

УДК 612.82

DOI 10.29039/2413-1725-2025-11-2-145-161

ЗЕРКАЛЬНЫЕ НЕЙРОНЫ И МОЗГОВОЙ «ДЕТЕКТОР ОШИБОК» В РАСПОЗНАВАНИИ КОРРЕКТНЫХ И ОШИБОЧНЫХ ДЕЙСТВИЙ

Мошкина М. В., Вавилина В. Е., Бушов Ю. В.

*Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего
образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет»,
Томск, Россия
E-mail: moshkinamv989@gmail.com*

В обзоре анализируются современные данные о роли системы зеркальных нейронов и мозгового «детектора ошибок» в распознавании корректных и ошибочных действий. Анализ литературы свидетельствует о том, что в настоящее время отсутствует ясность в вопросе о том, как именно система зеркальных нейронов модулирует активность «детектора ошибок» и какова роль разных типов зеркальных нейронов и индивидуальных особенностей человека в этих процессах. Какое влияние оказывают на характер взаимодействия этих систем психические расстройства и измененные состояния сознания. Решение этих вопросов имеет не только теоретическое, но и практическое значение в плане диагностики и лечения подобных расстройств.

Ключевые слова: зеркальные нейроны, мозговой «детектор ошибок», механизмы взаимодействия.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение роли системы зеркальных нейронов и мозгового «детектора ошибок» в социальном поведении человека является актуальной научно-практической проблемой. Это связано с тем, что от взаимодействия указанных систем существенно зависит успешность трудовой и познавательной деятельности современного человека, его адаптация к социальному окружению. Несмотря на значительное количество обзорных публикаций, посвященных зеркальной системе мозга, проблема взаимосвязи с мозговым «детектором ошибок» ранее не являлась предметом комплексного анализа. В существующих работах вопросы социальной детекции ошибок рассматривались лишь фрагментарно, что подчеркивает оригинальность и актуальность данного исследования. Целью данного обзора явился анализ современных исследований, направленных на изучение роли системы зеркальных нейронов и мозгового «детектора ошибок» в распознавании субъектом правильности или ошибочности собственных действий или действий другого человека. В обзор включены статьи, найденные в базах данных Scopus, Web of Science и PubMed по ключевым словам «зеркальные нейроны», «мозговой «детектор ошибок»», «mirror neuron system», «error detection», «observed error-related negativity (oERN)», «cognitive control» и «performance monitoring» за период с 2000 по 2024 год.

Зеркальные нейроны: локализация и функции

В последние десятилетия пристальное внимание исследователей привлекают, так называемые, зеркальные нейроны. Эти нейроны обнаружены у животных и человека. В настоящее время описаны три типа зеркальных нейронов («двигательные», «коммуникативные» и «эмоциональные»), которые различаются характером выполняемых функций и локализацией [1].

У летучих мышей зеркальные нейроны обнаружены в гиппокампе; у птиц – в каудальном ядре вентрального гиперстриатума и премоторной области, где расположен высший голосовой центр у певчих птиц; у крыс – в префронтальной коре, передней поясной коре, премоторной коре; у макак и человека – в префронтальной коре, передней поясной коре, первичной моторной коре, премоторной коре, нижней теменной доле [2, 3]. Кроме того, у человека зеркальные нейроны обнаружены в нижней лобной коре [3].

Зеркальные нейроны различных областей мозга объединяют в сети зеркальных нейронов в зависимости от выполняемых функций. Так, ряд авторов выделяют сенсомоторную сеть зеркальных нейронов приматов (одинакова у человека и обезьян), отвечающую за выполнение действий и наблюдение за их реализацией [2, 3]. Эту сеть образуют зеркальные нейроны, расположенные в: вентральной премоторной коре, первичной моторной коре, нижней теменной доле, передней интратемной области, дорсальной премоторной коре, медиальной премоторной коре, префронтальной коре, первичной и вторичной соматосенсорной коре [2–5].

Эмоциональную сеть зеркальных нейронов приматов образуют зеркальные нейроны передней поясной коры, миндалевидного тела, островка [3–5]. Bonini L. et al отмечают, что у человека в указанные сети, возможно, могут входить базальные ганглии и мозжечок [3]. Полагают, что у человека первичная и вторичная соматосенсорная кора, премоторная кора, а также у человека и приматов, латеральный гипоталамус также содержат зеркальные нейроны, участвующие в формировании эмоций [3–5]. По мнению исследователей, зеркальные нейроны, участвующие в формировании эмоций, находятся и в нижней лобной извилине, нижней теменной доле, лимбических структурах [2, 5].

