих индивидуальные различия в отдельных когнитивных функциях.

Вопрос о соотношении когнитивных функций и их мозговой основы традиционно формулировался в терминах локализации, когда отдельным психологическим процессам ставились в соответствие определённые корковые области или анатомические структуры. Однако современные нейрофизиологические данные свидетельствуют о том, что большинство сложных когнитивных функций реализуется посредством согласованной активности распределённых ансамблей нейронов, охватывающих несколько функционально различающихся регионов. Следовательно, мозговая основа когнитивных способностей имеет характер координированной межрегиональной организации и не может быть сведена к функционированию изолированных «центров».

Современные данные также указывают на то, что устойчивые индивидуальные различия в интеллекте, рабочей памяти и тормозном контроле опосредованы согласованной активностью пространственно разнесённых регионов, объединённых в функциональные сети. В этой перспективе когнитивные способности отражают не столько локальные свойства отдельных структур, сколько параметры координации, интеграции и

селективного взаимодействия между ними. Сетевая нейронаука предоставляет формализованный инструментарий для анализа указанных взаимодействий. Функциональная связность представляется в виде графа, а метрики теории графов позволяют количественно характеризовать параметры интеграции и сегрегации, распределение центральности и модульную структуру сети. Наряду с анализом стационарной архитектуры всё большее значение приобретает изучение динамики сетевых состояний и показателей реконфигурации — изменений топологии в ответ на когнитивную нагрузку. Вместе с тем соответствие между психометрической дифференциацией способностей и как структурными, так и динамическими топологическими характеристиками остаётся недостаточно прояснённым.

На пересечении психометрической и сетевой традиций выявляется теоретическое расхождение в трактовке природы когнитивных различий. Психометрический подход исходит из положения о частичной независимости когнитивных конструкций, тогда как ряд нейросетевых моделей описывает когнитивную успешность через относительно единый топологический профиль и общие принципы реконфигурации сети. В первом случае логично ожидать дифференциации как структурных, так и динамических топологических коррелятов различных когнитивных функций; во втором — относительной инвариантности архитектурных параметров и механизмов перестройки, ассоциированных с когнитивной эффективностью в целом. Неопределённость соотношения между этими интерпретациями требует систематического сопоставления психометрической структуры способностей с параметрами сетевой организации и её динамики.

Когнитивные способности могут быть описаны в рамках иерархических моделей, предполагающих вложенность частных когнитивных процессов в более общие и интегральные факторы. В этом контексте различные уровни психологической организации могут быть соотнесены с различными масштабами сетевой архитектуры мозга: процессы с более узкой

функциональной специализацией потенциально связаны преимущественно с характеристиками отдельных подсетей и модулей, тогда как интегральные показатели, включая g , могут ассоциироваться с глобальными параметрами интеграции и функционированием центральных узлов сетевого ядра. Кроме того, иерархичность предполагает не только структурное, но и динамическое измерение: более общие факторы могут быть сопряжены с эффективностью перестройки межрегиональных взаимодействий при изменении когнитивных требований, то есть со способностью сети к функциональной реконфигурации.

Существенную методологическую проблему представляет зависимость сетевых показателей от принятых аналитических процедур. Процедура определения порога и иные способы формирования разреженного графа изменяют его плотность и тем самым систематически влияют на значения средней длины пути, коэффициента кластеризации, модулярности и других показателей интеграции и сегрегации. Сравнение сетей, различающихся по плотности или среднему числу связей, может приводить к мнимым (артефактным) различиям, поскольку большинство графовых метрик чувствительно к этим параметрам. Более того, сама процедура отбора связей определяет, какие взаимодействия интерпретируются как значимые, и тем самым влияет на трактовку как структурных характеристик, так и показателей реконфигурации. В результате сложилась практика анализа графов, основанных на относительно ограниченном количестве сильных связей: более слабые взаимодействия трактуются как шум и систематически исключаются из рассмотрения, что способно ограничивать интерпретацию механизмов глобальной интеграции и динамической перестройки сети.

Следует учитывать и специфику используемой нейровизуализационной методики. Большинство исследований универсальности или специфичности топологических профилей выполнено на данных функциональной магнитно-резонансной томографии. В настоящей работе используется электроэнцефалография, обладающая высокой временной разрешающей

способностью при сравнительно ограниченных возможностях пространственной локализации источников. Это ограничивает прямую сопоставимость результатов с фМРТ-данными, однако создаёт возможность анализа быстрой динамики сетевых состояний и реконфигурации функциональных сетей в процессе выполнения когнитивных задач — измерения, которое в рамках стандартных фМРТ-исследований характеризуется существенно меньшей временной точностью.

Из изложенного вытекают следующие положения. Во-первых, топологическая организация функциональных сетей мозга, включая как их стационарные характеристики, так и показатели реконфигурации, может рассматриваться как системный нейрофизиологический коррелят индивидуальных различий в когнитивных способностях. Во-вторых, если когнитивные конструкции обладают частичной автономностью и включены в иерархическую систему, их топологические профили и параметры реконфигурации не должны быть полностью тождественными. В-третьих, архитектура и динамика функциональных сетей не исчерпываются сравнительно сильными связями: более слабые взаимодействия могут вносить вклад в поддержание глобальной связанности и гибкости перестройки сети, что обосновывает необходимость их включения в анализ.

Таким образом, анализ индивидуальных различий в когнитивной эффективности позволяет рассматривать вариативность параметров функциональной сетевой организации как источник информации о механизмах когнитивной деятельности. В этом контексте сопоставление психометрической структуры способностей с характеристиками функциональных сетей выступает ключевым инструментом для выявления как общих, так и специфических нейрофизиологических механизмов когнитивных различий.

Глава 2. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Участники исследования

Участники были набраны через объявления в университетах. Участие в исследовании было добровольным, без какого-либо вознаграждения или компенсации. В исследовании приняли участие 195 человек. Возраст варьировался от 17 до 39 лет ($M = 20.3$, $SD = 3.35$, 37% - женщины). В анамнезе участников не было психиатрических и неврологических расстройств, а также травм головы. Все участники дали свое согласие на участие в исследовании. Все процедуры были одобрены Комитетом по этике Психологического института Российской академии образования (код протокола 2019/2-10. дата одобрения 11.02.2019).

2.2 Экспериментальная процедура

Экспериментальная процедура включала две когнитивные методики: задачу С. Стернберга на сканирование памяти и задачу Б. Фланкера (Flanker task), которые предъявлялись всей выборке в чередующейся последовательности. Каждая сессия записи начиналась с состояния покоя. В состоянии покоя участников просили расслабиться, не думать ни о чем конкретном и не спать в течение 10 минут. Каждые 2 минуты они получали голосовые команды открыть или закрыть глаза. В исследовании была проанализирована ЭЭГ, записанная только при открытых глазах. Каждая когнитивная задача занимала от 15 до 20 минут, поэтому общая продолжительность сбора ЭЭГ составляла около 45-50 минут.

2.3 Оценка невербального интеллекта

В настоящем исследовании в качестве показателя невербального интеллекта использовался тест прогрессивных матриц Равена. Данный тест традиционно рассматривается как инструмент оценки невербального (флюидного) интеллекта (fluid intelligence), отражающего способность к выявлению закономерностей, абстрактному мышлению и решению новых задач независимо от ранее приобретённых знаний. Невербальный интеллект измерялся в режиме онлайн до записи ЭЭГ с помощью сокращенного теста матриц Равена (Raven, Court, 1998). Тест содержит серии неполных матриц, где в каждом задании нужно из восьми вариантов выбрать подходящий для завершения узора. Оригинальный тест состоит из шести наборов - А, В, С, D, Е и F. Внутри каждого набора 12 расположены по нарастанию сложности. Было использовано четыре набора - С, D, Е и F. Наборы С, D и Е содержали по шесть матриц: 1-й, 3-й, 5-й, 7-й, 9-й и 11-й (матрицы с четными номерами были исключены); а набор F содержал 12 матриц. Всего было предъявлено 30 матриц. Наборы были представлены в следующем порядке: С-D-E-F, где каждый набор по очереди становился сложнее. В качестве количественного показателя использовалась суммарная доля правильных ответов. Данный показатель рассматривается как поведенческий индикатор эффективности абстрактного и индуктивного рассуждения, лежащего в основе невербального (флюидного) интеллекта.

2.4 Когнитивные задачи

В настоящем исследовании когнитивные способности рассматриваются как латентные психологические конструкты, не наблюдаемые напрямую и проявляющиеся через выполнение соответствующих когнитивных задач. Их операционализация осуществляется посредством поведенческих показателей, получаемых при выполнении экспериментальных заданий. При этом время реакции и точность рассматриваются не как самостоятельные когнитивные

способности, а как поведенческие индикаторы эффективности выполнения задач, опосредованно отражающие соответствующие когнитивные процессы.

Задача Стернберга (Парадигма распознавания элементов Стернберга, Sternberg Item Recognition Paradigm (SIRP) (Sternberg, 1966)) — это задание на отсроченное воспроизведение стимулов, позволяющее оценить эффективность рабочей памяти при решении задач различной сложности. Задание также позволяет разграничить скорость ментального сканирования и непосредственно успешность выполнения задания на рабочую память.

Задание состояло из 13 тренировочных и 72 тестовых проб. В каждой пробе показывался фиксирующий крест (0.5 с), затем псевдослучайный набор цифр для запоминания. Длина набора варьировалась от одной до шести цифр (от одной до трех цифр в тренировочных испытаниях и от 3 до 6 цифр в тестовых испытаниях с равным количеством испытаний на каждую длину набора), каждый из которых предъявлялся в течение 1,2 секунды. После этого следовала пауза в 2 секунды, а затем предъявлялась целевая цифра. Испытуемые должны нажать кнопку со стрелкой вправо на клавиатуре, чтобы ответить «Да, это одна из запомненных цифр» или кнопку со стрелкой влево «Нет, это новая цифра», после чего контрольный стимул исчезал. Вероятность появления правильной и неправильной целевой цифры была одинаковой. Во время тренировочных испытаний обратная связь осуществлялась в виде текста: «Правильно» или «Неправильно». Задание имеет следующие параметры: количество правильных и неправильных ответов, время реакции на каждое испытание. Для анализа использовались количество правильных ответов (точность) и время реакции.

Рабочая память операционализируется на основе показателей точности и времени реакции в задаче Стернберга, отражающих эффективность процессов удержания и переработки информации.

Задание Фланкера — это набор заданий на торможение реакции, оценивающее когнитивное торможение или когнитивный тормозной контроль, как способность тормозить реакции, которые не соответствуют требованиям текущей ситуации (Eriksen, Eriksen, 1974).

Испытуемому предъявлялся стимул, состоящий из стрелок, направленных влево или вправо. Центральная стрелка являлась целевым стимулом, боковые – отвлекающими. Конгруэнтное условие задачи - целевая стрелка окружена другими стрелками, указывающими в том же направлении. Неконгруэнтное условие - дополнительные стрелки указывают в противоположном направлении. Задача испытуемого - указать, в каком направлении направлена целевая стрелка. В начале каждой пробы предъявлялся фиксирующий крест, а через 0.5 секунды - стрелки. У участника была 1 секунда на ответ, после нажатия клавиши или по истечении времени ответа стрелки исчезали, и начинался 1-секундный межпробный интервал. Всего было представлено 200 проб, половина из которых была конгруэнтной, а другая половина - инконгруэнтной. В рамках оценки когнитивного тормозного контроля использовались только задания для инконгруэнтных условий, поскольку они создают более высокую нагрузку на рабочую память (Xie et al., 2017). В исследовании использовались количество правильных ответов (точность) и время реакции. Примеры стимулов для обоих заданий представлены в Приложении № 1.

Когнитивный тормозной контроль операционализируется с использованием показателей точности и времени реакции в задаче Фланкера, отражающих способность подавления интерференции.

2.5 Предварительная обработка данных ЭЭГ

Данные ЭЭГ записывались в реальном времени с использованием электродной шапки с 64 электродами, установленной согласно

международной системе 10–10. с усилителем Brain Products ActiChamp и ПО Brain Products PyCorder, которое непрерывно фиксировала данные с частотой дискретизации 500 Гц без применения каких-либо фильтров на начальном этапе.

Запись ЭЭГ проводилась в звукоизолированной и электрически экранированной комнате с приглушённым освещением. Для поддержания импеданса электродов ниже 25 кОм использовался высокопроводящий хлоридный гель.

Референтом при записи являлся электрод Cz. Во время предварительной обработки данных ЭЭГ референт был изменен на REST (Yao, 2001), и частота дискретизации была уменьшена до 256 Гц. Далее был применён фильтр низких частот для фильтрации компонент сигнала частотой менее 1 Гц. Для очистки данных от артефактов использовалась декомпозиция методом анализа независимых компонент (ICA) для выявления и удаления типичных шумов, таких как моргания глаз, движения глаз и мышечные артефакты. Для классификации компонентов на мозговую и не-мозговую активность использовался IClabell (Pion-Tonachini, Kreutz-Delgado, Makeig, 2019). Компоненты, обозначенные как немозговая активность, были удалены из данных. В среднем было удалено 22.7 ± 5.9 компонентов ($\sim 36 \pm 9\%$).

Данные ЭЭГ были разделены на последовательные неперекрывающиеся сегменты по 1 секунде для состояния покоя и сегменты по 800 мс для задания Фланкеры и фазы извлечения задания Стернберга, а также на сегменты по 1 секунде для фазы запоминания задания Стернберга. Фаза запоминания задания Стернберга начиналась с представления набора, а фаза извлечения — с представления целевого числа.

Сегменты, содержащие артефакты, были отфильтрованы с использованием алгоритма autoreject (Jas et al., 2017). Запись считалась пригодной для анализа, если менее 20% эпох были помечены как некорректные во всех условиях.

2.6 Реконструкция источников активности ЭЭГ

Реконструкция источников активности ЭЭГ проводилась с помощью стандартного подхода к локализации источников пакета MNE. Во-первых, было создано пространство источников с 503 источниками для каждого полушария. Во-вторых, с помощью BEM (border-element model) была создана трехслойная модель полушарий. Три слоя представляли собой внутренний череп, внешний череп и внешнюю кожу. Проводимость слоев была стандартной для пакета MNE (0.3, 0.006, 0.3 для трех слоев соответственно). В MNE использовалась анатомическая информация из Free Surfer (Fischl, 2012). В-третьих, мы построили прямой оператор на основе исходного пространства и BEM-модели. В-четвертых, мы создали индивидуальный обратный оператор для каждого участника с индивидуальной ковариационной матрицей шума. Реконструкция источника для каждого участника проводилась с помощью соответствующего обратного оператора с использованием метода dSPM (Dale et al., 2000).

2.7 Оценка функциональной связности и топологических характеристик сетей

Исследование проводилось в четырёх различных частотных диапазонах: тета (4-8 Гц), альфа (8-13 Гц), низкая бета (13-20 Гц) и высокая бета (20-30 Гц). Анализ в каждом диапазоне осуществлялся независимо. Исследование межчастотных взаимодействий выходило за рамки данного исследования. Результаты для каждого экспериментального условия были представлены по указанным частотным диапазонам.

Для оценки связи между характеристиками функциональных сетей и невербальным интеллектом, матрицы синхронизации были построены с использованием двух распространенных методов оценки синхронизации осцилляторной активности мозга: wPLI (Hardmeier et al., 2014; Vinck et al., 2011); и iMCON (Nolte et al., 2004)

Взвешенный индекс отставания фазы (wPLI, weighted Phase Lag Index) представляет собой модификацию индекса фазового сдвига (PLI), направленную на повышение устойчивости оценки фазовой синхронизации к эффектам объёмной проводимости и влиянию общих источников сигнала. Базовый PLI количественно характеризует асимметрию распределения знака фазовой разности между двумя сигналами и определяется как модуль среднего значения знака фазового сдвига во времени. При этом PLI не учитывает амплитуду колебаний и снижает вклад взаимодействий с нулевым фазовым лагом, которые могут быть обусловлены пассивным распространением активности. Однако стандартный PLI одинаково учитывает все ненулевые фазовые различия, независимо от их величины. Взвешенная версия индекса вводит дополнительный коэффициент, пропорциональный величине мнимой части кросс-спектра, что приводит к тому, что фазовые различия, близкие к нулю, вносят минимальный вклад в итоговую оценку. Тем самым wPLI обеспечивает более стабильную и специфичную оценку истинных взаимодействий с временной задержкой между сигналами. wPLI рассчитывается следующим образом:

Мнимая когерентность (imcoh, imaginary part of coherence) также разработана для минимизации влияния общих источников активности. Метод основан на предположении, что вклад общего генератора проявляется в виде синхронных, то есть не имеющих временного лага, компонент сигнала в разных каналах. Поскольку такие компоненты формируют преимущественно действительную часть кросс-спектра, анализ только мнимой части позволяет выделить процессы, характеризующиеся ненулевой фазовой задержкой. Мнимая когерентность рассчитывается как отношение мнимой части кросс-спектральной плотности мощности к нормирующему множителю, зависящему от автоспектров сигналов. Тем самым показатель отражает долю взаимодействия, обусловленную временно сдвинутыми процессами, и

снижает вероятность ложной интерпретации связности, вызванной объёмной проводимостью. В основном анализе imcoh рассчитывался по записи целиком.

Для оценки влияния порога на результаты анализа функциональной связности дополнительно применялись когерентность, скорректированная мнимая фазовая согласованность (ciPLV ; Bruña, Maestú, Pereda, 2018) и парная фазовая согласованность (PPC; Vinck et al., 2010).

Когерентность — это частотно-специфическая мера линейной функциональной связности, отражающая согласованность двух сигналов в спектральной области. Рассчитывается как отношение кросс-спектральной плотности мощности к произведению автоспектров; такая нормировка позволяет сопоставлять силу синхронизации независимо от абсолютной мощности сигналов. Значения когерентности лежат в диапазоне от 0 до 1, где более высокие значения соответствуют более устойчивой линейной зависимости на заданной частоте. Показатель чувствителен и к амплитудным, и к фазовым соотношениям, но не защищён от вклада объёмной проводимости и общих источников — это важно учитывать при интерпретации ЭЭГ-результатов.

Скорректированная мнимая фазовая согласованность (ciPLV) является модификацией классического PLV, устраняющая вклад синхронизации с нулевым фазовым лагом. Базовая версия PLV оценивает стабильность разности фаз двух сигналов во времени, однако чувствительна к артефактам объёмной проводимости. В ciPLV вводится коррекция через нормировку мнимой части комплексной экспоненты фазовой разности, за счёт чего вклад симметричных фазовых распределений вокруг нулевого лага исключается. Метрика сохраняет чувствительность к устойчивым фазовым взаимодействиям с ненулевой задержкой и показывает более высокую специфичность в отношении реальных межрегиональных взаимодействий.

Парная фазовая согласованность (PPC) — несмещённая оценка фазовой синхронизации, построенная на попарном сравнении фазовых различий между всеми возможными парами наблюдений (эпох либо временных точек). В отличие от PLV, значение которого зависит от числа наблюдений и даёт положительное смещение при малых выборках, PPC вычисляется как среднее косинусное сходство всех пар фазовых разностей и потому статистически инвариантна к количеству сегментов данных. Это делает её пригодной для сравнительных анализов, где число эпох может различаться между условиями или испытуемыми, при сохранении чувствительности к устойчивым межканальным взаимодействиям.

При оценке связей с рабочей памятью и когнитивным тормозным контролем был использован иной подход. Его задача — учесть разнообразие индивидуальных мозговых состояний, вовлечённых в когнитивную деятельность, с опорой на динамическую природу мозговой активности и межиндивидуальные различия в выборке. Каждое условие было разделено на пять неперекрывающихся интервалов по 20 % стимулов, начиная с первого стимула. Таким образом, интервалы отражали последовательные временные сегменты выполнения задания. Число интервалов было выбрано так, чтобы в каждом интервале для обоих заданий содержалось как минимум 10 стимулов последовательно с возможностью корректировки некоторых выбросов при усреднении стимулов. Для каждого интервала функциональная связность рассчитывалась с использованием меры взаимной информации (Gaussian-Copula Mutual Information; Ince et al., 2017). Полученные значения усреднялись внутри интервала, формируя одну матрицу связности. В результате для каждого условия строилось по пять таких матриц. Каждая матрица связности представляет собой матрицу смежности полного графа, включающего все возможные связи между узлами графа (электродами ЭЭГ). Для исследования потенциальных эффектов общих источников и пространственной утечки сигнала на наши оценки взаимной информации мы сравнили взаимную

информацию для соседних и не соседних электродов, при этом различия между ними были сочтены незначительными. Подробности этого теста приведены в Приложении №2.

Матрицы смежности были преобразованы в сети методом определения порогового значения (Neuvel van den et al., 2017), предполагающего удаление слабых связей. Поскольку выбор порогового значения для удаления слабых связей в графе является произвольным и отсутствуют установленные рекомендации для его выбора, был проведен анализ для нескольких порогов. Был выбран порог 0.5, поскольку наши исследования (Zakharov и др., 2020) показали, что значения связности, полученные при этом пороге, связаны с когнитивными характеристиками. Каждый порог представляет собой долю самых слабых связей из общего распределения, которые будут удалены из сети. Записи в каждой матрице связности, попадающие ниже значения соответствующего квантиля приравнялись к нулю, трактуясь как отсутствие связи. Чтобы избежать появления изолированных узлов, мы повторно подключали каждый такой узел к двум сильнейшим связям, сохранив структуру сети после порогового отсечения. Для идентификации модулей в сетях использовался алгоритм Лейдена (Traag, Waltman, Eck van, 2019). Каждый модуль (или сообщество) представляет собой группу узлов, которые связаны между собой более тесно, чем с узлами в других группах.

Структура сети характеризовалась следующими метриками:

1. Средняя длина пути. Среднее число шагов (или стоимость передачи) по кратчайшим путям между всеми парами узлов. Большие значения соответствуют более высокой стоимости передачи сигнала. Рядом с ней иногда рассматривают характеристическую длину пути — медиану того же распределения; в настоящей работе использовалось среднее значение по всем узлам.
2. Центральность по посредничеству (betweenness centrality). Частота, с которой узел оказывается на кратчайших путях между парами других

- узлов. Узлы с высокой betweenness-центральностью играют ключевую роль в транзите информации по сети.
3. Центральность по собственному вектору (eigenvector centrality). Оценка значимости узла с учётом значимости его соседей: узел считается «центральным», если он связан с другими центральными узлами.
 4. Коэффициент кластеризации. Степень, с которой соседи узла связаны между собой, — то есть насколько плотные локальные группы формируются в сети. В ЭЭГ-исследованиях повышенные значения обычно интерпретируются как маркер локальной обработки и функциональной сегрегации: указание на регионы, специализирующиеся на отдельных когнитивных функциях.
 5. Модулярность. Степень разделения сети на плотно связанные внутри и слабо связанные между собой сообщества.
 6. Коэффициент участия (participation coefficient). Насколько равномерно узел распределяет связи между модулями сети. Высокие значения указывают на то, что узел служит межмодульным «соединителем».
 7. Коэффициент «богатого клуба» (rich-club coefficient). Степень взаимосвязанности высокостепенных узлов по сравнению со случайной сетью с той же степенной последовательностью. Наличие выраженного «богатого клуба» означает, что хабы сети плотно связаны между собой и образуют интегративное ядро.
 8. Индекс малого мира (SWI). Степень соответствия сети архитектуре «small-world» — сочетанию высокой локальной кластеризации и короткой средней длины пути.

2.8 Статистический анализ поведенческих показателей

По данным ряда работ, время реакции (RT) — наряду с точностью ответа — несёт самостоятельный вклад в оценку когнитивной продуктивности (Meiran, Shahar, 2018; Schubert, Hagemann, Frischkorn, 2017). Исходя из этого, выполнение каждой из двух когнитивных задач количественно оценивалось по двум показателям — точности и времени реакции, что в сумме давало четыре поведенческие переменные.

Схема анализа поведенческих показателей зеркалировала схему анализа связности: запись каждой задачи для каждого испытуемого разбивалась на пять последовательных интервалов, внутри каждого отдельно вычислялись средняя точность и среднее RT. В результате для каждого показателя получалось по пять значений, сопоставленных со своими матрицами связности. Для задачи Фланкера в расчёт включались только неконгруэнтные пробы. Распределение RT приводилось к приблизительно нормальному виду преобразованием Бокса-Кокса.

Структура и взаимосвязи между четырьмя поведенческими показателями оценивались через коэффициент корреляции Спирмена. Чтобы проверить, не развивается ли эффект усталости и сохраняется ли стабильность выполнения по ходу задачи, применялся однофакторный дисперсионный анализ с повторными измерениями (rmANOVA) с оценкой размера эффекта через η^2 — на различиях между пятью интервалами.

2.9 Статистический анализ взаимосвязей между метриками функциональной связности и когнитивными показателями

Для оценки связи невербального интеллекта с метриками топологии функциональной связности сетей мозга, был использован кросс-валидационный метод, вдохновлённый подходами к анализу данных в области машинного обучения.

Вся выборка была случайным образом разделена на две подгруппы: тестовую и валидационную выборки. Затем для этих двух выборок отдельно рассчитывались коэффициенты корреляции по методу бутстреппинга - для показателей невербального интеллекта и всех типов метрик связности. В качестве порогового значения использовалась медианная сила связей внутри человека (так, для расчета метрик графа использовались 50 % пар с наибольшими оценками синхронизации). Из этой процедуры мы отобрали только те метрики, которые показывали значимую корреляцию с показателями невербального интеллекта в обеих подвыборках и в обеих мерах синхронизации. Чтобы исключить возможное влияние дополнительных факторов на эти метрики, мы также провели линейный регрессионный анализ с дополнительными факторами пола и возраста участников. Другой известной переменной, которая может влиять на данные ЭЭГ, является спектральная мощность ЭЭГ. Она также была добавлена в регрессионную модель.

Последний этап анализа был связан с влиянием выбранных порогов на расчет метрик связности. Для всех метрик, оставшихся значимыми после прежних этапов анализа, мы дополнительно пересчитали значения при разных уровнях пороговой синхронизации (от 10 % до 90 % сохранённых связей с шагом 10 %), оценивая устойчивость результатов к выбору порога.

Для оценки связи когнитивных характеристик в задачах Фланкера и Стернберга с метриками топологии функциональных сетей, был использован другой подход, с использованием смешанной линейной регрессионной модели со случайными эффектами (Baayen, Davidson, Bates, 2008), в котором соответствующий когнитивный показатель предсказывался метриками топологии графа с учетом идентификатора участника, как случайного эффекта. Перед подгонкой модели все переменные были стандартизированы. Для повышения надежности наших выводов был реализован метод бутстреп-сэмплирования. В течение 2000 итераций модель строилась на бутстреп-

выборке, созданной путем случайного отбора участников с повторениями, при этом сохранялся размер исходного набора данных.

Оценка значимости основана на последующем распределении коэффициентов предсказания линейной регрессии. Эффект регрессии считался значимым, если 10%-й двусторонний доверительный интервал для распределения не включал ноль.

Из-за ранее наблюдавшейся специфичности состояний мозговых сетей взаимодействия между мозгом и когнитивными показателями исследовались отдельно для состояния покоя, когнитивных задач и перехода между двумя состояниями. Мы определили топологические характеристики сетей состояния покоя и их связь с когнитивными показателями, оценивая влияние базовой архитектуры сети обмена информацией в мозге на выполнение задач при когнитивной нагрузке. Мы также исследовали различия между этими состояниями, чтобы определить, как реконфигурация между состоянием покоя и состоянием когнитивной задачи влияет на когнитивную эффективность. Для вычисления реконфигурации сетей между состоянием покоя и состоянием когнитивной нагрузки значение метрики состояния покоя было вычтено из соответствующей метрики, полученной во время когнитивной нагрузки. Увеличение значений по шкале указывает на то, что значение метрики сетей выше при выполнении задачи с когнитивной нагрузкой.

Для предварительной обработки ЭЭГ был использован MNE-python (Gramfort et al., 2014), пакет программного обеспечения Frites (Combrisson et al., 2022) для оценки функциональной связности, networkx (Hagberg, Schult, Swart, 2008) и igraph (Csardi, Nepusz, 2006) для расчета метрик графа и lme4 (Bates et al., 2015) для моделирования.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Проблема выбора порогового значения при анализе функциональной связности мозга

Основные положения, представленные в настоящей главе, изложены в публикации (Adamovich et al., 2022)

3.1.1 Подходы к выбору порогового значения при анализе функциональной связности

В настоящее время отсутствует единый научный подход к выбору порогов связности. В частности, согласно недавнему отчету Международной федерации клинической нейрофизиологии (IFCN), для исследований М/EEG «нет явного консенсуса по статистическим порогам для подтверждения значимого эффекта на уровне электродов или источников» (Babiloni et al., 2020).

Существует несколько способов определения порогового значения при построении сетей функциональной связности, среди которых два являются основными — абсолютный и пропорциональный. Абсолютный порог представляет собой фиксированное значение силы связи, при котором в граф включаются только те связи, величина которых превышает заданный уровень. Такой подход обеспечивает простоту интерпретации, но не учитывает индивидуальные различия в распределении весов связности, в результате чего плотность итоговых графов может заметно варьировать между испытуемыми.

Такой подход обеспечивает простоту интерпретации, но не учитывает индивидуальные различия в распределении весов связности, в результате чего плотность итоговых графов может заметно варьировать между испытуемыми.

Пропорциональный порог задаётся иначе — как квантиль распределения весов связности, так что у каждого испытуемого (или в каждом условии) в сеть попадает фиксированная доля наиболее сильных связей. За счёт этого

плотность графа контролируется напрямую, а топологические характеристики становятся сопоставимы между испытуемыми и условиями.

В настоящей работе для определения порогов использовался пропорциональный подход. К сильным относились рёбра, попадавшие в верхний квантиль распределения весов (порог 0.8 — верхние 20% связей); оставшиеся рёбра относились к слабым. Такое разделение преследовало две задачи. Первая — выделить связи, формирующие глобальный топологический каркас сети. Вторая — отдельно оценить вклад слабых связей, которым в литературе приписывается самостоятельная роль в интеграции информации и устойчивости функциональной организации.

Использование пропорционального порога особенно важно в исследованиях индивидуальных различий, поскольку распределения значений функциональной связности могут существенно варьировать между участниками. В этом случае применение фиксированного абсолютного порога может приводить к тому, что у одних испытуемых граф оказывается чрезмерно разреженным, а у других — избыточно плотным, что искажает оценку топологических метрик. Пропорциональный подход, напротив, нормирует количество включённых связей и тем самым снижает влияние подобных различий.

При любом из подходов связи с весами ниже выбранного порога исключаются из графа как потенциально шумовые или неинформативные, что позволяет выделить наиболее значимые компоненты функциональной организации. Однако выбор конкретного значения порога, а также диапазона анализируемых плотностей, остаётся критическим методологическим вопросом, поскольку он напрямую влияет на структуру сети и значения её топологических показателей. Выбор конкретных порогов (как абсолютных, так и пропорциональных) является важным не только с точки зрения определения необходимой «силы» соединения, но и с точки зрения количества соединений

в конечной сети, поскольку прямое сравнение сетей с различным количеством ребер может быть невозможно (Wijk van, Stam, Daffertshofer, 2010).

Процедура определения порога активно критикуется как с теоретических, так и с практических позиций (Avena-Koenigsberger, Misic, Sporns, 2018). Показано, что выбор порога существенно влияет на получаемые графовые метрики и может приводить к несопоставимым результатам (Garrison et al., 2015; Wijk van, Stam, Daffertshofer, 2010). В исследованиях фМРТ абсолютные пороги варьировались от 0.1 до 0.8, а пропорциональные — от 2 до 40 %, что приводило к значительным различиям в структуре графов (Buchanan et al., 2020; Civier et al., 2019). Метрики связности на основе графов фМРТ нестабильны при различных значениях порогов (в целом, более стабильны при пропорциональных порогах по сравнению с абсолютными (Garrison et al., 2015)). В исследовании с использованием DTI (диффузионная тензорная томография, (Civier et al., 2019)) показано, что удаление более 70 % связей заметно искажает метрики, а в ряде случаев анализ может проводиться и без определения порога. Также было показано, что расчет метрик связности без определения порога осуществим, и, следовательно, этот шаг анализа для данных DTI больше не имеет практической ценности.

Несмотря на широкое применение процедуры определения порога, существует другой, основанный на данных способ подготовки мозговых данных для сетевого анализа, который базируется на алгоритмическом сокращении числа узлов. Наиболее популярные алгоритмы основаны на процедуре построения остовного дерева (например, минимальное или конденсированное остовное дерево MST или CST соответственно), которая строит уникальную ациклическую подсеть с фиксированным числом соединений (Dimitriadis et al., 2017; Dimitriadis et al., 2018). В данных мозговой визуализации подход с остовным деревом может быть очень полезен, однако необходимо прямое сравнение результатов, полученных с помощью пороговых подходов и различных подходов, основанных на данных.

Анализ в данной части исследования проводился несколько иначе. Для каждой записи в альфа-диапазоне частот была получена матрица смежности взвешенного графа. Пороговые значения начинались с 0.01 квантиля распределения весов матрицы (оставляя 99% связей в сети) до 0.99 (оставляя 1% самых сильных связей) с шагом 0.01. Рёбра с весом ниже порога удалялись. На каждом шаге разъединенные узлы удалялись и сообщались как изолированные узлы. В случае разделения графа на отдельные подграфы оставался только самый большой компонент. Для каждого уровня порога строился вероятностный граф. Вероятность существования каждого ребра определялась как доля матриц смежности, в которых данное ребро имело ненулевой вес. Эти вероятности нормировались в диапазон [0–1] для визуализации рёбер с высокой стабильностью.

Другой способ построения графа основан на алгоритмах минимального остовного дерева (MST). Минимальное остовное дерево — это набор рёбер, который соединяет все узлы с минимально возможной суммарной длиной (весом). Метод OMST (Dimitriadis et al., 2017) выполняет последовательное извлечение минимальных остовных деревьев, каждое из которых оптимизирует различные аспекты структуры графа. На каждом шаге рёбра MST удаляются из исходного графа, но добавляются в итоговую сеть. Процесс завершается, когда достигается баланс между глобальной эффективностью сети и стоимостью (density-cost trade-off).

Для каждого графа рассчитывались четыре метрики для описания структуры сети: характеристическая длина пути, коэффициент кластеризации, коэффициент участия и SWI.

Для оценки динамики метрик графа использовался линейный регрессионный анализ. Пермутационный t-тест использовался для оценки различий между традиционными и основанными на данных подходами, а также групповых различий. Коэффициент корреляции Спирмена использовался для оценки сходства между различными порогами. Графы

OMST создавались с помощью авторского пакета в Matlab (<https://github.com/stdimitr/multi-group-analysis-OMST-GDD>), статистический анализ проводился в R с использованием пакетов stats (<https://www.r-project.org/>) и exactRankTests (<https://CRAN.R-project.org/package=exactRankTests>).

3.1.2 Индивидуальные различия в силе функциональных связей

Наши результаты показали, что индивидуальные различия в силе связей могут привести к различиям в структуре графов функциональной связности. На Рисунке 1 представлены описательные статистики основных параметров индивидуальных распределений сил связей матриц функциональной связности. По строкам представлены значения для пяти метрик оценки синхронизации, в левой колонке – значения для оценки синхронизации на уровне сенсоров, в правой колонке – значения для оценки синхронизации в пространстве источников.

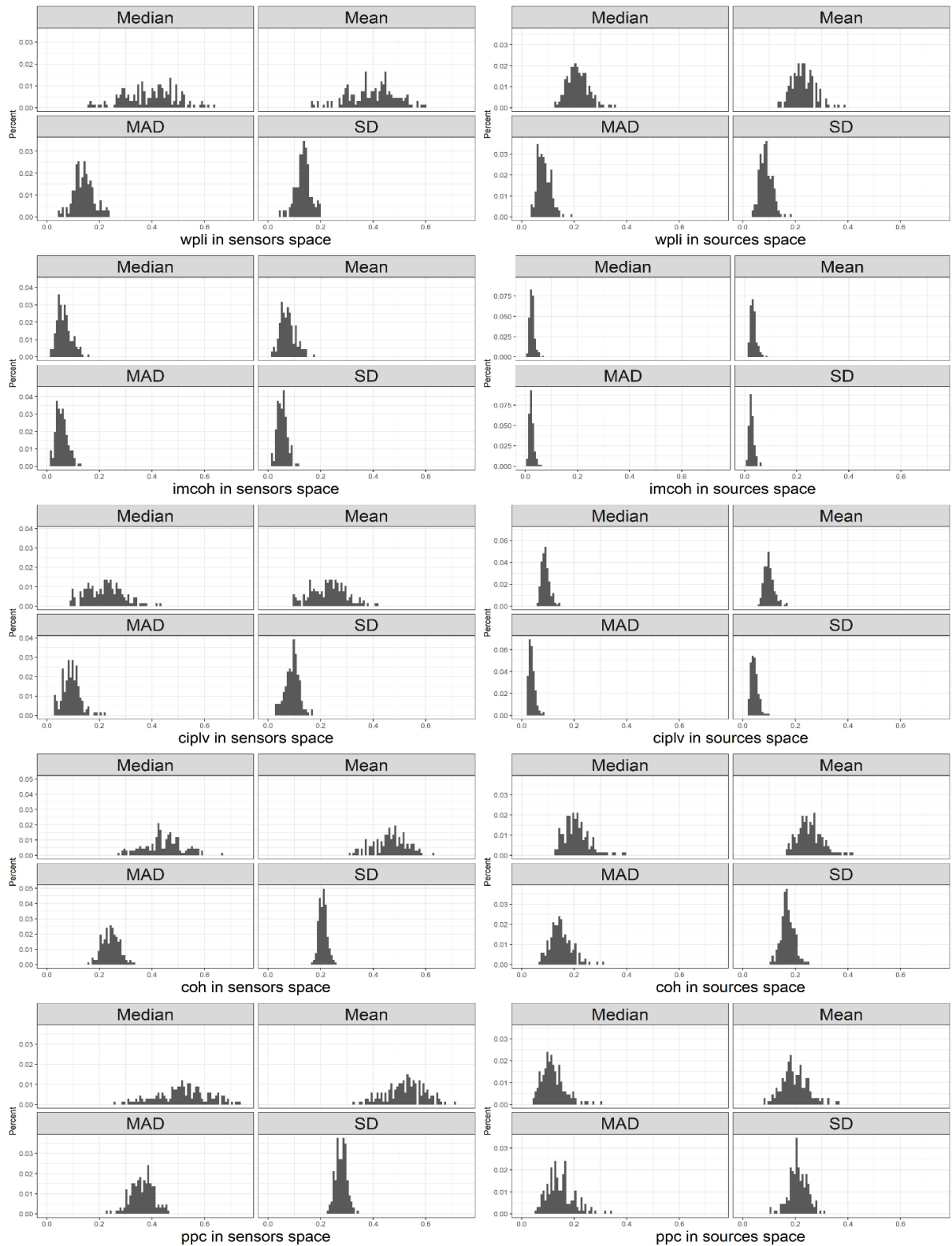


Рисунок 1. Распределение описательных статистик мер оценки функциональной связности (по строкам) для пространства сенсоров (левая часть) и источников (правая часть). По колонкам даны значения метрик топологии графов, слева направо: Характеристическая длина пути, Коэффициент кластеризации Коэффициент участия, Индекс малого мира (SWI). По строкам отложены варианты подсчета функциональной связности, сверху вниз: По строкам даны сверху вниз: Взвешенный индекс отставания фазы (wPLI), Мнимая когерентность (imcoh), Скорректированное значение фазовой согласованности (ciPLV), Когерентность, Парная фазовая согласованность (PPC). Median: медиана, Mean: среднее, MAD – абсолютное медианное отклонение, SD – стандартное отклонение. (Adamovich et al., 2022)

Форма распределения среднего значения и стандартного отклонения в выборке указывает на изменчивость абсолютных значений и колебания в форме распределений силы индивидуальной связности. Различия в абсолютной силе связности могут влиять на значения метрик графа (в основном основанные на силе соединений, например, длина пути), однако структурные свойства графа должны оставаться неизменными. Для пороговых значений, приводящих к низкой плотности графа, может возникнуть проблема разъединенного графа, что приведет к невозможности оценки длины пути и коэффициента кластеризации всей сети.

Для преодоления проблемы разъединенных графов часто используется процедура удаления изолированных узлов из графа. Изолированные узлы почти неизбежно появляются при высоких порогах, что приводит к различиям в количестве узлов в графах и может вызвать смещенные результаты. Согласно нашим данным (см. Приложения № 3 и 4), количество изолированных узлов увеличивается с повышением уровня порога до такой степени, что не остается матриц без разъединенных узлов. Возможно, что при более высоких порогах метрические показатели графа вычисляются на графах с различными наборами узлов. Тщательное обсуждение отсутствующих узлов выходит за рамки данной статьи.

3.1.3 Различия в метриках графа, ассоциированные с различными значениями порога

На данном этапе анализа мы оценивали эффект определенных пороговых значений на метрики графа. Результаты представлены на Рисунках 2 и 3.