В обработке речи у человека участвует левая лобно-теменно-височная сеть зеркальных нейронов: лобные моторные области, левая нижняя лобная извилина, области Бродмана 44 и 45, левая нижняя теменная борозда [2, 3, 5–8]. Некоторые исследователи включают в данную сеть также заднюю часть средней височной извилины [5]. Кроме того, к структурам с зеркальными нейронами, участвующим в обработке речи, относят премоторную и моторную кору [2, 5, 7, 9, 10]. Имеются данные о том, что зеркальные нейроны, участвующие в обработке речи, могут также находиться в первичной соматосенсорной коре и дополнительной моторной области, но необходимы дополнительные исследования [2, 3, 5, 9–11].

Можно ожидать, что именно «двигательные» зеркальные нейроны играют особую роль в детекции корректных и ошибочных действий другого человека.

По мнению исследователей [12], эти нейроны могут служить нейрональной основой для интерпретации действий, подражательного обучения и имитации

поведения других людей. Основанием для этого послужили, в частности, результаты опытов Л. Фогасси с коллегами [13] с регистрацией активности сорока одного зеркального нейрона в нижней теменной доле двух макаков резусов.

В ходе этих опытов обезьяны наблюдали, как экспериментатор брал яблоко и прикладывал его ко рту, или брал яблоко и помещал его на тарелку. Было обнаружено, что зеркальные нейроны активировались по-разному в зависимости от конечной цели действия. По мнению авторов данного исследования, зеркальные нейроны могут создать нейрональную основу для прогнозирования будущих действий другого индивида и понимания его намерений [13].

Высказано предположение, что это достигается путем копирования мозгом наблюдателя действий другого человека посредством актуализации соответствующих двигательных программ [14].

Вместе с тем, не все исследователи разделяют эту точку зрения. В частности, Грег Хикок [15] на основе анализа имеющихся данных приходит к выводу: «Ранняя гипотеза о том, что эти клетки лежат в основе понимания действия, является интересной и, на первый взгляд, разумной идеей. Однако, несмотря на широкое признание, это предположение никогда не было адекватно проверено у обезьян, а у людей есть эмпирические данные против данной теории».

Владимир Косоногов [16] указывает на другое противоречие. По мнению автора, сторонники теории зеркальных нейронов в качестве нейрофизиологической основы понимания действий постулируют, что активность зеркальных нейронов отражает цели чужих действий, потому что они активируются, если наблюдаемое действие целенаправленно. Однако остается неясным: откуда зеркальные нейроны «знают», что определенное действие целенаправленно? На какой стадии их активации они обнаруживают цель движения или её отсутствие? Автор считает, что система зеркальных нейронов может быть активирована только после того, как цель наблюдаемого действия определяется некоторыми другими структурами мозга [16].

С возражениями против того, что зеркальные нейроны ответственны за понимание намерений других людей, выступили и некоторые нейрофилософы. В частности, Патриция Чёрчлэнд [17] считает, что понимание намерений другого человека осуществляется на уровне более сложной нейронной активности, чем уровень отдельных нейронов.

Как показали результаты наших исследований с использованием функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ) [18], наблюдение за выполнением оператором транзитивных и речевых действий сопровождается активацией не только тех зон коры, где расположены «двигательные» или «коммуникативные» зеркальные нейроны, но и других сенсорных, двигательных, ассоциативных зон коры, а также базальных ганглиев и мозжечка.

Эти данные свидетельствуют о том, что сами по себе зеркальные нейроны не обеспечивают понимание действий и намерений, хотя и участвуют в этом процессе. Предполагается, что эти нейроны выполняют роль посредника и обеспечивают взаимодействие между префронтальной корой, сенсорными, двигательными и ассоциативными зонами коры, а также местами хранения в мозге двигательных

программ (базальные ганглии и мозжечок). Результатом взаимодействия этих структур и является понимание действий и намерений других людей.

Эта «посредническая» функция зеркальных нейронов позволяет понять их участие и активность при наблюдении, выполнении и мысленном воспроизведении действий.

Таким образом, в настоящее время у животных и человека обнаружены три типа зеркальных нейронов («двигательные», «эмоциональные», «коммуникативные»), которые выполняют разные функции и отличаются локализацией.

Вместе с тем, анализ литературы показал, что функции зеркальных нейронов изучены недостаточно и в настоящее время неясно, какую роль играют эти нейроны в распознавании корректных и ошибочных действий другого человека.

ЭЭГ корреляты активации зеркальных нейронов

Считается, что характерным ЭЭГ-коррелятом активации зеркальных нейронов является депрессия мю-ритма частотой 8–13 Гц, который регистрируется в центральных областях коры и не подавляется при зрительной и слуховой стимуляции [19]. Вместе с тем, проведенные в этом направлении исследования дали неоднозначные результаты. В частности, изучая электрическую активность мозга при наблюдении за движениями рук и калейдоскопически движущимися стимулами, авторы приходят к выводу о том, что подавление мю-ритма может быть использовано как индикатор активации зеркальных нейронов человека, но эффект слабый и ненадежный и легко смешивается с подавлением затылочного альфа-ритма [20]. Кроме того, некоторые исследователи [21] выделяют в мю-ритме два поддиапазона 8–10 и 10–12 Гц, которые, по их мнению, функционально различаются.

В ряде исследований обнаружены значительные индивидуальные различия реактивности мю-ритма при выполнении двигательных задач [22–25].

Некоторые исследователи отмечают, что при изучении процессов сенсомоторной координации речи целесообразно учитывать не только изменения мю-ритма в альфа-, но и в бета-диапазоне частот [26].

Наряду с этим, имеются данные о том, что нарушение функций зеркальных нейронов может быть причиной аутизма [27].

Обнаружены отличия функционирования системы зеркальных нейронов у здоровых лиц и пациентов, страдающих шизофренией [28], а также аффективными расстройствами [29].

Таким образом, анализ литературы свидетельствует о том, что зеркальные нейроны могут играть и играют важную роль в различных когнитивных процессах, а нарушение их функции может быть причиной или следствием некоторых нервно-психических заболеваний.

Мозговой «детектор ошибок» и его функции

Одним из важнейших аспектов саморегуляции является способность мозга обнаруживать ошибки и корректировать поведение с учетом этих ошибок.

Этот процесс осуществляется посредством мозгового «детектора ошибок» (ДО) – специализированного нейрофизиологического механизма, позволяющего обнаруживать несоответствия между ожидаемыми и фактическими результатами действий.

Одним из первых исследователей, выдвинувших гипотезу о существовании нейронных механизмов контроля ошибок, была Наталья Петровна Бехтерева. В своих работах она изучала нейрофизиологические основы контроля поведения и регуляции двигательных и когнитивных актов [30–34]. Наталья Петровна выдвинула гипотезу о существовании специальных нейронных механизмов, способных фиксировать расхождения между ожидаемыми и фактическими результатами действий, что позволило мозгу адаптироваться и корректировать поведение. Исследования Н. П. Бехтеревой и ее коллег основывались на электрофизиологических данных, полученных при регистрации электрической активности мозга у людей, выполняющих когнитивные задачи.

Эти исследования заложили основу для понимания нейрофизиологических механизмов мониторинга ошибок, позволили связать эти процессы с функцией лобных отделов мозга, в частности, с передней поясной корой (ППК), базальными ганглиями и дофаминергической системой.

В ходе последующих исследований были обнаружены компоненты вызванных потенциалов: негативность, связанная с ошибкой (НСО), и негативность, связанная с сигналом обратной связи об ошибке (НСОС), которые в настоящее время рассматриваются, как ключевые электрофизиологические маркеры детекции ошибок [35–37].

После фундаментальных работ Натальи Петровны Бехтеревой и ее коллег в 1970–1980-х годах интерес к нейрофизиологии когнитивного контроля и детекции ошибок значительно возрос.

В 1993 году W. J. Gehring и соавторы впервые описали негативность, связанную с рассогласованием, – отрицательный компонент вызванных потенциалов, возникающий в передней поясной коре в диапазоне 50–100 мс после совершения ошибки.

Эта негативная волна была впервые зарегистрирована у испытуемых, выполняющих задачи, связанные с принятием решений.