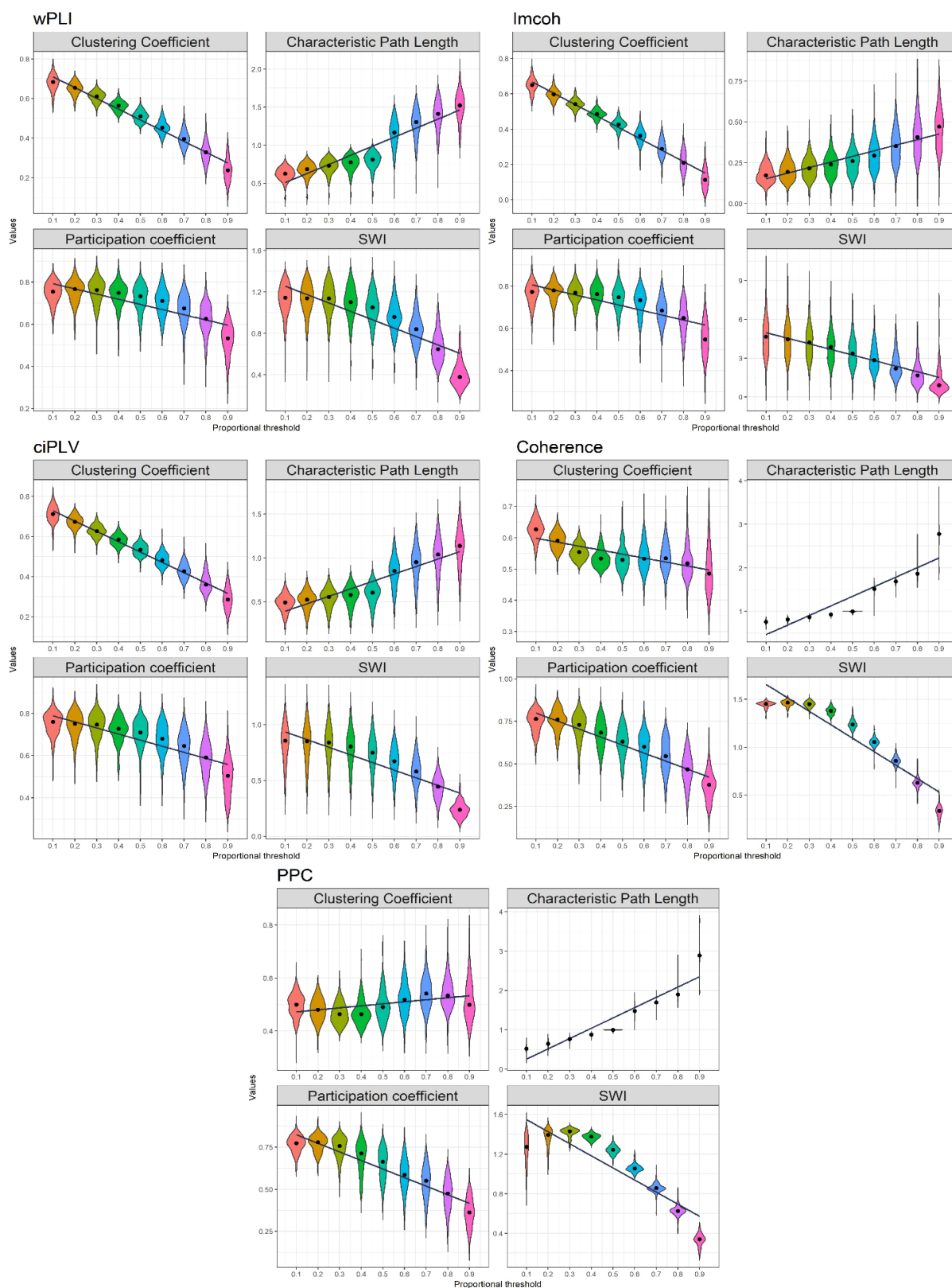


Рисунок 2. Эффект различных пороговых значений на метрики топологии графа в пространстве сенсоров. Черной линией обозначена линейная регрессия. wPLI - Взвешенный индекс отставания фазы, Imcoh - Мнимая когерентность, ciPLV- Скорректированное значение фазовой согласованности, Coherence - Когерентность, PPC - Парная фазовая согласованность. Characteristic Path Length - Характеристическая длина пути, Clustering Coefficient - Коэффициент кластеризации, Participation coefficient - Коэффициент участия, SWI - Индекс малого мира. (Adamovich et al., 2022)

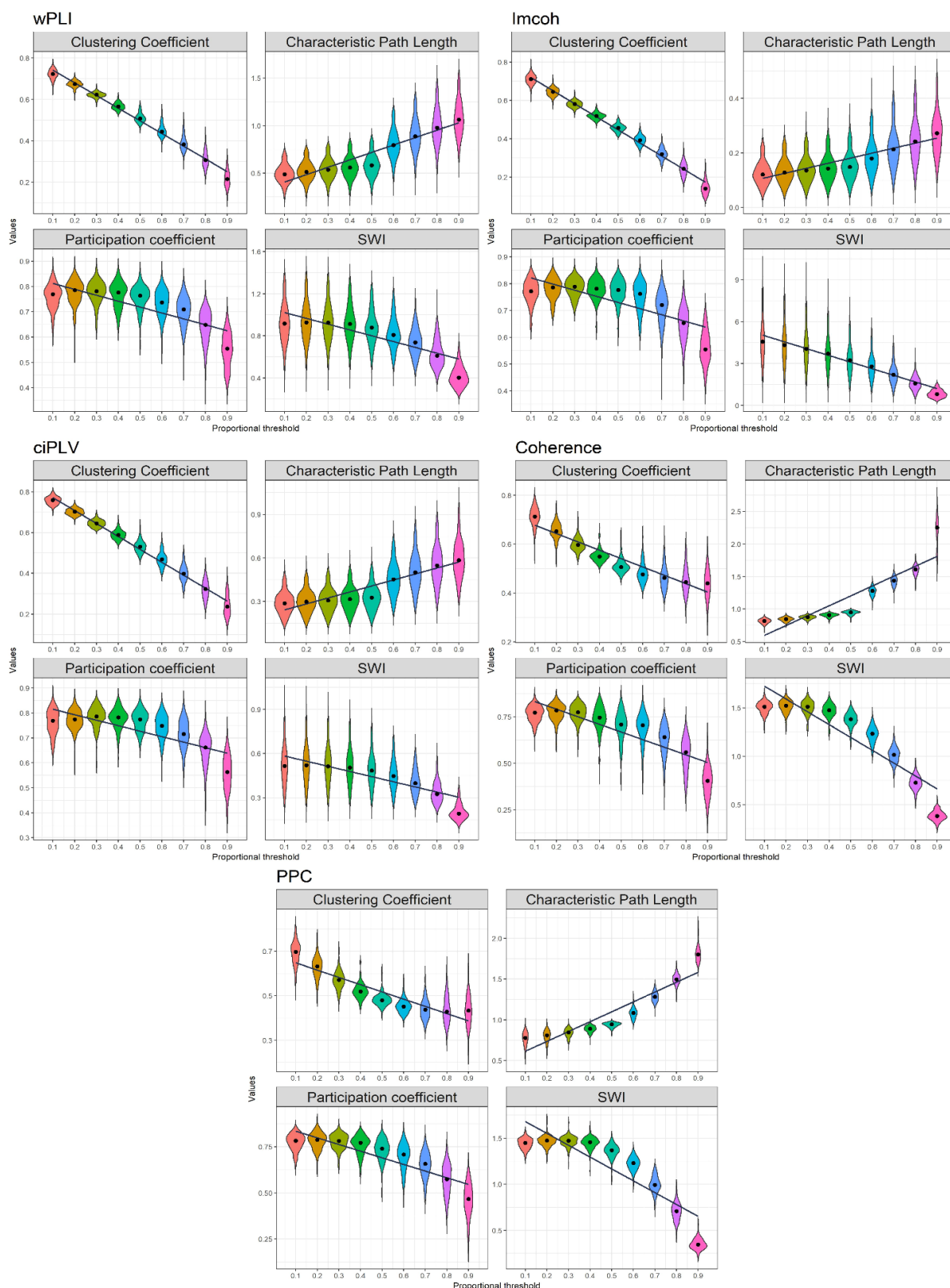


Рисунок 3. Эффект различных пороговых значений на метрики топологии графа в пространстве источников. Черной линией обозначена линейная регрессия wPLI - Взвешенный индекс отставания фазы, Imcoh - Мнимая когерентность, ciPLV- Скорректированное значение фазовой согласованности, Coherence - Когерентность, PPC - Парная фазовая согласованность. Characteristic Path Length - Характеристическая длина пути, Clustering Coefficient - Коэффициент кластеризации, Participation coefficient - Коэффициент участия, SWI - Индекс малого мира. (Adamovich et al., 2022)

Характеристическая длина пути растет с увеличением порога и соответствующим уменьшением плотности графа, коэффициент кластеризации и SWI наоборот, уменьшаются с увеличением порога. Кроме того, наблюдаются различия в дисперсии значений метрик с увеличенной дисперсией на больших порогах. Динамика изменений, связанная с пороговыми значениями, одинакова для всех исследованных метрик синхронизации и для пространств сенсоров и источников.

3.1.4 Регрессионный анализ изменений, ассоциированных с различными значениями порога

На этом этапе нашего анализа мы оценили эффект порогового значения на метрики графа с помощью линейной регрессии для оценки линейной компоненты изменений метрик, связанных с изменением порогового значения. Результаты представлены в Таблице 1. Все коэффициенты значимы ($p < 0.05$)

Таблица 1. Коэффициенты линейной регрессии значений метрик топологии графа значениями порога (Adamovich et al., 2022)

	Пространство сенсоров			Пространство источников		
	Свободный член (интерсепт)	Коэфф.	Скорр. R ²	Свободный член (интерсепт)	Коэфф.	Скорр. R ²
	Взвешенный индекс отставания фазы (wPLI)					
Хар. длина пути	0.39	1.19	0.76	0.32	0.78	0.62
Коэффициент кластеризации	0.76	-0.54	0.91	0.8	-0.61	0.95
SWI	1.34	-0.81	0.56	1.07	-0.55	0.39
Коэффициент участия	0.81	-0.25	0.44	0.83	-0.23	0.45
	Мнимая когерентность (Imcoh)					
Хар. длина пути	0.11	0.345	0.48	0.08	0.18	0.37
Коэффициент кластеризации	0.73	-0.64	0.93	0.78	-0.68	0.97
SWI	5.4	-4.3	0.46	5.5	-4.78	0.53
Коэффициент участия	0.83	-0.23	0.43	0.84	-0.22	0.46
	Скорректированное значение фазовой согласованности (ciPLV)					
Хар. длина пути	0.3	0.85	0.61	0.2	0.41	0.49
Коэффициент кластеризации	0.77	-0.51	0.91	0.83	-0.63	0.95
SWI	1	-0.68	0.53	0.61	-0.35	0.36
Коэффициент участия	0.81	-0.28	0.49	0.83	-0.22	0.43
	Когерентность					
Хар. длина пути	0.24	2.2	0.81	0.44	1.52	0.78
Коэффициент кластеризации	0.61	-0.12	0.33	0.71	-0.34	0.77
SWI	1.79	-1.4	0.87	1.85	-1.32	0.79
Коэффициент участия	0.84	-0.47	0.65	0.87	-0.41	0.59

	Пространство сенсоров			Пространство источников		
	Свободный член (интерсепт)	Коэфф.	Скорр. R ²	Свободный член (интерсепт)	Коэфф.	Скорр. R ²
	Парная фазовая согласованность (PPC)					
Хар. длина пути	0	2.6	0.84	0.49	1.2	0.83
Коэффициент кластеризации	0.46	0.07	0.1	0.68	-0.32	0.69
SWI	1.67	-1.22	0.75	1.8	-1.29	0.76
Коэффициент участия	0.87	-0.5	0.69	0.87	-0.36	0.6

Примечание: Хар. Длина пути – характеристическая длина пути; SWI – индекс малого мира.

Обнаружен существенный линейный тренд изменений, связанный с варьированием плотности графа. Значения R^2 варьируются в диапазоне от 0.1 до 0.97 и имеют медианное значение 0.62, но зависят от выбранной меры синхронизации и того, проводилась ли оценка графа в пространстве сенсоров или источников

Хотя в динамике показателей присутствует сильная линейная составляющая, большинство из них демонстрируют более сложный характер изменений. При низких пороговых значениях изменения меньше, чем при высоких. Коэффициент кластеризации демонстрирует еще более своеобразный характер изменений, в некоторых случаях он имеет плато в средних пороговых значениях.

3.1.5 Корреляционный анализ метрик топологии графа на различных порогах

Корреляции между различными порогами были использованы для оценки взаимосвязей между различными порогами. Значения представлены на рисунке 4. В верхней половине матрицы представлены значения для

пространства сенсоров, в нижней – для пространства источников. Значимые корреляции ($p < 0.05$) окрашены цветом.

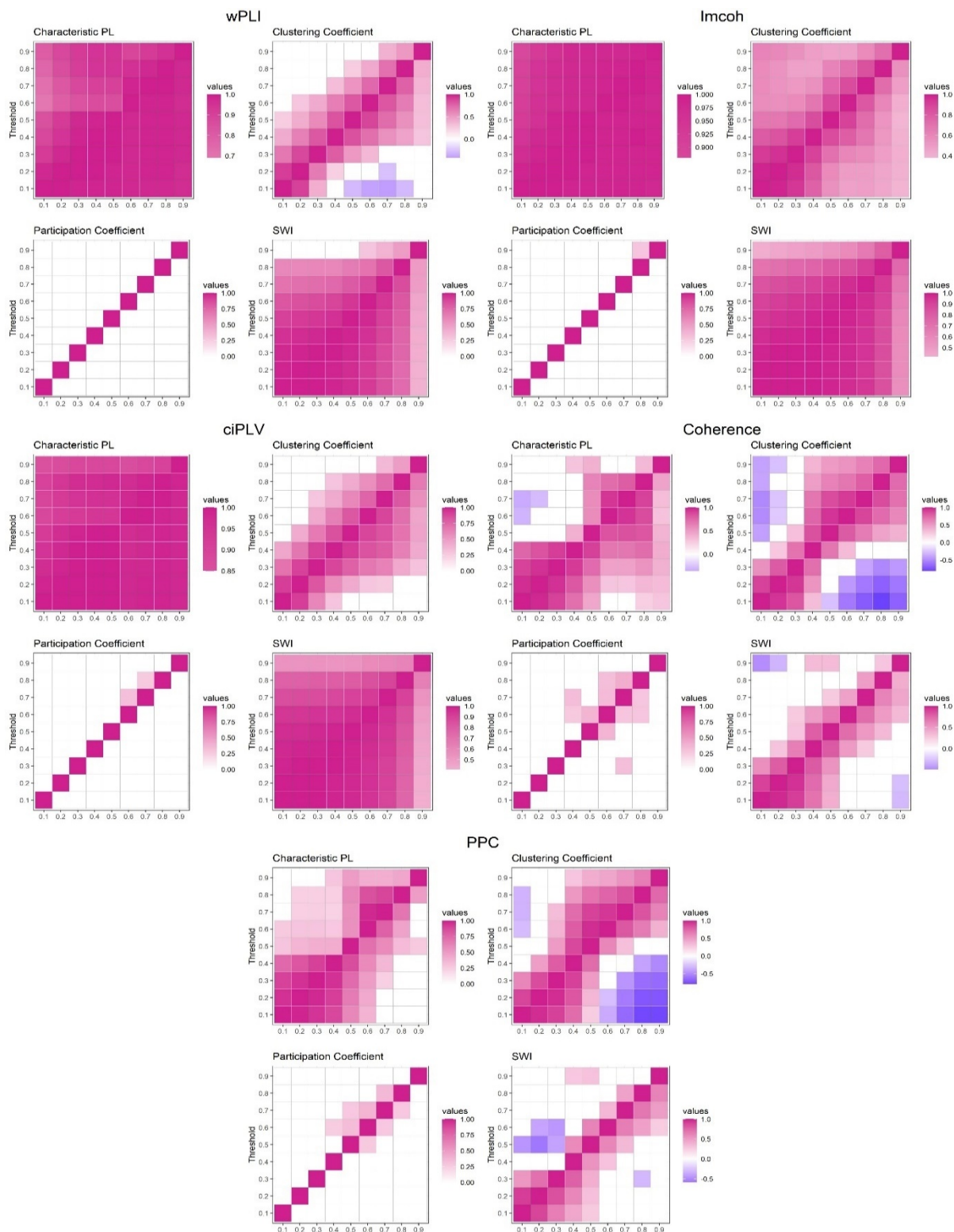


Рисунок 4. Корреляция метрик топологии графа на различных порогах. Цветом обозначены корреляции: пурпурным обозначены положительные корреляции, фиолетовым – отрицательные. Яркость цвета связана с силой корреляции, более яркий цвет указывает на больший коэффициент корреляции. wPLI - Взвешенный индекс отставания фазы, Imcoh - Мнимая когерентность, ciPLV-Скорректированное значение фазовой согласованности, Coherence - Когерентность, PPC - Парная фазовая согласованность. Characteristic Path Length - Характеристическая длина пути, Clustering Coefficient - Коэффициент кластеризации, Participation coefficient - Коэффициент участия, SWI - Индекс малого мира. (Adamovich et al., 2022)

Различия в корреляционной структуре между порогами могут отражать как линейные, так и нелинейные изменения, возникающие при изменении порогового значения. Высокая корреляция значений может указывать на относительную согласованность показателей топологии сети между различными порогами, что указывает на большую стабильность сетей на разных порогах, в то время как некоррелированная структура свидетельствует о нестабильности структуры сети. Изначально мы ожидаем положительную корреляционную матрицу с высокой корреляцией между соседними порогами. Мы также предполагаем некоторые линейные изменения в корреляционной структуре с более слабыми пороговыми корреляциями при высоких порогах.

Из наших результатов можно сделать несколько выводов. Во-первых, существуют различия в корреляционной структуре между разными мерами синхронизации: выделяются две разные группы - $wPLI$ и $ciPLV$, а также $imcoh$, $coherence$ и PPC с разными паттернами корреляционной структуры. Во-вторых, характеристическая длина пути и коэффициент кластеризации относительно коррелируют в соседних пороговых значениях по всем показателям. В-третьих, коэффициент участия практически не коррелирует между порогами. В-четвертых, сила корреляций между различными порогами уменьшается по мере повышения порога, в некоторых случаях достигая нуля. Некоторые показатели, такие как коэффициенты кластеризации, полученные на основе когерентности и PPC , демонстрируют отрицательные корреляции между значениями при разных пороговых уровнях.

В целом эти результаты свидетельствуют о существенном расхождении структуры сети при разных пороговых значениях и указывают на дисбаланс между глобальными и локальными показателями.

3.1.6 Топологическая структура сетей функциональной связности при различных порогах

В качестве финального шага нашего анализа, чтобы оценить непосредственную структуру графов с помощью оценки вероятности ребер.

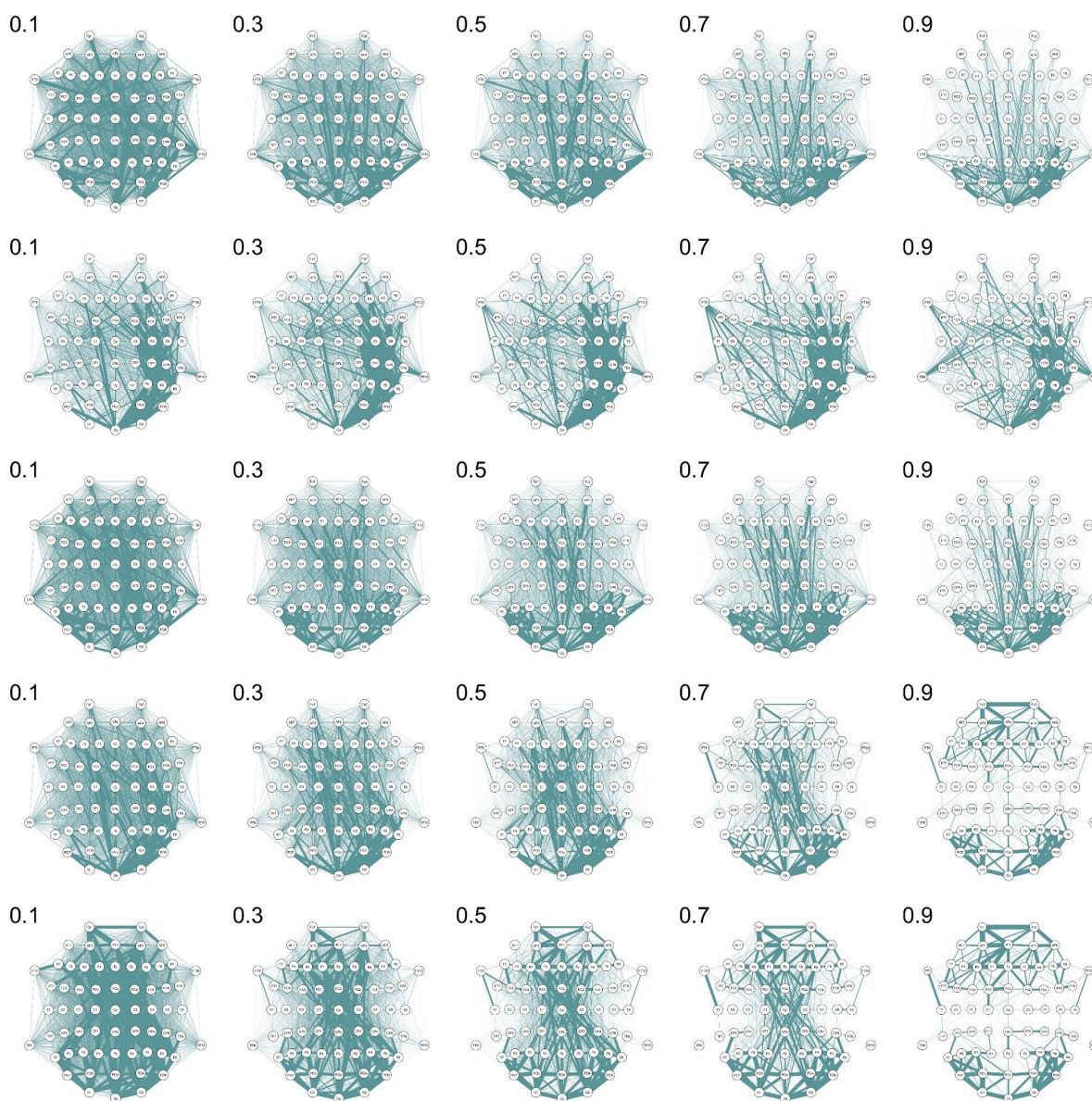


Рисунок 5. Вероятности ребер графа в пространстве сенсоров. Толщина линии отражает вероятность, большая толщина ребра отражает большую вероятность сохранения индивидуальных граней в выборке. По колонкам слева-направо даны значения порога в порядке возрастания. По строкам даны сверху вниз: Взвешенный индекс отставания фазы (wPLI), Мнимая когерентность (imcoh), Скорректированное значение фазовой согласованности (ciPLV), Когерентность, Парная фазовая согласованность (PPC). (Adamovich et al., 2022)

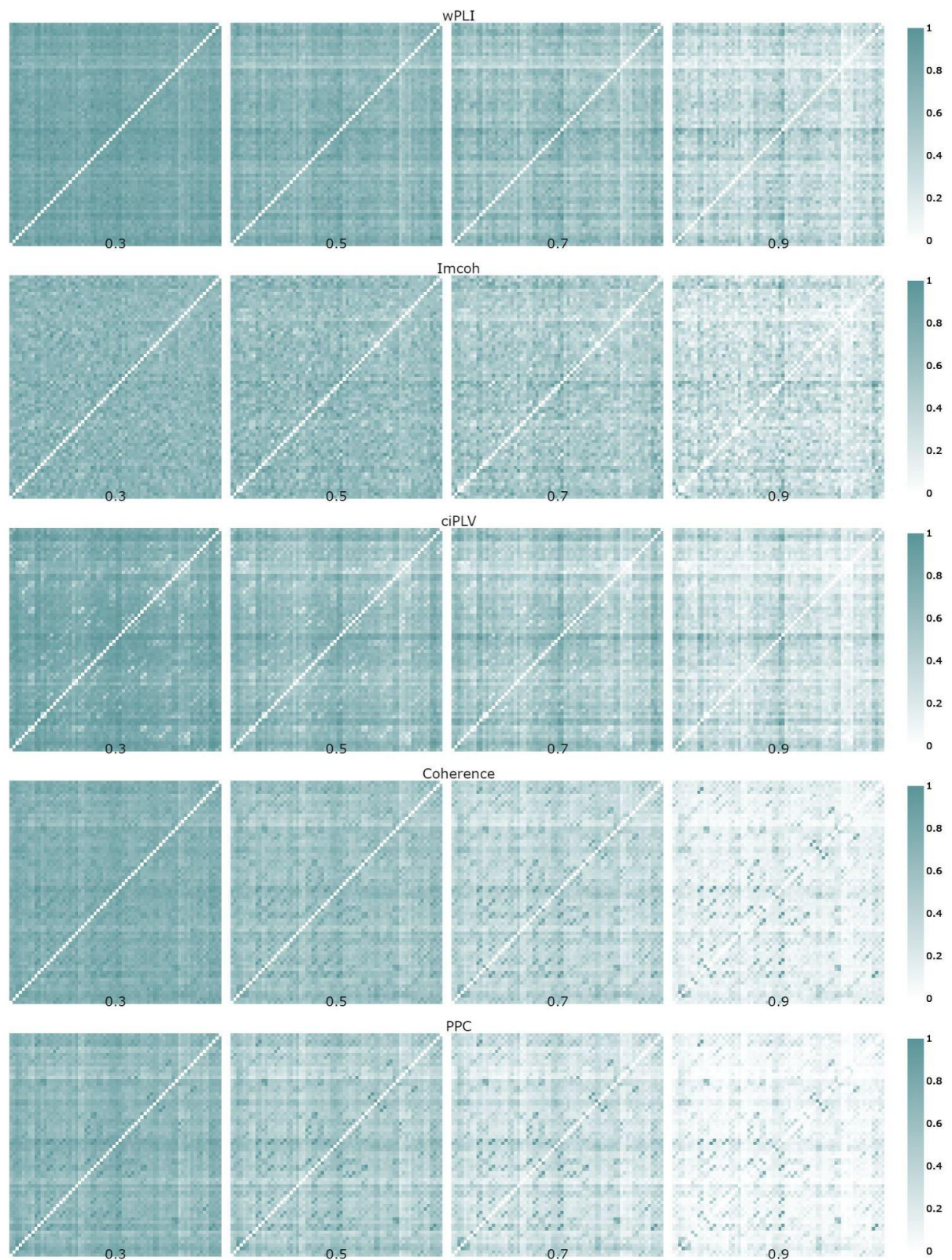


Рисунок 6. Вероятности ребер графа в пространстве источников. Толщина линии отражает вероятность, большая толщина ребра отражает большую вероятность сохранения индивидуальных граней в выборке. По колонкам слева-направо даны значения порога в порядке возрастания. По строкам даны сверху вниз: Взвешенный индекс отставания фазы (wPLI), Мнимая когерентность (Imcoh), Скорректированное значение фазовой согласованности (ciPLV), Когерентность, Парная фазовая согласованность (PPC). (Adamovich et al., 2022)

Графы вероятности рёбер отражают самые сильные связи в матрицах связности и стабильность оценки связности в выборке. Если связь сильна и стабильна по всей выборке, вероятность существования ребра стремится к 1.

Рисунки 5-6 демонстрируют, что сильные связи проявляются более явно при более высоких порогах. Процедура определения порога направлена на удаление ложных и слабых связей в сети, и графики указывают, что вероятность существования некоторых связей действительно выше при более высоких порогах. Однако, кажется, что существует несоответствие в структурах отдельных сетей. Процедура определения порога предполагает, что можно ожидать наличие «ядра» сильных связей (и, следовательно, высокой вероятности их существования) между узлами, сохраняющегося при всех порогах, тогда как слабые связи исчезают. Однако вероятность некоторых связей, по-видимому, снижается при процедуре определения порога. Например, относительно сильные связи между лобными и теменными/затылочными областями, оцененные с помощью когерентности и PPS при пороге 0.7, отсутствуют при пороге 0.9. В сетях, полученных методом *imcoh*, вероятность связи между электродами FT9 и P7 ослабла при пороге 0.9, в то время как связи электрода TP9 значительно выше при этом же пороге. Это несоответствие масштабированных вероятностей сохраняется в сетевом анализе исходных данных, например, связь между парагиппокампальной областью левого полушария и латеральной орбитофронтальной областью правого полушария в сети, полученной методом *imcoh*, сильнее при пороге 0.5, чем при порогах 0.3 и 0.7. Эта вариабельность относительных вероятностей при разных порогах может быть следствием различных факторов. Во-первых, это может указывать на несогласованность оценки сети при пропорциональном определении порога. Во-вторых, вариабельность может быть прямым следствием индивидуальных различий в сетях функциональной связности мозга. В-третьих, вариабельность может быть обусловлена самим процессом оценки функциональной связности EEG, поскольку, по-видимому,

существует значительная разница между различными мерами функциональной связности с точки зрения значений и топологии сетей, но прямое сравнение выходит за рамки данной статьи.

3.1.7 Сравнение традиционного подхода к определению порога с подходом, основанным на данных

Для того, чтобы избежать произвольного выбора значения порогов, в последнее время наблюдается рост подходов, основанных на данных. В данном разделе мы сравнили значения метрик графов для традиционной процедуры определения пропорционального порогового значения с методом ортогональных минимальных остовных деревьев (Orthogonal MST, OMST, (Dimitriadis et al., 2017)), который потенциально позволяет получить более плотные и более информативные сети. Поскольку непосредственное сравнение сетей и метрик их топологии требует одинаковой плотности графов, а значения плотности для полученных нами графов OMST составляет 0.45 ± 0.01 , то для сравнения были выбраны графы, полученные для значения порога 0.55. Результаты представлены в Таблице 2.

Таблица 2. Результаты сравнения метрик топологии графов, полученных для пропорционального определения порога и метода OMST, с помощью пермутационного t-теста (Adamovich et al., 2022)

	Пространство сенсоров			Пространство источников		
	t-статистика	p-знач.	d Коэна	t-статистика	p-знач.	d Коэна
	Взвешенный индекс отставания фазы (wPLI)					
Характеристическая длина пути	174,41	0.02	0.26	121,87	0.00	-1,10
Коэффициент кластеризации	80,24	0.00	-0.43	79,91	0.00	-0.49
Индекс малого мира (SWI)	166,54	0.00	2,02	141,97	0.00	0.81
Коэффициент участия	119,57	0.00	0.44	124,86	0.00	0.33
	Мнимая когерентность (imcoh)					
Характеристическая длина пути	44,60	0.00	0.57	27,44	0.10	0.18
Коэффициент кластеризации	65,26	0.00	1,13	70,65	0.00	2,46
Индекс малого мира (SWI)	541,81	0.00	0.90	516,62	0.00	0.48
Коэффициент участия	121,35	0.06	-0.20	125,87	0.48	-0.08
	Скорректированное значение фазовой согласованности (ciPLV)					
Характеристическая длина пути	126,52	0.00	-0.37	69,75	0.00	-1,03
Коэффициент кластеризации	84,72	0.01	0.29	83,03	0.00	-0.84
Индекс малого мира (SWI)	117,54	0.00	0.98	78,55	0.00	0.67
Коэффициент участия	116,14	0.89	0.01	125,55	0.02	0.26
	Когерентность					
Характеристическая длина пути	236,67	0.00	1,29	194,48	0.00	-4,52
Коэффициент кластеризации	88,93	0.00	3,78	82,48	0.00	1,23
Индекс малого мира (SWI)	190,56	0.00	-0.73	217,19	0.00	-0.67

	Пространство сенсоров			Пространство источников		
	t- статистика	p- знач.	d Коэна	t- статистика	p- знач.	d Коэна
Коэффициент участия	100,09	0,00	-2,12	115,42	0,00	-0,93
	Парная фазовая согласованность (PPC)					
Характеристическая длина пути	224,03	0,00	2,06	163,13	0,00	-8,16
Коэффициент кластеризации	84,33	0,00	3,81	77,57	0,00	-0,45
Индекс малого мира (SWI)	190,77	0,00	-0,54	215,81	0,00	-0,59
Коэффициент участия	102,07	0,00	-1,89	117,62	0,00	-1,21

Результаты сравнения OMST и пороговых графов показывают существенные различия между ними. Направление изменений неоднозначно и нестабильно для разных мер синхронизации как в пространстве сенсоров, так и в пространстве источников, например, OMST CPL ниже в сетях PPC - сенсоры и выше в сетях siPLV - сенсоры. Это может свидетельствовать о влиянии индивидуального распределения сил синхронизации на оценку ортогональных MST. На рисунках 7-8 представлены графики вероятностей для графа, полученного с помощью OMST, и порогового графа равной плотности.

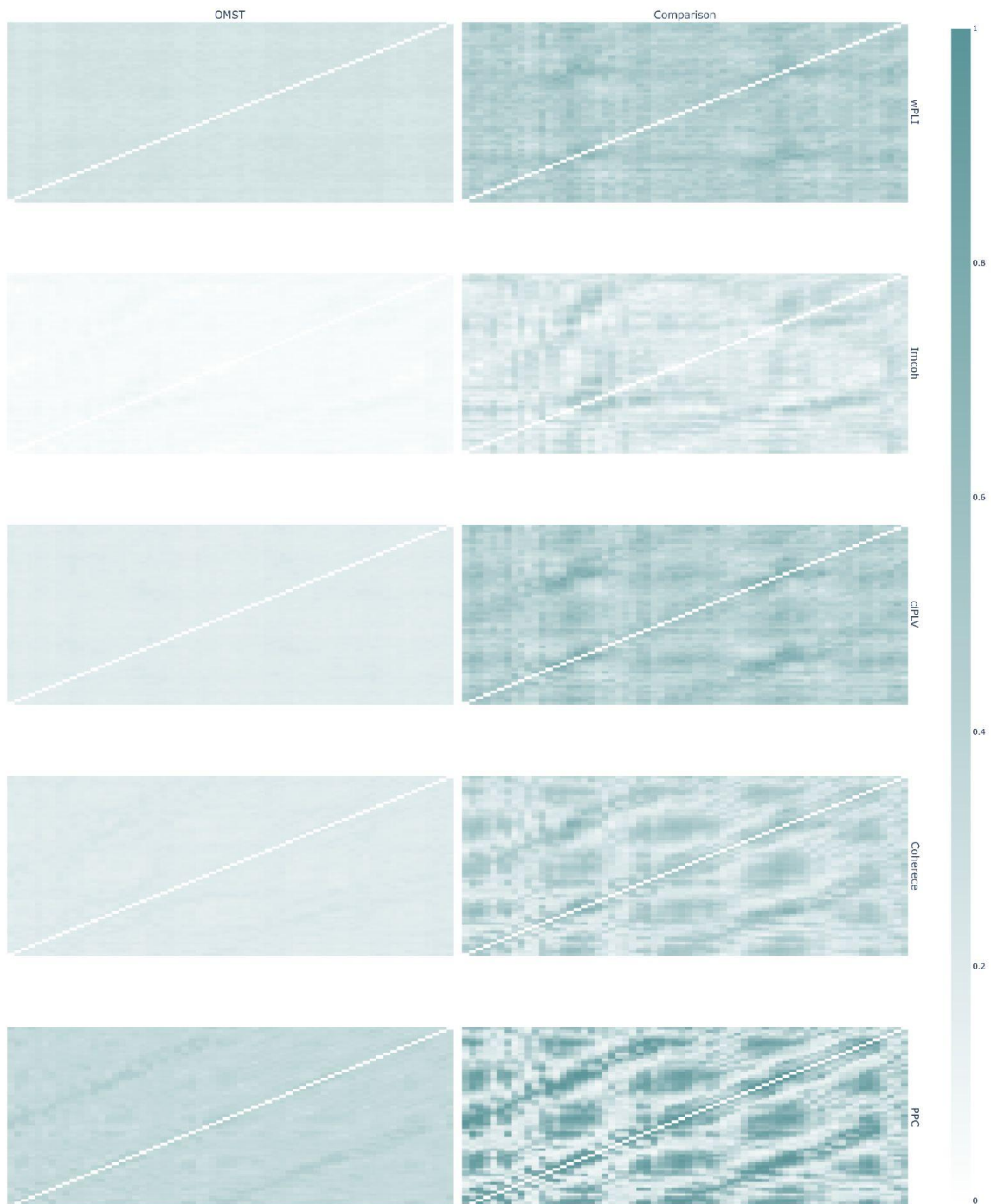


Рисунок 7. Структура OMST графа и пропорционального графа в пространстве сенсоров. Яркость отражает вероятность существования грани в индивидуальных сетях после применения соответствующего метода. В левой колонке дана визуализация сетей, полученных с помощью метода ортогональных минимальных остовных деревьев (OMST), в правой – полученные с использованием порога сравнительной плотности. По строкам даны сверху вниз: Взвешенный индекс отставания фазы (wPLI), Мнимая когерентность (Imcoh), Скорректированное значение фазовой согласованности (ciPLV), Когерентность, Парная фазовая согласованность (PPC). (Adamovich et al., 2022)

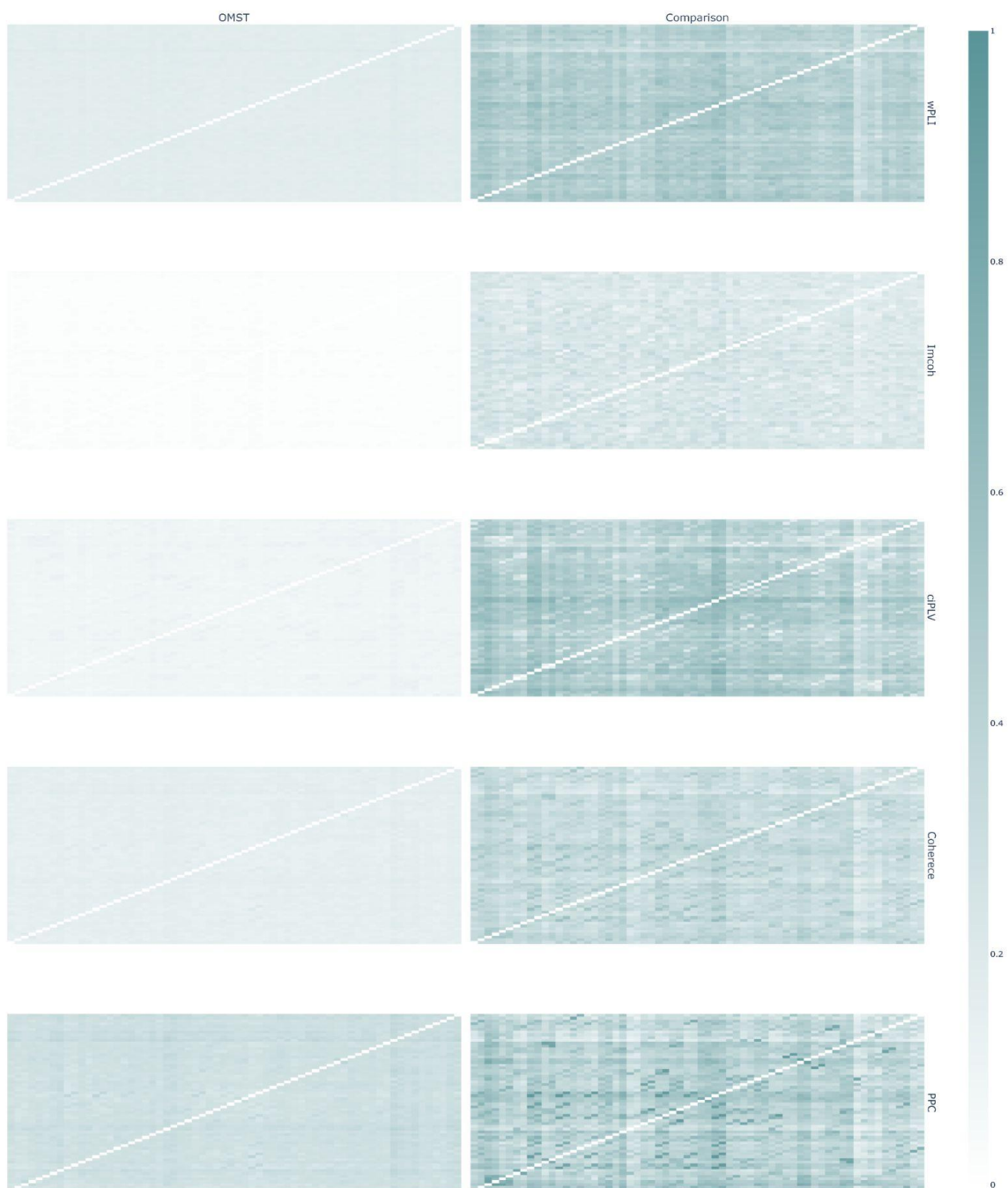


Рисунок 8. Структура OMST графа и пропорционального графа в пространстве источников. Яркость отражает вероятность существования грани в индивидуальных сетях после применения соответствующего метода. В левой колонке дана визуализация сетей, полученных с помощью метода ортогональных минимальных остовных деревьев (OMST), в правой – полученные с использованием порога сравнительной плотности. По строкам даны сверху вниз: Взвешенный индекс отставания фазы (wPLI), Мнимая когерентность (imcoh), Скорректированное значение фазовой согласованности (ciPLV), Когерентность, Парная фазовая согласованность (PPC). (Adamovich et al., 2022)

В пространстве источников существует разница между вероятностью сохранения ребер в OMST-графах и пороговых графах. Это может отражать индивидуальные различия в графах. Вероятность существования ребра в OMST-графах ниже, чем в традиционном подходе, и вероятность существования ребра равномерно распределена по всем ребрам в сети. В пороговых сетях наблюдаются области с более высокой вероятностью, что отражает существование более частых ребер в отдельных сетях по всей выборке. Структура графа вероятности существования ребра, полученного с помощью OMST, может указывать на то, что алгоритм OMST более подвержен индивидуальным различиям в сетях функциональной связности мозга.

3.1.8 Оценка межполовых различий на разном уровне порогов

Основная цель исследований функциональной связности - оценить специфику мозговых сетей в различных условиях, таких как пол, разный уровень интеллекта или отдельные задачи. Однако выбранные пороговые значения могут влиять на характеристики групп, приводя к отсутствию или наличию интересующего эффекта в зависимости от порогового значения. Субъективный выбор пороговых значений приводит к различиям в абсолютных значениях метрик графа при разных уровнях, но эти различия не обязательно будут отражены в экспериментальных результатах. Здесь мы используем оценку межполовых различий в функциональных сетях мозга для моделирования влияния процедуры определения порога на результаты группового сравнения. Результаты показаны на рисунках 9-10.