Это открытие стало важным шагом в понимании механизмов контроля ошибок и когнитивной регуляции [36].

В последующие годы появилось несколько теоретических моделей, объясняющих работу мозгового «детектора ошибок». На данный момент НСО и компонент НСОС являются одними из основных электрофизиологических индикаторов когнитивного контроля, широко используемых в исследованиях адаптации поведения, тревожных и аффективных расстройств, обучения и предсказания ошибок.

Исследования М.В. Киреева [38] показали, что алкоголь оказывает анксиолитический (снижающий тревожность) эффект, подавляя негативную эмоциональную реакцию на ошибки. Потребление алкоголя изменяет баланс между когнитивным контролем и эмоциональной регуляцией.

Нарушение детекции ошибок способствует ослаблению механизмов адаптации поведения, снижая вероятность корректировки ошибок в будущем. По мнению автора, это может быть связано с изменениями в работе ППК и снижением амплитуды НСО и НСОС, что приводит к ослаблению негативного подкрепления и нарушению адаптации поведения.

В ходе экспериментов было показано, что алкоголь снижает выраженность негативных эмоциональных реакций на ошибки, что, в свою очередь, способствует рискованному поведению и недостаточной саморегуляции.

В эксперименте использовалась парадигма Go/No-Go, направленная на оценку способности испытуемых контролировать моторные реакции и адаптироваться к ошибкам.

Участники были разделены на две группы: контрольную (трезвые) и экспериментальную (употребление алкоголя до уровня легкого и умеренного опьянения). У испытуемых, употреблявших алкоголь, амплитуда НСО и НСОС была значительно ниже по сравнению с контрольной группой. В контрольной группе испытуемые демонстрировали более выраженную корректировку поведения после совершенных ошибок, что выражалось в увеличении латентности ответов в последующих попытках (эффект постошибочного замедления). У участников, употреблявших алкоголь, данный эффект был значительно ослаблен или отсутствовал, что свидетельствует о нарушении процессов когнитивной регуляции [38].

Вместе с тем из этой работы неясно, какое влияние оказывает алкоголь на детекцию ошибочных действий других.

Негативность, связанная с ошибкой, и ее значение

К основным характеристикам НСО относятся такие, как возникновение данного потенциала независимо от осознания ошибки и связь с процессом мониторинга ошибок.

Показательной в этом отношении является работа S. Nieuwenhuis и соавторов [39]. В этом исследовании авторы изучали связь между осознанием ошибок и амплитудой НСО.

Участникам исследования предлагалось выполнять «антисаккадный» тест, в котором они должны были фиксировать взгляд на центральной точке и, при появлении периферического стимула, быстро перемещать взгляд (совершать саккаду) в противоположную сторону.

Такая задача требует подавления автоматического рефлекса: обращения взгляда в сторону стимула и выполнения контролируемого движения в противоположную сторону. Ошибки в данной задаче происходят, когда испытуемый не может подавить рефлекторный акт и совершает движение взора в сторону вспышки. Во время выполнения задачи регистрировалась ЭЭГ для анализа компонентов, связанных с ошибками, таких как НСО и позитивность, связанная с ошибкой (ПСО).

ПСО является более поздним компонентом, который регистрируется спустя 300–500 мс после ошибки и связан с осознанием ошибки.

После каждого испытания участники сообщали, осознали ли они свою ошибку. Анализ полученных данных показал, что компонент НСО присутствовал как при осознанных, так и неосознанных ошибках, хотя его амплитуда была несколько выше при осознанных ошибках. В то же время компонент ПСО возникал только в случае осознанных ошибок. Когда же испытуемый не осознавал ошибку, амплитуда ПСО была значительно ниже или отсутствовала.

Результаты данного исследования свидетельствуют о том, что НСО отражает автоматический процесс детекции ошибок, в то время как ПСО отражает когнитивную, осознаваемую обработку информации об ошибке.

Проведенные исследования показали, что максимальная амплитуда НСО наблюдается в передней поясной коре, что подтверждается данными фМРТ и многоканальной ЭЭГ [40, 41].

В 2005 году S. DeBener и его коллеги провели исследование, направленное на изучение связи между амплитудой компонента НСО и степенью тяжести ошибок, а также на подтверждение роли ППК в генерации НСО.

Участники выполняли модифицированную задачу Струпа, в которой предъявлялись слова, обозначающие цвета, написанные чернилами разных цветов. Задача заключалась в том, чтобы как можно быстрее и точнее назвать цвет чернил, игнорируя значение слова. Это создавало условия для возникновения конфликтов и ошибок. Ошибки классифицировались по степени тяжести на основе времени реакции.

Анализ ЭЭГ показал, что амплитуда НСО была значительно выше при более грубых ошибках. Это указывает на то, что мозг реагирует более интенсивно на ошибки, которые, вероятно, являются результатом импульсивных или недостаточно обдуманных действий.

Данные фМРТ продемонстрировали, что активация области ППК была значительно выше при совершении ошибок по сравнению с правильными ответами. Более того, степень активации ППК коррелировала с амплитудой НСО, что подтверждает роль ППК в генерации НСО.

Было обнаружено, что после совершения ошибок участники замедляли свои реакции в последующих испытаниях. Это замедление коррелировало с амплитудой НСО, что предполагает связь между осознанием ошибки и последующей корректировкой поведения.

Являясь автоматическим сигналом об ошибке, НСО играет важную роль в эмоциональной регуляции.

Показано, что высокая амплитуда этого компонента связана с высоким уровнем тревожности, а ослабленная НСО – с депрессивными состояниями.

В частности, J. S. Moser с коллегами, продемонстрировали в своей работе связь между амплитудой НСО и уровнем тревожности [42]. Авторы проанализировали результаты исследований, изучающих связь между различными формами тревожности (общей тревожностью, социальной тревожностью, обсессивно-компульсивным расстройством) и амплитудой НСО.

Результаты анализа показали, что повышенная амплитуда НСО наблюдается у лиц с высоким уровнем тревожности, включая тех, кто страдает обсессивно-компульсивным расстройством и генерализованным тревожным расстройством.

Авторы также отметили, что мотивационные факторы, такие как значимость ошибок для участника, могут усиливать связь между тревожностью и НСО. Например, когда ошибки приводят к негативным последствиям или наказаниям, амплитуда НСО может быть еще более выраженной у тревожных индивидов.

По мнению авторов данного исследования, усиленная НСО у тревожных лиц может отражать повышенную чувствительность к ошибкам и негативным исходам, что, в свою очередь, связано с повышенной активностью систем мониторинга ошибок в мозге.

Параллельно с НСО был описан другой важный компонент ЭЭГ – негативность, связанная с сигналом обратной связи об ошибке (НСОС), которая связана не с самой ошибкой, а с обработкой информации о ней.

Волна НСОС представляет собой отрицательный компонент вызванного потенциала, возникающий в интервале 200–300 мс после предъявления стимула обратной связи, свидетельствующего о нежелательном исходе [35].

НСОС характеризуется максимальной амплитудой в центрально-фронтальных областях скальпа и, как показывают данные многоканальной ЭЭГ, в основном генерируется передней поясной корой и медиальной фронтальной корой [43].

Функционально НСОС отражает процесс автоматической детекции отрицательной обратной связи и кодирует ошибки предсказания вознаграждения.

Высокая амплитуда компонента НСОС регистрируется в ответ на отрицательную обратную связь, такую как потеря вознаграждения или неудачный выбор, в то время как положительная обратная связь вызывает слабый или отсутствующий стимул.

Негативность, связанная с сигналом обратной связи об ошибке, активно изучается в экспериментальных парадигмах, включающих задачи выбора и прогнозирования исходов. Например, в игровых задачах, имитирующих процесс принятия решений.

НСОС имеет наибольшую амплитуду в ответ на отрицательные исходы, такие, как потеря денег [44].

Аналогичные результаты получены в задачах на прогнозирование вероятности выигрыша, где величина НСОС варьирует в зависимости от субъективной значимости ошибки [45].

Исследования также показывают, что амплитуда волны НСОС модулируется индивидуальными характеристиками участников. У лиц с высокой тревожностью чувствительность к стимулу обратной связи усиливается, что свидетельствует о гиперчувствительности к негативной обратной связи и повышенном уровне предсказательной неопределенности [46]. Напротив, у пациентов с депрессивными расстройствами, амплитуда компонента НСОС снижена, что отражает ослабленный мониторинг ошибок и пониженную мотивационную значимость негативных исходов [44].