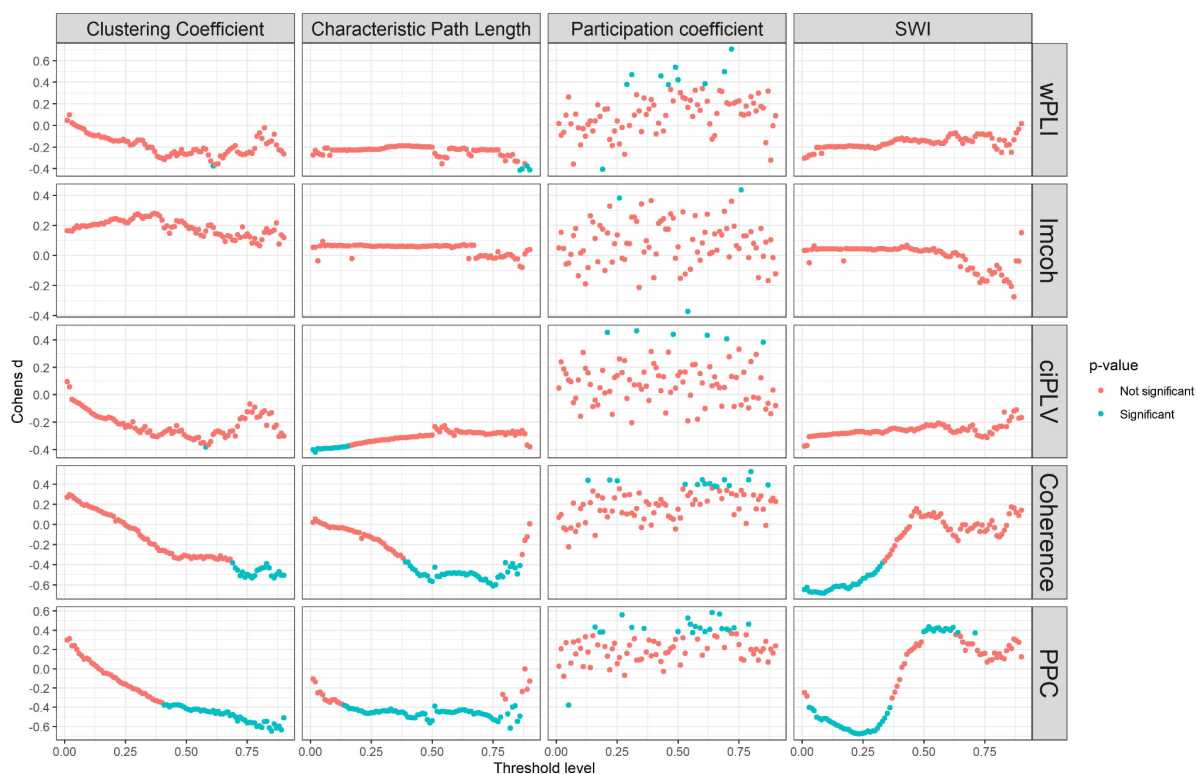


Рисунок 9. Значения D Коэна пермутационного t -теста при оценке межполовых различий в метриках топологии графа в пространстве сенсоров. Голубым обозначены тесты, которые являются значимыми ($p < 0.05$), красным – незначимые тесты. По колонкам даны значения метрик топологии графов, слева направо: Характеристическая длина пути, Коэффициент кластеризации Коэффициент участия, Индекс малого мира (SWI). По строкам отложены варианты подсчета функциональной связности, сверху вниз: По строкам даны сверху вниз: Взвешенный индекс отставания фазы (wPLI), Мнимая когерентность (Imcoh), Скорректированное значение фазовой согласованности (ciPLV), Когерентность, Парная фазовая согласованность (PPC). (Adamovich et al., 2022)

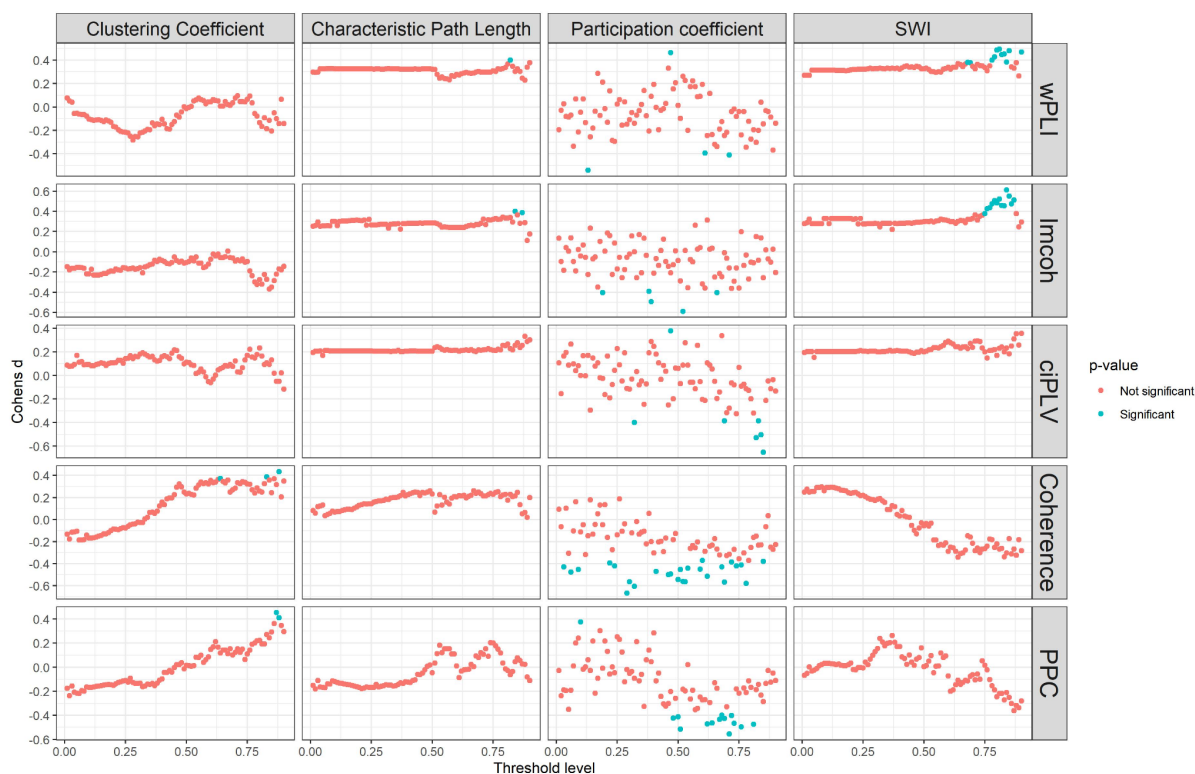


Рисунок 10. Значения D Коэна пермутационного t -теста при оценке межполовых различий в метриках топологии графа в пространстве источников. Голубым обозначены тесты, которые являются значимыми ($p < 0.05$), красным – незначимые тесты. По колонкам даны значения метрик топологии графов, слева направо: Характеристическая длина пути, Коэффициент кластеризации Коэффициент участия, Индекс малого мира (SWI). По строкам отложены варианты подсчета функциональной связности, сверху вниз: По строкам даны сверху вниз: Взвешенный индекс отставания фазы (wPLI), Мнимая когерентность (Imcoh), Скорректированное значение фазовой согласованности (ciPLV), Когерентность, Парная фазовая согласованность (PPC). (Adamovich et al., 2022)

Логика пороговой процедуры предполагает существование «ядра» сильных связей, сохраняющегося при любых значениях порога, при постепенном отсечении слабых. Из этой логики ожидалось, что результаты должны выглядеть (а) как непрерывные участки значимых различий и (б) появляться преимущественно при высоких значениях порога.

Наши данные показывают, что эти ожидания оправдались лишь частично, а результаты групповых сравнений заметно зависят от выбранного порога. Так, для коэффициента участия межполовые различия незначимы при большинстве порогов, но значимые «окна» возникают на разных уровнях, разбросанно по всему диапазону.

По другим показателям различия между группами изменяются монотонно, и значимые интервалы действительно существуют. Однако эти интервалы нередко начинаются заметно ниже наиболее употребительных значений порога (~ 0.8). На высоких уровнях порога, напротив, величина эффекта нестабильна, что указывает на ненадёжность соответствующих оценок групповых различий. Значимые интервалы встречаются и на низких порогах (~ 0.25) — это согласуется с идеей, что межгрупповые различия могут быть специфичны именно для слабых связей.

Показательным оказался и случай SWI для PPC в сенсорном пространстве: для этого показателя обнаружилось два значимых интервала с противоположным знаком Cohen's d . При низких порогах значения SWI у мужчин оказались выше, чем у женщин; при высоких — наоборот. Здесь выбор порога определяет не только наличие или отсутствие эффекта, но и его направление.

В целом, выбор порога способен существенно изменить интерпретацию данных — даже два соседних значения могут дать расходящиеся результаты.

3.1.9 Заключение

По результатам анализа влияния процедуры определения порога на построение графов из данных ЭЭГ в состоянии покоя можно сформулировать следующие выводы:

1. Глобальные метрики графа варьируются в зависимости от уровня плотности сети.
2. Метрики, зависящие от плотности, демонстрируют выраженный линейный тренд при её изменении.
3. Пропорциональное определение порога приводит к существенным искажениям структуры графа при переходе между соседними значениями — это отражается и в межпороговых корреляциях, и в структуре графов вероятности рёбер.
4. Наиболее чувствительной к процедуре определения порога метрикой оказывается коэффициент участия.
5. Алгоритмы, работающие непосредственно с данными (без фиксированного порога), способны давать результаты, существенно расходящиеся с теми, что получены традиционной процедурой для соответствующего уровня плотности.
6. Выбор порога может менять сам итог группового анализа — вплоть до того, будет ли эффект зарегистрирован как значимый или нет.

Расхождения между структурой сети и значениями сетевых метрик при разных порогах имеют прямое отношение к проблеме воспроизводимости: сопоставимость результатов, полученных разными аналитическими подходами, в таких условиях становится нетривиальной задачей. Из наших данных следует, что способ, которым исследователь обходится со слабыми или «неважными» связями, напрямую влияет на конечный вывод о связности. Это согласуется с более ранними работами Гаррисона с соавторами (Garrison et al., 2015) на данных фМРТ и Сивье с соавторами (Civier et al., 2019) на данных DTI, и распространяет их наблюдение на ЭЭГ: к процедуре

определения порога в ЭЭГ-исследованиях следует подходить с такой же осторожностью.

Наше исследование показывает, что сети при различных порогах скрываются за глобальными метриками, так как аналогичные значения глобальных метрик могут быть оценены из различных структурно различных сетей. Самое важное, структура сети, оцененная при различных порогах, может привести к различным выводам исследования. Основная идея процедуры определения порога (удаление слабых рёбер) предполагает, что обнаружение стабильного экспериментального эффекта возможно только при отсутствии ложных связей (при высоких порогах). Наши результаты указывают на то, что наличие эффекта также может быть обнаружено при значительно более низких уровнях порога, и его направление может даже быть противоположным, если сохраняются слабые связи. Это требует более продуманного и обоснованного подхода к процедуре определения порога.

Одной из основных проблем в задаче определения порога в сетях функциональной связности является тот факт, что на данный момент не существует «истинного» метода определения наилучшего порогового значения. Подход, основанный на данных и использующий алгоритмы MST, был предложен в качестве решения проблемы выбора произвольного порога для построения сети (Dimitriadis et al., 2017). Предполагается, что MST снижает влияние ложных связей в мозге, учитывая только сильные связи, которые не образуют циклов или замыканий, тем самым достигая более высокой специфичности топологических свойств сети. Кроме того в ряде работ показано, что при анализе ассоциаций между свойствами сети и индивидуальными различиями в поведении слабые связи могут вносить существенный вклад. Их важность для устойчивости сети продемонстрирована на самых разных сложных системах — от белок-белковых взаимодействий (Ma, Gao, 2012) и мобильных коммуникационных сетей (Onnela et al., 2007) до биологических функций (Csermely, 2004) и

социальных сетей (Granovetter, 1983). В недавних работах с анатомической трассировкой внутрикоркового коннектома показано, что и в мозге значительная часть рёбер приходится именно на слабые связи и что они поддерживают межмодульную интеграцию функциональных сетей. Отдельная линия исследований связывает слабые связи с индивидуальными различиями в интеллекте (Santarnecchi et al., 2014); отклонения в этой компоненте описаны и в контексте симптоматики при шизофрении (Bassett et al., 2012).

При этом общепринятого руководства по процедуре выбора порога не сложилось: каждый исследователь принимает это решение самостоятельно — при том, что от выбора порога во многом зависит содержание получаемых результатов.

Наш анализ ограничивается пропорциональным определением порога, формирующим графы различной плотности, однако существуют и другие методы извлечения сетей, такие как методы извлечения компонентов, меры интеграции, определение порога окном (Lohse et al., 2014), пермутационное тестирование (Drakesmith et al., 2015) и другие, которые следует протестировать. Методы извлечения компонентов направлены на выделение единственного связного компонента сети, например, извлечение минимального остовного дерева (MST, подмножество рёбер связного, взвешенного по рёбрам неориентированного графа) или гигантского связного компонента (путём удаления самых слабых связей до точки, когда удаление любого рёбра создаст изолированный узел). Интегративные подходы требуют оценки мер при различных порогах и последующей интеграции для получения площади под кривой (AUC) как интегрированной меры (Bassett et al., 2012). Определение порога окном предполагает разделение начальной сети на независимые сети путём извлечения и анализа сетей, принадлежащих к дискретным окнам весов рёбер. Пермутационное тестирование основано на предположении, что любой значимый эффект должен быть виден в

непрерывном диапазоне порогов. В этом подходе значимые эффекты группируются на оси порогов, AUC рассчитывается по диапазону порогов, определяющих кластеры, и значение AUC сравнивается с нулевой моделью. Недавно был предложен подход выбора порогового значения в соответствии с энтропией функциональных сетей (Nicolini et al., 2020), а также некоторые другие “оптимизационные” меры (Theis et al., 2021), однако их валидность и надёжность ещё предстоит установить. Методы интеграции и пермутационные методы могут быть полезны, когда меры графа и экспериментальные эффекты монотонно изменяются при изменении порогового значения. Однако, согласно нашим результатам, это не всегда так. Подходы по окнам могут испытывать трудности с общей интеграцией структур различных оконных сетей в одну модель.

В целом, мы считаем, что существует несколько способов улучшить анализ функциональных сетей мозга и достичь более устойчивых результатов. Во-первых, способ преодоления существующих проблем, связанных с определением порога, в анализе сетей может заключаться в расширении описания сетей с помощью локальных (узловых) мер и более тщательного описания топологии сети различными методами, такими как графлеты. Графлет можно определить как класс изоморфных индуцированных подграфов в графе. Графлеты — это классы изоморфных индуцированных подграфов, применяемые для формального описания топологической структуры неориентированных сетей (Yaveroğlu et al., 2014). Такой аппарат особенно уместен при работе с функциональной связностью мозга: по построению эти сети неориентированы, и тонкая структура рёбер в них часто оказывается содержательнее усреднённых характеристик. Как мы показали в настоящей работе, глобальные метрики — средняя длина пути, коэффициент кластеризации и им подобные — не всегда отражают реальную топологию сети. Анализ связности как раз и направлен на описание того, как именно области мозга связаны между собой, поэтому более детальные топологические

дескрипторы (графлеты, мотивы) оказываются естественным инструментом — и более чувствительным, чем сводные сетевые показатели. К этому прибавляется эмпирическое наблюдение: индивидуальные особенности функциональных сетей нередко выделяются в данных проще, чем групповой эффект задачи (Finn et al., 2015; Ren et al., 2022).

Это свидетельствует о существенной межиндивидуальной вариабельности характеристик сетей. Более осторожное и тщательное рассмотрение индивидуальных различий в функциональных сетях мозга кажется необходимым для лучшего понимания свойств сети и лежащих в основе психологических функций, являющихся уникальными отпечатками индивидуальной мозговой активности.

Во-вторых, возможный способ решения проблемы с определением порога связан с ограничением матриц функциональной связности анатомической структурой соединений внутри мозга. Недавно был предложен двухэтапный подход, в котором функциональная активация анализируется в пределах кластеров структурной связности (Kang, Galdo, Turner, 2022). Однако соответствие между структурным коннектомом и функциональной связностью в принципе не является взаимно однозначным. Структурная архитектура задаёт возможности функциональных взаимодействий, но реальная нейронная динамика внутри этой рамки может существенно отклоняться от ожидаемой по структуре (Suárez et al., 2020).

В-третьих, проблема выбора порога частично решается подходом на основе нулевых моделей (Váša, Mišić, 2022). Идея состоит в том, чтобы сравнивать эмпирическую сеть со случайными или псевдослучайными графами и оценивать, насколько наблюдаемые характеристики выходят за пределы случайного диапазона; нулевая модель здесь играет роль нулевой гипотезы. Рамка нулевых моделей даёт надёжный инструмент статистического вывода, однако сам способ их построения, на наш взгляд, может быть улучшен. Классические нулевые модели получают перестановкой

рёбер эмпирической сети или генерацией искусственной сети с фиксированными свойствами (распределением весов, степенной последовательностью и т. п.). Но поскольку искажения могут быть заложены уже на этапе оценки функциональной связности, итоговые случайные графы наследуют эти же искажения. Более корректной альтернативой, по-видимому, является пространственно-временная перестановка исходных биосигналов — построение нулевых моделей на уровне данных, а не на уровне уже построенного графа.

В-четвёртых, если более важные связи действительно более стабильны во времени, то введение временного измерения и отбор рёбер, устойчивых на протяжении эксперимента, может служить дополнительным способом выделения содержательных связей.

Наконец, для той же задачи потенциально полезна предложенная нами концепция графа вероятности рёбер. Такой граф не оперирует абсолютной силой связности — он фиксирует относительный ранг каждого ребра в индивидуальной сети. За счёт этого снижается зависимость результата от вариабельности абсолютных значений связности, характерной для функциональных сетей мозга, — то есть отсекается часть шума, связанного с межиндивидуальными различиями и неточностями процедуры оценки. Анализ наиболее вероятных рёбер — вместо самых сильных или усреднённых по нескольким матрицам смежности — может дать более корректное описание индивидуальных сетей, их стабильности во времени и вариабельности между пробами. Однако этот подход должен быть разработан далее в более подробной форме.

Вариабельность в способах оценки метрик графа, связанная с процедурой определения порога, является лишь частью более широкой проблемы вариабельности в подходах к анализу данных нейрофизиологии. Недавно результаты 70 исследовательских команд, сфокусированных на анализе одних и тех же наборов данных, показали, что аналитические выборы,

сделанные исследователями, приводят к существенной вариабельности в выводах исследований (Botvinik-Nezer et al., 2020). В такой ситуации анализ сложных наборов данных может выполняться согласно множественному подходу к анализу (мультиверс, multiverse) (Steegen et al., 2016). Согласно множественному подходу, общие выводы относительно интересующих эффектов могут основываться только на сравнении различных процедур анализа (Harder, 2020). Для дополнительного повышения целостности и воспроизводимости этих анализов аналитики также могут быть «ослеплены» относительно первоначальной гипотезы исследования. Недавно появилось руководство для исследований с участием нескольких аналитиков (Aczel et al., 2021), объединяющее методы укрепления надёжности научных результатов. Поскольку различные аналитические подходы, используемые исследовательскими группами, могут привести к различным выводам, авторы призывают независимых исследователей выполнять анализ на одних и тех же данных, выявляя устойчивые результаты, когда результаты различных исследователей совпадают.

3.2 Топологические особенности функциональной связности мозга, ассоциированные с индивидуальными различиями в невербальном интеллекте

Основные положения, представленные в настоящей главе, изложены в публикации (Zakharov et al., 2020)

3.2.1 Корреляции метрик топологии функциональной связности с невербальным интеллектом

Согласованные (повторяющиеся для разных выборок и мер синхронизации) результаты были обнаружены только для метрик связности сенсорного пространства ЭЭГ в альфа-диапазоне. Бутстрепные корреляции для метрик в альфа-диапазоне представлены в таблице 3. Диаграммы рассеяния для связи между метриками на основе взвешенного индекса отставания фазы (wPLI) и интеллектом представлены на рисунке 11 (описательная статистика и корреляции для других частотных диапазонов представлены в приложениях №5 и 6). Был обнаружен ряд значимых корреляций между невербальным интеллектом и показателями связности для других частотных диапазонов и в пространстве источников ЭЭГ, однако ни одна из них не была последовательной для обоих выборок и мер синхронизации.

Таблица 3. Коэффициенты бутстрепной корреляции между значениями метрик топологии сетей функциональной связности и невербальным интеллектом для тестовой и валидационной выборки (Zakharov et al., 2020)

	Взвешенный индекс отставания фазы (wPLI)		Мнимая когерентность (imcoh)	
	Тестовая выборка	Валидационная выборка	Тестовая выборка	Валидационная выборка
	Пространство сенсоров			
Характер. длина пути	0.41	0.31	0.30	0.32
Средняя длина пути	0.43	0.36	0.30	0.17
Коэфф. кластеризации	-0.06	0.01	0.07	-0.28
SWI	0.38	0.27	0.24	0.22
Модулярность	-0.07	-0.20	-0.04	-0.09
Центральность по собств. вектору	-0.06	0.16	-0.04	0.02
	Пространство источников			
Характер. длина пути	0.10	0.19	0.01	0.16
Средняя длина пути	0.09	0.13	0.01	0.14
Коэфф. кластеризации	0	-0.03	0.08	0.07
SWI	0.13	0.13	0.09	0.12
Модулярность	-0.16	0.02	0.14	-0.18
Центральность по собств. вектору	-0.02	-0.07	-0.05	0.01

Примечание: Характер. Длина пути – характеристическая длина пути, Коэфф кластеризации – коэффициент кластеризации, SWI – индекс малого мира (small-world index), Центральность по собств. вектору – центральность по собственному вектору (eigenvector centrality). Значимые коэффициенты ($p < 0.05$) отмечены жирным шрифтом.

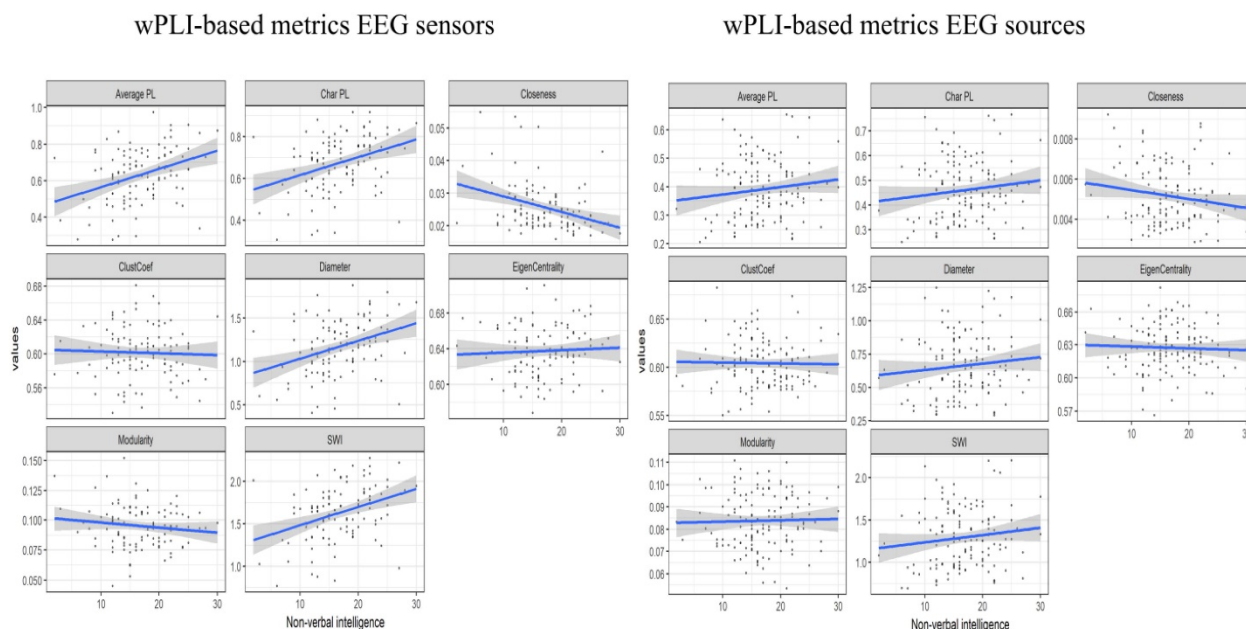


Рисунок 11. Диаграммы рассеяния взаимоотношений между метриками топологиями сетей, полученными с помощью взвешенного индекса отставания фазы (wPLI) и невербальным интеллектом. В левой части графика даны значения для метрик, полученных в пространстве сенсоров, в правой – полученных в пространстве источников. Average PL – средняя длина пути. CharPL – характеристическая длина пути, Closeness – близость, ClustCoef – коэффициент кластеризации, Diameter – диаметр, eigenCentrality – центральность по собственному вектору, Modularity – модулярность, SWI – индекс малого мира. (Zakharov et al., 2020)

На этом этапе анализа нас интересовали метрики, которые показывали одинаковые результаты как для мер взвешенного индекса отставания фазы (wPLI) и мнимой когерентности (*imcoh*), так и для тестовой и валидационной выборки. Этим критериям соответствовали только четыре метрики, рассчитанные для сенсорного пространства альфа-диапазона ЭЭГ: средняя и характеристическая длина пути, диаметр и близость. Из-за высокой мультиколлинеарности ($VIF > 5$) между ними для дальнейшего анализа была выбрана характеристическая длина пути благодаря её наиболее прямой интерпретации как показателя глобальной интеграции сети.

Следующим шагом анализа стал линейный регрессионный анализ с учетом пола, возраста и спектральной мощности ЭЭГ в качестве дополнительной переменной. Значения характеристической длины остались

статистически значимыми предикторами уровня невербального интеллекта для обоих мер связности. Результаты представлены в таблицах 4, 5.

Таблица 4. Результаты линейной регрессии по предсказанию невербального интеллекта характеристической длиной пути, определенной на графах взвешенного индекса отставания фазы (wPLI), полом, возрастом и мощностью альфа-диапазона (Zakharov et al., 2020)

Предиктор	Нестандартизированный коэффициент	Стандартизированный коэффициент	Получастная корреляция	Корреляция	Качество модели
Свободный член (интерсепт)	8.77 [0.69, 16.85]				R² = 0.168 [0.04, 0.26]
Хар. Длина пути	14.86 [8.11, 21.61]	0.39 [0.21, 0.57]	0.13 [0.02, 0.24]	0.38	
Пол	-1.51 [-3.38, 0.36]	-0.14 [-0.31, 0.03]	0.02 [-0.02, 0.06]	-0.13	
Возраст	0.02 [-0.2, 0.23]	0.01 [-0.16, 0.18]	0 [-0. 0]	-0.04	
Мощность альфа-диапазона	0 [-0.07, 0.06]	-0.01 [-0.18, 0.17]	0 [-0. 0]	0.09	

Примечание: Хар. Длина пути – характеристическая длина пути. В квадратных скобках указаны значения 95% доверительного интервала. Значимые эффекты выделены жирным

Таблица 5. Результаты линейной регрессии по предсказанию невербального интеллекта характеристической длиной пути, определенной методом мнимой когерентности (imcoh), полом, возрастом и мощностью альфа-диапазона (Zakharov et al., 2020)

Предиктор	Нестандартизированный коэффициент	Стандартизированный коэффициент	Частичная корреляция	Корреляция	Качество модели
Intercept	14.80 [8.15, 21.44]				R² = 0.117 [0.01, 0.20]
Хар. Длина пути	25.23 [10.65, 39.81]	0.30 [0.13, 0.48]	0.08 [-0.01, 0.17]	0.32	
Пол	-1.16 [-3.08, 0.76]	-0.11 [-0.28, 0.07]	0.02 [-0.02, 0.06]	-0.13	
Возраст	0.01 [-0.21, 0.2]	-0.00 [-0.18, 0.17]	0 [-0. 0]	-0.04	
Мощность альфа-диапазона	0.02 [-0.05, 0.08]	0.05 [-0.12, 0.23]	0 [-0. 0]	0.09	

Примечание: Хар. Длина пути – характеристическая длина пути. В квадратных скобках указаны значения 95% доверительного интервала. Значимые эффекты выделены жирным

3.2.2 Корреляции метрик топологии функциональной связности для различных порогов

Одним из этапов расчета метрик связности является процедура определения порога. Ее основная цель - увеличение соотношения сигнал/шум за счет удаления «слабых» связей, не содержащих релевантного физиологического сигнала. Значения порогов в разных исследованиях существенно различаются, что может приводить к противоречивым результатам исследований (Garrison et al., 2015). По данным Sporns (2014) (Sporns, 2014), в среднем для удаления слабых связей выбирается порог не менее 75%. Расхождения в результирующих сетях с различными перцентелями (в качестве примера взяты 50-й и 90-й перцентили) можно увидеть на рисунке 12.

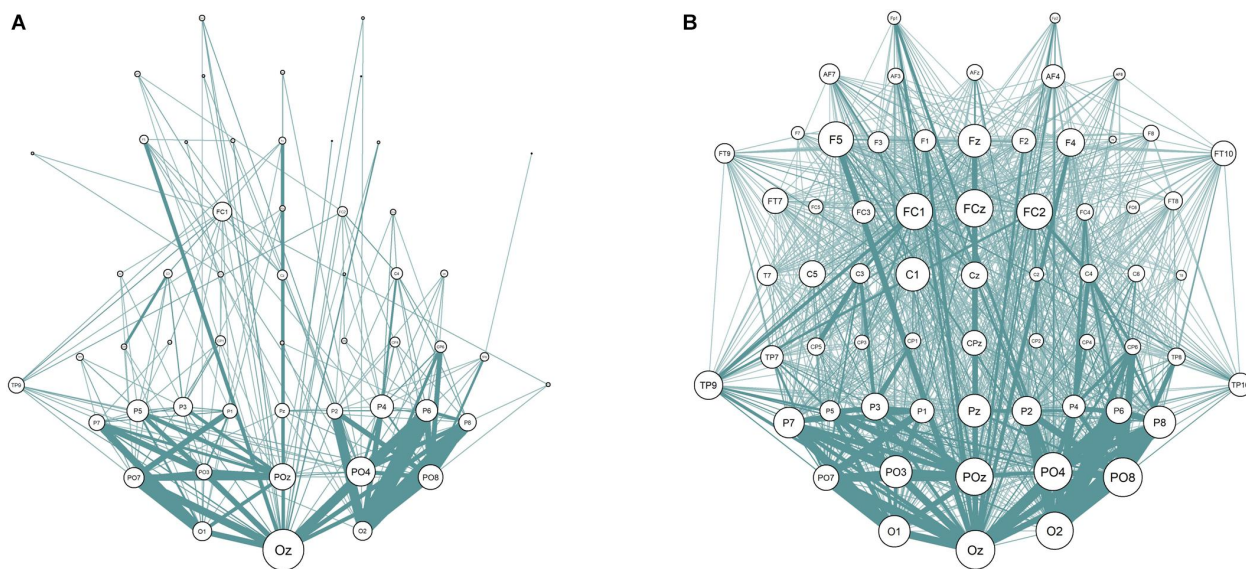


Рисунок 12. Усредненные графы ЭЭГ в сенсорном диапазоне, полученные методом взвешенного индекса отставания фазы (wPLI). Слева (А) представлен граф для порога 0.9, справа (В) – для порога 0.5. Размер узлов отражает количество связей узла, толщина линии – силу связи. (Zakharov et al., 2020)

В данном исследовании проблема выбора порога решена явно. Мы рассчитали характеристическую длину пути в сенсорном пространстве с десятью различными порогами (от 10 до 90% с шагом 10%) для тестовой выборки. Для метрик связности, рассчитанных с порогом 60% и выше (т. е.

при наличии только сильных связей между узлами, используемыми для построения метрики), значимых корреляций с невербальным интеллектом не наблюдалось. Значения длины пути, рассчитанные с пороговыми значениями от 10 до 60%, значимо коррелировали с невербальным интеллектом, причем значение корреляции варьировалось от 0.26 до 0.36 ($p < 0.05$; с FDR поправкой на множественные сравнения). Таким образом, основная связь между топологией сети и интеллектом проявлялась преимущественно в диапазоне порогов, включающих слабые и умеренные связи, но исчезала при сильных порогах, что указывает на важность слабых связей. Значения корреляций представлены в таблице 6 и представлены визуально в приложении №7.

Таблица 6. Значения корреляции между длиной пути сетей функциональной связности альфа-диапазона и невербальным интеллектом на разных порогах (Zakharov et al., 2020)

Метрика	Порог	Значение бутстрапированной корреляции	
		wPLI	imcoh
Хар. Длина пути	0.1	.272	.308
	0.2	.280	.31
	0.3	.285	.308
	0.4	.269	.304
	0.5	.261	.328
	0.6	.284	.311
Ср. Длина пути	0.1	.265	.311
	0.2	.262	.316
	0.3	.280	.309
	0.4	.285	.31
	0.5	.347	.273
	0.6	.363	.3

Примечание: Хар. Длина пути – характеристическая длина пути, Ср. Длина пути – средняя длина пути. Все указанные корреляции являются значимыми ($p < 0.05$ с FDR поправкой)

3.2.3 Заключение

По результатам анализа можно сформулировать следующие выводы:

1. В состоянии покоя невербальный интеллект устойчиво ассоциирован с интегративными характеристиками функциональной сети, прежде всего с метриками длины пути в альфа-диапазоне.
2. Наиболее воспроизводимые ассоциации обнаружены в сенсорном пространстве ЭЭГ и подтверждаются как в тестовой, так и в валидационной выборках.
3. Информация о связи сети с интеллектом содержится не только в сильных, но и в слабых и умеренных связях; их исключение может приводить к потере значимого эффекта.
4. Полученные данные указывают, что более высокий невербальный интеллект ассоциирован с более интегрированной, распределённой и потенциально более энергозатратной организацией функциональной сети.

Далее приводится обсуждение полученных результатов и их теоретической интерпретации.

Гипотеза нейронной эффективности интеллекта является важным примером теорий, основанных на данных нейрофизиологии, которые способствуют пониманию психологических феноменов. Один из перспективных и хорошо подходящих методов для проверки гипотезы нейронной эффективности — это подход к анализу мозговых сетей с использованием теории графов. Однако в крупномасштабном исследовании фМРТ с участием 1096 участников (Kruschwitz et al., 2018), метрики динамики мозговой активности, полученные на основе связности, показали отсутствие корреляции с различными мерами интеллекта, что может быть связано с тем, что фМРТ ограничен в захвате высокочастотной активности мозга. Подходящей мерой быстрой мозговой активности, связанной с когнитивными процессами, является ЭЭГ благодаря её высокой временной разрешающей

способности. В настоящем исследовании была проверена гипотеза о том, что метрики связности, полученные на основе ЭЭГ, связаны с невербальным интеллектом.

Мы обнаружили, что средняя и характеристическая длины пути, диаметр и центральность по близости сети в альфа-диапазоне в сенсорном пространстве ЭЭГ коррелируют с уровнем невербального интеллекта как в тестовой, так и в валидационной выборках. В первоначальном исследовании Langer et al. (2011) (Langer et al., 2011) была обнаружена отрицательная корреляция между интеллектом и характеристической длиной пути сетей. В отличие от этого, в нашем исследовании корреляция между невербальным интеллектом и графовыми метриками, связанными с характеристиками длины пути, была положительной (за исключением центральности по близости, которая связана с длиной пути обратным образом). Меры длины пути в сети, которые мы использовали, предполагаются связанными с интегративной способностью отдельных элементов и всей сети в целом (Avena-Koenigsberger, Misic, Sporns, 2018). Средняя и характеристическая (медианная) длины пути связаны с легкостью передачи информации в сети. Диаметр сети измеряет длину кратчайшего пути между наиболее удалёнными узлами графа, в частности, чем выше диаметр, тем менее связной является сеть. В целом, считается, что мозговые сети организованы для обеспечения надёжной и эффективной коммуникации при минимизации затраченных ресурсов. Сети с более длинными путями предполагаются энергетически и метаболически более затратными для развития (Bullmore, Sporns, 2012). В то же время, в реальных архитектурах структура путей, близкая к минимальной, нарушает строгие критерии математической минимизации и требует дополнительных энергетических затрат (Betz et al., 2016; Rubinov et al., 2015). Этот факт совместим с представлением о том, что нервные системы эволюционно отбирались не только для минимизации затрат, но и для топологической интеграции (Ardesch et al., 2019; Sousa et al., 2017).

Важность интеграции различных областей мозга также может объяснить другой результат нашего исследования. Мы обнаружили, что слабые связи в сенсорном пространстве ЭЭГ предоставили наиболее важную информацию о связи метрик связности с невербальным интеллектом. В исследованиях связности в основном учитывались сильные связи между узлами, в то время как слабые связи исключались из расчёта метрик. Однако, согласно нашим данным, вариация в мерах интеллекта может быть в основном объяснена графовыми метриками, построенными не только из сетей с сильными, но и со слабыми и умеренными связями между узлами. Слабые связи могут выполнять роль резервных путей, поддерживающих устойчивость крупномасштабной коммуникации, что согласуется с исследованиями структурных и функциональных сетей в других областях. Слабые связи гипотетически важны для стабильности различных типов сетей (Granovetter, 1983; Pajevic, Plenz, 2012). Чрезмерное количество путей может использоваться для того, чтобы сделать сеть менее подверженной узким местам и задержкам в передаче информации (Brandon et al., 2014; Nassi, Callaway, 2009). Несколько вычислительных исследований продемонстрировали, что геометрически встроенные сети характеризуются физически короткими избыточными соединениями, что увеличивает среднюю длину пути (Kaiser, Hilgetag, 2006). Исследования на макаках показали, что слабые связи в мозге важны для нейрональной синхронизации (Goulas, Schaefer, Margulies, 2015). Другая возможность заключается в том, что «более интеллектуальный мозг» может задействовать большее количество распределённых областей мозга в процессе решения задач, что соответствует концепции параллельной распределённой обработки информации (Bowers, 2017).

Мы обнаружили, что метрики связности мозговых сетей в альфа-диапазоне, устойчиво коррелируют с невербальным интеллектом при широком разнообразии типов метрик связности, что соответствует гипотезе нейронной эффективности. Мозговая активность в альфа-диапазоне

неоднократно ассоциировалась со скоростями по различным мерам интеллекта (Bazanov, Vernon, 2014; Doppelmayr et al., 2005). Было выдвинуто предположение, что мощность альфа-диапазона отражает подавление несущественной информации (Klimesch, Sauseng, Hanslmayr, 2007). Индивидуальные различия в характеристиках альфа-связности в состоянии покоя могут указывать на способность подавлять активность, не связанную с текущей задачей, что может приводить к более высокой производительности при выполнении интеллектуальных тестов. Мозговые осцилляции предполагаются механизмом, синхронизирующим активность между различными областями, и ранее было показано, что частота осцилляций связана с пространственным масштабом синхронизации. Ритмы с более высокой частотой синхронизируют коммуникацию на относительно малых пространственных масштабах внутри мозга, в то время как более медленные ритмы синхронизируют активность между более удалёнными областями мозга (Buzsaki, 2004; Fries, 2015). Поэтому крупномасштабная коммуникация между областями мозга в состоянии покоя может быть одним из ключевых механизмов, лежащих в основе индивидуальных различий в когнитивных функциях.

Наши результаты согласуются с недавним исследованием диффузионной тензорной томографии, в котором авторы Civier et al. (2019) выступили за сохранение слабых связей при расчёте метрик графовой связности, а также с более ранним исследованием фМРТ, в котором показано, что произвольное и необоснованное определение порога приводит к несогласованным результатам исследований (Garrison et al., 2015). Результаты предполагают, что общая практика в исследовательской деятельности по устранению слабых связей может привести к потере важной информации. Один из способов избежать произвольного определения порогов — это подход, основанный на данных, к построению графов, который может основываться, например, на алгоритмах минимального остовного дерева

(MST) (Dimitriadis et al., 2017, 2018). Однако подход с остовным деревом может сильно зависеть от начального состояния данных и приводить к различным результатам при незначительных изменениях сигнала. В целом, необходимо дополнительное прямое сравнение результатов, полученных с помощью пороговых подходов и различных подходов, основанных на данных.

Наряду с гипотезой нейронной эффективности (Haier et al., 1988; Neubauer & Fink, 2009), полученная положительная ассоциация длины пути с интеллектом может интерпретироваться в контексте концепции метаболически «дорогого мозга». Последняя подразумевает, что более высокие когнитивные способности могут требовать большего вовлечения нейронных ресурсов и энергозатратных структурных связей мозга. В контексте наших данных положительная связь интеллекта с длиной пути сети свидетельствует о том, что более высокий уровень невербального интеллекта может быть связан не только с минимизацией активации мозга, но и с формированием более интегрированной, хотя и энергозатратной, сети взаимодействий. Таким образом, более высокая интеграция функциональных сетей при более высоком интеллекте может указывать на склонность системы к повышению глобальной связности даже ценой дополнительных метаболических затрат (Bullmore & Sporns, 2012; Rubinov et al., 2015), а более высокий когнитивный уровень - определяться не столько экономичностью обработки информации, сколько способностью мозга задействовать обширную сеть взаимодействующих областей для решения сложных задач, что согласуется с современными нейросетевыми теориями интеллекта (Barbey, 2018; Anderson & Barbey, 2024).

3.3 Топологические особенности функциональной связности мозга, ассоциированные с индивидуальными различиями в рабочей памяти и когнитивном тормозном контроле

Основные положения, представленные в настоящей главе, изложены в публикации (Adamovich et al., 2024)

3.3.1 Анализ взаимосвязи поведенческих показателей

В таблице №6 представлены описательные статистики для пяти сегментов и общих когнитивных задач, а также результаты сравнения. Дисперсионный анализ ANOVA для повторных измерений указывает на различия в поведенческих показателях, связанные с худшими показателями в первых 20% точности в задаче Фланкера и времени ответа в обеих задачах, на протяжении остальной части задачи показатели были одинаковыми.

Таблица 7. Описательная статистика для точности и времени реакции в задачах Стернберга и Фланкера для всего задания и выделенных пяти интервалов, и результаты АНОВЫ повторных измерений. (Adamovich et al., 2024)

			Сегменты					RM-ANOVA	Eta-squared
				2	3	4	5		
Задача Стернберга	Точность	Среднее (SD)	0.88 (0.14)	0.91 (0.13)	0.90 (0.11)	0.90 (0.12)	0.90 (0.12)	F(4, 408) = 1.68	0.016
		Медиана (IQR)	0.92 (0.14)	0.93 (0.14)	0.93 (0.15)	0.92 (0.15)	0.94 (0.13)		
	Время ответа	Среднее (SD)	1.03 (0.43)	0.89 (0.23)	0.90 (0.42)	0.92 (0.48)	0.87 (0.27)	F(4, 408) = 11.3	
		Медиана (IQR)	0.93 (0.32)	0.86 (0.30)	0.81 (0.28)	0.83 (0.27)	0.81 (0.22)		
Задача Фланкера	Точность	Среднее (SD)	0.28 (0.22)	0.37 (0.28)	0.37 (0.28)	0.36 (0.27)	0.39 (0.27)	F(4, 408) = 2.583*	0.025
		Медиана (IQR)	0.25 (0.35)	0.35 (0.50)	0.35 (0.45)	0.35 (0.45)	0.40 (0.45)		
	Время ответа	Среднее (SD)	0.73 (0.25)	0.80 (0.24)	0.82 (0.22)	0.81 (0.23)	0.83 (0.20)	F(4, 408) = 17.4	
		Медиана (IQR)	0.85 (0.47)	0.90 (0.13)	0.92 (0.11)	0.92 (0.17)	0.91 (0.07)		

Примечание: * $p < 0.05$; $p < 0.01$; Полн. – задача полностью. SD- стандартное отклонение, IQR – межквартильный размах.