Кроме того, НСОС может служить маркером когнитивно-эмоциональной интеграции. В ситуациях высокой значимости ошибки активность ППК усиливается, увеличивая амплитуду компонента НСОС и способствуя более эффективной коррекции поведения.

Это подтверждается исследованиями, демонстрирующими высокоамплитудную НСОС у лиц, характеризующихся высоким уровнем социальной тревожности, когда ошибки связаны с серьезными социальными последствиями [43].

К настоящему времени предложены четыре основные теории о механизмах генерации НСО.

1) Теория подкрепляемого обучения. Согласно этой теории, несоответствие между предсказанным и фактическим результатом действия приводит к снижению дофаминовой активности в вентральной тегментальной области, что вызывает активацию ППК и генерацию НСО [35].

2) Теория мониторинга конфликтов. Эта теория рассматривает ДО, как систему, реагирующую не только на ошибки, но и на когнитивные конфликты [46, 47].

3) Теория предсказательного кодирования. Эта теория рассматривает работу мозга, как иерархическую систему прогнозирования, в которой сенсорная информация непрерывно сравнивается с внутренними моделями окружающей среды [48].

4) Синтетическая теория. Эта теория объединяет механизмы предсказательного кодирования, мониторинга конфликтов и подкрепляемого обучения, что позволяет объяснить, как мозг принимает решения об использовании когнитивных ресурсов в зависимости от значимости задачи [49].

Однако, эти теории не учитывают роль системы зеркальных нейронов в детекции корректных и ошибочных действий.

Связь зеркальных нейронов и мозгового «детектора ошибок»: нейрофизиологические механизмы

Система зеркальных нейронов и мозговой «детектор ошибок» представляют собой два ключевых механизма, обеспечивающих адаптивное поведение, социальное познание и обучение.

СЗН участвует в имитации действий, эмпатии и предсказании намерений других, в то время как система детекции ошибок регулирует мониторинг собственных ошибок, обеспечивая корректировку поведения [50].

Исследования показали, что мозговой «детектор ошибок» не только проверяет собственные ошибки, но и анализирует ошибки других людей, что отражается в активации НСО, возникающего при наблюдении за чужими ошибками [51].

Эта связь может объяснить механизмы социального обучения, когда ошибки окружающих используются для коррекции собственного поведения.

Электрофизиологические и нейровизуализационные исследования последних лет позволяют уточнить механизмы интеграции СЗН и детектора ошибок, особенно в контексте предсказания и корректировки ошибок. Данные магнитоэнцефалографии подтверждают, что нейроны ППК активируются до генерации НСО, что указывает на предсказательную роль зеркальной системы в процессах детекции ошибок [52].

Кроме того, эксперименты с транскраниальной магнитной стимуляцией (ТМС) демонстрируют, что подавление активности СЗН снижает амплитуду НСО, что

подтверждает вовлеченность зеркальных нейронов в мониторинг ошибок и адаптацию поведения [53].

Особую значимость для понимания функционального взаимодействия этих систем имеет социальное обучение, в ходе которого индивид наблюдает за действиями других и корректирует собственное поведение.

Исследования демонстрируют, что высокая амплитуда НСО положительно коррелирует с успешностью обучения посредством наблюдения, тогда как ее снижение отмечается у лиц с дефицитом эмпатии и социального познания, включая пациентов с расстройствами аутистического спектра [54, 55].

Клинические данные также подтверждают, что дисфункция СЗН и ППК может приводить к нарушению предсказания ошибок и корректировки поведения.

Например, у пациентов с шизофренией, отмечается ослабление активности СЗН и снижение амплитуды НСО. Этим может объясняться дефицит социального взаимодействия [56]. Напротив, у пациентов с ОКР, наблюдается усиленная НСО и гиперактивность СЗН, что проявляется в навязчивом контроле за ошибками и неспособности к гибкому изменению поведения [57].

Несмотря на значительный прогресс в изучении механизмов взаимодействия системы зеркальных нейронов и мозгового детектора ошибок, ряд вопросов остаются нерешенными.

Поскольку «эмоциональные» зеркальные нейроны имеются в передней поясной коре, которая участвует также в детекции ошибок, неясно, какую роль играют эти нейроны в детекции ошибок.