Были получены корреляции между точностью и временем ответа в задаче Стернберга. Среднее время ответа демонстрирует небольшую отрицательную корреляцию с точностью выполнения задания ($R_{\text{о Спирмена}} = -0.098, p < 0.05$), что может свидетельствовать о том, что задание было не очень сложным для респондентов и они не использовали весь объем своей рабочей памяти.

С другой стороны, положительная корреляция между временем ответа и точностью в задаче Фланкера ($\rho = 0.199, p < 0.001$) соответствует тому, что принято ожидать в конфликтной парадигме задач на торможение (Hübner, Töbel, 2019). Корреляции между показателями выполнения задач Стернберга и Фланкера указывают на связь рабочей памяти с торможением и согласуются с представлением о существенной роли рабочей памяти в ситуациях когнитивного контроля (Pratt, Willoughby, Swick, 2011). Результаты корреляционного анализа представлены в таблице 8.

Таблица 8. Значения корреляции Спирмена между точностью и временем реакции в задачах Стернберга и Фланкера (Adamovich et al., 2024)

		Задача Стерберга		Задача Фланкера	
		Точность	Время ответа	Точность	Время ответа
Задача Стерберга	Точность	—			
	Время ответа	-0.098*	—		
Задача Фланкера	Точность	0.052	-0.240*	—	
	Время ответа	0.073	-0.021*	0.199*	—

Примечание: * $p < 0.05$, * $p < 0.01$, * $p < 0.001$. Время ответа было преобразовано с помощью метода Бокса-Кокса

3.3.2 Связь когнитивных характеристик с топологией функциональной связности мозга в процессе решения задачи

Результаты оценки эффекта топологии сетей функциональной связности во время выполнения задач Стернберга и Фланкера на точность и время ответа в соответствующих задачах представлены в таблицах 9 и 10. Связь между длиной пути и временем выполнения (обратная) в альфа- и тета-диапазонах является наиболее значимой. В альфа-диапазоне длина пути во время фазы запоминания положительно ассоциируется с точностью выполнения задачи. Подобная ассоциация наблюдается в высоком бета-диапазоне, что указывает на то, что усиленный обмен информацией между различными областями мозга приводит к уменьшению времени реакции и улучшению выполнения задачи. Центральность посредничества преимущественно связана со временем реакции в низком и высоком бета-диапазонах как в фазах запоминания, так и извлечения, при этом снижение уровней центральности связано с увеличением времени реакции. Более высокий коэффициент кластеризации во время фазы запоминания в высоком бета-диапазоне ассоциируется с повышенной точностью, тогда как в альфа-диапазоне — с увеличением времени реакции. Центральность по собственному вектору во время запоминания имеет отрицательную связь с временем реакции в альфа-диапазоне. Модулярность имеет явные отрицательные связи с временем реакции во время фазы запоминания во всех диапазонах, а также с фазой извлечения в низком бета-диапазоне. Повышенная модулярность в высоком бета-диапазоне для обеих фаз ассоциируется с более быстрыми и точными реакциями. В альфа- и низком бета-диапазонах увеличение индекса участия связано с более успешным выполнением задачи, как и снижение в тета-диапазоне. Более низкий коэффициент «богатого клуба» в тета-диапазоне приводит к увеличению времени выполнения, тогда как повышение значения коэффициента в фазе запоминания связано с лучшей производительностью рабочей памяти.

Не было обнаружено значимых ассоциаций между задачей Фланкера и длиной пути. Для задачи Фланкера более низкие средние длины путей ассоциируются с более высоким временем реакции. Центральность посредничества обратно связана с временем реакции: более высокая центральность в альфа-диапазоне и более низкая центральность в нижнем бета-диапазоне соответствуют увеличению времени реакции. Участники с более высокими значениями коэффициента кластеризации в альфа- и тета-диапазонах имеют меньшую точность и более медленное время реакции. Увеличение значения центральности собственных векторов в низком бета-диапазоне ассоциируется с повышенной точностью выполнения и увеличением времени выполнения. Подобные ассоциации также наблюдаются в высоком бета-диапазоне, но только с временем выполнения. Увеличение модульности в тета-ритме связано с более успешным выполнением задачи. Снижение индекса участия в альфа-диапазоне связано с уменьшением точности и увеличением времени реакции. Индекс «богатого клуба» связан с точностью выполнения задачи только в альфа-диапазоне.

Таблица 9. Значения среднего и стандартного отклонения распределения регрессионных коэффициентов связи между метриками топологии сетей функциональной связности во время выполнения задачи и точностью в соответствующей задаче. Значимые коэффициенты отмечены жирным шрифтом (Adamovich et al., 2024)

Задача	Метрика топологии	Тета- (4-8Гц)	Альфа (8-13Гц)	Нижняя Бета- (13-20Гц)	Верхняя Бета- (20-30Гц)
Стернберг (Запоминание)	Средняя Длина Пути	0.038\ 0.091	0.189 \ 0.082	0.082\ 0.081	0.027\ 0.09
	Коэффициент кластеризации	-0.105\ 0.074	-0.002\ 0.066	0.004\ 0.055	-0.016\ 0.056
	Коэффициент участия	0.066\ 0.102	0.193 \ 0.096	0.181 \ 0.09	0.158\ 0.106
	Модулярность	0.099\ 0.065	-0.002\ 0.067	0.064\ 0.062	0.118 \ 0.069
	Центральность по посредничеству	0.017\ 0.067	-0.063\ 0.057	0.032\ 0.044	0.045\ 0.046
	Центральность по собственному вектору	0.003\ 0.056	-0.109 \ 0.047	-0.001\ 0.047	0.008\ 0.048
	Коэффициент богатого клуба	0.069\ 0.073	-0.025\ 0.064	0.087\ 0.057	0.101 \ 0.057
Стернберг (Воспр.)	Средняя Длина Пути	-0.102\ 0.084	-0.006\ 0.073	0.096\ 0.079	0.141 \ 0.08
	Коэффициент кластеризации	-0.077\ 0.068	-0.095\ 0.067	-0.06\ 0.063	-0.139 \ 0.062
	Коэффициент участия	-0.193 \ 0.105	-0.01\ 0.083	0.034\ 0.103	0.148\ 0.099
	Модулярность	0.046\ 0.076	0.101\ 0.066	-0.004\ 0.068	0.147 \ 0.074
	Центральность по посредничеству	-0.033\ 0.075	-0.012\ 0.063	-0.034\ 0.055	0.065\ 0.058
	Центральность по собственному вектору	0.069\ 0.048	0.025\ 0.049	-0.024\ 0.045	-0.015\ 0.048
	Коэффициент богатого клуба	0.061\ 0.074	0.034\ 0.066	-0.029\ 0.066	0.022\ 0.069
Фланкер	Средняя Длина Пути	0.024\ 0.081	0.057\ 0.08	-0.036\ 0.066	0.016\ 0.064
	Коэффициент кластеризации	-0.189 \ 0.067	-0.097 \ 0.05	-0.041\ 0.049	-0.039\ 0.047
	Коэффициент участия	0.059\ 0.096	0.061\ 0.088	-0.163 \ 0.073	-0.107\ 0.072
	Модулярность	0.116 \ 0.069	0.017\ 0.056	-0.05\ 0.061	-0.036\ 0.059
	Центральность по посредничеству	0.053\ 0.053	-0.008\ 0.051	-0.02\ 0.048	-0.022\ 0.044
	Центральность по собственному вектору	-0.054\ 0.036	0.023\ 0.034	0.076 \ 0.038	0.028\ 0.037
	Коэффициент богатого клуба	0.051\ 0.058	0.101 \ 0.047	0.073\ 0.058	0.051\ 0.052

Примечание: Воспр. – Воспроизведение. Среднее и стандартное отклонение даны в форме: среднее\стд.

Таблица 10. Значения среднего и стандартного отклонения распределения регрессионных коэффициентов связи между метриками топологии сетей функциональной связности во время выполнения задачи и временем ответа в соответствующей задаче. Значимые коэффициенты отмечены жирным шрифтом. (Adamovich et al., 2024)

Задача	Метрика топологии	Тета- (4-8Гц)	Альфа (8-13Гц)	Нижняя Бета- (13-20Гц)	Верхняя Бета- (20-30Гц)
Стернберг (Запоминание)	Средняя Длина Пути	-0.143 \ 0.08	-0.024\ 0.084	0.03\ 0.09	-0.049\ 0.089
	Коэффициент кластеризации	-0.119\ 0.085	0.119 \ 0.071	0.032\ 0.076	-0.013\ 0.071
	Коэффициент участия	-0.229 \ 0.115	0.05\ 0.104	0.005\ 0.095	-0.078\ 0.095
	Модулярность	-0.126 \ 0.077	-0.154 \ 0.068	-0.158 \ 0.08	-0.11 \ 0.064
	Центральность по посредничеству	-0.013\ 0.07	-0.082\ 0.062	-0.102 \ 0.057	-0.126 \ 0.062
	Центральность по собственному вектору	0.011\ 0.066	0.022\ 0.047	0.05\ 0.045	0.04\ 0.05
	Коэффициент богатого клуба	-0.088\ 0.082	-0.002\ 0.06	-0.024\ 0.061	0.008\ 0.068
Стернберг (Воспр.)	Средняя Длина Пути	-0.031\ 0.083	-0.17 \ 0.073	-0.073\ 0.091	0.013\ 0.094
	Коэффициент кластеризации	-0.053\ 0.067	-0.017\ 0.059	0.096\ 0.062	0.075\ 0.058
	Коэффициент участия	0.04\ 0.103	-0.1\ 0.094	-0.049\ 0.116	0.053\ 0.111
	Модулярность	-0.114\ 0.077	-0.071\ 0.073	-0.186 \ 0.083	-0.109\ 0.077
	Центральность по посредничеству	0.003\ 0.075	-0.065\ 0.061	-0.183 \ 0.054	-0.111 \ 0.06
	Центральность по собственному вектору	-0.069\ 0.054	-0.074\ 0.048	0.046\ 0.048	0.004\ 0.053
	Коэффициент богатого клуба	-0.125 \ 0.071	-0.04\ 0.071	-0.043\ 0.072	-0.087\ 0.071
Фланкер	Средняя Длина Пути	0.097\ 0.092	-0.055\ 0.096	-0.203 \ 0.078	-0.116\ 0.081
	Коэффициент кластеризации	-0.053\ 0.065	-0.176 \ 0.055	-0.007\ 0.054	0.022\ 0.059
	Коэффициент участия	0.130\ 0.114	-0.066\ 0.097	-0.272 \ 0.086	-0.166\ 0.098
	Модулярность	0.008\ 0.076	0.063\ 0.061	-0.061\ 0.07	-0.095\ 0.077
	Центральность по посредничеству	0.085\ 0.06	0.134 \ 0.063	-0.124 \ 0.057	-0.056\ 0.059
	Центральность по собственному вектору	-0.048\ 0.047	-0.042\ 0.053	0.083 \ 0.04	0.076 \ 0.043
	Коэффициент богатого клуба	-0.028\ 0.068	-0.01\ 0.066	0.064\ 0.07	0.01\ 0.068

Примечание: Воспр. – Воспроизведение. Среднее и стандартное отклонение даны в форме: среднее\стд.

3.3.3 Связь когнитивных характеристик с топологией функциональной связности мозга в состоянии покоя

Результаты (см. таблицу 11 для оценки связи с точностью и таблицу 12 для связей со временем ответа) указывают, что длина пути между областями мозга не имеет значимой связи с когнитивными показателями в заданиях Стернберга и Фланкера. Коэффициент центральности посредничества в альфа-диапазоне демонстрирует уникальную связь с точностью в задании Фланкера. Коэффициент кластеризации показывает связь с производительностью в обоих заданиях: для задания Фланкера он связан с точностью как в обоих бета-диапазонах, так и с временем реакции — положительно в альфа-диапазоне и отрицательно в низком бета-диапазоне. В задании Стернберга он обратно связан с поведенческими показателями: положительно с точностью и отрицательно с временем реакции. Центральность собственных векторов является еще одним значимым предиктором производительности в обоих заданиях; в задании Фланкера она отрицательно связана с временем реакции в тета- и альфа-диапазонах, а также с точностью в альфа-диапазоне и обоих бета-диапазонах. В задании Стернберга более длительное время реакции ассоциируется с более низкой центральностью по собственным векторам в альфа-диапазоне и высоком бета-диапазоне. Модулярность отрицательно коррелирует с точностью в задании Стернберга в тета-диапазоне и с точностью и временем реакции в задании Фланкера в альфа-диапазоне. Кроме того, более низкий индекс участия связан с более высокой точностью выполнения задания Фланкера в низком бета-диапазоне. Наконец, время реакции для задания Стернберга при различных частотах (тета, альфа и оба бета-диапазона) отрицательно связано с сетью «богатого клуба» мозга, что указывает на то, что узлы с более обширными связями с другими узлами в сети ассоциируются с более длительным временем выполнения.

Таблица 11. Значения среднего и стандартного отклонения распределения регрессионных коэффициентов связи между метриками топологии сетей функциональной связности состояния покоя и точностью в соответствующей задаче. Значимые коэффициенты отмечены жирным шрифтом (Adamovich et al., 2024)

Задача	Метрика топологии	Тета- (4-8Гц)	Альфа (8-13Гц)	Нижняя Бета- (13-20Гц)	Верхняя Бета- (20-30Гц)
Стернберг	Средняя Длина Пути	0.078\ 0.081	-0.044\ 0.08	-0.058\ 0.081	-0.002\ 0.08
	Коэффициент кластеризации	0.003\ 0.072	0.164 \ 0.084	0.109\ 0.069	0.061\ 0.079
	Коэффициент участия	-0.030\ 0.124	0.020\ 0.11	0.072\ 0.098	0.025\ 0.097
	Модулярность	-0.178 \ 0.088	-0.034\ 0.079	0.107\ 0.064	-0.035\ 0.072
	Центральность по посредничеству	-0.08\ 0.053	-0.05\ 0.052	-0.014\ 0.043	-0.024\ 0.053
	Центральность по собственному вектору	-0.092\ 0.057	0.043\ 0.047	0.071\ 0.049	0.028\ 0.045
	Коэффициент богатого клуба	-0.124 \ 0.067	0.006\ 0.07	0.106\ 0.071	-0.024\ 0.067
Фланкер	Средняя Длина Пути	0.106\ 0.088	0.023\ 0.085	0.011\ 0.077	0.046\ 0.076
	Коэффициент кластеризации	-0.059\ 0.076	-0.024\ 0.072	-0.186 \ 0.063	-0.137 \ 0.067
	Коэффициент участия	0.047\ 0.108	-0.133\ 0.092	-0.227 \ 0.087	-0.133\ 0.085
	Модулярность	-0.035\ 0.071	-0.102 \ 0.063	-0.064\ 0.057	-0.073\ 0.059
	Центральность по посредничеству	-0.022\ 0.062	-0.1 \ 0.056	0.01\ 0.044	-0.016\ 0.049
	Центральность по собственному вектору	0.016\ 0.043	-0.097 \ 0.044	-0.129 \ 0.038	-0.081 \ 0.036
	Коэффициент богатого клуба	0.016\ 0.053	-0.054\ 0.055	-0.075\ 0.056	-0.067\ 0.056

Примечание: Среднее и стандартное отклонение даны в форме: среднее\стд.

Таблица 12. Значения среднего и стандартного отклонения распределения регрессионных коэффициентов связи между метриками топологии сетей функциональной связности состояния покоя и временем ответа в соответствующей задаче. Значимые коэффициенты отмечены жирным шрифтом. (Adamovich et al., 2024)

Задача	Метрика топологии	Тета- (4-8Гц)	Альфа (8-13Гц)	Нижняя Бета- (13-20Гц)	Верхняя Бета- (20-30Гц)
Стернберг	Средняя Длина Пути	-0.046\ 0.094	0\ 0.089	-0.027\ 0.088	0.101\ 0.093
	Коэффициент кластеризации	-0.048\ 0.078	-0.236 \ 0.081	-0.103\ 0.073	-0.092\ 0.073
	Коэффициент участия	-0.128\ 0.127	-0.057\ 0.104	-0.092\ 0.109	0.098\ 0.108
	Модулярность	-0.149\ 0.091	-0.031\ 0.073	-0.089\ 0.073	-0.06\ 0.074
	Центральность по посредничеству	-0.037\ 0.063	0.035\ 0.053	-0.019\ 0.051	0\ 0.058
	Центральность по собственному вектору	-0.01\ 0.053	-0.08 \ 0.047	-0.064\ 0.045	-0.08 \ 0.039
	Коэффициент богатого клуба	-0.121 \ 0.072	-0.133 \ 0.067	-0.165 \ 0.063	-0.12 \ 0.065
Фланкер	Средняя Длина Пути	0.088\ 0.064	0.031\ 0.07	0.028\ 0.065	0.001\ 0.07
	Коэффициент кластеризации	-0.013\ 0.073	0.133 \ 0.076	-0.156 \ 0.068	-0.057\ 0.077
	Коэффициент участия	-0.062\ 0.108	-0.139\ 0.089	-0.114\ 0.082	-0.085\ 0.081
	Модулярность	-0.096\ 0.085	-0.209 \ 0.078	0.008\ 0.058	0.021\ 0.07
	Центральность по посредничеству	-0.017\ 0.059	-0.116\ 0.088	0.066\ 0.057	0.055\ 0.063
	Центральность по собственному вектору	-0.089 \ 0.043	-0.097 \ 0.049	-0.064\ 0.041	-0.003\ 0.04
	Коэффициент богатого клуба	-0.053\ 0.063	-0.116 \ 0.066	-0.03\ 0.058	0.041\ 0.058

Примечание: Среднее и стандартное отклонение даны в форме: среднее\стд.

3.3.4 Связь когнитивных характеристик с реконfigurацией функциональной связности мозга между состоянием покоя и состоянием когнитивной нагрузки

Результаты оценки эффектов реконfigurации между состоянием покоя и выполнением задачи (таблица 13 для оценки связей с точностью и таблица 14 для оценки связей со временем ответа) указывают на то, что для задания Стернберга изменения длины пути и центральности посредничества не связаны с точностью выполнения задачи. Коэффициент кластеризации в тета-диапазоне отрицательно связан с точностью во время фазы запоминания. В альфа-диапазоне и обоих бета-диапазонах он связан с фазой извлечения. Коэффициент кластеризации является единственным предиктором времени реакции с положительной связью в альфа- и низком бета-диапазоне. Центральность по собственным векторам во время извлечения положительно влияет на точность в тета-диапазоне, но имеет отрицательно связана во время запоминания в альфа-диапазоне. Точность связана с показателями реконfigurации в тета-диапазоне: положительно с модулярностью во время фазы запоминания и отрицательно с индексом участия во время извлечения памяти. В низком бета-диапазоне низкие значения коэффициента «богатого клуба» во время извлечения связаны с более высокой точностью выполнения задачи.

Для задания Фланкера длина пути отрицательно связана со временем реакции во всех частотных диапазонах (тета, альфа, низком бета и высоком бета), что указывает на то, что большая реконfigurация, сопровождающаяся с усилением обмена информацией между состоянием покоя и заданием Фланкера, связана с более длительными временами реакции. Центральность оказывает разные эффекты на время реакции в различных частотных диапазонах: положительную в альфа-диапазоне и отрицательную в низком бета-диапазоне. Коэффициент кластеризации отрицательно связан с

точностью в тета-диапазоне и временем реакции в альфа-диапазоне, что предполагает, что более высокий уровень кластеризации связан с меньшей точностью и более длительным временем реакции. Центральность собственных векторов положительно связана с точностью в альфа-, низком и высоком бета-диапазонах, что свидетельствует о том, что более высокий уровень центральности собственных векторов по сравнению с состоянием покоя на этих частотах связан с более высокой точностью выполнения задачи. Модулярность положительно влияет на точность выполнения задачи в тета-диапазоне и на время реакции в альфа-диапазоне, что предполагает, что более высокий уровень модульности по сравнению с состоянием покоя связан с более высокой точностью задачи. Коэффициент участия не демонстрирует значимых связей с производительностью в задании Фланкера. Коэффициент «богатого клуба» положительно связан с точностью выполнения задачи в альфа- и низком бета-диапазонах в задании Фланкера, при этом более высокий уровень «богатого клуба» связан с более высокой точностью выполнения задачи.

Таблица 13. Значения среднего и стандартного отклонения распределения регрессионных коэффициентов связи между связью между реконfigurацией сетей функциональной связности и точностью в соответствующей задаче. Значимые коэффициенты отмечены жирным шрифтом. (Adamovich et al., 2024)

Задача	Метрика топологии	Тета- (4-8Гц)	Альфа (8-13Гц)	Нижняя Бета- (13-20Гц)	Верхняя Бета- (20-30Гц)
Стернберг (Запоминание)	Средняя Длина Пути	-0.026\ 0.064	0.086\ 0.059	0.036\ 0.058	0.001\ 0.062
	Коэффициент кластеризации	-0.085 \ 0.051	-0.061\ 0.054	-0.031\ 0.046	-0.025\ 0.047
	Коэффициент участия	0.007\ 0.067	0.07\ 0.062	0.05\ 0.062	0.056\ 0.064
	Модулярность	0.127 \ 0.056	0.022\ 0.059	-0.031\ 0.053	0.055\ 0.053
	Центральность по посредничеству	0.054\ 0.049	-0.032\ 0.048	0.032\ 0.039	0.034\ 0.044
	Центральность по собственному вектору	0.032\ 0.052	-0.096 \ 0.046	-0.029\ 0.045	-0.012\ 0.044
	Коэффициент богатого клуба	0.089\ 0.062	-0.025\ 0.061	-0.004\ 0.054	0.07\ 0.056
Стернберг (Воспр.)	Средняя Длина Пути	-0.058\ 0.053	-0.004\ 0.053	0.054\ 0.055	0.069\ 0.054
	Коэффициент кластеризации	-0.078\ 0.062	-0.158 \ 0.061	-0.113 \ 0.058	-0.124 \ 0.057
	Коэффициент участия	-0.13 \ 0.071	-0.05\ 0.06	-0.032\ 0.061	0.024\ 0.064
	Модулярность	0.104\ 0.069	0.079\ 0.06	-0.071\ 0.05	0.065\ 0.06
	Центральность по посредничеству	0.03\ 0.055	0.01\ 0.046	0.009\ 0.039	0.036\ 0.043
	Центральность по собственному вектору	0.092 \ 0.049	-0.017\ 0.051	-0.065\ 0.046	-0.038\ 0.049
	Коэффициент богатого клуба	0.089\ 0.066	-0.013\ 0.068	-0.101 \ 0.057	0.004\ 0.065
Фланкер	Средняя Длина Пути	-0.074\ 0.065	-0.025\ 0.063	-0.035\ 0.052	-0.017\ 0.053
	Коэффициент кластеризации	-0.089 \ 0.046	-0.044\ 0.04	0.027\ 0.038	0.024\ 0.039
	Коэффициент участия	-0.005\ 0.055	0.056\ 0.049	-0.004\ 0.045	-0.008\ 0.045
	Модулярность	0.122 \ 0.053	0.06\ 0.04	0.039\ 0.045	0.028\ 0.046
	Центральность по посредничеству	0.042\ 0.045	0.059\ 0.044	0.006\ 0.035	0.009\ 0.036
	Центральность по собственному вектору	-0.055\ 0.036	0.084 \ 0.034	0.135 \ 0.035	0.074 \ 0.037
	Коэффициент богатого клуба	0.028\ 0.051	0.077 \ 0.039	0.1 \ 0.051	0.071\ 0.049

Примечание: Воспр. – Воспроизведение. Среднее и стандартное отклонение даны в форме: среднее\стд.

Таблица 14. Значения среднего и стандартного отклонения распределения регрессионных коэффициентов связи между связью между реконfigurацией сетей функциональной связности во время выполнения задачи и временем ответа в соответствующей задаче. Значимые коэффициенты отмечены жирным шрифтом

Задача	Метрика топологии	Тета- (4-8Гц)	Альфа (8-13Гц)	Нижняя Бета- (13-20Гц)	Верхняя Бета- (20-30Гц)
Стернберг (Запоминание)	Средняя Длина Пути	0.035\ 0.063	0.05\ 0.065	0.072\ 0.068	-0.005\ 0.078
	Коэффициент кластеризации	-0.025\ 0.054	0.176 \ 0.056	0.056\ 0.056	0.005\ 0.053
	Коэффициент участия	-0.103\ 0.073	0.056\ 0.065	0.04\ 0.06	-0.075\ 0.068
	Модулярность	-0.073\ 0.067	-0.061\ 0.049	-0.067\ 0.062	-0.029\ 0.05
	Центральность по посредничеству	0.019\ 0.054	-0.056\ 0.054	-0.059\ 0.054	-0.07\ 0.054
	Центральность по собственному вектору	0.003\ 0.054	0.054\ 0.042	0.046\ 0.045	0.055\ 0.044
	Коэффициент богатого клуба	-0.028\ 0.057	0.063\ 0.061	0.033\ 0.058	0.048\ 0.057
Стернберг (Воспр.)	Средняя Длина Пути	0.067\ 0.079	-0.02\ 0.068	0.051\ 0.068	0.016\ 0.078
	Коэффициент кластеризации	-0.005\ 0.065	0.093\ 0.061	0.122 \ 0.06	0.085\ 0.056
	Коэффициент участия	0.047\ 0.064	-0.01\ 0.064	0.046\ 0.069	-0.028\ 0.07
	Модулярность	-0.053\ 0.076	-0.003\ 0.059	-0.055\ 0.058	-0.03\ 0.06
	Центральность по посредничеству	0.034\ 0.06	-0.04\ 0.05	-0.071\ 0.048	-0.059\ 0.049
	Центральность по собственному вектору	-0.055\ 0.053	-0.013\ 0.049	0.057\ 0.044	0.039\ 0.046
	Коэффициент богатого клуба	-0.046\ 0.076	0.051\ 0.066	0.031\ 0.057	-0.015\ 0.065
Фланкер	Средняя Длина Пути	-0.08 \ 0.046	-0.105 \ 0.052	-0.101 \ 0.046	-0.083 \ 0.046
	Коэффициент кластеризации	-0.038\ 0.05	-0.156 \ 0.042	0.029\ 0.048	0.017\ 0.052
	Коэффициент участия	0.05\ 0.059	-0.015\ 0.053	-0.074\ 0.047	-0.046\ 0.052
	Модулярность	0.048\ 0.06	0.108 \ 0.05	-0.005\ 0.05	-0.061\ 0.054
	Центральность по посредничеству	0.036\ 0.048	0.135 \ 0.063	-0.087 \ 0.047	-0.055\ 0.047
	Центральность по собственному вектору	0.005\ 0.039	0.024\ 0.046	0.089 \ 0.043	0.049\ 0.039
	Коэффициент богатого клуба	0.003\ 0.06	0.035\ 0.058	0.056\ 0.059	-0.019\ 0.052

Примечание: Воспр. – Воспроизведение. Среднее и стандартное отклонение даны в форме: среднее\стд.

3.3.5 Заключение

По результатам анализа можно сформулировать следующие выводы:

1. Топологические характеристики функциональных сетей, связанные с рабочей памятью и когнитивным тормозным контролем, существенно зависят от когнитивного состояния: значимые метрики во время выполнения задач отличаются от значимых метрик в состоянии покоя.
2. Для задачи Стернберга более существенны показатели глобальной интеграции и баланса интеграции и сегрегации, тогда как для задачи Фланкера более выражена роль локальной организации, кластеризации и центральности сети.
3. Паттерны ассоциаций для точности и времени ответа различаются в обеих задачах, что указывает на частичную независимость нейрофизиологических механизмов успешности и скорости выполнения.
4. Рабочая память в большей степени ассоциирована со способностью сети к быстрой реконфигурации, тогда как когнитивный тормозной контроль сильнее опирается на свойства базовой архитектуры сети.
5. Наряду со специфичностью задач выявлены и частично общие топологические компоненты, что указывает на наличие общего организационного ядра когнитивной деятельности.

Далее приводится обсуждение полученных результатов и их содержательной интерпретации.

Наши результаты показали довольно высокую зависимость топологических характеристик сети от наличия или отсутствия задачи. Оценка топологии сети во время выполнения соответствующих заданий демонстрирует, что в задании Стернберга точность связана с динамикой мозговой сети в определённых частотных диапазонах, особенно в альфа- и высоком бета-диапазонах. Длина пути, модулярность и коэффициент участия в этих диапазонах выступают значимыми предикторами точности — то есть

оказываются чувствительны к балансу между глобальной интеграцией сети и специализированной локальной обработкой. Время реакции в задаче Стернберга, напротив, менее специфично в отношении частотных диапазонов; здесь на первый план выходят центральность по посредничеству и модулярность, то есть параметры, связанные с общей организацией маршрутов передачи информации. Показательно, что эти характеристики сети именно на фазе запоминания оказываются наиболее информативными предикторами обоих поведенческих показателей — и точности, и времени реакции.

В задаче Фланкера картина иная. Точность ответов предсказывается более низкими частотами, а ведущими показателями становятся коэффициент кластеризации, модулярность и коэффициент «богатого клуба». Это согласуется с тем, что на низких частотах эффективное подавление нерелевантной информации требует одновременно локальной обработки и её координации на межмодульном уровне. Время реакции в той же задаче, напротив, связано с более высокими частотами и существенно зависит от мер центральности — что указывает на роль центральных узлов в быстрой маршрутизации информации, необходимой для переключения внимания и своевременного ответа.

Таким образом, топологические предикторы точности и времени реакции расходятся в обеих задачах, и это расхождение указывает на их частичную независимость: точность и RT отражают разные стороны когнитивной работы и, по-видимому, опираются на разные сетевые механизмы.

Наконец, топологические характеристики, выявленные во время выполнения заданий, отличаются от тех, что фиксируются в состоянии покоя; при этом сами задачи демонстрируют содержательную специфику сетевой организации. В задаче Стернберга, в частности, рост коэффициента кластеризации в альфа-диапазоне сопровождался повышением точности и

снижением времени ответа. Снижение модулярности в тета-диапазоне также соответствовало большей точности. Напротив, увеличение коэффициента “богатого клуба” ассоциировалось с ухудшением точности и замедлением времени ответа (в различных частотных диапазонах). В задаче Фланкера уникальные процессы включали более низкую центральность посредничества в альфа-диапазоне, которая коррелирует с более высокой точностью, более высокие коэффициенты кластеризации в бета-диапазоне, связанные с точностью, и противоположные ассоциации в альфа- и низком бета-диапазонах для времени ответа. Кроме того, точность была обратно связана с центральностью по собственному вектору в альфа- и бета-диапазонах, более низкая модулярность сети была связана с более высокой точностью и более длительным временем ответа, индекс участия в низком бета-диапазоне коррелировал с точностью, а коэффициент богатого клуба в альфа-диапазоне был обратно связан со временем ответа. Внутренние процессы, которые не связаны напрямую с когнитивной нагрузкой, а скорее, как считается, связаны с общей архитектурой мозга, демонстрируют более тесную связь с задачей Фланкера по сравнению с задачей Стернберга. Точность ответов в задаче Фланкера связана с характеристиками сети в альфа- и обоих бета-частотных диапазонах, в то время как точность ответов в задаче Стернберга преимущественно связана с показателями сети в тета- и альфа-частотных диапазонах, что противоречит тому, что наблюдалось во время выполнения самой задачи.

Несмотря на отсутствие пересечения метрик топологии, значимых для точности между двумя задачами, наблюдаются общие процессы, связанные со временем ответа: центральность собственного вектора, коэффициент кластеризации и коэффициент богатого клуба в альфа-диапазоне. Однако направление их влияния расходится: уменьшение центральности по собственному вектору и коэффициента богатого клуба в целом связано с увеличением времени ответа в обеих задачах, тогда как влияние коэффициента

кластеризации варьируется - более высокий коэффициент кластеризации связан с более медленным ответом в задаче Фланкера, но в задаче Стернберга более низкий коэффициент кластеризации связан с более длительным временем ответа.

В задаче Фланкера ассоциации со временем ответа преимущественно связаны с различными показателями сети в альфа-диапазоне, что подчеркивает важность альфа-диапазона для скорости обработки информации при выполнении задачи. С другой стороны, в задаче Стернберга наиболее устойчивая ассоциация со временем ответа наблюдается с метрикой «богатого клуба» и распространяется на все частотные диапазоны, указывая на то, что интеграция узлов высокой степени в целостное ядро является важной для быстрой обработки информации в памяти. При сравнении сетей в состоянии покоя и во время выполнения когнитивных задач каждая поведенческая мера выявляет уникальный паттерн сетевой активности, связанный с производительностью. Эффективность тормозного контроля, оцениваемая в задаче Фланкера, может зависеть от архитектуры уже существующих сетей в состоянии покоя — то есть исходная конфигурация мозговой сети задаёт фон, на котором разворачивается фильтрация нерелевантных стимулов. Выполнение задач на рабочую память (задача Стернберга) устроено иначе: здесь ключевой оказывается способность сети быстро перестраиваться под текущую задачу.

Показательны эффекты частотной специфичности — и в состоянии покоя, и в условиях задачи. Общее представление о том, что когнитивная нагрузка сдвигает спектр нейронных осцилляций в сторону более высоких частот, в задаче Фланкера не воспроизводится полностью: точность связана, наоборот, с более низкими частотами.

Реконфигурация мозговых сетей при переходе от покоя к задаче также оказывается функционально специфичной. В задаче Фланкера точность устойчиво связана с более высокой центральностью по собственному вектору

и коэффициентом «богатого клуба», а время реакции — со снижением средней длины пути. Это указывает на роль центральных, плотно связанных ядер сети в выполнении задач, требующих тормозного контроля. В задаче Стернберга картина другая: единственным значимым предиктором времени ответа оказываются изменения коэффициента кластеризации между состояниями. Это согласуется с идеей, что в задачах на рабочую память решающей оказывается интеграция между регионами — согласованная работа распределённых участков сети. Паттерны реконфигурации в двух задачах в основном специфичны, хотя присутствуют и отдельные общие элементы.

Общим является влияние коэффициента кластеризации на точность; в задаче Фланкера он конкретно влияет на тета-диапазон, в то время как в задаче Стернберга он не ограничивается конкретным частотным диапазоном. Модулярность в тета-диапазоне также влияет на точность в обеих задачах, что позволяет предположить, что разделение сети на подсети является общим преимуществом для когнитивной деятельности. В задаче Стернберга повышенная кластеризация в альфа- и нижнем бета-диапазонах связана с более длительным временем ответа. Эта связь также наблюдается в задаче Фланкера, но в противоположном направлении.

Подводя итог, можно сказать, что исследование выявило несколько нейронных механизмов, сохраняющихся в различных условиях. Коэффициент кластеризации в альфа-диапазоне частот оказывается общим фактором, влияющим на точность и время ответа в задачах Фланкера и Стернберга. Модулярность в тета-диапазоне и коэффициент «богатого клуба» в альфа-диапазоне связаны с тремя из четырех когнитивных показателей, за исключением времени ответа в задаче Фланкера. Аналогично, коэффициент участия и коэффициент кластеризации в низком бета-диапазоне демонстрируют связь с тремя когнитивными показателями, за исключением времени ответа в задаче Стернберга.

Тем не менее, большинство связей между показателями сети и когнитивными показателями в основном различаются между задачами Стернберга и Фланкера и относятся либо к точности, либо ко времени ответа. В задаче Фланкера нейронные процессы, лежащие в основе точности, по-видимому, функционируют независимо от процессов, влияющих на время реакции.

Характер ассоциаций предполагает изменения в частотных диапазонах, связанных с выполнением задачи, причем ассоциации с точностью перемещаются из бета-диапазона в тета- и альфа-диапазоны. И наоборот, ассоциации времени ответа, преимущественно присутствующие в альфа-диапазоне в состоянии покоя, во время выполнения задания смещаются в сторону низкого бета-диапазона.

В отличие от этого, задача Стернберга демонстрирует ассоциации между показателями когнитивной деятельности - как точностью, так и временем реакции - и более разнообразным набором частот и сетевых показателей, в основном на этапе запоминания. Связи с задачей Фланкера более детальные и могут быть очень специфичными, особенно потому, что время ответа в этой задаче связано почти исключительно с одной частотной полосой.

Наши результаты поддерживают представление о том, что когнитивный тормозной контроль связан с более сегрегированной сетью (Cole et al., 2013; Fair et al., 2012; Rubia, Alegria, Brinson, 2014), а рабочая память — с более распределенной сетью (Avery et al., 2020; Murphy et al., 2020). Задача Фланкера, которая оценивает когнитивный тормозной контроль, демонстрирует более сегрегированный паттерн сети. Выполнение задания, по-видимому, зависит от общей организации мозговой сети индивидуума в состоянии покоя, что указывает на включение в более широкий спектр когнитивных процессов, а не на специализированную для задачи сеть (Cole et al., 2014). В отличие от этого, в задаче Стернберга, которая сильно связана с рабочей памятью, необходимость более обширной сети может быть

обусловлена необходимостью включения в обмен информацией специализированных областей мозга, связанных с обработкой стимулов (Ren et al., 2019) или функционированием отдельных процессов в рабочей памяти (Ekman et al., 2016). Время реакции, по-видимому, зависит от способности сети быстро перенастраиваться и эффективно использовать свои ресурсы. Более быстрые времена реакции могут быть обеспечены сетью, способной быстро корректировать свои паттерны связности (Gbadeyan, Teng, Prakash, 2022). Эта динамическая перенастройка может позволить сети обходить менее эффективные пути и использовать более прямые, высокоскоростные каналы связи, когда требуется быстрая реакция. Эффективность этих механизмов, вероятно, отражается в балансе атрибутов сети, при этом определенные частотные диапазоны отвечают за модуляцию этих процессов.

Эффекты, связанные с частотными диапазонами, были обнаружены для всех исследованных диапазонов. Альфа- и тета- диапазоны, которые обычно ассоциируются с вниманием и процессами кодирования, имеют значение для обеих когнитивных задач, а результаты могут быть связаны с облегчением эффективного удержания и извлечения информации в рабочей памяти (Herweg, Solomon, Kahana, 2020; Pavlov, Kotchoubey, 2022; Riddle et al., 2020; Wianda, Ross, 2019), top-down контролем, необходимым для разрешения когнитивного конфликта и фильтрации нерелевантных стимулов (Avital-Cohen, Tsal, 2016; Buschman, Miller, 2007; Jensen, Mazaheri, 2010), а также интеграцией информации между распределенными областями мозга во время задач, требующих внимания (Cavanagh, Frank, 2014). Альфа-ритм участвует во внимании, управляя сенсорными входами и подавляя незначимую информацию, тем самым способствуя сфокусированной когнитивной активности (Jensen, Mazaheri, 2010). Ассоциация низкого и высокого бета-диапазонов с выполнением задачи Стернберга предполагает, что активность в диапазоне более высоких частот может участвовать в активном поддержании

и манипуляции информацией в рабочей памяти (Engel, Fries, 2010; Schmidt et al., 2019).

Нейросетевая теория интеллекта (Barbey, 2018) связывает общий интеллект (g) с уникальной топологией и динамикой человеческого коннектома: именно архитектура мозговых сетей обеспечивает гибкую реконфигурацию сетей во время целенаправленного поведения. В рамках этой теории и сильные, и слабые нейронные связи признаются функционально значимыми для интеллектуальной обработки информации. Теория также разводит нейронные основания кристаллизованного и флюидного интеллекта. Кристаллизованный связан со стабильными и легко воспроизводимыми состояниями сети; флюидный — с более адаптируемыми, но менее стандартными конфигурациями. Наше распространение этой модели на рабочую память и когнитивный тормозной контроль укладывается в её логику: оба процесса опираются на разные аспекты динамики сети, и каждая когнитивная задача задействует свой паттерн сетевой реорганизации.

Задача Фланкера опирается на более сегрегированные сети со стабильными, по-видимому более сильными связями — именно такая архитектура служит основой эффективной фильтрации нерелевантной информации. Задача Стернберга, напротив, задействует распределённые сети, в которых заметный вклад вносят слабые связи. Такие связи могут играть роль гибкого и быстро адаптирующегося каркаса, обеспечивающего временное удержание и преобразование материала. Они предоставляют дополнительные маршруты передачи информации, снижают зависимость от ограниченного набора сильных связей и тем самым поддерживают более распределённую и устойчивую стратегию работы с мнемическим содержанием (Honey et al., 2007).

Общий вывод из этих наблюдений — оптимальное выполнение когнитивных задач достигается балансом между локальной специализированной обработкой и глобальной интеграцией. С одной стороны,

рост кластеризации и модулярности при удержании материала в задаче Стернберга указывает на преимущество временной сегрегации сетей — это согласуется с теориями, отводящими специализированным модулям ключевую роль в удержании информации (Baddeley, 2012). С другой стороны, избыточная локальная связность (особенно в тета- и альфа-диапазонах) в задаче Фланкера связана со снижением точности: для эффективного подавления отвлекающих стимулов нужны не только локальные, но и глобальные механизмы координации. Это согласуется с моделью когнитивного контроля Миллера и Коэна, где успешное выполнение задачи требует вовлечения фронтально-париетальных сетей для передачи нисходящих (top-down) сигналов и преодоления конкурирующих процессов (Miller, Cohen, 2001). Полученные данные вписываются и в рамках теории исполнительного внимания (Engle, Kane, 2004): повышенной точности соответствует возросшая центральность ключевых узлов сети — то, что можно интерпретировать через концепцию «гибких хабов» (Cole et al., 2013), узлов, перенаправляющих ресурсы между модулями сообразно требованиям текущей задачи. Ни чисто глобальная интеграция, ни чисто локальная специализация по отдельности максимальной когнитивной эффективности не дают — её обеспечивает именно их баланс.

Скорее, критична оптимальная пропорция: избыточная синхронизация локальных цепей может так же мешать работе, как и недостаточная координация между отдалёнными областями. Это согласовывается с представлениями о динамическом перестроении функциональных сетей мозга (Shine, 2019), согласно которым для разных когнитивных операций требуется смещаться по континууму «сегрегация–интеграция» в оптимальную точку баланса, обеспечивающую как точность, так и быстроту когнитивного выполнения задачи.

В исследовании был выявлен небольшой набор процессов, общих для обеих когнитивных способностей, который, вероятно, связан с базовыми

принципами работы мозга. Они могут быть связаны с режимом работы мозга по умолчанию и обеспечивать общую основу для отдельных когнитивных способностей и общего фактора интеллекта. Этот вывод резонирует с понятием общей инфраструктуры, лежащей в основе когнитивной обработки (Krienen, Yeo, Buckner, 2014; Mill, Ito, Cole, 2017; Sadaghiani, Wirsich, 2020).

Наши результаты также показывают, что рабочая память зависит от тех же процессов, которые лежат в основе невербального интеллекта (Clark, Lawlor-Savage, Goghari, 2017; Shipstead, Harrison, Engle, 2016; Unsworth et al., 2014). Это предполагает, что рабочая память и невербальный интеллект могут разделять общие нейронные механизмы, согласуясь с теорией перекрытия процессов (Kovacs, Conway, 2016). Данная теория предполагает, что общий фактор когнитивных способностей, или «g», опирается на перекрытие когнитивных процессов. Наличие стабильного ядра процессов, наряду с гибкой периферией, уникальной для каждой когнитивной функции, может указывать на то, что когнитивные способности индивида зависят от перенастройки этих периферийных процессов вокруг центральной динамики сети. Эта концептуальная модель подчеркивает взаимозависимость основных и периферийных процессов в определении когнитивной производительности, что является ключевым для понимания источников индивидуальных различий в когнитивных способностях.

3.4 Роль слабых функциональных связей в индивидуальных различиях когнитивных способностей

Основные положения, представленные в настоящей главе, изложены в публикации (Adamovich et al., 2024)

3.4.1 Связь когнитивных характеристик с топологией функциональной связности мозга на более низких порогах

В главе рассматриваются дополнительные связи между топологией мозговой сети и производительностью в задачах Стернберга и Фланкера при включении более слабых связей в сеть.

Анализ полученных значений регрессионных коэффициентов (см. таблицу 15 для значений точности и таблицу 16 для времени ответа) указывает на то, что включение более слабых связей в сеть приводит к появлению дополнительных связей метрик топологии сетей с когнитивными характеристиками. Во время выполнения задачи этот эффект особенно заметен в задании Стернберга и во времени реакции задания Фланкера. Точность выполнения задания Фланкера показывает отдельные дополнительные ассоциации. В задании Стернберга повышенная точность связана со сниженным коэффициентом кластеризации во всех частотных диапазонах во время фазы запоминания, что указывает на уменьшенную локальную взаимосвязанность. Кроме того, увеличение модульности и коэффициента «богатого клуба» в тета-диапазоне, а также снижение индекса участия в том же диапазоне также ассоциируются с более высокой точностью. В низком бета-диапазоне точность связана с повышенной модулярностью и связностью «богатого клуба» во время запоминания. Время реакции коррелирует с модулярностью сети и индексом участия в альфа-диапазоне во время запоминания, а также со средней длиной пути в тета-диапазоне и

модулярностью в высоком бета-диапазоне. В задании Фланкера более высокая точность связана с более низким коэффициентом кластеризации в тета- и альфа-диапазонах, а также с связностью «богатого клуба» в альфа- и высоком бета-диапазонах. При рассмотрении времени реакции появляются новые ассоциации с центральностью узлов (центральностью посредничества) в тета-, альфа- и низком бета-диапазонах, а также с практически всеми измеренными сетевыми метриками в низком бета-диапазоне.

Таблица 15. Значения среднего и стандартного отклонения распределения регрессионных коэффициентов связи между метриками топологии сетей функциональной связности и точностью в соответствующей задаче на уровне порога 0.5. Значимые коэффициенты отмечены жирным шрифтом. (Adamovich et al., 2024)

Задача	Метрика топологии	Тета- (4-8Гц)	Альфа (8-13Гц)	Нижняя Бета- (13-20Гц)	Верхняя Бета- (20-30Гц)
Стернберг (Запоминание)	Средняя Длина Пути	-0.027\ 0.088	-0.017\ 0.083	0.117\ 0.078	0.12\ 0.081
	Коэффициент кластеризации	-0.265 \ 0.086	-0.13 \ 0.068	-0.168 \ 0.06	-0.131 \ 0.064
	Коэффициент участия	-0.231 \ 0.104	-0.154\ 0.108	-0.012\ 0.1	0.088\ 0.108
	Модулярность	0.198 \ 0.081	0.12\ 0.079	0.11 \ 0.066	0.038\ 0.072
	Центральность по посредничеству	-0.002\ 0.042	-0.033\ 0.038	0.056\ 0.039	0.03\ 0.042
	Центральность по собственному вектору	-0.005\ 0.054	0.06\ 0.039	-0.015\ 0.035	-0.066 \ 0.037
	Коэффициент богатого клуба	0.167 \ 0.079	0.124 \ 0.066	0.12 \ 0.051	0.066\ 0.058
Стернберг (Воспр.)	Средняя Длина Пути	0.018\ 0.07	0.012\ 0.08	0.138\ 0.084	0.044\ 0.083
	Коэффициент кластеризации	-0.046\ 0.075	-0.1\ 0.076	-0.022\ 0.07	-0.073\ 0.075
	Коэффициент участия	-0.075\ 0.117	-0.063\ 0.109	0.195\ 0.126	-0.07\ 0.125
	Модулярность	0.067\ 0.09	0.19\ 0.086	-0.157 \ 0.092	-0.008\ 0.092
	Центральность по посредничеству	-0.017\ 0.053	0.031\ 0.04	-0.002\ 0.041	0.071\ 0.047
	Центральность по собственному вектору	-0.081 \ 0.047	-0.024\ 0.035	-0.028\ 0.034	0.006\ 0.038
	Коэффициент богатого клуба	0.009\ 0.07	-0.029\ 0.065	-0.055\ 0.063	0.031\ 0.064
Фланкер	Средняя Длина Пути	0.08\ 0.072	0.08\ 0.067	0.056\ 0.061	0.049\ 0.07
	Коэффициент кластеризации	-0.147 \ 0.077	-0.175 \ 0.072	0.017\ 0.065	-0.03\ 0.065
	Коэффициент участия	0.12\ 0.095	0.033\ 0.089	0.03\ 0.073	-0.036\ 0.088
	Модулярность	-0.082\ 0.089	0.019\ 0.072	-0.047\ 0.058	0.002\ 0.063
	Центральность по посредничеству	0.027\ 0.036	0.025\ 0.04	0.003\ 0.04	0.001\ 0.033
	Центральность по собственному вектору	-0.071\ 0.047	0.005\ 0.035	-0.038\ 0.028	0.013\ 0.03
	Коэффициент богатого клуба	-0.003\ 0.065	0.105 \ 0.052	0.064\ 0.053	0.107 \ 0.053

Примечание: Воспр. – Воспроизведение. Среднее и стандартное отклонение даны в форме: среднее\стд.

Таблица 16. Значения среднего и стандартного отклонения распределения регрессионных коэффициентов связи между метриками топологии сетей функциональной связности во время выполнения задачи и временем ответа в соответствующей задаче на уровне порога 0.5. Значимые коэффициенты отмечены жирным шрифтом. (Adamovich et al., 2024)

Задача	Метрика топологии	Тета- (4-8Гц)	Альфа (8-13Гц)	Нижняя Бета- (13-20Гц)	Верхняя Бета- (20-30Гц)
Стернберг (Запоминание)	Средняя Длина Пути	-0.106\ 0.08	-0.047\ 0.074	-0.016\ 0.071	-0.057\ 0.075
	Коэффициент кластеризации	-0.041\ 0.088	0.049\ 0.083	-0.13 0.065	-0.102\ 0.077
	Коэффициент участия	-0.019\ 0.111	0.207 0.111	0.006\ 0.096	0.005\ 0.099
	Модулярность	-0.066\ 0.099	-0.221 0.088	-0.066\ 0.077	-0.103\ 0.073
	Центральность по посредничеству	-0.012\ 0.04	-0.045\ 0.037	-0.003\ 0.039	-0.023\ 0.041
	Центральность по собственному вектору	0.065\ 0.056	-0.007\ 0.037	-0.041\ 0.038	-0.024\ 0.036
	Коэффициент богатого клуба	0.05\ 0.087	-0.082\ 0.071	-0.015\ 0.056	-0.023\ 0.061
Стернберг (Воспр.)	Средняя Длина Пути	-0.159 0.077	-0.038\ 0.072	-0.125\ 0.085	-0.101\ 0.08
	Коэффициент кластеризации	0.05\ 0.095	-0.263 0.087	-0.004\ 0.085	-0.138\ 0.089
	Коэффициент участия	-0.086\ 0.149	-0.117\ 0.106	-0.166\ 0.122	-0.242\ 0.15
	Модулярность	0.067\ 0.127	0.128\ 0.093	0.087\ 0.092	0.209 0.118
	Центральность по посредничеству	0.022\ 0.053	0.047\ 0.047	0.02\ 0.038	0.015\ 0.041
	Центральность по собственному вектору	0.047\ 0.044	-0.044\ 0.033	-0.01\ 0.037	0.028\ 0.037
	Коэффициент богатого клуба	-0.085\ 0.074	0.125 0.066	-0.04\ 0.073	0.09\ 0.074
Фланкер	Средняя Длина Пути	-0.022\ 0.083	0.003\ 0.09	-0.023\ 0.078	-0.039\ 0.079
	Коэффициент кластеризации	-0.027\ 0.08	0.005\ 0.077	0.303 0.075	0.167 0.074
	Коэффициент участия	-0.157\ 0.119	-0.136\ 0.133	0.255 0.102	0.052\ 0.104
	Модулярность	0.101\ 0.092	0.078\ 0.102	-0.255 0.073	-0.093\ 0.076
	Центральность по посредничеству	0.108 0.05	0.131 0.062	-0.118 0.072	-0.001\ 0.07
	Центральность по собственному вектору	0.016\ 0.053	0.03\ 0.044	-0.014\ 0.031	-0.024\ 0.04
	Коэффициент богатого клуба	0.09\ 0.078	0.059\ 0.068	-0.172 0.057	-0.079\ 0.062

Примечание: Воспр. – Воспроизведение. Среднее и стандартное отклонение даны в форме: среднее\стд.

В состоянии покоя (таблица 17 для точности и 18 для времени ответа) увеличение точности выполнения задания Фланкера связано только с повышенной модулярностью в тета-диапазоне частот. И наоборот, на время ответа влияет увеличение средней длины пути в альфа- и обоих бета-диапазонах, а также более высокие коэффициенты участия в альфа- и нижнем бета-диапазонах. Предикторы точности в задаче Стернберга более разрозненны: более высокая точность связана с меньшей средней длиной пути в нижнем бета-диапазоне, более высоким коэффициентом кластеризации в высоком бета-диапазоне и более высокой собственной центральностью в альфа-диапазоне. Время реакции в задаче Стернберга связано только с уменьшением коэффициента кластеризации в тета-диапазоне частот.

Таблица 17. Значения среднего и стандартного отклонения распределения регрессионных коэффициентов связи между метриками топологии сетей функциональной связности состояния покоя и точностью в соответствующей задаче на уровне порога 0.5. Значимые коэффициенты отмечены жирным шрифтом (Adamovich et al., 2024)

Задача	Метрика топологии	Тета- (4-8Гц)	Альфа (8-13Гц)	Нижняя Бета- (13-20Гц)	Верхняя Бета- (20-30Гц)
Стернберг	Средняя Длина Пути	-0.003\ 0.078	-0.048\ 0.074	-0.158 \ 0.07	-0.051\ 0.071
	Коэффициент кластеризации	0.015\ 0.085	0.023\ 0.08	0.085\ 0.081	0.151 \ 0.067
	Коэффициент участия	0.055\ 0.115	-0.024\ 0.104	-0.119\ 0.099	0.05\ 0.096
	Модулярность	-0.051\ 0.096	0.025\ 0.093	-0.018\ 0.07	-0.099\ 0.066
	Центральность по посредничеству	0.018\ 0.046	-0.021\ 0.046	-0.022\ 0.034	0.022\ 0.039
	Центральность по собственному вектору	-0.021\ 0.067	0.09 \ 0.047	-0.029\ 0.04	0.018\ 0.038
	Коэффициент богатого клуба	0.009\ 0.081	0.06\ 0.071	-0.013\ 0.075	-0.073\ 0.055
Фланкер	Средняя Длина Пути	0.089\ 0.079	0.095\ 0.076	0.085\ 0.068	0.001\ 0.073
	Коэффициент кластеризации	-0.041\ 0.079	0.037\ 0.069	0.037\ 0.069	0.019\ 0.072
	Коэффициент участия	-0.064\ 0.097	0.066\ 0.085	0.039\ 0.084	-0.105\ 0.09
	Модулярность	0.142 \ 0.074	-0.008\ 0.067	-0.038\ 0.067	0.029\ 0.065
	Центральность по посредничеству	0.025\ 0.052	-0.057\ 0.046	-0.022\ 0.031	-0.006\ 0.037
	Центральность по собственному вектору	-0.001\ 0.057	0.046\ 0.038	-0.025\ 0.034	0.014\ 0.031
	Коэффициент богатого клуба	0.048\ 0.074	0.058\ 0.056	0.012\ 0.062	0.048\ 0.057

Примечание: Среднее и стандартное отклонение даны в форме: среднее\стд.

Таблица 18. Значения среднего и стандартного отклонения распределения регрессионных коэффициентов связи между метриками топологии сетей функциональной связности состояния покоя и временем ответа в соответствующей задаче на уровне порога 0.5. Значимые коэффициенты отмечены жирным шрифтом. (Adamovich et al., 2024)

Задача	Метрика топологии	Тета- (4-8Гц)	Альфа (8-13Гц)	Нижняя Бета- (13-20Гц)	Верхняя Бета- (20-30Гц)
Стернберг	Средняя Длина Пути	0.097\ 0.081	0.014\ 0.08	0.105\ 0.066	0.042\ 0.076
	Коэффициент кластеризации	-0.16 \ 0.09	-0.117\ 0.075	-0.123\ 0.074	-0.079\ 0.069
	Коэффициент участия	0.164\ 0.102	0.045\ 0.099	0.104\ 0.088	0.033\ 0.11
	Модулярность	0.001\ 0.085	0.022\ 0.084	0.075\ 0.071	0.066\ 0.073
	Центральность по посредничеству	0.008\ 0.041	0.017\ 0.042	-0.003\ 0.042	0.012\ 0.04
	Центральность по собственному вектору	0.013\ 0.063	0.01\ 0.047	-0.028\ 0.039	-0.047\ 0.038
	Коэффициент богатого клуба	0.049\ 0.087	0.063\ 0.066	-0.045\ 0.066	-0.081\ 0.057
Фланкер	Средняя Длина Пути	0.084\ 0.071	0.132 \ 0.067	0.226 \ 0.067	0.154 \ 0.063
	Коэффициент кластеризации	0.048\ 0.086	0.122\ 0.082	-0.022\ 0.074	0.016\ 0.075
	Коэффициент участия	0.1\ 0.111	0.203 \ 0.122	0.221 \ 0.107	0.109\ 0.087
	Модулярность	-0.034\ 0.102	-0.138\ 0.119	-0.046\ 0.086	-0.023\ 0.073
	Центральность по посредничеству	-0.077\ 0.059	-0.024\ 0.072	-0.002\ 0.048	0.003\ 0.055
	Центральность по собственному вектору	0.09\ 0.065	0.001\ 0.046	-0.009\ 0.037	0.033\ 0.034
	Коэффициент богатого клуба	0.034\ 0.081	-0.053\ 0.07	-0.061\ 0.063	-0.04\ 0.056

Примечание: Среднее и стандартное отклонение даны в форме: среднее\стд.

Реконфигурация между состоянием покоя и выполнением когнитивной задачи (Таблица 19 для точности и таблица 20 для времени ответа) выявляет более широкий спектр ассоциаций с когнитивными показателями. В частности, точность выполнения задания Фланкера и время реакции в задании Стернберга связаны с ограниченным числом характеристик сети: для задания Стернберга время реакции связано с коэффициентом кластеризации в тета-диапазоне и модулярностью в альфа- и высоком бета-диапазонах. В отличие от этого, точность выполнения задания Стернберга и время реакции в задании Фланкера демонстрируют более широкий диапазон ассоциаций с реконфигурацией сети и поведенческими результатами. Точность выполнения задания Стернберга связана с рядом сетевых метрик, включая более короткую среднюю длину пути в низком бета-диапазоне, коэффициенты кластеризации во всех тета- и бета-диапазонах, центральность собственных векторов как в альфа-, так и в высоком бета-диапазонах, модулярность и коэффициенты участия в тета-диапазоне, а также коэффициенты участия и «богатого клуба» в низком бета-диапазоне. Тем временем, время реакции в задании Фланкера связано с уменьшением средней длины пути во всех частотных диапазонах, увеличением центральности посредничества в тета- и альфа-диапазонах, повышением коэффициента кластеризации в низком бета-диапазоне и снижением индекса участия в альфа-диапазоне.

Таблица 19. Значения среднего и стандартного отклонения распределения регрессионных коэффициентов связи между связью между реконfigurацией сетей функциональной связности и точностью в соответствующей задаче на уровне порога 0.5. Значимые коэффициенты отмечены жирным шрифтом. (Adamovich et al., 2024)

Задача	Метрика топологии	Тета- (4-8Гц)	Альфа (8-13Гц)	Нижняя Бета- (13-20Гц)	Верхняя Бета- (20-30Гц)
Стернберг (Запоминание)	Средняя Длина Пути	-0.03\ 0.066	0.005\ 0.058	0.09 \ 0.053	0.049\ 0.057
	Коэффициент кластеризации	-0.166 \ 0.066	-0.077\ 0.058	-0.158 \ 0.058	-0.145 \ 0.056
	Коэффициент участия	-0.158 \ 0.083	-0.062\ 0.073	0.038\ 0.07	0.037\ 0.072
	Модулярность	0.167 \ 0.079	0.045\ 0.07	0.088\ 0.06	0.06\ 0.061
	Центральность по посредничеству	-0.008\ 0.041	-0.03\ 0.036	0.048\ 0.034	-0.002\ 0.034
	Центральность по собственному вектору	-0.008\ 0.054	0.014\ 0.041	0.013\ 0.037	-0.068 \ 0.033
	Коэффициент богатого клуба	0.082\ 0.068	0.056\ 0.063	0.101 \ 0.057	0.071\ 0.056
Стернберг (Воспр.)	Средняя Длина Пути	0.006\ 0.055	0.007\ 0.054	0.11 \ 0.055	0.036\ 0.052
	Коэффициент кластеризации	-0.043\ 0.064	-0.053\ 0.068	-0.05\ 0.065	-0.131 \ 0.064
	Коэффициент участия	-0.073\ 0.076	-0.014\ 0.07	0.128 \ 0.075	-0.068\ 0.071
	Модулярность	0.069\ 0.069	-0.024\ 0.074	-0.082\ 0.068	0.054\ 0.065
	Центральность по посредничеству	-0.006\ 0.051	0.021\ 0.039	0.021\ 0.035	0.019\ 0.034
	Центральность по собственному вектору	-0.061\ 0.048	-0.074 \ 0.039	-0.008\ 0.038	-0.003\ 0.039
	Коэффициент богатого клуба	-0.006\ 0.058	-0.08\ 0.063	-0.042\ 0.06	0.072\ 0.055
Фланкер	Средняя Длина Пути	-0.039\ 0.057	-0.052\ 0.055	-0.031\ 0.048	-0.003\ 0.053
	Коэффициент кластеризации	-0.061\ 0.057	-0.104 \ 0.053	-0.003\ 0.055	-0.013\ 0.054
	Коэффициент участия	0.083\ 0.07	-0.014\ 0.056	-0.011\ 0.05	0.028\ 0.056
	Модулярность	-0.121\ 0.073	0.014\ 0.055	-0.001\ 0.05	-0.025\ 0.05
	Центральность по посредничеству	-0.007\ 0.044	0.041\ 0.038	0.016\ 0.031	0.012\ 0.031
	Центральность по собственному вектору	-0.058\ 0.045	-0.025\ 0.032	-0.016\ 0.027	-0.004\ 0.027
	Коэффициент богатого клуба	-0.053\ 0.057	0.015\ 0.044	0.02\ 0.053	0.025\ 0.048

Примечание: Воспр. – Воспроизведение. Среднее и стандартное отклонение даны в форме: среднее\стд.

Таблица 20. Значения среднего и стандартного отклонения распределения регрессионных коэффициентов связи между связью между реконfigurацией сетей функциональной связности во время выполнения задачи и временем ответа в соответствующей задаче на уровне порога 0.5. Значимые коэффициенты отмечены жирным шрифтом. (Adamovich et al., 2024)

Задача	Метрика топологии	Тета- (4-8Гц)	Альфа (8-13Гц)	Нижняя Бета- (13-20Гц)	Верхняя Бета- (20-30Гц)
Стернберг (Запоминание)	Средняя Длина Пути	-0.009\ 0.07	0.007\ 0.066	-0.014\ 0.06	0.006\ 0.066
	Коэффициент кластеризации	0.077\ 0.07	0.078\ 0.065	-0.01\ 0.061	-0.027\ 0.061
	Коэффициент участия	-0.075\ 0.086	0.083\ 0.072	-0.044\ 0.066	-0.001\ 0.072
	Модулярность	-0.029\ 0.085	-0.147\ 0.071	-0.093\ 0.069	-0.113\ 0.062
	Центральность по посредничеству	-0.012\ 0.038	-0.045\ 0.037	-0.009\ 0.038	-0.03\ 0.037
	Центральность по собственному вектору	0.036\ 0.052	-0.027\ 0.041	-0.019\ 0.039	0.009\ 0.038
	Коэффициент богатого клуба	-0.012\ 0.076	-0.095\ 0.066	-0.029\ 0.058	0.005\ 0.058
Стернберг (Воспр.)	Средняя Длина Пути	-0.044\ 0.077	0.009\ 0.066	-0.036\ 0.06	-0.016\ 0.059
	Коэффициент кластеризации	0.132\ 0.076	-0.068\ 0.069	0.072\ 0.071	-0.024\ 0.064
	Коэффициент участия	-0.113\ 0.093	-0.081\ 0.068	-0.111\ 0.071	-0.105\ 0.084
	Модулярность	0.056\ 0.091	0.059\ 0.069	-0.002\ 0.067	0.061\ 0.077
	Центральность по посредничеству	-0.007\ 0.048	0.007\ 0.041	0.004\ 0.035	-0.012\ 0.036
	Центральность по собственному вектору	0.038\ 0.046	-0.058\ 0.037	0\ 0.042	0.041\ 0.038
	Коэффициент богатого клуба	-0.079\ 0.066	0.01\ 0.063	-0.041\ 0.061	0.072\ 0.058
Фланкер	Средняя Длина Пути	-0.085\ 0.048	-0.089\ 0.046	-0.107\ 0.047	-0.097\ 0.048
	Коэффициент кластеризации	-0.03\ 0.055	-0.033\ 0.058	0.172\ 0.061	0.096\ 0.061
	Коэффициент участия	-0.124\ 0.08	-0.137\ 0.078	-0.015\ 0.066	-0.037\ 0.065
	Модулярность	0.089\ 0.078	0.1\ 0.08	-0.093\ 0.063	-0.036\ 0.058
	Центральность по посредничеству	0.116\ 0.054	0.093\ 0.057	-0.059\ 0.05	-0.005\ 0.057
	Центральность по собственному вектору	-0.055\ 0.052	0.009\ 0.04	-0.008\ 0.033	-0.029\ 0.036
	Коэффициент богатого клуба	0.013\ 0.064	0.034\ 0.05	-0.077\ 0.051	-0.032\ 0.049

Примечание: Воспр. – Воспроизведение. Среднее и стандартное отклонение даны в форме: среднее\стд.

3.4.2 Заключение

По результатам анализа можно сформулировать следующие выводы:

1. Включение относительно слабых связей в анализ выявляет дополнительные ассоциации между топологией сети и когнитивными показателями, которые не обнаруживаются при работе только с сильными рёбрами.
2. В задаче Стернберга слабые связи существенны для интеграции информации, процессов запоминания и извлечения, а также для реконфигурации сети при переходе от покоя к выполнению задачи.
3. В задаче Фланкера слабые связи сопряжены с распределённой межрегиональной коммуникацией и гибким перераспределением ресурсов, обеспечивающими тормозной контроль и скорость обработки.

Слабые связи следует рассматривать не как шумовой фон, а как функционально значимый компонент сети: именно они поддерживают межмодульную коммуникацию, устойчивость и гибкость когнитивной системы.

Слабые связи играют заметную роль в когнитивных процессах, стоящих за выполнением задач Фланкера и Стернберга, — и конкретный характер этой роли различается между задачами. Слабые связи участвуют в когнитивных процессах, лежащих в основе выполнения задач Фланкера и Стернберга, — и характер этого участия различается от задачи к задаче. При включении слабых связей в анализ обнаруживаются устойчивые ассоциации с поведенческими показателями, которых не видно, если ограничиться только сильными рёбрами. Получается, что в поддержании определенного уровня когнитивных способностей задействована вся сеть, а не только её наиболее выраженный каркас.

В задаче Стернберга длины путей и реконфигурация сети при переходе от покоя к задаче связаны с точностью: интеграция информации между регионами — в том числе за счёт слабых связей — оказывается критичной для

кодирования и извлечения материала из памяти (Cohen, D'Esposito, 2016; Wang et al., 2021). Обратную сторону показывает отрицательная ассоциация коэффициента кластеризации на фазе запоминания со слабыми связями во всех частотных диапазонах: избыточно сегрегированная сеть хуже удерживает информацию, потому что опирается на локальную обработку за счёт глобальной интеграции. Существенной оказывается и модулярность — её связь с фазой запоминания означает, что формирование следа памяти требует баланса между сегрегацией и интеграцией, и именно слабые связи помогают этот баланс удерживать.

В задаче Фланкера положительная ассоциация центральности по собственным векторам со временем реакции указывает на функциональную значимость слабо связанных узлов: они способны работать фильтрами информации — отсекают шум в коммуникационных путях и тем самым влияют на скорость обработки. На общем уровне слабые связи поддерживают распределённую межрегиональную коммуникацию, необходимую интегративным механизмам тормозного контроля, и открывают возможность быстро перераспределять когнитивные ресурсы по сети — в этом и состоит основа гибкого подавления нерелевантных в контексте задачи стимулов (Vertolero et al., 2018). В задаче Стернберга похожий механизм, по-видимому, обслуживает удержание и преобразование информации на коротких интервалах: слабые связи открывают временные каналы между регионами, которые в покое взаимодействуют минимально, но должны координироваться на фазах запоминания и извлечения (Santarnecchi et al., 2014). Распределение нагрузки по всей сети — в противовес концентрации на ограниченном наборе сильных связей — согласуется с представлением о роли слабых связей в стабильности и гибкости нейронных сетей (Pajevic, Plenz, 2012). Дополнительные маршруты передачи сигнала повышают устойчивость сети к локальным сбоям: когнитивная функция сохраняется даже при нарушениях в отдельных элементах (Liu et al., 2022; Nassi, Callaway, 2009). Такая

избыточность особенно ценна в задачах с высокой нагрузкой, где требуется надёжность межрегиональной передачи.

Эти ассоциации ставят принципиальный вопрос о природе слабых связей. Прежнее представление о них как о «шуме» или случайных флуктуациях плохо совмещается с тем, что именно слабые связи устойчиво связаны с поведенческими показателями, — то есть функционально значимы; это согласуется и с данными об их вкладе в устойчивость и адаптивность мозговых сетей (Civier et al., 2019; Garrison et al., 2015). Полученная картина прямо перекликается с принципом «силы слабых связей» Грановеттера: множество слабых рёбер сшивает между собой кластеры сети, препятствует изоляции модулей и обеспечивает распространение информации по всему мозгу (Granovetter, 1973; Pajevic, Plenz, 2012). Когнитивная эффективность, таким образом, опирается не только на прочный «скелет» из сильных соединений, но и на широкую периферию более слабых взаимодействий.

На теоретическом уровне это означает известный компромисс между коммуникационной эффективностью и энергетическими затратами: для поддержания высокой интеграции сеть может нести избыточное множество связей разной силы, и плата за это — повышенные энергетические издержки ради устойчивости и полноты межобластной коммуникации (Bullmore, Sporns, 2012). Более затратная энергетически сеть оказывается, вопреки интуиции, более гибкой и продуктивной — именно потому, что поддерживает избыточную, но необходимую для сложной когнитивной деятельности связность. При объяснении индивидуальных различий в когнитивных способностях, таким образом, необходимо учитывать всю топологию функциональных сетей — от сильных до слабых взаимодействий. Только в этом случае картина нейронных оснований интеллекта и других высших функций оказывается содержательной.

Более затратная в энергетическом отношении сеть оказывается парадоксальным образом более гибкой и продуктивной — именно потому, что

поддерживает избыточную, но необходимую для сложной когниции связность. При объяснении индивидуальных различий в когнитивных способностях необходимо учитывать всю топологию функциональных сетей — от сильных до слабых взаимодействий, — что даёт более полную картину нейронных оснований интеллекта и других высших функций.

ВЫВОДЫ

На основании результатов исследования можно сделать следующие выводы:

1. Процедура определения порога напрямую влияет на значения топологических метрик функциональных сетей, однако устоявшихся методических рекомендаций для её выбора не существует — это затрудняет сравнение результатов разных исследований и препятствует накоплению воспроизводимого знания в области.
2. Даже близкие значения порога дают различающиеся топологические структуры — вплоть до противоположных выводов о наличии или направлении экспериментального эффекта.
3. Необходим пересмотр методических подходов: анализ на нескольких порогах одновременно, учёт индивидуальных различий, оценка множества аналитических сценариев и валидация на независимых выборках.
4. Топологические характеристики функциональной связности мозга существенно зависят от текущего когнитивного состояния и отражают его специализированную сетевую организацию.
5. Невербальный интеллект тесно ассоциирован с длиной пути в альфа-диапазоне в состоянии покоя.
6. Рабочая память (задача Стернберга) ассоциирована с длиной пути, модулярностью, коэффициентом участия и центральностью в тета-, альфа- и бета-диапазонах в ходе выполнения задачи, а также с коэффициентом кластеризации, центральностью и коэффициентом «богатого клуба» в тета-, альфа- и высоком бета-диапазонах в состоянии покоя. Когнитивный тормозной контроль (задача Фланкера) ассоциирован преимущественно с коэффициентом кластеризации и

центральностью в тета-, альфа- и бета-диапазонах — как в задаче, так и в покое.

7. Изменения топологии между покоем и выполнением задачи различаются по типу задачи. Для рабочей памяти это изменения коэффициента кластеризации в тета-, альфа- и бета-диапазонах, а также центральности, модулярности и коэффициента участия в тета-диапазоне. Для когнитивного тормозного контроля — изменения длины пути и центральности в альфа-, бета- и тета-диапазонах, а также коэффициента «богатого клуба» в альфа- и нижнем бета-диапазонах. Это согласуется с тем, что рабочая память требует быстрой перестройки сети, тогда как тормозной контроль сильнее опирается на её базовую архитектуру.
8. Паттерны ассоциаций с точностью и со временем ответа в двух задачах также расходятся — это указывает на различия в нейрофизиологической основе успешности и скорости когнитивных процессов.
9. При всех различиях между паттернами ассоциаций топологических метрик с когнитивными показателями их частичное пересечение указывает на существование «ядра» функциональных процессов когнитивной деятельности.
10. Ассоциации с когнитивными показателями обнаруживаются не только при учёте сильных связей, но и при включении в анализ слабых. Такие ассоциации зафиксированы для всех метрик топологии во всех исследованных частотных диапазонах; слабые связи, по-видимому, способствуют межрегиональной интеграции информации и фильтрации шума.

Процедура выбора порога напрямую формирует значения топологических метрик функциональной связности и — через них — финальные содержательные выводы. Глобальные метрики систематически зависят от плотности сети, а значит, даже небольшое смещение порога

способно менять оценки показателей и, в ряде случаев, приводить к противоположным заключениям об экспериментальных эффектах. Это ограничивает сопоставимость результатов между исследованиями и требует более содержательного подхода к выбору параметров построения сети.

Анализ соотношения функциональной связности с когнитивными способностями показал: метрики сетевой организации, особенно в альфа-диапазоне, устойчиво связаны с показателями невербального интеллекта. Интегративные характеристики сети, таким образом, могут рассматриваться в качестве одной из нейрофизиологических основ индивидуальных различий в когнитивной эффективности.

Сопоставление состояния покоя и выполнения когнитивных задач обнаружило функционально специфичные паттерны перестройки топологии. Рабочая память связывается с усиленной интеграцией и распределённой организацией взаимодействий; когнитивный тормозной контроль, напротив, — с более сегрегированными конфигурациями, обеспечивающими селективность обработки и подавление интерференции. Режим сетевой организации, следовательно, не универсален и подстраивается под специфику задачи.

Отдельную значимость приобретает динамическое измерение функциональной связности. Реконфигурация сетей при переходе от покоя к задаче носит систематический и когнитивно-специфичный характер — при анализе сетевой организации необходимо учитывать не только её статические характеристики, но и механизмы перехода между конфигурациями.

Особого внимания заслуживают данные о роли слабых связей. Их включение в анализ открывает дополнительные ассоциации с когнитивными показателями; их исключение, напротив, скрывает часть существенной информации о структуре сети. Слабые взаимодействия — это не фоновый шум, а функционально важный компонент организации, поддерживающий межмодульную интеграцию и гибкость когнитивной системы.

В совокупности полученные данные уточняют роль отдельных параметров функциональной сетевой организации в обеспечении когнитивной деятельности и одновременно позволяют вписать эти параметры в более широкий теоретический контекст. Индивидуальные различия в когнитивных способностях не сводятся к отдельным изолированным показателям — они отражают особенности организации распределённой системы взаимодействий, включающей как устойчивые структурные характеристики, так и динамические механизмы перестройки. В этом прочтении когнитивная система выступает как сетевая архитектура, задающая условия переработки информации и во многом определяющая когнитивную продуктивность.

Полученные результаты позволяют рассматривать индивидуальные различия в когнитивных способностях как различия в организации распределённой обработки информации. Интеллект, рабочая память и когнитивный тормозной контроль предстают не как полностью автономные способности, а как частично перекрывающиеся варианты функционирования единой когнитивной системы. Эта система включает общий организационный компонент, потенциально обеспечивающий удержание целей, согласование операций и регуляцию хода деятельности, а также более частные механизмы, связанные со спецификой селекции, удержания и преобразования информации. В таком контексте нейрофизиологический анализ функциональной сетевой организации мозга может рассматриваться не как поиск локальных «субстратов» отдельных функций, а как реконструкция архитектуры когнитивной системы, задающей условия успешности познавательной деятельности (Bassett, Sporns, 2017; Bullmore, Sporns, 2009).

Наиболее отчётливо эта логика проявляется в результатах, связанных с невербальным интеллектом. Обнаруженная связь интеллектуальных показателей с глобальными характеристиками функциональной сети, в том числе с признаками более интегрированной и распределённой организации межобластного взаимодействия, согласуется с нейросетевой теорией

интеллекта, согласно которой общий интеллект определяется не свойствами одной анатомической структуры, а особенностями топологии сети и её способностью интегрировать распределённые источники информации в условиях меняющихся когнитивных требований (Barbey, 2018). Существенно, что наиболее устойчивая связь была выявлена в альфа-диапазоне. Современные представления рассматривают альфа-активность как важный механизм селективного торможения, нисходящей регуляции переработки и координации крупномасштабных взаимодействий (Klimesch, 2012; Klimesch, Sauseng, Hanslmayr, 2007; Palva, Palva, 2011). В этом смысле интеллект может интерпретироваться прежде всего как характеристика системной организации: чем более согласованно выстроен обмен между специализированными подсистемами, тем выше потенциал решения новых и сложных задач.

Выявленная связь интеллекта с более интегрированной и частично избыточной организацией сети требует соотнесения с гипотезой нейрональной эффективности. В классической формулировке эта гипотеза связывает более высокий интеллект с меньшими энергетическими затратами при решении задач, то есть с более экономичным использованием нейронных ресурсов (Haier et al., 1988), что может вступать в противоречие с представлением о когнитивно значимой избыточности связей в мозге. В сетевой перспективе когнитивная эффективность трактуется не просто как минимизация текущих затрат, а как оптимальная организация распределённой системы, способной к гибкой перестройке. Хотя гипотеза нейрональной эффективности традиционно опирается на показатели локальной активации и энергетической экономичности, это не вступает в прямое противоречие с наличием плотной или избыточной архитектуры связей. Такая избыточность, несмотря на потенциальные метаболические расходы, создаёт функциональный резерв, обеспечивающий устойчивость системы, рекомбинацию сетевых конфигураций и возможность включения дополнительных маршрутов обмена информацией при усложнении задач. Таким образом, локальная

экономичность и сетевая избыточность являются не взаимоисключающими, а комплементарными характеристиками, описывающими разные уровни и аспекты эффективности когнитивной системы.

Вместе с тем полученные результаты не сводятся к предположению о существовании единого недифференцированного механизма когнитивной успешности. Напротив, они указывают на сочетание общих и специфических компонентов когнитивной организации. Наиболее продуктивной представляется их интерпретация в русле теории перекрытия процессов, согласно которой положительные корреляции между различными когнитивными тестами обусловлены частичным наложением доменно-общих исполнительных процессов и более частных механизмов, вовлекаемых конкретной задачей (Kovacs, Conway, 2019). В приложении к настоящему исследованию это означает, что повторяющиеся сетевые характеристики, обнаруживаемые для разных когнитивных показателей, могут рассматриваться как индикаторы общего организационного компонента когнитивной системы, тогда как различия между сетевыми профилями отражают специфику отдельных форм обработки информации.

Существенно, что эта логика распространяется и на различие точности и времени ответа. Полученные данные позволяют рассматривать их не как взаимозаменяемые проявления одного и того же ресурса, а как различные поведенческие параметры выполнения задачи, опирающиеся по меньшей мере на частично различные механизмы организации обработки информации. Время ответа, по-видимому, в большей степени связано с эффективностью относительно устойчивых путей передачи информации, обеспечивающих координацию между центральными узлами функциональной сети, тогда как точность может быть чувствительнее к тем особенностям сетевой организации, которые обеспечивают селективность, устойчивость к интерференции и гибкую подстройку взаимодействий в соответствии с требованиями задачи. Такой вывод переводит обсуждение от

недифференцированной «эффективности» к более точному представлению о способности как системе частично перекрывающихся процессов.

Результаты, полученные для рабочей памяти и когнитивного тормозного контроля, хорошо соотносятся с современными моделями исполнительных функций. Более выраженная связь рабочей памяти с признаками глобальной интеграции и распределённой межобластной организации согласуется с представлениями о фронто-париетальных управляющих сетях и системе множественных требований как о механизмах, обеспечивающих удержание целей, согласование сложных операций и перераспределение ресурсов в зависимости от требований задачи (Cole et al., 2013; Cole et al., 2014; Duncan, 2010; Miller, Cohen, 2001). Когнитивный тормозной контроль, напротив, в большей степени связан с локальными характеристиками сетевой организации. Это не означает редукции когнитивного тормозного контроля к активности отдельных участков мозга; скорее, речь идёт о том, что для успешного подавления интерференции критична высокая селективность и функциональная обособленность тех взаимодействий, которые непосредственно участвуют в фильтрации конкурирующих репрезентаций. В этом контексте более выраженная локальная сегрегация может ограничивать распространение нерелевантной активации по сети и тем самым повышать эффективность когнитивного тормозного контроля. Соответственно, рабочая память и когнитивный тормозной контроль предстают не как эквивалентные выражения одного ресурса, а как разные режимы организации когнитивной деятельности: в одном случае приоритет имеет интеграция и поддержание информации, в другом — её селекция, ограничение и управление интерференцией.

Сопоставление состояния покоя и выполнения задачи также сохраняет существенное интерпретационное значение. Полученные данные позволяют рассматривать функциональную архитектуру покоя как базовую конфигурацию, задающую ресурсные и структурные ограничения

когнитивной системы, тогда как состояние выполнения задачи — как результат её частичной перестройки в соответствии с текущими требованиями. Такая трактовка соответствует представлению о том, что архитектура сети, вызванная задачей, формируется на основе внутренней архитектуры сети и включает как общие для разных задач, так и задачно-специфические изменения (Cole et al., 2014). В более широком теоретическом контексте это согласуется с системно-эволюционным подходом, согласно которому поведение реализуется через актуализацию функциональных систем, сформированных в ходе индивидуального опыта и включаемых в зависимости от условий задачи (Александров, 2009). В этом отношении различия между рабочей памятью и когнитивным тормозным контролем могут интерпретироваться как различия в способах использования общей сетевой архитектуры: в одном случае более существенна распределённая рекомбинация доступных ресурсов, в другом — опора на более стабильные и селективные взаимодействия.

Особое значение имеют результаты, связанные с учётом слабых связей и пороговой зависимостью сетевых эффектов. Они показывают, что когнитивно значимая организация сети не исчерпывается наиболее сильными и устойчивыми взаимодействиями. В этом отношении данные согласуются с работами, в которых слабые связи рассматриваются как важный механизм глобальной интеграции модульной системы и как средство связи между относительно автономными подсистемами (Barbey, 2018; Gallos, Makse, Sigman, 2012). Содержательно это позволяет предполагать, что слабые взаимодействия могут выполнять функцию дополнительных каналов межмодульной коммуникации, особенно значимых для гибких и вариативных форм переработки информации. Поэтому исключение слабых связей из анализа может приводить не просто к техническому упрощению графа, а к редукции тех свойств сети, которые имеют отношение к когнитивной гибкости. С этим непосредственно связана и выявленная зависимость

эффектов от порога построения сети: она подтверждает, что выбор способа репрезентации функциональных связей влияет не только на численные значения метрик, но и на теоретическую интерпретацию связи между сетевой организацией и когнитивными показателями (Garrison et al., 2015; Wijk van, Stam, Daffertshofer, 2010).

Таким образом, результаты исследования позволяют рассматривать когнитивные способности как свойства организации распределённой системы обработки информации, в которой сочетаются общий организационный компонент и более частные механизмы, обеспечивающие специфику отдельных когнитивных процессов. На нейрофизиологическом уровне это проявляется в различиях в параметрах интеграции, сегрегации и динамической реконфигурации функциональной сети, определяющих как общий уровень когнитивной эффективности, так и особенности выполнения отдельных задач.

В конечном счёте результаты исследования возвращают проблему когнитивных способностей к её собственно когнитивному содержанию: способности различаются не только по уровню успешности, но и по способу организации переработки информации, а параметры функциональной сети выступают индикаторами этой организации.

Вместе с тем интерпретация полученных результатов должна учитывать ряд ограничений. Прежде всего, выявляемые ассоциации между параметрами функциональных сетей и когнитивными показателями зависят от особенностей построения графов связности, включая выбор меры связности, способ определения порога и использование преимущественно агрегированных топологических метрик. Хотя в настоящем исследовании данная зависимость была специально проанализирована, она всё же ограничивает возможность однозначного описания тех структурных характеристик сети, которые непосредственно связаны с когнитивными способностями. Существенным ограничением является также опора анализа на квазистационарное представление сетевой организации и рассмотрение

отдельных частотных диапазонов, вследствие чего временная изменчивость сетевых состояний, кросс-частотная координация и динамика изменения сети были затронуты лишь косвенно. Кроме того, использование преимущественно интегральных показателей интеграции и сегрегации не позволяет в полной мере описать многомасштабную организацию сети на микро-, мезо- и макроуровнях, включая вклад отдельных связей, локальных конфигураций, модульной структуры и соотношения общего координирующего ядра и более специфической периферии. Наконец, применяемые меры функциональной связности фиксируют главным образом статистическую зависимость между сигналами и потому лишь опосредованно позволяют судить о механизмах переработки информации, а выявленные закономерности были получены на материале ограниченного круга когнитивных задач, что требует дальнейшей проверки их обобщаемости.

Среди возможных направлений продолжения работы наиболее содержательно нагруженными представляются три. Первое — более тонкое описание того, каким образом разные когнитивные функции реализованы во временном и частотном измерениях одновременно. Второе — анализ соотношения общих и специфических процессов в когнитивной деятельности, с выходом на вопрос о механизмах формирования g -фактора и на архитектуру сети в терминах общего ядра и функционально-специфической периферии. Третье — систематическое изучение индивидуальных различий в этих двух срезах: как именно временно-частотная сигнатура функций и баланс общего/специфического варьируют между испытуемыми и чем это объясняется.

Первое направление — временно-частотная специфика функций — напрямую вытекает из наших результатов. Мы видели, что задачи Стернберга и Фланкера вовлекают разные частотные диапазоны, а реконфигурация сети при переходе от покоя к задаче происходит по-разному в зависимости от типа когнитивной нагрузки. Однако применённые в настоящей работе методы

оперируют частотными полосами отдельно — как параллельными срезами одного и того же сигнала. Дальнейшее развитие этого направления предполагает два типа инструментария. Первый — многослойные (multilayer) и мультиплексные (multiplex) сетевые модели, в которых частотные диапазоны рассматриваются как слои единой сетевой архитектуры. Второй — меры кросс-частотной координации: phase-amplitude coupling, кросс-частотная когерентность и их производные, напрямую описывающие взаимодействие между диапазонами. В том же направлении работают спектральные подходы к анализу графов и топологический анализ данных: они дают доступ к модам сетевой организации, которые не считываются при отдельном рассмотрении частотных полос.

Второе направление — соотношение общих и специфических процессов — требует перехода от фиксации «пересечений ассоциаций» между задачами, которые в наших данных выступили косвенным маркером общего ядра, к явным моделям структуры сети. Здесь последовательно применимы три типа инструментов, отвечающих на три разных вопроса.

Что именно представляет собой ядро. На этот вопрос отвечает ядерно-периферический анализ (core-periphery organization): он позволяет формально выделить в сети подмножество плотно связанных между собой узлов и противопоставить его относительно изолированной периферии. Операционализация общего когнитивного фактора (g) через ядро становится при этом проверяемой гипотезой: g должен соотноситься со свойствами ядра — его размером, плотностью, динамике изменений, — тогда как специфика отдельных способностей — с конфигурацией периферийных процессов и способом их взаимодействия с ядром.

Самостоятельная методологическая задача при этом — как именно выполнять разложение графа на ядро и периферию. Даже на одиночном графе существующие формализации (стохастические блочные модели (SBM), k -core-разложение, коэффициент «богатого клуба») дают расходящиеся

результаты, и выбор между ними требует отдельного обоснования. С многослойными и мультиплексными сетями — а именно к ним мы и предлагаем переходить для описания частотных слоёв или состояний покой/задача — всё становится ещё сложнее: разложение нужно согласовывать между слоями, не размывая специфики отдельного слоя. К этому добавляется чувствительность к порогу, которую настоящая работа показала в отношении глобальных метрик; нет оснований полагать, что ядерно-периферическая структура в этом отношении окажется устойчивее.

Какого рода переработка информации происходит в ядре и на периферии. Здесь необходимы информационные метрики — взаимная информация, интегрированная информация, меры синергии и избыточности. Они позволяют оценить не только факт связанности двух участков сети, но и характер их совместного вклада в обработку: взаимодополняющий (синергия) или дублирующий (избыточность). Это даёт возможность проверить, реализует ли ядро действительно интегративную функцию — или лишь избыточную передачу информации.

Третье направление — индивидуальные различия — в настоящей работе проявилось в виде межполовых различий топологии и в существенной внутригрупповой вариативности. Эта линия требует перехода к индивидуально-специфичным сетевым моделям: построения графов в пределах одного испытуемого, оценки устойчивости и вариативности их конфигурации во времени, применения реберно-ориентированных подходов (*edge-centric approaches*) к анализу индивидуальных рёбер и их динамики. Отдельным инструментом здесь выступает предложенная в настоящей работе концепция графа вероятности рёбер: она позволяет сравнивать индивидуальные сети без привязки к абсолютным значениям силы связи, подверженным межиндивидуальной вариабельности.

Реализация всех трёх направлений упирается в методологические ограничения, которые настоящее исследование высветило, но не разрешило.

Главное из них — проблема выбора порога. Мы показали, что даже близкие значения порога способны менять знак и направление эффектов; следовательно, любой будущий анализ должен учитывать несколько порогов одновременно, а ещё лучше — интегрироваться по всему их диапазону, формально отделяя устойчивые эффекты от тех, что зависят от параметров построения графа. Второе ограничение — отсутствие адекватного нулевого распределения для получаемых метрик. Здесь необходим переход к нулевым моделям графов, причём, как мы отмечали в обсуждении, построенным не на уровне уже собранного графа, а на уровне самих биосигналов — через пространственно-временные перестановки. Это позволит отделять устойчивые свойства сети от искажений, возникающих уже на этапе оценки функциональной связности.

В совокупности эти направления дают возможность перейти от описания отдельных сетевых коррелятов к прямой проверке содержательной гипотезы: когнитивные способности определяются организацией распределённой системы обработки информации, в которой общий фактор (g) возникает как эмерджентное свойство взаимодействия интегрированного ядра сети, а специфика отдельных способностей — конфигурацией их подключения к этому ядру и составом поддерживающих их периферийных процессов.

Список литературы

1. Yaveroğlu Ö.N., Malod-Dognin N., Davis D., Levnajic Z., Janjic V., Karapandza R., Stojmirovic A., Pržulj N. Revealing the Hidden Language of Complex Networks // *Sci Rep*. 2014. Т. 4. № 1. С. 4547.
2. Deary I.J. *Looking Down on Human Intelligence: From Psychometrics to the Brain*. : Oxford University Press, 2000. 392 с.
3. Адамович Т.В. ИНТЕГРАЦИЯ И СЕГРЕГАЦИЯ В ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СЕТЯХ ГОЛОВНОГО МОЗГА // *Теоретическая и экспериментальная психология*. 2020. Т. 13. № 3. С. 86–110.
4. Александров Ю.И. Системно-эволюционный подход: наука и образование // *Культурно-историческая психология*. 2009. Т. 5. № 4. С. 33–43.
5. Выготский Л.С. *Собрание сочинений: в 6 т. Т. 3. Проблемы развития психики*. : Педагогика, 1983.
6. Лурия А.Р. *Основы нейропсихологии*. : Издательский центр “Академия”, 2013. 384 с.
7. Миллер Д., Галантер Ю., Прибрам К. *Планы и структура поведения*. : Прогресс, 1965.
8. Ackerman P.L., Beier M.E., Boyle M.O. Working memory and intelligence: The same or different constructs? // *Psychological Bulletin*. 2005. Т. 131. № 1. С. 30–60.
9. Aczel B., Szaszi B., Nilsonne G., Akker O.R. van den, Albers C.J., Wagenmakers E.-J., et al. Consensus-based guidance for conducting and reporting multi-analyst studies // *eLife*. 2021. Т. 10. С. e72185.
10. Adamovich T., Ismatullina V., Chipeeva N., Zakharov I., Feklicheva I., Malykh S. Task-specific topology of brain networks supporting working memory and inhibition // *Hum Brain Mapp*. 2024. Т. 45. № 13. С. e70024.

11. Adamovich T., Zakharov I., Tabueva A., Malykh S. The thresholding problem and variability in the EEG graph network parameters // *Sci Rep.* 2022. T. 12. C. 18659.
12. Ahn Y.-Y., Jeong H., Kim B.J. Wiring cost in the organization of a biological neuronal network // *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications.* 2006. T. 367. № C. C. 531–537.
13. Alavash M., Hilgetag C.C., Thiel C.M., Gießing C. Persistency and flexibility of complex brain networks underlie dual-task interference // *Human Brain Mapping.* 2015. T. 36. № 9. C. 3542–3562.
14. Allen E.A., Damaraju E., Plis S.M., Erhardt E.B., Eichele T., Calhoun V.D. Tracking whole-brain connectivity dynamics in the resting state // *Cereb Cortex.* 2014. T. 24. № 3. C. 663–676.
15. Alnæs D., Kaufmann T., Richard G., Duff E.P., Sneve M.H., Endestad T., Nordvik J.E., Andreassen O.A., Smith S.M., Westlye L.T. Attentional load modulates large-scale functional brain connectivity beyond the core attention networks // *NeuroImage.* 2015. T. 109. C. 260–272.
16. Anderson E.D., Barbey A.K. Investigating cognitive neuroscience theories of human intelligence: A connectome-based predictive modeling approach // *Hum Brain Mapp.* 2023. T. 44. № 4. C. 1647–1665.
17. Ardesch D.J., Scholtens L.H., Li L., Preuss T.M., Rilling J.K., Heuvel M.P. van den. Evolutionary expansion of connectivity between multimodal association areas in the human brain compared with chimpanzees // *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2019. T. 116. № 14. C. 7101–7106.
18. Ashby F.G., Ell S.W., Valentin V.V., Casale M.B. FROST: a distributed neurocomputational model of working memory maintenance // *J Cogn Neurosci.* 2005. T. 17. № 11. C. 1728–1743.
19. Aston-Jones G., Cohen J.D. AN INTEGRATIVE THEORY OF LOCUS COERULEUS-NOREPINEPHRINE FUNCTION: Adaptive Gain and Optimal Performance // *Annual Review of Neuroscience.* 2005. T. 28. № 1. C. 403–450.

20. Avena-Koenigsberger A., Misic B., Sporns O. Communication dynamics in complex brain networks // *Nature Reviews Neuroscience*. 2018. T. 19. № 1. С. 17–33.
21. Avery E.W., Yoo K., Rosenberg M.D., Greene A.S., Gao S., Na D.L., Scheinost D., Constable T.R., Chun M.M. Distributed Patterns of Functional Connectivity Predict Working Memory Performance in Novel Healthy and Memory-impaired Individuals // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2020. T. 32. № 2. С. 241–255.
22. Avital-Cohen R., Tsal Y. Top-Down Processes Override Bottom-Up Interference in the Flanker Task // *Psychol Sci*. 2016. T. 27. № 5. С. 651–658.
23. Awh E., Barton B., Vogel E.K. Visual Working Memory Represents a Fixed Number of Items Regardless of Complexity // *Psychol Sci*. 2007. T. 18. № 7. С. 622–628.
24. Baayen R.H., Davidson D.J., Bates D.M. Mixed-effects modeling with crossed random effects for subjects and items // *Journal of Memory and Language*. 2008. T. 59. № 4. С. 390–412.
25. Babiloni C., Barry R.J., Başar E., Blinowska K.J., Cichocki A., Drinkenburg W.H.I.M., Klimesch W., Knight R.T., Lopes da Silva F., Nunez P., Oostenveld R., Jeong J., Pascual-Marqui R., Valdes-Sosa P., Hallett M. International Federation of Clinical Neurophysiology (IFCN) – EEG research workgroup: Recommendations on frequency and topographic analysis of resting state EEG rhythms. Part 1: Applications in clinical research studies // *Clinical Neurophysiology*. 2020. T. 131. № 1. С. 285–307.
26. Baddeley A. Working Memory: Theories, Models, and Controversies // *Annual Review of Psychology*. 2012. T. 63. № Volume 63, 2012. С. 1–29.
27. Baddeley A.D. Human Memory: Theory and Practice. : Psychology Press, 1997. 433 с.
28. Baddeley A.D., Hitch G. Working Memory // *Psychology of Learning and Motivation* / под ред. G.H. Bower. : Academic Press, 1974. С. 47–89.

29. Badre D. Cognitive control, hierarchy, and the rostro–caudal organization of the frontal lobes // *Trends in Cognitive Sciences*. 2008. T. 12. № 5. C. 193–200.
30. Bansal K., Garcia J.O., Tompson S.H., Verstynen T., Vettel J.M., Muldoon S.F. Cognitive chimera states in human brain networks // *Sci Adv*. 2019. T. 5. № 4. C. eaau8535.
31. Barbey A.K. Network Neuroscience Theory of Human Intelligence // *Trends in Cognitive Sciences*. 2018. T. 22. № 1. C. 8–20.
32. Barch D.M., Burgess G.C., Harms M.P., Petersen S.E., Schlaggar B.L., Corbetta M., Glasser M.F., Curtiss S., Dixit S., Feldt C., Nolan D., Bryant E., Hartley T., Footer O., Bjork J.M., Poldrack R., Smith S., Johansen-Berg H., Snyder A.Z., Van Essen D.C. Function in the Human Connectome: Task-fMRI and Individual Differences in Behavior // *Neuroimage*. 2013. T. 80. C. 169–189.
33. Bartholomew M.E., Yee C.M., Heller W., Miller G.A., Spielberg J.M. Reconfiguration of brain networks supporting inhibition of emotional challenge // *NeuroImage*. 2019. T. 186. C. 350–357.
34. Bassett D.S., Gazzaniga M.S. Understanding complexity in the human brain // *Trends Cogn Sci*. 2011. T. 15. № 5. C. 200–209.
35. Bassett D.S., Mattar M.G. A Network Neuroscience of Human Learning: Potential to Inform Quantitative Theories of Brain and Behavior // *Trends Cogn Sci*. 2017. T. 21. № 4. C. 250–264.
36. Bassett D.S., Nelson B.G., Mueller B.A., Camchong J., Lim K.O. Altered Resting State Complexity in Schizophrenia // *Neuroimage*. 2012. T. 59. № 3. C. 2196–2207.
37. Bassett D.S., Sporns O. Network neuroscience // *Nat Neurosci*. 2017. T. 20. № 3. C. 353–364.
38. Bassett D.S., Wymbs N.F., Porter M.A., Mucha P.J., Carlson J.M., Grafton S.T. Dynamic reconfiguration of human brain networks during learning // *PNAS*. 2011. T. 108. № 18. C. 7641–7646.

39. Bassett D.S., Wymbs N.F., Rombach M.P., Porter M.A., Mucha P.J., Grafton S.T. Task-based core-periphery organization of human brain dynamics // *PLoS Comput Biol.* 2013. T. 9. № 9. C. e1003171–e1003171.
40. Bassett D.S., Yang M., Wymbs N.F., Grafton S.T. Learning-induced autonomy of sensorimotor systems // *Nat Neurosci.* 2015. T. 18. № 5. C. 744–751.
41. Basten U., Hilger K., Fiebach C.J. Where smart brains are different: A quantitative meta-analysis of functional and structural brain imaging studies on intelligence // *Intelligence.* 2015. T. 51. C. 10–27.
42. Bastos A.M., Vezoli J., Fries P. Communication through coherence with inter-areal delays // *Current Opinion in Neurobiology.* 2015. T. 31. C. 173–180.
43. Bates D., Mächler M., Bolker B., Walker S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4 // *Journal of Statistical Software.* 2015. T. 67. C. 1–48.
44. Bayliss D.M., Jarrold C., Gunn D.M., Baddeley A.D. The complexities of complex span: Explaining individual differences in working memory in children and adults. // *Journal of Experimental Psychology: General.* 2003. T. 132. № 1. C. 71–92.
45. Bazanova O.M., Vernon D. Interpreting EEG alpha activity // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews.* 2014. T. 44. C. 94–110.
46. Beaty R.E., Kenett Y.N., Christensen A.P., Rosenberg M.D., Benedek M., Chen Q., Fink A., Qiu J., Kwapil T.R., Kane M.J., Silvia P.J. Robust prediction of individual creative ability from brain functional connectivity // *PNAS.* 2018. T. 115. № 5. C. 1087–1092.
47. Beldade P. *Modularity in Development and Evolution.* Based on a symposium held at Delmenhorst, Germany, May 2000. Edited by Gerhard Schlosser and , Günter P Wagner. Chicago (Illinois): University of Chicago Press. \$90.00 (hardcover); \$35.00 (paper). x + 600 p; ill.; index. ISBN: 0-226-73853-1 (hc); 0-226-73855-8 (pb). 2004. // *The Quarterly Review of Biology.* 2005. T. 80. № 2. C. 245–246.

48. Benedek M., Jauk E., Sommer M., Arendasy M., Neubauer A.C. Intelligence, creativity, and cognitive control: The common and differential involvement of executive functions in intelligence and creativity // *Intelligence*. 2014. T. 46. C. 73–83.
49. Bergman L.R., Corovic J., Ferrer-Wreder L., Modig K. High IQ in Early Adolescence and Career Success in Adulthood: Findings from a Swedish Longitudinal Study // *Research in Human Development*. 2014. T. 11. № 3. C. 165–185.
50. Bernal B., Ardila A., Rosselli M. Broca's area network in language function: a pooling-data connectivity study // *Front. Psychol*. 2015. T. 6.
51. Bertolero M.A., Yeo B.T.T., Bassett D.S., D'Esposito M. A mechanistic model of connector hubs, modularity and cognition // *Nat Hum Behav*. 2018. T. 2. № 10. C. 765–777.
52. Bertolero M.A., Yeo B.T.T., D'Esposito M. The modular and integrative functional architecture of the human brain // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2015. T. 112. № 49. C. E6798–E6807.
53. Betti V., Della Penna S., Pasquale F. de, Mantini D., Marzetti L., Romani G.L., Corbetta M. Natural scenes viewing alters the dynamics of functional connectivity in the human brain // *Neuron*. 2013. T. 79. № 4. C. 782–797.
54. Betzel R.F., Fukushima M., He Y., Zuo X.-N., Sporns O. Dynamic fluctuations coincide with periods of high and low modularity in resting-state functional brain networks // *Neuroimage*. 2016. T. 127. C. 287–297.
55. Biggs A.T., Pettijohn K.A. The role of inhibitory control in shoot/don't-shoot decisions // *Quarterly Journal of Experimental Psychology*. 2021.
56. Blank I., Kanwisher N., Fedorenko E. A functional dissociation between language and multiple-demand systems revealed in patterns of BOLD signal fluctuations // *J Neurophysiol*. 2014. T. 112. № 5. C. 1105–1118.

57. Blumenfeld R.S., Ranganath C. Dorsolateral Prefrontal Cortex Promotes Long-Term Memory Formation through Its Role in Working Memory Organization // *J Neurosci*. 2006. T. 26. № 3. C. 916–925.
58. Bola M., Borchardt V. Cognitive Processing Involves Dynamic Reorganization of the Whole-Brain Network's Functional Community Structure // *J Neurosci*. 2016. T. 36. № 13. C. 3633–3635.
59. Bolker J.A. Modularity in Development and Why It Matters to Evo-Devo // *American Zoologist*. 2000. T. 40. № 5. C. 770–776.
60. Bordier C., Nicolini C., Bifone A. Graph Analysis and Modularity of Brain Functional Connectivity Networks: Searching for the Optimal Threshold // *Front. Neurosci*. 2017. T. 11.
61. Borst G. Chapter 2 - Toward an inhibitory control theory of the reasoning brain in development // *Heterogeneous Contributions to Numerical Cognition* / под ред. W. Fias, A. Henik. : Academic Press, 2021. C. 27–43.
62. Botvinick M.M. Conflict monitoring and decision making: reconciling two perspectives on anterior cingulate function // *Cogn Affect Behav Neurosci*. 2007. T. 7. № 4. C. 356–366.
63. Botvinick M.M., Braver T.S., Barch D.M., Carter C.S., Cohen J.D. Conflict monitoring and cognitive control // *Psychol Rev*. 2001. T. 108. № 3. C. 624–652.
64. Botvinik-Nezer R., Holzmeister F., Camerer C.F., Dreber A., Huber J., Schonberg T., et al. Variability in the analysis of a single neuroimaging dataset by many teams // *Nature*. 2020. T. 582. № 7810. C. 84–88.
65. Bowers J.S. Parallel Distributed Processing Theory in the Age of Deep Networks // *Trends in Cognitive Sciences*. 2017. T. 21. № 12. C. 950–961.
66. Brandon M.P., Koenig J., Leutgeb J.K., Leutgeb S. New and Distinct Hippocampal Place Codes Are Generated in a New Environment during Septal Inactivation // *Neuron*. 2014. T. 82. № 4. C. 789–796.

67. Braun U., Plichta M.M., Esslinger C., Sauer C., Haddad L., Grimm O., Mier D., Mohnke S., Heinz A., Erk S., Walter H., Seiferth N., Kirsch P., Meyer-Lindenberg A. Test–retest reliability of resting-state connectivity network characteristics using fMRI and graph theoretical measures // *NeuroImage*. 2012. T. 59. № 2. C. 1404–1412.

68. Braun U., Schäfer A., Walter H., Erk S., Romanczuk-Seiferth N., Haddad L., Schweiger J.I., Grimm O., Heinz A., Tost H., Meyer-Lindenberg A., Bassett D.S. Dynamic reconfiguration of frontal brain networks during executive cognition in humans // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2015. T. 112. № 37. C. 11678–11683.

69. Braver T.S., Gray J.R., Burgess G.C. Explaining the Many Varieties of Working Memory Variation: Dual Mechanisms of Cognitive Control // *Variation in Working Memory* / под ред. A. Conway, C. Jarrold, M. Kane, A. Miyake, J. Towse. : Oxford University Press, 2008. C. 0.

70. Bruña R., Maestú F., Pereda E. Phase locking value revisited: teaching new tricks to an old dog // *J. Neural Eng.* 2018. T. 15. № 5. C. 056011.

71. Buchanan C.R., Bastin M.E., Ritchie S.J., Liewald D.C., Madole J.W., Tucker-Drob E.M., Deary I.J., Cox S.R. The effect of network thresholding and weighting on structural brain networks in the UK Biobank // *NeuroImage*. 2020. T. 211. C. 116443.

72. Buckner R.L., Sepulcre J., Talukdar T., Krienen F.M., Liu H., Hedden T., Andrews-Hanna J.R., Sperling R.A., Johnson K.A. Cortical hubs revealed by intrinsic functional connectivity: mapping, assessment of stability, and relation to Alzheimer’s disease // *J Neurosci*. 2009. T. 29. № 6. C. 1860–1873.

73. Bullmore E., Sporns O. Complex brain networks: graph theoretical analysis of structural and functional systems // *Nat Rev Neurosci*. 2009. T. 10. № 3. C. 186–198.

74. Bullmore E., Sporns O. The economy of brain network organization // *Nature Reviews Neuroscience*. 2012. T. 13. № 5. C. 336–349.

75. Bunting M. Proactive interference and item similarity in working memory // *J Exp Psychol Learn Mem Cogn.* 2006. T. 32. № 2. C. 183–196.
76. Burgess G.C., Gray J.R., Conway A.R.A., Braver T.S. Neural Mechanisms of Interference Control Underlie the Relationship Between Fluid Intelligence and Working Memory Span // *J Exp Psychol Gen.* 2011. T. 140. № 4. C. 674–692.
77. Buschman T.J., Miller E.K. Top-down versus bottom-up control of attention in the prefrontal and posterior parietal cortices // *Science.* 2007. T. 315. № 5820. C. 1860–1862.
78. Buzsáki G. Neuronal Oscillations in Cortical Networks // *Science.* 2004. T. 304. № 5679. C. 1926–1929.
79. Buzsáki G., Draguhn A. Neuronal Oscillations in Cortical Networks // *Science.* 2004. T. 304. № 5679. C. 1926–1929.
80. Caemmerer J.M., Keith T.Z., Reynolds M.R. Beyond individual intelligence tests: Application of Cattell-Horn-Carroll Theory // *Intelligence.* 2020. T. 79. C. 101433.
81. Calhoun V.D., Miller R., Pearlson G., Adalı T. The chronnectome: time-varying connectivity networks as the next frontier in fMRI data discovery // *Neuron.* 2014. T. 84. № 2. C. 262–274.
82. Carroll J.B. *Human Cognitive Abilities: A Survey of Factor-Analytic Studies.* : Cambridge University Press, 1993. 832 c.
83. Case R. *Neo-Piagetian Theories of Intellectual Development* // *Piaget's Theory.* : Psychology Press, 1992.
84. Case R., Kurland D.M., Goldberg J. Operational efficiency and the growth of short-term memory span // *Journal of Experimental Child Psychology.* 1982. T. 33. № 3. C. 386–404.
85. Cavanagh J.F., Frank M.J. Frontal theta as a mechanism for cognitive control // *Trends Cogn Sci.* 2014. T. 18. № 8. C. 414–421.

86. Chai L.R., Mattar M.G., Blank I.A., Fedorenko E., Bassett D.S. Functional Network Dynamics of the Language System // *Cereb Cortex*. 2016. T. 26. № 11. C. 4148–4159.
87. Chein J.M., Moore A.B., Conway A.R.A. Domain-general mechanisms of complex working memory span // *NeuroImage*. 2011. T. 54. № 1. C. 550–559.
88. Chen J.E., Chang C., Greicius M.D., Glover G.H. Introducing Co-Activation Pattern Metrics to Quantify Spontaneous Brain Network Dynamics // *Neuroimage*. 2015. T. 111. C. 476–488.
89. Choi Y.Y., Shamosh N.A., Cho S.H., DeYoung C.G., Lee M.J., Lee J.-M., Kim S.I., Cho Z.-H., Kim K., Gray J.R., Lee K.H. Multiple Bases of Human Intelligence Revealed by Cortical Thickness and Neural Activation // *Journal of Neuroscience*. 2008. T. 28. № 41. C. 10323–10329.
90. Chooi W.-T. Working Memory and Intelligence: A Brief Review // *Journal of Educational and Developmental Psychology*. 2012. T. 2. № 2. C. p42.
91. Chooi W.-T., Thompson L.A. Working memory training does not improve intelligence in healthy young adults // *Intelligence*. 2012. T. 40. № 6. C. 531–542.
92. Civier O., Smith R.E., Yeh C.-H., Connelly A., Calamante F. Is removal of weak connections necessary for graph-theoretical analysis of dense weighted structural connectomes?: Supplementary Figures // *bioRxiv*. 2019.
93. Clark C.M., Lawlor-Savage L., Goghari V.M. Comparing brain activations associated with working memory and fluid intelligence // *Intelligence*. 2017. T. 63. C. 66–77.
94. Clune J., Mouret J.-B., Lipson H. The evolutionary origins of modularity // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2013. T. 280. № 1755. C. 20122863.
95. Cocchi L., Sale M.V., L Gollo L., Bell P.T., Nguyen V.T., Zalesky A., Breakspear M., Mattingley J.B. A hierarchy of timescales explains distinct effects of local inhibition of primary visual cortex and frontal eye fields // *Elife*. 2016. T. 5. C. e15252.

96. Cocchi L., Zalesky A., Toepel U., Whitford T.J., De-Lucia M., Murray M.M., Carter O. Dynamic Changes in Brain Functional Connectivity during Concurrent Dual-Task Performance // PLoS ONE. 2011. T. 6. № 11. C. e28301.
97. Cohen J.R., D'Esposito M. The Segregation and Integration of Distinct Brain Networks and Their Relationship to Cognition // J Neurosci. 2016. T. 36. № 48. C. 12083–12094.
98. Cole D.M., Smith S.M., Beckmann C.F. Advances and pitfalls in the analysis and interpretation of resting-state fMRI data // Front Syst Neurosci. 2010. T. 4. C. 8–8.
99. Cole M.W., Bassett D.S., Power J.D., Braver T.S., Petersen S.E. Intrinsic and task-evoked network architectures of the human brain // Neuron. 2014. T. 83. № 1. C. 238–251.
100. Cole M.W., Reynolds J.R., Power J.D., Repovs G., Anticevic A., Braver T.S. Multi-task connectivity reveals flexible hubs for adaptive task control // Nat Neurosci. 2013. T. 16. № 9. C. 1348–1355.
101. Cole M.W., Schneider W. The cognitive control network: Integrated cortical regions with dissociable functions // Neuroimage. 2007. T. 37. № 1. C. 343–360.
102. Cole M.W., Yarkoni T., Repovs G., Anticevic A., Braver T.S. Global Connectivity of Prefrontal Cortex Predicts Cognitive Control and Intelligence // Journal of Neuroscience. 2012. T. 32. № 26. C. 8988–8999.
103. Colom R., Chuderski A., Santarnecchi E. Bridge Over Troubled Water: Commenting on Kovacs and Conway's Process Overlap Theory // Psychological Inquiry. 2016. T. 27. № 3. C. 181–189.
104. Colom R., Haier R.J., Head K., Álvarez-Linera J., Quiroga M.Á., Shih P.C., Jung R.E. Gray matter correlates of fluid, crystallized, and spatial intelligence: Testing the P-FIT model // Intelligence. 2009. T. 37. № 2. C. 124–135.
105. Colom R., Quiroga M.Á., Shih P.C., Martínez K., Burgaleta M., Martínez-Molina A., Román F.J., Requena L., Ramírez I. Improvement in working

memory is not related to increased intelligence scores // *Intelligence*. 2010. T. 38. № 5. C. 497–505.

106. Colom R., Rebollo I., Palacios A., Juan-Espinosa M., Kyllonen P.C. Working memory is (almost) perfectly predicted by g // *Intelligence*. 2004. T. 32. № 3. C. 277–296.

107. Combrisson E., Basanisi R., Cordeiro V.L., Ince R.A.A., Brovelli A. Frites: A Python package for functional connectivity analysis and group-level statistics of neurophysiological data // *JOSS*. 2022. T. 7. № 79. C. 3842.

108. Conway A.R.A., Kane M.J., Engle R.W. Working memory capacity and its relation to general intelligence // *Trends in Cognitive Sciences*. 2003. T. 7. № 12. C. 547–552.

109. Córdova N.I., Tomparý A., Turk-Browne N.B. Attentional modulation of background connectivity between ventral visual cortex and the medial temporal lobe // *Neurobiol Learn Mem*. 2016. T. 134 Pt A. № Pt A. C. 115–122.

110. Cowan N., Elliott E.M., Scott Saults J., Morey C.C., Mattox S., Hismjatullina A., Conway A.R.A. On the capacity of attention: Its estimation and its role in working memory and cognitive aptitudes // *Cognitive Psychology*. 2005. T. 51. № 1. C. 42–100.

111. Cowan N., Fristoe N.M., Elliott E.M., Brunner R.P., Saults J.S. Scope of attention, control of attention, and intelligence in children and adults // *Memory & Cognition*. 2006. T. 34. № 8. C. 1754–1768.

112. Crowder R.G. The demise of short-term memory // *Acta Psychologica*. 1982. T. 50. № 3. C. 291–323.

113. Csardi G., Nepusz T. The igraph software package for complex network research // 2006.

114. Csermely D. Lateralisation in birds of prey: Adaptive and phylogenetic considerations // *Behavioural Processes*. 2004. T. 67. № 3. C. 511–520.

115. Dale A.M., Liu A.K., Fischl B.R., Buckner R.L., Belliveau J.W., Lewine J.D., Halgren E. Dynamic Statistical Parametric Mapping: Combining fMRI and

MEG for High-Resolution Imaging of Cortical Activity // *Neuron*. 2000. T. 26. № 1. C. 55–67.

116. Davison E.N., Schlesinger K.J., Bassett D.S., Lynall M.-E., Miller M.B., Grafton S.T., Carlson J.M. Brain network adaptability across task states // *PLoS Comput Biol*. 2015. T. 11. № 1. C. e1004029–e1004029.

117. De Alwis D., Hale S., Myerson J. Extended cascade models of age and individual differences in children’s fluid intelligence // *Intelligence*. 2014. T. 46. C. 84–93.

118. Deary I.J., Penke L., Johnson W. The neuroscience of human intelligence differences // *Nature Reviews Neuroscience*. 2010. T. 11. № 3. C. 201–211.

119. Deco G., Jirsa V., McIntosh A.R., Sporns O., Kötter R. Key role of coupling, delay, and noise in resting brain fluctuations // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2009. T. 106. № 25. C. 10302–10307.

120. Deco G., Kringelbach M.L. Hierarchy of Information Processing in the Brain: A Novel ‘Intrinsic Ignition’ Framework // *Neuron*. 2017. T. 94. № 5. C. 961–968.

121. Deco G., Tononi G., Boly M., Kringelbach M.L. Rethinking segregation and integration: contributions of whole-brain modelling // *Nat. Rev. Neurosci*. 2015. T. 16. № 7. C. 430–439.

122. Dehaene S., Changeux J.-P. Experimental and Theoretical Approaches to Conscious Processing // *Neuron*. 2011. T. 70. № 2. C. 200–227.

123. DeSalvo M.N., Douw L., Takaya S., Liu H., Stufflebeam S.M. Task-dependent reorganization of functional connectivity networks during visual semantic decision making // *Brain Behav*. 2014. T. 4. № 6. C. 877–885.

124. Di X., Gohel S., Kim E.H., Biswal B.B. Task vs. rest-different network configurations between the coactivation and the resting-state brain networks // *Front Hum Neurosci*. 2013. T. 7. C. 493–493.

125. Diamond A. Executive Functions // *Annu Rev Psychol*. 2013. T. 64. C. 135–168.

126. Dilchert S. Cognitive Ability // In D. S. Ones, N. Anderson, C. Viswesvaran, H. K. Sinangil (Eds.) Cognitive Ability. : SAGE Publications Ltd, 2018. C. 248–275.

127. Dimitriadis S.I., Routley B., Linden D.E., Singh K.D. Reliability of Static and Dynamic Network Metrics in the Resting-State: A MEG-beamformed Connectivity Analysis // 2018.

128. Dimitriadis S.I., Salis C., Tarnanas I., Linden D.E. Topological Filtering of Dynamic Functional Brain Networks Unfolds Informative Chronnectomics: A Novel Data-Driven Thresholding Scheme Based on Orthogonal Minimal Spanning Trees (OMSTs) // Front. Neuroinform. 2017. T. 11.

129. Doppelmayr M., Klimesch W., Sauseng P., Hödlmoser K., Stadler W., Hanslmayr S. Intelligence related differences in EEG-bandpower // Neurosci Lett. 2005. T. 381. № 3. C. 309–313.

130. Drakesmith M., Caeyenberghs K., Dutt A., Lewis G., David A.S., Jones D.K. Overcoming the effects of false positives and threshold bias in graph theoretical analyses of neuroimaging data // Neuroimage. 2015. T. 118. C. 313–333.

131. Drew T., McCollough A.W., Horowitz T.S., Vogel E.K. Attentional enhancement during multiple-object tracking // Psychon Bull Rev. 2009. T. 16. № 2. C. 411–417.

132. Dubois J., Galdi P., Paul L.K., Adolphs R. A distributed brain network predicts general intelligence from resting-state human neuroimaging data // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2018. T. 373. № 1756. C. 20170284.

133. Duncan J. The multiple-demand (MD) system of the primate brain: mental programs for intelligent behaviour // Trends in Cognitive Sciences. 2010. T. 14. № 4. C. 172–179.

134. Duncan J. The Structure of Cognition: Attentional Episodes in Mind and Brain // Neuron. 2013. T. 80. № 1. C. 35–50.

135. Duncan J., Chylinski D., Mitchell D.J., Bhandari A. Complexity and compositionality in fluid intelligence // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2017. T. 114. № 20. C. 5295–5299.

136. Dunlosky J., Kane M.J. The Contributions of Strategy Use to Working Memory Span: A Comparison of Strategy Assessment Methods // *Quarterly Journal of Experimental Psychology*. 2007.

137. Dunst B., Benedek M., Jauk E., Bergner S., Koschutnig K., Sommer M., Ischebeck A., Spinath B., Arendasy M., Böhner M., Freudenthaler H., Neubauer A.C. Neural efficiency as a function of task demands // *Intelligence*. 2014. T. 42. № 100. C. 22–30.

138. Ekman M., Fiebach C.J., Melzer C., Tittgemeyer M., Derrfuss J. Different Roles of Direct and Indirect Frontoparietal Pathways for Individual Working Memory Capacity // *J. Neurosci*. 2016. T. 36. № 10. C. 2894–2903.

139. Elton A., Gao W. Task-related modulation of functional connectivity variability and its behavioral correlations // *Human Brain Mapping*. 2015. T. 36. № 8. C. 3260–3272.

140. Emch M., Bastian C.C. von, Koch K. Neural Correlates of Verbal Working Memory: An fMRI Meta-Analysis // *Front. Hum. Neurosci*. 2019. T. 13.

141. Engel A.K., Fries P. Beta-band oscillations--signalling the status quo? // *Curr Opin Neurobiol*. 2010. T. 20. № 2. C. 156–165.

142. Engels M.M.A., Yu M., Stam C.J., Gouw A.A., Flier W.M. van der, Scheltens P., Straaten E.C.W. van, Hillebrand A. Directional information flow in patients with Alzheimer's disease. A source-space resting-state MEG study // *Neuroimage Clin*. 2017. T. 15. C. 673–681.

143. Engle R.W. Working Memory Capacity as Executive Attention // *Curr Dir Psychol Sci*. 2002. T. 11. № 1. C. 19–23.

144. Engle R.W., Kane M.J. Executive Attention, Working Memory Capacity, and a Two-Factor Theory of Cognitive Control // *The psychology of learning and*

motivation: Advances in research and theory, Vol. 44. New York, NY, US: Elsevier Science, 2004. C. 145–199.

145. Ericsson K.A., Kintsch W. Long-term working memory. // *Psychological Review*. 1995. T. 102. № 2. C. 211–245.

146. Eriksen B.A., Eriksen C.W. Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task // *Perception & Psychophysics*. 1974. T. 16. № 1. C. 143–149.

147. Ernston I.M., Adamovich T.V. Topological Dynamics of Functional Brain Connectome in Working Memory Processing // 2023 IEEE Ural-Siberian Conference on Computational Technologies in Cognitive Science, Genomics and Biomedicine (CSGB). , 2023. C. 208–214.

148. Fair D.A., Bathula D., Nikolas M.A., Nigg J.T. Distinct neuropsychological subgroups in typically developing youth inform heterogeneity in children with ADHD // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. T. 109. № 17. C. 6769–6774.

149. Finc K., Bonna K., He X., Lydon-Staley D.M., Kühn S., Duch W., Bassett D.S. Dynamic reconfiguration of functional brain networks during working memory training // *Nat Commun*. 2020. T. 11. № 1. C. 2435.

150. Finc K., Bonna K., Lewandowska M., Wolak T., Nikadon J., Dreszer J., Duch W., Kühn S. Transition of the functional brain network related to increasing cognitive demands // *Human Brain Mapping*. 2017.

151. Finn E.S., Shen X., Scheinost D., Rosenberg M.D., Huang J., Chun M.M., Papademetris X., Constable R.T. Functional connectome fingerprinting: Identifying individuals based on patterns of brain connectivity // *Nat Neurosci*. 2015. T. 18. № 11. C. 1664–1671.

152. Fischl B. FreeSurfer // *NeuroImage*. 2012. T. 62. № 2. C. 774–781.

153. Flanagan D.P., Dixon S.G. The Cattell-Horn-Carroll Theory of Cognitive Abilities // *Encyclopedia of Special Education*. : John Wiley & Sons, Ltd, 2014.

154. Forbes C.E., Leitner J.B., Duran-Jordan K., Magerman A.B., Schmader T., Allen J.J.B. Spontaneous default mode network phase-locking moderates performance perceptions under stereotype threat // *Soc Cogn Affect Neurosci*. 2015. T. 10. № 7. C. 994–1002.
155. Fornito A., Harrison B.J., Zalesky A., Simons J.S. Competitive and cooperative dynamics of large-scale brain functional networks supporting recollection // *PNAS*. 2012. T. 109. № 31. C. 12788–12793.
156. Foster B.L., Rangarajan V., Shirer W.R., Parvizi J. Intrinsic and task-dependent coupling of neuronal population activity in human parietal cortex // *Neuron*. 2015. T. 86. № 2. C. 578–590.
157. Fries P. Rhythms For Cognition: Communication Through Coherence // *Neuron*. 2015. T. 88. № 1. C. 220–235.
158. Fukuda K., Vogel E., Mayr U., Awh E. Quantity, not quality: the relationship between fluid intelligence and working memory capacity // *Psychonomic Bulletin & Review*. 2010. T. 17. № 5. C. 673–679.
159. Fulcher B.D., Fornito A. A transcriptional signature of hub connectivity in the mouse connectome // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2016. T. 113. № 5. C. 1435–1440.
160. Gallen C.L., Turner G.R., Adnan A., D’Esposito M. Reconfiguration of brain network architecture to support executive control in aging // *Neurobiol Aging*. 2016. T. 44. C. 42–52.
161. Gallos L.K., Makse H.A., Sigman M. A small world of weak ties provides optimal global integration of self-similar modules in functional brain networks // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2012. T. 109. № 8. C. 2825–2830.
162. Ganesan K., Thompson A., Smid C.R., Cañigual R., Li Y., Revill G., Puetz V., Bernhardt B.C., Dosenbach N.U.F., Kievit R., Steinbeis N. Cognitive control training with domain-general response inhibition does not change children’s brains or behavior // *Nat Neurosci*. 2024. T. 27. № 7. C. 1364–1375.

163. Gardner H. *Frames of Mind: The Theory of Multiple Intelligences*. : Basic Books, 2011. 348 c.
164. Gardner H., Hatch T. *Educational Implications of the Theory of Multiple Intelligences // Educational Researcher*. 1989.
165. Garrison K.A., Scheinost D., Finn E.S., Shen X., Constable R.T. The (in)stability of functional brain network measures across thresholds // *Neuroimage*. 2015. T. 118. C. 651–661.
166. Gbadeyan O., Teng J., Prakash R.S. Predicting response time variability from task and resting-state functional connectivity in the aging brain // *NeuroImage*. 2022. T. 250. C. 118890.
167. Geerligs L., Rubinov M., Cam-CAN, Henson R.N. State and Trait Components of Functional Connectivity: Individual Differences Vary with Mental State // *J. Neurosci*. 2015. T. 35. № 41. C. 13949–13961.
168. Geib B.R., Stanley M.L., Wing E.A., Laurienti P.J., Cabeza R. Hippocampal Contributions to the Large-Scale Episodic Memory Network Predict Vivid Visual Memories // *Cereb Cortex*. 2017. T. 27. № 1. C. 680–693.
169. Gerchen M.F., Bernal-Casas D., Kirsch P. Analyzing task-dependent brain network changes by whole-brain psychophysiological interactions: A comparison to conventional analysis // *Human Brain Mapping*. 2014. T. 35. № 10. C. 5071–5082.
170. Gignac G.E. Fluid intelligence shares closer to 60% of its variance with working memory capacity and is a better indicator of general intelligence // *Intelligence*. 2014. T. 47. C. 122–133.
171. Gläscher J., Tranel D., Paul L.K., Rudrauf D., Rorden C., Hornaday A., Grabowski T., Damasio H., Adolphs R. Lesion mapping of cognitive abilities linked to intelligence // *Neuron*. 2009. T. 61. № 5. C. 681–691.
172. Gobet F. Chunking models of expertise: implications for education // *Applied Cognitive Psychology*. 2005. T. 19. № 2. C. 193–204.

173. Goh S., Bansal R., Xu D., Hao X., Liu J., Peterson B.S. Neuroanatomical correlates of intellectual ability across the life span // *Developmental Cognitive Neuroscience*. 2011. T. 1. № 3. C. 305–312.

174. Gomes C.M.A., De Arújo J., Ferreira M.G., Golino H.F. The validity of the Cattell-Horn-Carroll model on the intraindividual approach. // *Behavioral Development Bulletin*. 2014. T. 19. № 4. C. 22–30.

175. Gonzalez-Castillo J., Bandettini P.A. Task-based dynamic functional connectivity: Recent findings and open questions // *NeuroImage*. 2018. T. 180. C. 526–533.

176. Gonzalez-Castillo J., Handwerker D.A., Robinson M.E., Hoy C.W., Buchanan L.C., Saad Z.S., Bandettini P.A. The spatial structure of resting state connectivity stability on the scale of minutes // *Front Neurosci*. 2014. T. 8. C. 138–138.

177. Gottfredson L.S. Mainstream Science on Intelligence // *Intelligence*. 1997. T. 24. C. 13–23.

178. Gottfredson L.S. *g, Jobs and Life* // *The Scientific Study of General Intelligence* / под ред. H. Nyborg. Oxford: Pergamon, 2003. C. 293–342.

179. Gottfredson L.S. A *g* Theorist on Why Kovacs and Conway's Process Overlap Theory Amplifies, Not Opposes, *g* Theory // *Psychological Inquiry*. 2016. T. 27. № 3. C. 210–217.

180. Goulas A., Schaefer A., Margulies D.S. The strength of weak connections in the macaque cortico-cortical network // *Brain Struct Funct*. 2015. T. 220. № 5. C. 2939–2951.

181. Gramfort A., Luessi M., Larson E., Engemann D.A., Strohmeier D., Brodbeck C., Parkkonen L., Hämäläinen M.S. MNE software for processing MEG and EEG data // *NeuroImage*. 2014. T. 86. C. 446–460.

182. Granovetter M. The Strength of Weak Ties: A Network Theory Revisited // *Sociological Theory*. 1983. T. 1. C. 201–233.

183. Gray J.R., Chabris C.F., Braver T.S. Neural mechanisms of general fluid intelligence // *Nat Neurosci.* 2003. T. 6. № 3. C. 316–322.
184. Greicius M.D., Supekar K., Menon V., Dougherty R.F. Resting-state functional connectivity reflects structural connectivity in the default mode network // *Cereb Cortex.* 2009. T. 19. № 1. C. 72–78.
185. Gu S., Pasqualetti F., Cieslak M., Telesford Q.K., Yu A.B., Kahn A.E., Medaglia J.D., Vettel J.M., Miller M.B., Grafton S.T., Bassett D.S. Controllability of structural brain networks // *Nat Commun.* 2015. T. 6. C. 8414.
186. Haciahmet C.C., Frings C., Pastötter B. Target Amplification and Distractor Inhibition: Theta Oscillatory Dynamics of Selective Attention in a Flanker Task // *Cogn Affect Behav Neurosci.* 2021. T. 21. № 2. C. 355–371.
187. Hagberg A.A., Schult D.A., Swart P.J. Exploring Network Structure, Dynamics, and Function using NetworkX // 2008. C. 5.
188. Haier R.J., Jung R.E., Yeo R.A., Head K., Alkire M.T. Structural brain variation and general intelligence // *NeuroImage.* 2004. T. 23. № 1. C. 425–433.
189. Haier R.J., Jung R.E., Yeo R.A., Head K., Alkire M.T. The neuroanatomy of general intelligence: sex matters // *Neuroimage.* 2005. T. 25. № 1. C. 320–327.
190. Haier R.J., Siegel B., Tang C., Abel L., Buchsbaum M.S. Intelligence and changes in regional cerebral glucose metabolic rate following learning // *Intelligence.* 1992. T. 16. № 3–4. C. 415–426.
191. Haier R.J., Siegel B.V., Nuechterlein K.H., Hazlett E., Wu J.C., Paek J., Browning H.L., Buchsbaum M.S. Cortical glucose metabolic rate correlates of abstract reasoning and attention studied with positron emission tomography // *Intelligence.* 1988. T. 12. № 2. C. 199–217.
192. Halford G.S., Cowan N., Andrews G. Separating cognitive capacity from knowledge: a new hypothesis // *Trends in Cognitive Sciences.* 2007. T. 11. № 6. C. 236–242.

193. Harder J.A. The Multiverse of Methods: Extending the Multiverse Analysis to Address Data-Collection Decisions // *Perspect Psychol Sci.* 2020. T. 15. № 5. C. 1158–1177.
194. Hardmeier M., Hatz F., Bousleiman H., Schindler C., Stam C.J., Fuhr P. Reproducibility of Functional Connectivity and Graph Measures Based on the Phase Lag Index (PLI) and Weighted Phase Lag Index (wPLI) Derived from High Resolution EEG // *PLOS ONE.* 2014. T. 9. № 10. C. e108648.
195. Hearne L.J., Mattingley J.B., Cocchi L. Functional brain networks related to individual differences in human intelligence at rest // *Scientific Reports.* 2016. T. 6. № 1. C. 1–8.
196. Heitz R.P., Engle R.W. Focusing the spotlight: Individual differences in visual attention control. // *Journal of Experimental Psychology: General.* 2007. T. 136. № 2. C. 217–240.
197. Herweg N.A., Solomon E.A., Kahana M.J. Theta Oscillations in Human Memory // *Trends Cogn Sci.* 2020. T. 24. № 3. C. 208–227.
198. Heuvel M.P. van den, Lange S.C. de, Zalesky A., Seguin C., Yeo B.T.T., Schmidt R. Proportional thresholding in resting-state fMRI functional connectivity networks and consequences for patient-control connectome studies: Issues and recommendations // *NeuroImage.* 2017. T. 152. C. 437–449.
199. Heuvel M.P. van den, Mandl R.C.W., Kahn R.S., Hulshoff Pol H.E. Functionally linked resting-state networks reflect the underlying structural connectivity architecture of the human brain // *Human Brain Mapping.* 2009. T. 30. № 10. C. 3127–3141.
200. Heuvel M.P. van den, Sporns O. Network hubs in the human brain // *Trends in Cognitive Sciences.* 2013. T. 17. № 12. C. 683–696.
201. Heuvel M.P. van den, Sporns O. A cross-disorder connectome landscape of brain dysconnectivity // *Nat Rev Neurosci.* 2019. T. 20. № 7. C. 435–446.

202. Hilger K., Ekman M., Fiebach C.J., Basten U. Intelligence is associated with the modular structure of intrinsic brain networks // *Sci Rep.* 2017. T. 7. № 1. C. 16088.

203. Hilger K., Fukushima M., Sporns O., Fiebach C.J. Temporal stability of functional brain modules associated with human intelligence // *Human Brain Mapping.* 2020. T. 41. № 2. C. 362–372.

204. Hillebrand A., Tewarie P., Dellen E. van, Yu M., Carbo E.W.S., Douw L., Gouw A.A., Straaten E.C.W. van, Stam C.J. Direction of information flow in large-scale resting-state networks is frequency-dependent // *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2016. T. 113. № 14. C. 3867–3872.

205. Honey C.J., Kötter R., Breakspear M., Sporns O. Network structure of cerebral cortex shapes functional connectivity on multiple time scales // *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2007. T. 104. № 24. C. 10240–10245.

206. Horn J.L., Cattell R.B. Refinement and test of the theory of fluid and crystallized general intelligences // *Journal of Educational Psychology.* 1966. T. 57. № 5. C. 253–270.

207. Hübner R., Steinhauser M., Lehle C. A dual-stage two-phase model of selective attention. // *Psychological Review.* 2010. T. 117. № 3. C. 759–784.

208. Hübner R., Töbel L. Conflict resolution in the Eriksen flanker task: Similarities and differences to the Simon task // *PLoS One.* 2019. T. 14. № 3. C. e0214203.

209. Hurlburt R.T., Alderson-Day B., Fernyhough C., Kühn S. What goes on in the resting-state? A qualitative glimpse into resting-state experience in the scanner // *Front Psychol.* 2015. T. 6.

210. Hutchison R.M., Morton J.B. Tracking the Brain's Functional Coupling Dynamics over Development // *J. Neurosci.* 2015. T. 35. № 17. C. 6849–6859.

211. Iannaccone R., Hauser T.U., Staempfli P., Walitza S., Brandeis D., Brem S. Conflict monitoring and error processing: New insights from simultaneous EEG–fMRI // *NeuroImage.* 2015. T. 105. C. 395–407.

212. Ismatullina V., Adamovich T., Zakharov I., Vasin G., Voronin I. The Place of Gender Stereotypes in the Network of Cognitive Abilities, Self-Perceived Ability and Intrinsic Value of School in School Children Depending on Sex and Preferences in STEM // *Behavioral Sciences*. 2022. T. 12. № 3. C. 75.
213. Jas M., Engemann D.A., Bekhti Y., Raimondo F., Gramfort A. Autoreject: Automated artifact rejection for MEG and EEG data // *NeuroImage*. 2017. T. 159. C. 417–429.
214. Jensen O., Mazaheri A. Shaping Functional Architecture by Oscillatory Alpha Activity: Gating by Inhibition // *Front Hum Neurosci*. 2010. T. 4. C. 186.
215. Johnson W., Bouchard T.J. Sex differences in mental ability: A proposed means to link them to brain structure and function // *Intelligence*. 2007. T. 35. № 3. C. 197–209.
216. Jung R.E., Haier R.J. The Parieto-Frontal Integration Theory (P-FIT) of intelligence: Converging neuroimaging evidence // *Behav Brain Sci*. 2007. T. 30. № 2. C. 135–154.
217. Just M.A., Carpenter P.A. A capacity theory of comprehension: individual differences in working memory // *Psychol Rev*. 1992. T. 99. № 1. C. 122–149.
218. Kaiser M., Hilgetag C.C. Nonoptimal Component Placement, but Short Processing Paths, due to Long-Distance Projections in Neural Systems // *PLoS Comput Biol*. 2006. T. 2. № 7. C. e95.
219. Kan K.-J., Kievit R.A., Dolan C., Maas H. van der. On the interpretation of the CHC factor Gc // *Intelligence*. 2011. T. 39. № 5. C. 292–302.
220. Kan K.-J., Maas H.L.J. van der, Kievit R.A. Process Overlap Theory: Strengths, Limitations, and Challenges // *Psychological Inquiry*. 2016. T. 27. № 3. C. 220–228.
221. Kane M.J., Hambrick D.Z., Conway A.R.A. Working Memory Capacity and Fluid Intelligence Are Strongly Related Constructs: Comment on Ackerman, Beier, and Boyle (2005) // *Psychological Bulletin*. 2005a. T. 131. № 1. C. 66–71.

222. Kane M.J., Hambrick D.Z., Conway A.R.A. Working Memory Capacity and Fluid Intelligence Are Strongly Related Constructs: Comment on Ackerman, Beier, and Boyle (2005). // *Psychological Bulletin*. 2005b. T. 131. № 1. C. 66–71.
223. Kang I., Galdo M., Turner B.M. Constraining functional coactivation with a cluster-based structural connectivity network // *Network Neuroscience*. 2022. C. 1–34.
224. Kashtan N., Alon U. Spontaneous evolution of modularity and network motifs // *PNAS*. 2005. T. 102. № 39. C. 13773–13778.
225. Kaufmann T., Alnæs D., Brandt C.L., Doan N.T., Kauppi K., Bettella F., Lagerberg T.V., Berg A.O., Djurovic S., Agartz I., Melle I.S., Ueland T., Andreassen O.A., Westlye L.T. Task modulations and clinical manifestations in the brain functional connectome in 1615 fMRI datasets // *NeuroImage*. 2017. T. 147. C. 243–252.
226. Kawasaki M., Kitajo K., Yamaguchi Y. Fronto-parietal and fronto-temporal theta phase synchronization for visual and auditory-verbal working memory // *Front. Psychol*. 2014. T. 5.
227. Keith T.Z., Reynolds M.R. Cattell–Horn–Carroll abilities and cognitive tests: What we’ve learned from 20 years of research // *Psychology in the Schools*. 2010. T. 47. № 7. C. 635–650.
228. Kelso J.A.S. Multistability and metastability: understanding dynamic coordination in the brain // *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2012. T. 367. № 1591. C. 906–918.
229. Kiely K. Cognitive function // *Encyclopedia of Quality of Life and Well-Being Research* / под ред. A.C.M. null. Dordrecht 2014: Springer Reference, 2014. C. 974–978.
230. Kitzbichler M.G., Henson R.N.A., Smith M.L., Nathan P.J., Bullmore E.T. Cognitive Effort Drives Workspace Configuration of Human Brain Functional Networks // *J Neurosci*. 2011. T. 31. № 22. C. 8259–8270.

231. Klimesch W. Alpha-band oscillations, attention, and controlled access to stored information // Trends Cogn Sci. 2012. T. 16. № 12. C. 606–617.

232. Klimesch W., Sauseng P., Hanslmayr S. EEG alpha oscillations: the inhibition-timing hypothesis // Brain Res Rev. 2007. T. 53. № 1. C. 63–88.

233. Kovacs K., Conway A.R.A. Process Overlap Theory: A Unified Account of the General Factor of Intelligence // Psychological Inquiry. 2016. T. 27. № 3. C. 151–177.

234. Kovacs K., Conway A.R.A. A unified cognitive/differential approach to human intelligence: Implications for IQ Testing. // Journal of Applied Research in Memory and Cognition. 2019. T. 8. № 3. C. 255–272.

235. Krienen F.M., Yeo B.T.T., Buckner R.L. Reconfigurable task-dependent functional coupling modes cluster around a core functional architecture // Phil. Trans. R. Soc. B. 2014. T. 369. № 1653. C. 20130526.

236. Kruschwitz J.D., Waller L., Daedelow L.S., Walter H., Veer I.M. General, crystallized and fluid intelligence are not associated with functional global network efficiency: A replication study with the human connectome project 1200 data set // NeuroImage. 2018. T. 171. C. 323–331.

237. Kucyi A., Hove M.J., Esterman M., Hutchison R.M., Valera E.M. Dynamic Brain Network Correlates of Spontaneous Fluctuations in Attention // Cereb Cortex. 2017. T. 27. № 3. C. 1831–1840.

238. Kuhn J.-T. Controlled attention and storage: An investigation of the relationship between working memory, short-term memory, scope of attention, and intelligence in children // Learning and Individual Differences. 2016. T. 52. C. 167–177.

239. Kwon S., Watanabe M., Fischer E., Bartels A. Attention reorganizes connectivity across networks in a frequency specific manner // NeuroImage. 2017. T. 144. C. 217–226.

240. Kyllonen P., Anguiano Carrasco C., Kell H.J. Fluid Ability (Gf) and Complex Problem Solving (CPS) // Journal of Intelligence. 2017. T. 5. № 3. C. 28.

241. Kyllonen P., Kell H. What Is Fluid Intelligence? Can It Be Improved? // Cognitive Abilities and Educational Outcomes: A Festschrift in Honour of Jan-Eric Gustafsson / под ред. M. Rosén, K. Yang Hansen, U. Wolff. Cham: Springer International Publishing, 2017. С. 15–37.

242. Lachman R., Lachman J.L., Butterfield E.C. Cognitive Psychology and Information Processing: An Introduction. New York: Psychology Press, 2016. 592 c.

243. Langer N., Pedroni A., Gianotti L.R.R., Hänggi J., Knoch D., Jäncke L. Functional brain network efficiency predicts intelligence // Hum Brain Mapp. 2011. T. 33. № 6. С. 1393–1406.

244. Lemann E.R., Davis A.S., Finch W.H., Pierson E.E. Evaluating the Relation Between CHC Cognitive Factors and Selected Components of Executive Functioning // J Pediatr Neuropsychol. 2019. T. 5. № 4. С. 152–162.

245. Leske S., Ruhnau P., Frey J., Lithari C., Müller N., Hartmann T., Weisz N. Prestimulus Network Integration of Auditory Cortex Predisposes Near-Threshold Perception Independently of Local Excitability // Cereb Cortex. 2015. T. 25. № 12. С. 4898–4907.

246. Liu J., Liao X., Xia M., He Y. Chronnectome fingerprinting: Identifying individuals and predicting higher cognitive functions using dynamic brain connectivity patterns // Hum Brain Mapp. 2018a. T. 39. № 2. С. 902–915.

247. Liu J., Zhu Y., Chang Z., Parviainen T., Antfolk C., Hämäläinen T., Cong F. Reconfiguration of cognitive control networks during a long-duration flanker task // IEEE Transactions on Cognitive and Developmental Systems. 2024. С. 1–10.

248. Liu X., Li D., Ma M., Szymanski B.K., Stanley H.E., Gao J. Network resilience // Physics Reports. 2022. T. 971. С. 1–108.

249. Liu X., Zhang N., Chang C., Duyn J.H. Co-activation patterns in resting-state fMRI signals // NeuroImage. 2018b. T. 180. С. 485–494.

250. Lohse C., Bassett D.S., Lim K.O., Carlson J.M. Resolving Anatomical and Functional Structure in Human Brain Organization: Identifying Mesoscale

Organization in Weighted Network Representations // PLOS Computational Biology. 2014. T. 10. № 10. C. e1003712.

251. Luders E., Narr K.L., Thompson P.M., Toga A.W. Neuroanatomical correlates of intelligence // *Intelligence*. 2009. T. 37. № 2. C. 156–163.

252. Ma X., Gao L. Discovering protein complexes in protein interaction networks via exploring the weak ties effect // *BMC Syst Biol*. 2012. T. 6 Suppl 1. C. S6.

253. Marek S., Hwang K., Foran W., Hallquist M.N., Luna B. The Contribution of Network Organization and Integration to the Development of Cognitive Control // *PLoS Biol*. 2015. T. 13. № 12. C. e1002328.

254. Markett S., Montag C., Reuter M. Network Neuroscience and Personality // *Personal Neurosci*. 2018. T. 1.

255. Marnoufi K., Touri B., Bergadi M., Ghazlane I. WAIS–IV, WISC–V, WPPSI–IV Subtests and their Relationship with CHC Theory // *International Journal of Innovation and Economic Development*. 2023. T. 9. № 4. C. 16–21.

256. Mattar M.G., Cole M.W., Thompson-Schill S.L., Bassett D.S. A Functional Cartography of Cognitive Systems // *PLOS Computational Biology*. 2015. T. 11. № 12. C. e1004533.

257. McDaniel M. Big-brained people are smarter: A meta-analysis of the relationship between in vivo brain volume and intelligence // *Intelligence*. 2005. T. 33. № 4. C. 337–346.

258. McDermott T.J., Wiesman A.I., Proskovec A.L., Heinrichs-Graham E., Wilson T.W. Spatiotemporal oscillatory dynamics of visual selective attention during a flanker task // *Neuroimage*. 2017. T. 156. C. 277–285.

259. McGrew K.S. CHC theory and the human cognitive abilities project: Standing on the shoulders of the giants of psychometric intelligence research // *Intelligence*. 2009. T. 37. № 1. C. 1–10.

260. McGrew K.S. Carroll's Three-Stratum (3S) Cognitive Ability Theory at 30 Years: Impact, 3S-CHC Theory Clarification, Structural Replication, and

Cognitive–Achievement Psychometric Network Analysis Extension // *Journal of Intelligence*. 2023. T. 11. № 2. C. 32.

261. McGrew K.S., Schneider W.J., Decker S.L., Bulut O. A Psychometric Network Analysis of CHC Intelligence Measures: Implications for Research, Theory, and Interpretation of Broad CHC Scores “Beyond g” // *Journal of Intelligence*. 2023. T. 11. № 1. C. 19.

262. Meiran N., Shahar N. Working memory involvement in reaction time and its contribution to fluid intelligence: An examination of individual differences in reaction-time distributions // *Intelligence*. 2018. T. 69. C. 176–185.

263. Melby-Lervåg M., Redick T.S., Hulme C. Working Memory Training Does Not Improve Performance on Measures of Intelligence or Other Measures of “Far Transfer”: Evidence From a Meta-Analytic Review // *Perspect Psychol Sci*. 2016. T. 11. № 4. C. 512–534.

264. Menon V., D’Esposito M. The role of PFC networks in cognitive control and executive function // *Neuropsychopharmacology*. 2022. T. 47. № 1. C. 90–103.

265. Metzen D., Stammen C., Fraenz C., Schlüter C., Johnson W., Güntürkün O., DeYoung C.G., Genç E. Investigating robust associations between functional connectivity based on graph theory and general intelligence // *Sci Rep*. 2024. T. 14. № 1. C. 1368.

266. Meunier D., Lambiotte R., Bullmore E.T. Modular and Hierarchically Modular Organization of Brain Networks // *Front. Neurosci*. 2010. T. 4.

267. Mickley M., Renner G. Auswahl, Anwendung und Interpretation deutschsprachiger Intelligenztests für Kinder und Jugendliche auf Grundlage der CHC-Theorie: Update, Erweiterung und kritische Bewertung // *Praxis der Kinderpsychologie und Kinderpsychiatrie*. 2019. T. 68. № 4. C. 323–343.

268. Mill R.D., Ito T., Cole M.W. From connectome to cognition: The search for mechanism in human functional brain networks // *Neuroimage*. 2017. T. 160. C. 124–139.

269. Miller E.K., Cohen J.D. An integrative theory of prefrontal cortex function // *Annu Rev Neurosci.* 2001. T. 24. C. 167–202.
270. Miller E.K., Lundqvist M., Bastos A.M. Working Memory 2.0 // *Neuron.* 2018. T. 100. № 2. C. 463–475.
271. Min B.-K., Park H.-J. Task-related modulation of anterior theta and posterior alpha EEG reflects top-down preparation // *BMC Neurosci.* 2010. T. 11. C. 79–79.
272. Miyake A., Friedman N.P., Emerson M.J., Witzki A.H., Howerter A., Wager T.D. The Unity and Diversity of Executive Functions and Their Contributions to Complex “Frontal Lobe” Tasks: A Latent Variable Analysis // *Cognitive Psychology.* 2000. T. 41. № 1. C. 49–100.
273. Mohr H., Wolfensteller U., Betzel R.F., Mišić B., Sporns O., Richiardi J., Ruge H. Integration and segregation of large-scale brain networks during short-term task automatization // *Nat Commun.* 2016. T. 7. C. 13217–13217.
274. Morcom A.M., Fletcher P.C. Does the brain have a baseline? Why we should be resisting a rest // *NeuroImage.* 2007. T. 37. № 4. C. 1073–1082.
275. Moussa M.N., Vechlekar C.D., Burdette J.H., Steen M.R., Hugenschmidt C.E., Laurienti P.J. Changes in cognitive state alter human functional brain networks // *Front Hum Neurosci.* 2011. T. 5. C. 83–83.
276. Muñoz-Sandoval A.F., Woodcock R.W., McGrew K.S., Mather N. Batería III Woodcock-Muñoz // *CienciasPsi.* 2009. C. 245–246.
277. Murphy A.C., Bertolero M.A., Papadopoulos L., Lydon-Staley D.M., Bassett D.S. Multimodal network dynamics underpinning working memory // *Nat Commun.* 2020. T. 11. № 1. C. 3035.
278. Narr K.L., Woods R.P., Thompson P.M., Szeszko P., Robinson D., Dimtcheva T., Gurbani M., Toga A.W., Bilder R.M. Relationships between IQ and regional cortical gray matter thickness in healthy adults // *Cereb. Cortex.* 2007. T. 17. № 9. C. 2163–2171.

279. Nassi J.J., Callaway E.M. Parallel processing strategies of the primate visual system // *Nat Rev Neurosci*. 2009. T. 10. № 5. C. 360–372.
280. Nee D.E., Jonides J. Neural correlates of access to short-term memory // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2008. T. 105. № 37. C. 14228–14233.
281. Neubauer A.C., Fink A. Intelligence and neural efficiency // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2009. T. 33. № 7. C. 1004–1023.
282. Nicolini C., Forcellini G., Minati L., Bifone A. Scale-resolved analysis of brain functional connectivity networks with spectral entropy // *NeuroImage*. 2020. T. 211. C. 116603.
283. Niven J.E., Laughlin S.B. Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems // *Journal of Experimental Biology*. 2008. T. 211. № 11. C. 1792–1804.
284. Nolte G., Bai O., Wheaton L., Mari Z., Vorbach S., Hallett M. Identifying true brain interaction from EEG data using the imaginary part of coherency // *Clinical Neurophysiology*. 2004. T. 115. № 10. C. 2292–2307.
285. Nomura E.M., Gratton C., Visser R.M., Kayser A., Perez F., D’Esposito M. Double dissociation of two cognitive control networks in patients with focal brain lesions // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2010. T. 107. № 26. C. 12017–12022.
286. Nussbaumer D., Grabner R.H., Stern E. Neural efficiency in working memory tasks: The impact of task demand // *Intelligence*. 2015. T. 50. C. 196–208.
287. Nyberg L., Brocki K., Tillman C., Bohlin G. The proposed interaction between working memory and inhibition // *European Journal of Cognitive Psychology*. 2009. T. 21. № 1. C. 84–111.
288. Oberauer K. Access to information in working memory: Exploring the focus of attention. // *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*. 2002. T. 28. № 3. C. 411–421.
289. Oberauer K., Schulze R., Wilhelm O., Süß H.-M. Working Memory and Intelligence--Their Correlation and Their Relation: Comment on Ackerman, Beier, and Boyle (2005) // *Psychological Bulletin*. 2005. T. 131. C. 61–65.

290. Onnela J.-P., Saramäki J., Hyvönen J., Szabó G., Lazer D., Kaski K., Kertész J., Barabási A.-L. Structure and tie strengths in mobile communication networks // PNAS. 2007. T. 104. № 18. C. 7332–7336.
291. O'Reilly R.C., Bhattacharyya R., Howard M.D., Ketz N. Complementary Learning Systems // Cognitive Science. 2014. T. 38. № 6. C. 1229–1248.
292. O'Reilly R.C., Frank M.J. Making Working Memory Work: A Computational Model of Learning in the Prefrontal Cortex and Basal Ganglia // Neural Computation. 2006. T. 18. № 2. C. 283–328.
293. Pajevic S., Plenz D. The organization of strong links in complex networks // Nat Phys. 2012. T. 8. C. 429–436.
294. Palva S., Palva J.M. Functional Roles of Alpha-Band Phase Synchronization in Local and Large-Scale Cortical Networks // Front Psychol. 2011. T. 2. C. 204.
295. Pamplona G.S.P., Santos Neto G.S., Rosset S.R.E., Rogers B.P., Salmon C.E.G. Analyzing the association between functional connectivity of the brain and intellectual performance // Front. Hum. Neurosci. 2015. T. 9.
296. Park D.C., Reuter-Lorenz P. The Adaptive Brain: Aging and Neurocognitive Scaffolding // Annu Rev Psychol. 2009. T. 60. C. 173–196.
297. Park H.-J., Friston K. Structural and Functional Brain Networks: From Connections to Cognition // Science. 2013. T. 342. № 6158. C. 1238411–1238411.
298. Pasquale F. de, Della Penna S., Snyder A.Z., Marzetti L., Pizzella V., Romani G.L., Corbetta M. A cortical core for dynamic integration of functional networks in the resting human brain // Neuron. 2012. T. 74. № 4. C. 753–764.
299. Pasquali L., Primi R. Fundamentos da teoria da resposta ao item: TRI // Avaliação Psicológica: Interamerican Journal of Psychological Assessment. 2003. T. 2. № 2. C. 99–110.
300. Pavlov Y.G., Kotchoubey B. Oscillatory brain activity and maintenance of verbal and visual working memory: A systematic review // Psychophysiology. 2022. T. 59. № 5. C. e13735.

301. Pion-Tonachini L., Kreutz-Delgado K., Makeig S. ICLabel: An automated electroencephalographic independent component classifier, dataset, and website // *NeuroImage*. 2019. T. 198. C. 181–197.

302. Power J.D., Cohen A.L., Nelson S.M., Wig G.S., Barnes K.A., Church J.A., Vogel A.C., Laumann T.O., Miezin F.M., Schlaggar B.L., Petersen S.E. Functional Network Organization of the Human Brain // *Neuron*. 2011. T. 72. № 4. C. 665–678.

303. Power J.D., Schlaggar B.L., Lessov-Schlaggar C.N., Petersen S.E. Evidence for Hubs in Human Functional Brain Networks // *Neuron*. 2013. T. 79. № 4. C. 798–813.

304. Pratt N., Willoughby A., Swick D. Effects of Working Memory Load on Visual Selective Attention: Behavioral and Electrophysiological Evidence // *Front. Hum. Neurosci.* 2011. T. 5.

305. Pratte M.S., Rouder J.N., Morey R.D., Feng C. Exploring the differences in distributional properties between Stroop and Simon effects using delta plots // *Attention, Perception, & Psychophysics*. 2010. T. 72. № 7. C. 2013–2025.

306. Preti M.G., Bolton T.A., Van De Ville D. The dynamic functional connectome: State-of-the-art and perspectives // *NeuroImage*. 2017. T. 160. C. 41–54.

307. Primi R., Ferrão M.E., Almeida L.S. Fluid intelligence as a predictor of learning: A longitudinal multilevel approach applied to math // *Learning and Individual Differences*. 2010. T. 20. № 5. C. 446–451.

308. Raff E.C., Raff R.A. Dissociability, modularity, evolvability // *Evolution & Development*. 2000. T. 2. № 5. C. 235–237.

309. Raven J.C., Court J.H. Raven's progressive matrices and vocabulary scales. Oxford, UK: Oxford Psychologists Press, 1998.

310. Redick T.S., Calvo A., Gay C.E., Engle R.W. Working memory capacity and go/no-go task performance: selective effects of updating, maintenance, and inhibition // *J Exp Psychol Learn Mem Cogn.* 2011. T. 37. № 2. C. 308–324.

311. Ree M.J., Carretta T.R. Thirty years of research on general and specific abilities: Still not much more than *g* // *Intelligence*. 2022. T. 91. C. 101617.
312. Ren H., Zhou S., Zhang L., Zhao F., Qiao L. Identifying Individuals by fNIRS-Based Brain Functional Network Fingerprints // *Frontiers in Neuroscience*. 2022. T. 16.
313. Ren Z., Zhang Y., He H., Feng Q., Bi T., Qiu J. The Different Brain Mechanisms of Object and Spatial Working Memory: Voxel-Based Morphometry and Resting-State Functional Connectivity // *Front. Hum. Neurosci.* 2019. T. 13.
314. Richiardi J., Altmann A., Milazzo A.-C., Chang C., Chakravarty M.M., Banaschewski T., Barker G.J., Bokde A.L.W., Bromberg U., Büchel C., Conrod P., Fauth-Bühler M., Flor H., Frouin V., Gallinat J., Garavan H., Gowland P., Heinz A., Lemaître H., Mann K.F., Martinot J.-L., Nees F., Paus T., Pausova Z., Rietschel M., Robbins T.W., Smolka M.N., Spanagel R., Ströhle A., Schumann G., Hawrylycz M., Poline J.-B., Greicius M.D., Consortium I. Correlated gene expression supports synchronous activity in brain networks // *Science*. 2015. T. 348. № 6240. C. 1241–1244.
315. Riddle J., Scimeca J.M., Cellier D., Dhanani S., D’Esposito M. Causal Evidence for a Role of Theta and Alpha Oscillations in the Control of Working Memory // *Curr Biol*. 2020. T. 30. № 9. C. 1748- 1754.e4.
316. Riley M.R., Constantinidis C. Role of Prefrontal Persistent Activity in Working Memory // *Front Syst Neurosci*. 2015. T. 9. C. 181.
317. Rivera-Alba M., Vitaladevuni S.N., Mischenko Y., Lu Z., Takemura S., Scheffer L., Meinertzhagen I.A., Chklovskii D.B., Polavieja G.G. de. Wiring economy and volume exclusion determine neuronal placement in the *Drosophila* brain // *Curr Biol*. 2011. T. 21. № 23. C. 2000–2005.
318. Rogalsky C., Matchin W., Hickok G. Broca’s area, sentence comprehension, and working memory: an fMRI study // *Front. Hum. Neurosci.* 2008. T. 2.

319. Rossi C., Vidaurre D., Costers L., Akbarian F., Woolrich M., Nagels G., Van Schependom J. A data-driven network decomposition of the temporal, spatial, and spectral dynamics underpinning visual-verbal working memory processes // *Commun Biol.* 2023. T. 6. № 1. C. 1–12.

320. Roux F., Wibral M., Mohr H.M., Singer W., Uhlhaas P.J. Gamma-Band Activity in Human Prefrontal Cortex Codes for the Number of Relevant Items Maintained in Working Memory // *J. Neurosci.* 2012. T. 32. № 36. C. 12411–12420.

321. Rubia K., Alegria A., Brinson H. Imaging the ADHD brain: disorder-specificity, medication effects and clinical translation // *Expert Review of Neurotherapeutics.* 2014. T. 14. № 5. C. 519–538.

322. Rubinov M., Sporns O. Complex network measures of brain connectivity: uses and interpretations // *Neuroimage.* 2010. T. 52. № 3. C. 1059–1069.

323. Rubinov M., Ypma R.J.F., Watson C., Bullmore E.T. Wiring cost and topological participation of the mouse brain connectome // *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2015. T. 112. № 32. C. 10032–10037.

324. Sadaghiani S., Kleinschmidt A. Brain Networks and α -Oscillations: Structural and Functional Foundations of Cognitive Control // *Trends in Cognitive Sciences.* 2016. T. 20. № 11. C. 805–817.

325. Sadaghiani S., Poline J.-B., Kleinschmidt A., D'Esposito M. Ongoing dynamics in large-scale functional connectivity predict perception // *PNAS.* 2015. T. 112. № 27. C. 8463–8468.

326. Sadaghiani S., Wirsich J. Intrinsic connectome organization across temporal scales: New insights from cross-modal approaches // *Netw Neurosci.* 2020. T. 4. № 1. C. 1–29.

327. Sala-Llonch R., Peña-Gómez C., Arenaza-Urquijo E.M., Vidal-Piñeiro D., Bargalló N., Junqué C., Bartrés-Faz D. Brain connectivity during resting state and subsequent working memory task predicts behavioural performance // *Cortex.* 2012. T. 48. № 9. C. 1187–1196.

328. Santarnecchi E., Galli G., Polizzotto N.R., Rossi A., Rossi S. Efficiency of weak brain connections support general cognitive functioning // *Human Brain Mapping*. 2014. T. 35. № 9. C. 4566–4582.

329. Satler C., Faria E.T., Rabelo G.N., Garcia A., Tavares M.C.H. Inhibitory control training in healthy and highly educated older adults // *Dement. neuropsychol.* 2021. T. 15. C. 387–395.

330. Sauseng P., Klimesch W. What does phase information of oscillatory brain activity tell us about cognitive processes? // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2008. T. 32. № 5. C. 1001–1013.

331. Sauseng P., Klimesch W., Schabus M., Doppelmayr M. Fronto-parietal EEG coherence in theta and upper alpha reflect central executive functions of working memory // *International Journal of Psychophysiology*. 2005. T. 57. № 2. C. 97–103.

332. Schedlbauer A.M., Copara M.S., Watrous A.J., Ekstrom A.D. Multiple interacting brain areas underlie successful spatiotemporal memory retrieval in humans // *Sci Rep*. 2014. T. 4. C. 6431–6431.

333. Schmidt F.L. The Role of General Cognitive Ability and Job Performance: Why There Cannot Be a Debate // *Human Performance*. 2002. T. 15. № 1–2. C. 187–210.

334. Schmidt F.L., Hunter J. General Mental Ability in the World of Work: Occupational Attainment and Job Performance // *Journal of Personality and Social Psychology*. 2004. T. 86. № 1. C. 162–173.

335. Schmidt R., Herrojo Ruiz M., Kilavik B.E., Lundqvist M., Starr P.A., Aron A.R. Beta Oscillations in Working Memory, Executive Control of Movement and Thought, and Sensorimotor Function // *J Neurosci*. 2019. T. 39. № 42. C. 8231–8238.

336. Schmiedek F., Oberauer K., Wilhelm O., Süß H.-M., Wittmann W.W. Individual differences in components of reaction time distributions and their

relations to working memory and intelligence // *Journal of Experimental Psychology: General*. 2007. T. 136. № 3. C. 414–429.

337. Schmithorst V.J., Holland S.K. Sex differences in the development of neuroanatomical functional connectivity underlying intelligence found using Bayesian connectivity analysis // *NeuroImage*. 2007. T. 35. № 1. C. 406–419.

338. Schubert A.-L., Hagemann D., Frischkorn G.T. Is general intelligence little more than the speed of higher-order processing? // *J Exp Psychol Gen*. 2017. T. 146. № 10. C. 1498–1512.

339. Schultz D.H., Cole M.W. Higher Intelligence Is Associated with Less Task-Related Brain Network Reconfiguration // *J Neurosci*. 2016. T. 36. № 33. C. 8551–8561.

340. Schweizer K., Koch W. Perceptual processes and cognitive ability // *Intelligence*. 2003. T. 31. № 3. C. 211–235.

341. Senden M., Reuter N., Heuvel M.P. van den, Goebel R., Deco G. Cortical rich club regions can organize state-dependent functional network formation by engaging in oscillatory behavior // *NeuroImage*. 2017. T. 146. C. 561–574.

342. Shah L.M., Cramer J.A., Ferguson M.A., Birn R.M., Anderson J.S. Reliability and reproducibility of individual differences in functional connectivity acquired during task and resting state // *Brain Behav*. 2016. T. 6. № 5.

343. Shine J.M., Aburn M.J., Breakspear M., Poldrack R.A. The modulation of neural gain facilitates a transition between functional segregation and integration in the brain // *eLife*. 2018. T. 7. C. e31130.

344. Shine J.M., Bissett P.G., Bell P.T., Koyejo O., Balsters J.H., Gorgolewski K.J., Moodie C.A., Poldrack R.A. The Dynamics of Functional Brain Networks: Integrated Network States during Cognitive Task Performance // *Neuron*. 2016. T. 92. № 2. C. 544–554.

345. Shine J.M., Poldrack R.A. Principles of dynamic network reconfiguration across diverse brain states // *NeuroImage*. 2018. T. 180. C. 396–405.

346. Shipstead Z., Harrison T.L., Engle R.W. Working Memory Capacity and Fluid Intelligence: Maintenance and Disengagement // *Perspect Psychol Sci*. 2016. T. 11. № 6. C. 771–799.

347. Shipstead Z., Lindsey D.R.B., Marshall R.L., Engle R.W. The mechanisms of working memory capacity: Primary memory, secondary memory, and attention control // *Journal of Memory and Language*. 2014. T. 72. C. 116–141.

348. Siegel M., Buschman T.J., Miller E.K. Cortical information flow during flexible sensorimotor decisions // *Science*. 2015. T. 348. № 6241. C. 1352–1355.

349. Siemann J., Herrmann M., Galashan D. fMRI-constrained source analysis reveals early top-down modulations of interference processing using a flanker task // *NeuroImage*. 2016. T. 136. C. 45–56.

350. Smith S.M., Fox P.T., Miller K.L., Glahn D.C., Fox P.M., Mackay C.E., Filippini N., Watkins K.E., Toro R., Laird A.R., Beckmann C.F. Correspondence of the brain's functional architecture during activation and rest // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2009. T. 106. № 31. C. 13040–13045.

351. Sousa A.M.M., Meyer K.A., Santpere G., Gulden F.O., Sestan N. Evolution of the Human Nervous System Function, Structure, and Development // *Cell*. 2017. T. 170. № 2. C. 226–247.

352. Spadone S., Della Penna S., Sestieri C., Betti V., Tosoni A., Perrucci M.G., Romani G.L., Corbetta M. Dynamic reorganization of human resting-state networks during visuospatial attention // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2015. T. 112. № 26. C. 8112–8117.

353. Spearman C. «General intelligence», Objectively Determined And Measured // *American Journal of Psychology*. 1904. T. 15. № 2. C. 201–293.

354. Spielberg J.M., Miller G.A., Heller W., Banich M.T. Flexible brain network reconfiguration supporting inhibitory control // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2015. T. 112. № 32. C. 10020–10025.

355. Sporns O. Network attributes for segregation and integration in the human brain // *Current Opinion in Neurobiology*. 2013a. T. 23. № 2. C. 162–171.

356. Sporns O. Structure and function of complex brain networks // *Dialogues Clin Neurosci*. 2013b. T. 15. № 3. C. 247–262.
357. Sporns O. Contributions and challenges for network models in cognitive neuroscience // *Nature Neuroscience*. 2014. T. 17. № 5. C. 652–660.
358. Sporns O., Betzel R.F. Modular Brain Networks // *Annu Rev Psychol*. 2016. T. 67. C. 613–640.
359. Spreng R.N., Stevens W.D., Chamberlain J.P., Gilmore A.W., Schacter D.L. Default network activity, coupled with the frontoparietal control network, supports goal-directed cognition // *Neuroimage*. 2010. T. 53. № 1. C. 303–317.
360. Sreenivasan K.K., Curtis C.E., D’Esposito M. Revisiting the role of persistent neural activity during working memory // *Trends Cogn Sci*. 2014. T. 18. № 2. C. 82–89.
361. Sreenivasan K.K., Gratton C., Vytlačil J., D’Esposito M. Evidence for working memory storage operations in perceptual cortex // *Cogn Affect Behav Neurosci*. 2014. T. 14. № 1. C. 117–128.
362. Sreenivasan K.K., Vytlačil J., D’Esposito M. Distributed and Dynamic Storage of Working Memory Stimulus Information in Extrastriate Cortex // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2014. T. 26. № 5. C. 1141–1153.
363. Steegen S., Tuerlinckx F., Gelman A., Vanpaemel W. Increasing Transparency Through a Multiverse Analysis // *Perspect Psychol Sci*. 2016. T. 11. № 5. C. 702–712.
364. Sternberg R.J. A Contextualist View of the Nature of Intelligence // *International Journal of Psychology*. 1984a. T. 19. № 1–4. C. 307–334.
365. Sternberg R.J. What Should Intelligence Tests Test? Implications of a Triarchic Theory of Intelligence for Intelligence Testing // *Educational Researcher*. 1984b. T. 13. № 1. C. 5–15.
366. Sternberg R.J. *Beyond IQ: A Triarchic Theory of Human Intelligence*. : CUP Archive, 1985. 436 c.

367. Sternberg R.J., Lubart T.I. An Investment Theory of Creativity and Its Development // *Human Development*. 2010. T. 34. № 1. C. 1–31.
368. Sternberg S. High-speed scanning in human memory // *Science*. 1966. T. 153. № 3736. C. 652–654.
369. Suárez L.E., Markello R.D., Betzel R.F., Misic B. Linking Structure and Function in Macroscale Brain Networks // *Trends in Cognitive Sciences*. 2020. T. 24. № 4. C. 302–315.
370. Supekar K., Uddin L.Q., Prater K., Amin H., Greicius M.D., Menon V. Development of functional and structural connectivity within the default mode network in young children // *Neuroimage*. 2010. T. 52. № 1. C. 290–301.
371. Suzuki K., Okumura Y., Kita Y., Oi Y., Shinoda H., Inagaki M. The relationship between the superior frontal cortex and alpha oscillation in a flanker task: Simultaneous recording of electroencephalogram (EEG) and near infrared spectroscopy (NIRS) // *Neuroscience Research*. 2018. T. 131. C. 30–35.
372. Taub G.E., McGrew K.S. The Woodcock–Johnson Tests of Cognitive Abilities III’s Cognitive Performance Model // *Journal of Psychoeducational Assessment*. 2013.
373. Telesford Q.K., Lynall M.-E., Vettel J., Miller M.B., Grafton S.T., Bassett D.S. Detection of functional brain network reconfiguration during task-driven cognitive states // *Neuroimage*. 2016. T. 142. C. 198–210.
374. Theis N., Rubin J., Cape J., Iyengar S., Gur R.E., Gur R.C., Roalf D.R., Pogue-Geile M.F., Almasy L., Nimgaonkar V.L., Prasad K.M. Evaluating Network Threshold Selection for Structural and Functional Brain Connectomes // 2021. C. 2021.10.09.463759.
375. Thiele J.A., Faskowitz J., Sporns O., Hilger K. Multitask Brain Network Reconfiguration Is Inversely Associated with Human Intelligence // *Cerebral Cortex*. 2022. C. bhab473.
376. Todd J.J., Marois R. Capacity limit of visual short-term memory in human posterior parietal cortex // *Nature*. 2004. T. 428. № 6984. C. 751–754.

377. Tognoli E., Kelso J.A.S. The Metastable Brain // *Neuron*. 2014. T. 81. № 1. C. 35–48.
378. Tompson S.H., Falk E.B., Vettel J.M., Bassett D.S. Network Approaches to Understand Individual Differences in Brain Connectivity: Opportunities for Personality Neuroscience // *Personality Neuroscience*. 2018. T. 1.
379. Tononi G., Sporns O., Edelman G.M. A measure for brain complexity: relating functional segregation and integration in the nervous system // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 1994. T. 91. № 11. C. 5033–5037.
380. Toppi J., Astolfi L., Riseti M., Anzolin A., Kober S.E., Wood G., Mattia D. Different Topological Properties of EEG-Derived Networks Describe Working Memory Phases as Revealed by Graph Theoretical Analysis // *Frontiers in Human Neuroscience*. 2018. T. 11.
381. Tosh C.R., McNally L. The relative efficiency of modular and non-modular networks of different size // *Proc. R. Soc. B*. 2015. T. 282. № 1802. C. 20142568.
382. Traag V.A., Waltman L., Eck N.J. van. From Louvain to Leiden: guaranteeing well-connected communities // *Sci Rep*. 2019. T. 9. № 1. C. 5233.
383. Unsworth N., Brewer G.A., Spillers G.J. There's more to the working memory capacity-fluid intelligence relationship than just secondary memory // *Psychon Bull Rev*. 2009. T. 16. № 5. C. 931–937.
384. Unsworth N., Engle R.W. The nature of individual differences in working memory capacity: active maintenance in primary memory and controlled search from secondary memory // *Psychol Rev*. 2007. T. 114. № 1. C. 104–132.
385. Unsworth N., Fukuda K., Awh E., Vogel E.K. Working memory and fluid intelligence: capacity, attention control, and secondary memory retrieval // *Cogn Psychol*. 2014. T. 71. C. 1–26.
386. Unsworth N., Spillers G.J. Working memory capacity: Attention control, secondary memory, or both? A direct test of the dual-component model // *Journal of Memory and Language*. 2010. T. 62. № 4. C. 392–406.

387. Váša F., Mišić B. Null models in network neuroscience // *Nat Rev Neurosci.* 2022. C. 1–12.

388. Vatansever D., Manktelow A.E., Sahakian B.J., Menon D.K., Stamatakis E.A. Angular default mode network connectivity across working memory load // *Human Brain Mapping.* 2016. T. 38. № 1. C. 41–52.

389. Verhaeghen P., Cerella J., Bopp K.L., Basak C. Aging and Varieties of Cognitive Control: A Review of Meta-Analyses on Resistance to Interference, Coordination, and Task Switching, and an Experimental Exploration of Age-Sensitivity in the Newly Identified Process of Focus Switching // *Cognitive Limitations in Aging and Psychopathology* / под ред. D.N. McIntosh, G. Sedek, R.W. Engle, U. von Hecker. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. C. 160–189.

390. Vincent J.L., Patel G.H., Fox M.D., Snyder A.Z., Baker J.T., Van Essen D.C., Zempel J.M., Snyder L.H., Corbetta M., Raichle M.E. Intrinsic functional architecture in the anaesthetized monkey brain // *Nature.* 2007. T. 447. № 7140. C. 83–86.

391. Vinck M., Oostenveld R., Wingerden M. van, Battaglia F., Pennartz C.M.A. An improved index of phase-synchronization for electrophysiological data in the presence of volume-conduction, noise and sample-size bias // *Neuroimage.* 2011. T. 55. № 4. C. 1548–1565.

392. Vinck M., Wingerden M. van, Womelsdorf T., Fries P., Pennartz C.M.A. The pairwise phase consistency: a bias-free measure of rhythmic neuronal synchronization // *Neuroimage.* 2010. T. 51. № 1. C. 112–122.

393. Visser B.A., Ashton M.C., Vernon P.A. g and the measurement of Multiple Intelligences: A response to Gardner // *Intelligence.* 2006. T. 34. № 5. C. 507–510.

394. Vogel E.K., Awh E. How to Exploit Diversity for Scientific Gain: Using Individual Differences to Constrain Cognitive Theory // *Curr Dir Psychol Sci.* 2008. T. 17. № 2. C. 171–176.

395. Vogel E.K., Machizawa M.G. Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity // *Nature*. 2004. T. 428. № 6984. C. 748–751.
396. Wang C., Ong J.L., Patanaik A., Zhou J., Chee M.W.L. Spontaneous eyelid closures link vigilance fluctuation with fMRI dynamic connectivity states // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2016. T. 113. № 34. C. 9653–9658.
397. Wang L., Song M., Jiang T., Zhang Y., Yu C. Regional homogeneity of the resting-state brain activity correlates with individual intelligence // *Neuroscience Letters*. 2011. T. 488. № 3. C. 275–278.
398. Wang R., Ge S., Zommaro N.M., Ravienna K., Espinoza T., Iramina K. Consistency and dynamical changes of directional information flow in different brain states: A comparison of working memory and resting-state using EEG // *NeuroImage*. 2019. T. 203. C. 116188.
399. Wang R., Liu M., Cheng X., Wu Y., Hildebrandt A., Zhou C. Segregation, integration, and balance of large-scale resting brain networks configure different cognitive abilities // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2021. T. 118. № 23. C. e2022288118.
400. Ward L.M. Synchronous neural oscillations and cognitive processes // *Trends in Cognitive Sciences*. 2003. T. 7. № 12. C. 553–559.
401. Wasserman J.D. Deconstructing CHC // *Applied Measurement in Education*. 2019. T. 32. № 3. C. 249–268.
402. Watts D.J., Strogatz S.H. Collective dynamics of ‘small-world’ networks // *Nature*. 1998. T. 393. № 6684. C. 440–442.
403. Wechsler S.M., Cassia Nakano T. de. Cognitive assessment of Brazilian children and youth: Past and present perspectives and challenges // *International Journal of School & Educational Psychology*. 2016. T. 4. № 4. C. 215–224.
404. Wen X., Zhang D., Liang B., Zhang R., Wang Z., Wang J., Liu M., Huang R. Reconfiguration of the Brain Functional Network Associated with Visual Task Demands // *PLOS ONE*. 2015. T. 10. № 7. C. e0132518.

405. Werner G. Fractals in the nervous system: conceptual implications for theoretical neuroscience // *Front Physiol.* 2010. T. 1. C. 15–15.

406. Westphal A.J., Wang S., Rissman J. Episodic Memory Retrieval Benefits from a Less Modular Brain Network Organization // *J Neurosci.* 2017. T. 37. № 13. C. 3523–3531.

407. White C.N., Curl R. Cueing Effects in the Attentional Network Test: a Spotlight Diffusion Model Analysis // *Comput Brain Behav.* 2018. T. 1. № 1. C. 59–68.

408. White C.N., Ratcliff R., Starns J.J. Diffusion models of the flanker task: Discrete versus gradual attentional selection // *Cognitive Psychology.* 2011. T. 63. № 4. C. 210–238.

409. Wianda E., Ross B. The roles of alpha oscillation in working memory retention // *Brain Behav.* 2019. T. 9. № 4. C. e01263.

410. Wijk B.C.M. van, Stam C.J., Daffertshofer A. Comparing Brain Networks of Different Size and Connectivity Density Using Graph Theory // *PLoS ONE.* 2010. T. 5. № 10. C. e13701.

411. Wiley J., Jarosz A.F., Cushen P.J., Colflesh G.J.H. New rule use drives the relation between working memory capacity and Raven's Advanced Progressive Matrices // *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition.* 2011. T. 37. C. 256–263.

412. Wongupparaj P., Kumari V., Morris R.G. The relation between a multicomponent working memory and intelligence: The roles of central executive and short-term storage functions // *Intelligence.* 2015. T. 53. C. 166–180.

413. Woolgar A., Parr A., Cusack R., Thompson R., Nimmo-Smith I., Torralva T., Roca M., Antoun N., Manes F., Duncan J. Fluid intelligence loss linked to restricted regions of damage within frontal and parietal cortex // *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 2010. T. 107. № 33. C. 14899–14902.

414. Woolgar A., Thompson R., Bor D., Duncan J. Multi-voxel coding of stimuli, rules, and responses in human frontoparietal cortex // *NeuroImage*. 2011. T. 56. № 2. C. 744–752.
415. Xie L., Ren M., Cao B., Li F. Distinct brain responses to different inhibitions: Evidence from a modified Flanker Task // *Sci Rep*. 2017. T. 7. № 1. C. 6657.
416. Yamashita M., Yoshihara Y., Hashimoto R., Yahata N., Ichikawa N., Sakai Y., Yamada T., Matsukawa N., Okada G., Tanaka S.C., Kasai K., Kato N., Okamoto Y., Seymour B., Takahashi H., Kawato M., Imamizu H. A prediction model of working memory across health and psychiatric disease using whole-brain functional connectivity // *eLife*. 2018. T. 7. C. e38844.
417. Yantis S., Serences J.T. Cortical mechanisms of space-based and object-based attentional control // *Current Opinion in Neurobiology*. 2003. T. 13. № 2. C. 187–193.
418. Yao D. A method to standardize a reference of scalp EEG recordings to a point at infinity // *Physiol Meas*. 2001. T. 22. № 4. C. 693–711.
419. Yeo B.T., Krienen F.M., Chee M.W., Buckner R.L. Estimates of Segregation and Overlap of Functional Connectivity Networks in the Human Cerebral Cortex // *Neuroimage*. 2014. T. 88. C. 212–227.
420. Yeo B.T.T., Krienen F.M., Eickhoff S.B., Yaakub S.N., Fox P.T., Buckner R.L., Asplund C.L., Chee M.W.L. Functional Specialization and Flexibility in Human Association Cortex // *Cereb Cortex*. 2015. T. 25. № 10. C. 3654–3672.
421. Zakharov I., Tabueva A., Adamovich T., Kovas Y., Malykh S. Alpha Band Resting-State EEG Connectivity Is Associated With Non-verbal Intelligence // *Front. Hum. Neurosci*. 2020. T. 14.
422. Zalesky A., Fornito A., Cocchi L., Gollo L.L., Breakspear M. Time-resolved resting-state brain networks // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2014. T. 111. № 28. C. 10341–10346.

423. Zimmerman B.J. Contextual and psychometric descriptions of intelligence: A fundamental conflict // Behavioral and Brain Sciences. 1984. T. 7. № 2. C. 303–304.

424. Zippo A.G., Della Rosa P.A., Castiglioni I., Biella G.E.M. Alternating dynamics of segregation and integration in human brain functional networks during working-memory task // 2016.

Приложения

Приложение №1. Примеры экспериментальных стимулов

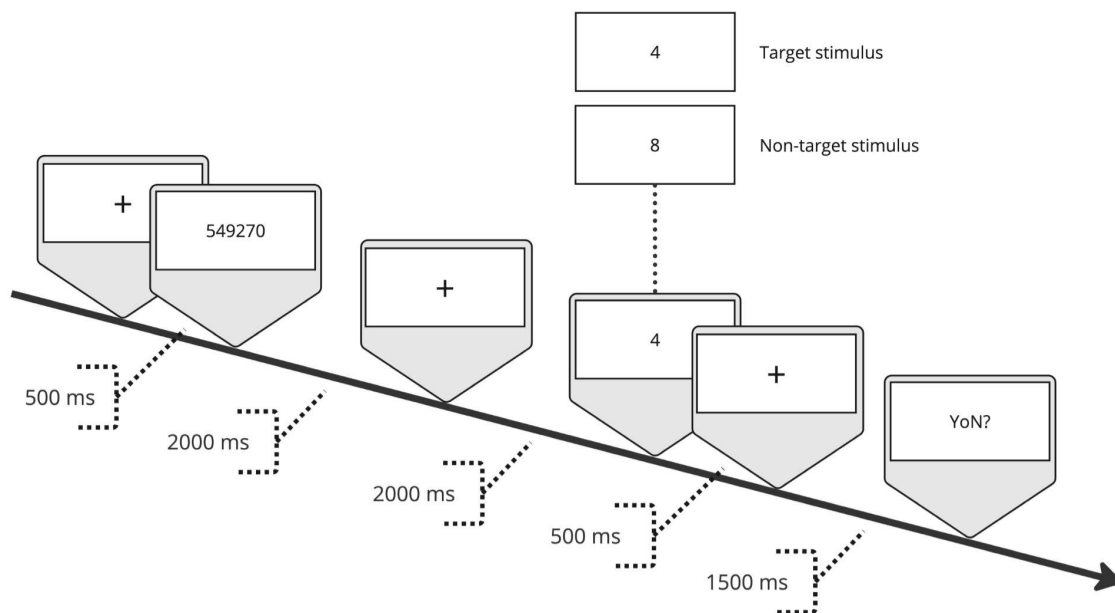


Рисунок 1. Структура теста Стернберга, использованного в исследовании

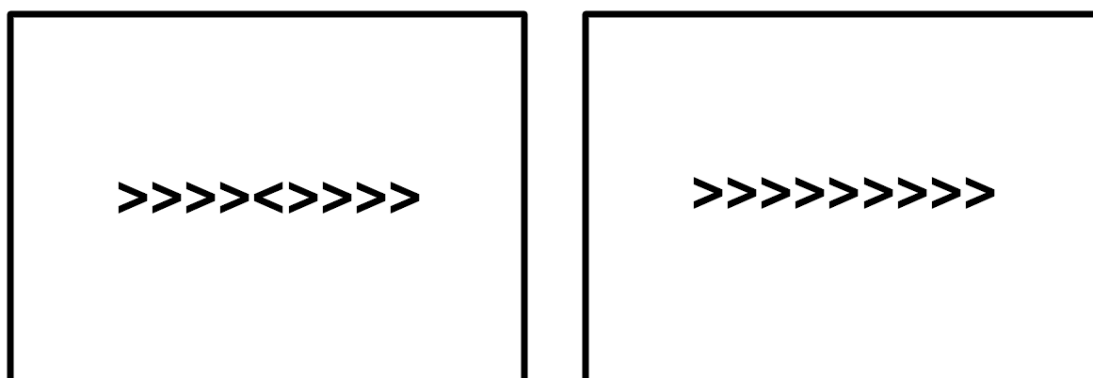


Рисунок 2. Структура теста Фланкера, использованного в исследовании. Левый стимул – инконгруэнтное условие, правый стимул – конгруэнтное условие

Приложение №2. Оценка эффекта пространственной утечки на значения функциональной связности, полученные с помощью общей информации

В данном исследовании мы провели предварительную оценку уровня взаимной информации между электродами и изучили общую структуру полученных сетей. Мы предположили, что общие источники и пространственная утечка приведут к повышению уровня взаимной информации между соседними электродами. Чтобы оценить эту гипотезу, мы рассчитали взаимную информацию в двух различных сценариях: (1) средняя взаимная информация для электрода с его соседями и (2) средняя взаимная информация для электрода с не-соседними электродами. Соседние электроды были определены вручную в соответствии с системой размещения электродов 10-10. Эти расчеты проводились для каждого электрода с использованием полной матрицы смежности, полученной из данных состояния покоя.

Затем значения взаимной информации усреднялись, чтобы получить две первичные метрики для каждой матрицы: среднюю взаимную информацию для соседних электродов и среднюю взаимную информацию для не-соседних электродов. Для оценки разделимости этих показателей мы использовали модель логистической регрессии со смешанным эффектом, реализованную с помощью пакета lme4. Мы использовали все матрицы состояния покоя, полученные в ходе исследования, а ID матрицы (уникальное значение, определяющее ID участника, частотный диапазон и условие) использовали в качестве случайного эффекта. Описательные статистики для двух групп указаны в таблице 1.

Наши результаты показывают, что точность модели составляет 0.562, при этом средние значения взаимной информации для соседних электродов незначительно выше. Хотя мы не можем полностью исключить влияние общих источников и эффектов пространственной утечки, мы пришли к

выводу, что любое такое влияние ограничено и не оказывает существенного влияния на наши результаты.

Таблица 1. Значения среднего и стандартного отклонения (SD) общей информации для двух условий

Статистика	Группа	
	Соседи	Не-соседи
Среднее	0.578	0.518
Медиана	0.494	0.471
Стандартное отклонение	0.337	0.195

При рассмотрении усредненных сетей (см. рис. 1) мы не обнаружили значительной кластеризации соседних электродов, несмотря на ожидаемую пространственную утечку или эффект общих компонентов в данных ЭЭГ. Сети со сходным уровнем плотности (порог 0.8), созданные с использованием взвешенного индекса фазовых задержек (Vinck et al., 2011, wPLI) или воображаемой части когерентности (Nolte et al, 2004, imcoh) - меры, разработанные для минимизации влияния общего источника на функциональную связность, - показывают более выраженную кластеризацию в соседних электродах, таких как затылочные электроды для wPLI и правотемпоральные электроды для imcoh (см. рис. 5 в ссылке).

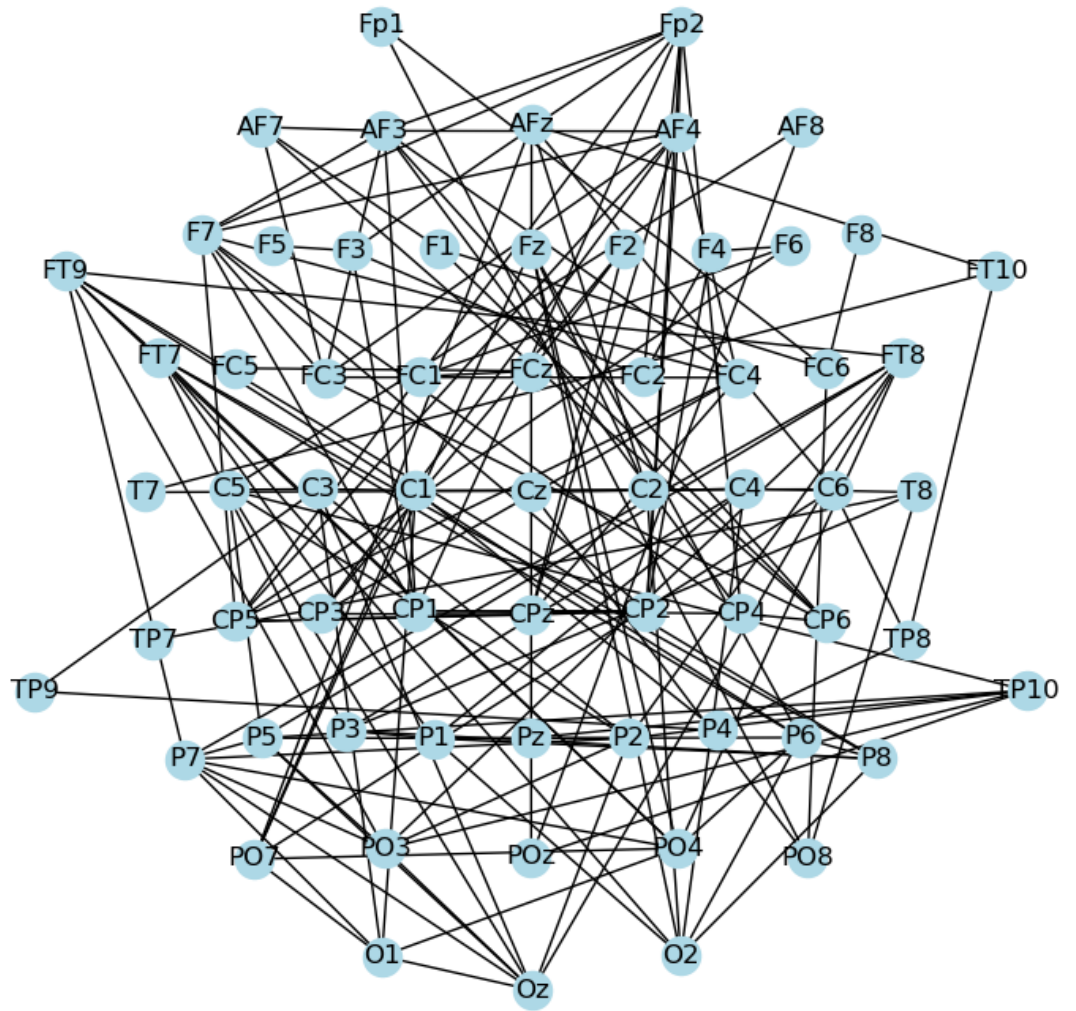


Рисунок 1. Сеть, построенная на основе усреднения матриц сетей альфа-диапазона состояния покоя

Приложение №3. Распределение сил связей для различных метрик оценки синхронизации

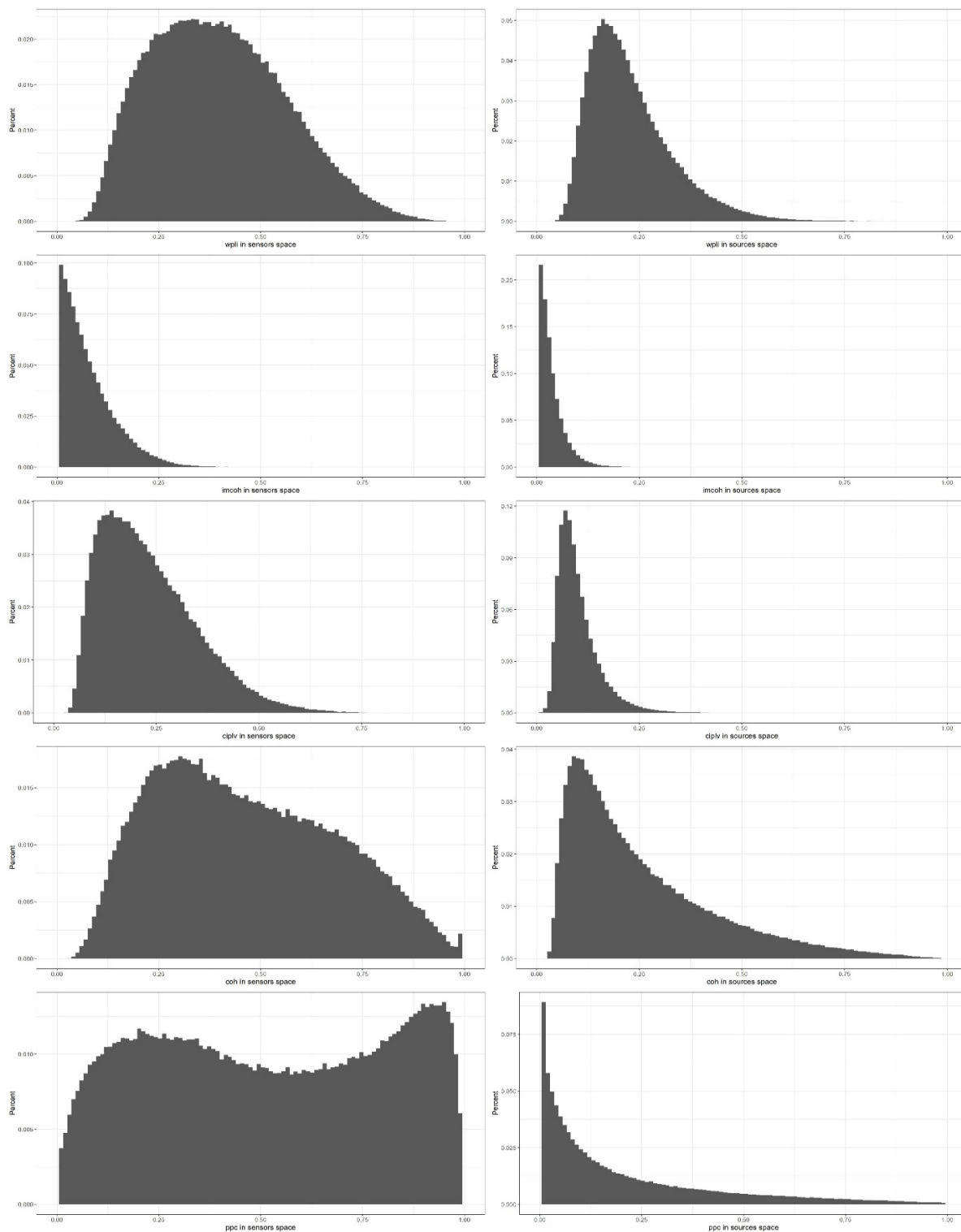


Рисунок 1. Распределение нормированной силы связей для различных метрик синхронизации в пространстве сенсоров (левая колонка) и источников (правая колонка). По оси X дана сила связи [0. 1], по оси Y – усредненный процент связей в матрицах связности

Приложение №4. Оценка количества изолированных узлов на различных уровнях порога

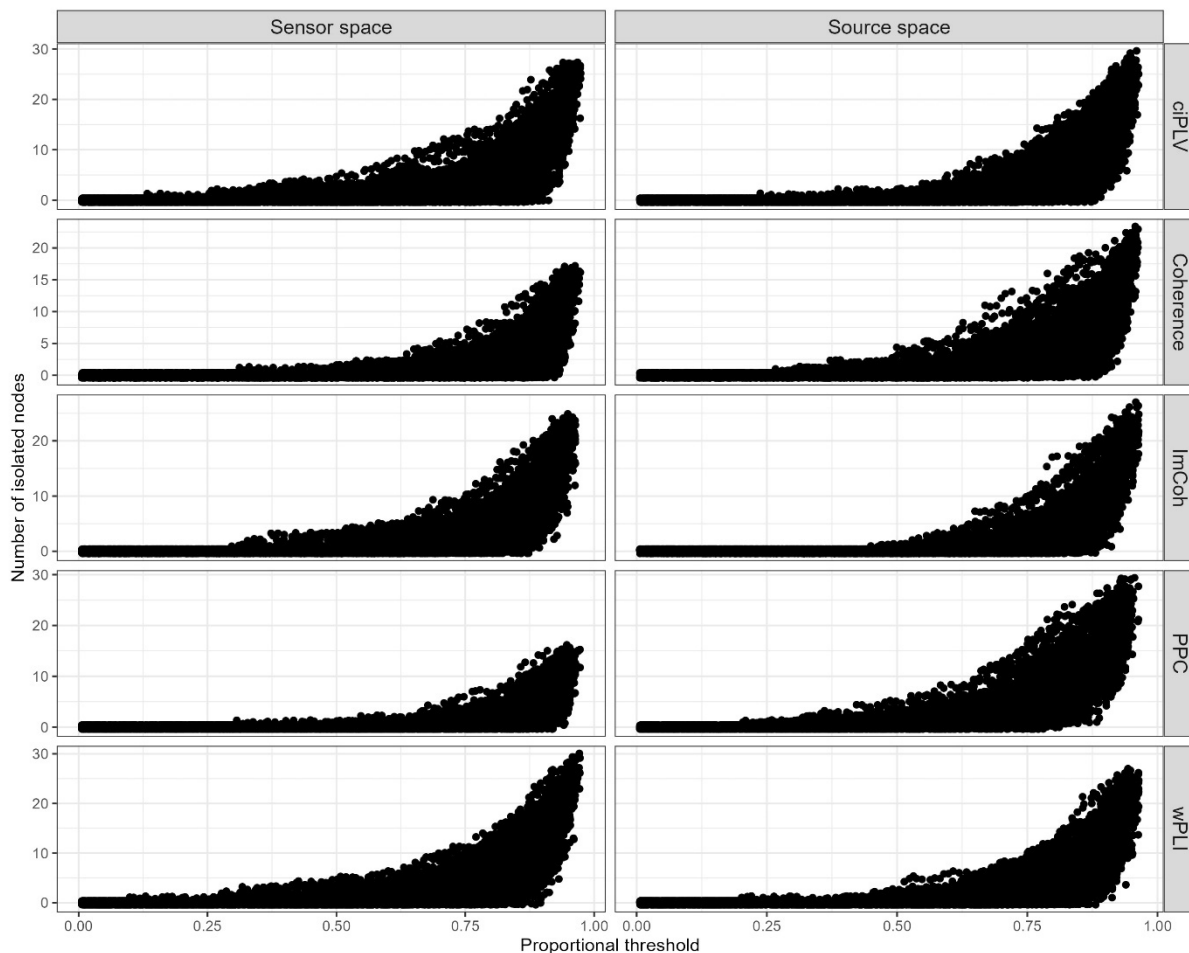


Рисунок 1. Количество изолированных узлов на различных уровнях порога. По оси X отложено значение пропорционального порога, по оси Y – количество изолированных узлов, рассчитанное для каждой матрицы связности

Приложение №5. Описательные статистики для метрик топологии сетей функциональной связности состояния покоя и невербального интеллекта

Таблица 1. Значения среднего и стандартного отклонения (SD) метрик топологии сетей функциональной связности и невербального интеллекта (Zakharov et al., 2020)

	Альфа (8-13 Гц)				Нижняя бета (13-20 Гц)		Верхняя бета (20-30 Гц)		Тета (4-8 Гц)	
	Тестовая выборка		Валид. Выборка		Тестовая выборка	Валид. Выборка	Тестовая выборка	Валид. Выборка	Тестовая выборка	Валид. Выборка
	М	SD	М	SD	М	SD	М	SD	М	SD
Балл теста Равена	17.45	4.80	17.31	5.25						
Хар. Длина пути	0.15	0.06	0.14	0.05	0.06	0.02	0.04	0.02	0.07	0.03
Ср. Длина пути	0.13	0.05	0.12	0.04	0.05	0.02	0.04	0.02	0.07	0.03
Коэффициент кластеризации	0.55	0.04	0.55	0.04	0.56	0.03	0.55	0.03	0.55	0.03
SWI	20.27	10.05	20.08	0.92	0.95	0.39	0.69	0.27	10.08	0.51
Модулярность	0.07	0.02	0.07	0.02	0.08	0.01	0.08	0.01	0.08	0.02
Центральность по собственному вектору	0.65	0.03	0.65	0.04	0.65	0.03	0.66	0.04	0.67	0.03

Примечание. Хар. Длина пути – характеристическая длина пути, Ср. Длина пути – средняя длина пути, SWI – small-world index/ индекс малого мира, М – среднее, SD – стандартное отклонение. Валид. Выборка – валидационная выборка.

Приложение №6. Корреляции между невербальным интеллектом и метриками топологии сетей функциональной связности покоя

Таблица 1. Корреляции между невербальным интеллектом и метриками топологии сетей функциональной связности покоя в нижнем бета- диапазоне (13-20 Гц)

	Альфа (8-13 Гц)				Нижняя бета (13-20 Гц)		Верхняя бета (20-30 Гц)		Тета (4-8 Гц)	
	Тестовая выборка		Валид. Выборка		Тестовая выборка	Валид. Выборка	Тестовая выборка	Валид. Выборка	Тестовая выборка	Валид. Выборка
	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>
Хар. Длина пути	.14	.01	.04	.16	-.13	.04	-.12	-.09	.14	.01
Ср. Длина пути	.14	.00	.04	.16	-.14	-.06	-.15	-.09	.14	.00
Коэффициент кластеризации	.25*	.05	-.07	-.05	.16	.03	.06	.05	.25*	.05
SWI	.08	.02	.12	.011	.04	-.05	.02	-.08	.08	.02
Модулярность	-.029	-.08	-.11	.13	-.01	.06	.06	-.31**	-.029	-.08
Центральность по собственному вектору	-.06	.13	.11	.09	.00	.16	-.04	-.13	-.06	.13

Примечание. Хар. Длина пути – характеристическая длина пути, Ср. Длина пути – средняя длина пути, SWI – small-world index/ индекс малого мира, *M* – среднее, *SD* – стандартное отклонение. Валид. Выборка – валидационная выборка. * - $p < .05$. ** - $p < .01$

Таблица 2. Корреляции между невербальным интеллектом и метриками топологии сетей функциональной связности покоя в верхнем бета- диапазоне (20-30 Гц)

	Альфа (8-13 Гц)				Нижняя бета (13-20 Гц)		Верхняя бета (20-30 Гц)		Тета (4-8 Гц)	
	Тестовая выборка		Валид. Выборка		Тестовая выборка	Валид. Выборка	Тестовая выборка	Валид. Выборка	Тестовая выборка	Валид. Выборка
	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>
Хар. Длина пути	-.22	.02	-.12	-.09	.09	-.08	.03	.05	-.22	.02
Ср. Длина пути	.11	-.04	.23*	-.12	.00	-.07	.01	-.11	.11	-.04
Коэффициент кластеризации	.17	-.03	.23*	-.10	-.13	-.02	-.07	-.05	.17	-.03
SWI	.09	.08	-.02	.09	.02	.35**	-.02	.13	.09	.08
Модулярность	-.10	.11	-.13	.07	.29**	.06	.08	-.07	-.10	.11
Центральность по собственному вектору	-.06	.13	.11	.09	.00	.16	-.04	-.13	-.06	.13

Примечание. Хар. Длина пути – характеристическая длина пути, Ср. Длина пути – средняя длина пути, SWI – small-world index/ индекс малого мира, М – среднее, SD – стандартное отклонение. Валид. Выборка – валидационная выборка. * - $p < .05$. ** - $p < .01$

Таблица 3. Корреляции между невербальным интеллектом и метриками топологии сетей функциональной связности покоя в тета- диапазоне (4-8 Гц)

	Альфа (8-13 Гц)		Нижняя бета (13-20 Гц)		Верхняя бета (20-30 Гц)		Тета (4-8 Гц)			
	Тестовая выборка	Валид. Выборка	Тестовая выборка	Валид. Выборка	Тестовая выборка	Валид. Выборка	Тестовая выборка	Валид. Выборка		
	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>		
Хар. Длина пути	.10	.04	.10	-.17	.11	.07	.09	-.11	.10	.04
Ср. Длина пути	.15	-.02	.07	-.09	.11	.07	.15	.03	.15	-.02
Коэффициент кластеризации	.12	.15	.16	.15	-.06	.19	-.27*	.10	.12	.15
SWI	.11	-.07	.02	-.05	-.03	.08	.03	.06	.11	-.07
Модулярность	.14	-.03	.11	-.01	.15	.03	.04	.09	.14	-.03
Центральность по собственному вектору	.14	-.04	-.26*	-.03	.22	-.26*	.20	-.16	.14	-.04

Примечание. Хар. Длина пути – характеристическая длина пути, Ср. Длина пути – средняя длина пути, SWI – small-world index/ индекс малого мира, М – среднее, SD – стандартное отклонение. Валид. Выборка – валидационная выборка. * - $p < .05$. ** - $p < .01$

Приложение №7. Корреляции между длиной пути сетей функциональной связности альфа-диапазона и невербальным интеллектом

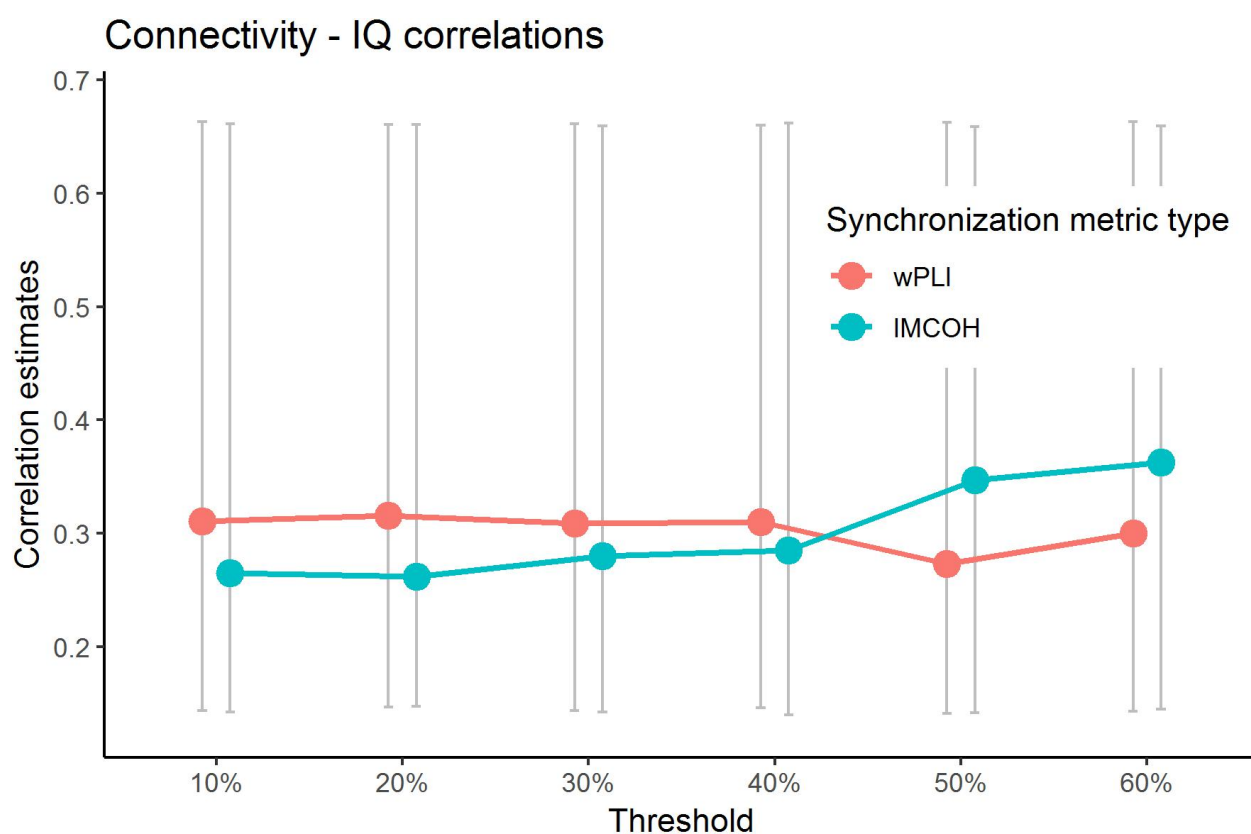


Рисунок 1. Значимые корреляции ($p < 0.05$, с FDR-поправкой на множественные сравнения) между невербальным интеллектом и значениями длины пути, полученными для методов wPLI и iMCON. Незначимые корреляции не представлены. Вертикальными линиями обозначен 95% доверительный интервал бутстрапированных корреляций (Zakharov et al., 2020)