Более того, пока неясно, возможно ли целенаправленное воздействие на СЗН и систему детекции ошибок с целью улучшения способности индивида к социальной адаптации. Это имеет важное значение для коррекции нарушений социального поведения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, имеющиеся литературные данные свидетельствуют о том, что мозговой «детектор ошибок» и система зеркальных нейронов представляют собой взаимосвязанную нейрокогнитивную сеть, обеспечивающую мониторинг ошибок, обучение и социальную адаптацию.

Вместе с тем, остается неясным, как именно СЗН модулирует активность ППК при детекции чужих ошибок, а также какова роль разных типов зеркальных нейронов и индивидуальных особенностей человека в этих процессах. Какое влияние оказывают на характер взаимодействия этих систем психические расстройства и измененные состояния сознания.

Решение этих вопросов имеет не только теоретическое, но и практическое значение в плане диагностики и коррекции подобных расстройств.

Важным направлением будущих исследований является использование комбинированных методов (фМРТ, ЭЭГ, ТМС, фармакологические манипуляции), что позволит детализировать механизмы взаимодействия мозгового «детектора ошибок» и системы зеркальных нейронов.

Список литературы

1. Риццолатти Д. Зеркала в мозге: о механизмах совместного действия и сопереживания / Д. Риццолатти, К. Синигалья ; [пер. с англ. О. А. Кураковой, М. В. Фаликман]. – М. : Языки славянских культур, 2012. – 208 с.
2. Hari E. Ayna nöron sistemi ve fonksiyonlarına klinik yaklaşım / Hari E., Cengiz C., Kılıç F., Yurdakoş E. // Journal of Istanbul Faculty of Medicine. – 2021. – Vol. 84, No 3. – P. 430.
3. Bonini L. Mirror neurons 30 years later: implications and applications / Bonini L., Rotunno C., Arcuri E., Gallese V. // Trends in Cognitive Sciences. – 2022. – Vol. 26, No 9. – P. 767.
4. Rizzolatti G. The mirror mechanism: a basic principle of brain function / Rizzolatti G., Sinigaglia C. // Nature Reviews Neuroscience. – 2016. – Vol. 17, No 12. – P. 757.
5. Farina E. Mirror neurons and their relationship with neurodegenerative disorders / Farina E., Borgnis F., Pozzo T. // Journal of Neuroscience Research. – 2020. – Vol. 98, No 6. – P. 1070.
6. Buccino G. Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study / Buccino G., Binkofski F., Fink G. R. [et al.] // European Journal of Neuroscience. – 2001. – Vol. 13, No 2. – P. 400.
7. Buccino G. Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspicuous: An fMRI study / Buccino G., Lui F., Canessa N. [et al.] // Journal of Cognitive Neuroscience. – 2004. – Vol. 16, No 1. – P. 114.
8. Rizzolatti G. The mirror-neuron system / Rizzolatti G., Craighero L. // Annual Review of Neuroscience. – 2004. – Vol. 27. – P. 69.
9. Watkins K. E. Seeing and hearing speech excites the motor system involved in speech production / Watkins K. E., Strafella A. P., Paus T. // Neuropsychologia. – 2003. – Vol. 41, No 8. – P. 989.
10. Ferrari P. F. Mirror neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex / Ferrari P. F., Gallese V., Rizzolatti G., Fogassi L. // European Journal of Neuroscience. – 2003. – Vol. 17, No 8. – P. 1703.
11. Möttönen R. Viewing speech modulates activity in the left SI mouth cortex / Möttönen R., Järveläinen J., Sams M., Hari R. // Neuroimage. – 2005. – Vol. 24, No 3. – P. 731.
12. Skoyles J. R. Gesture Language Origins and Right Handedness / Skoyles J. R. // Psychology. – 2000. – Vol. 11. – P. 24.
13. Fogassi L. Parietal lobe: from action organization to intention understanding / Fogassi L., Ferrari P. F., Gesierich B. [et al.] // Science. – 2005. – Vol. 308, No 5722. – P. 662.
14. Schippers M. B. Mapping the information flow from one brain to another during gestural communication / Schippers M. B., Roebroeck A., Renken R. [et al.] // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2010. – Vol. 107, No 20. – P. 9388.
15. Hickok G. Eight problems for the mirror neuron theory of action understanding in monkeys and humans / Hickok G. // Journal of Cognitive Neuroscience. – 2009. – Vol. 21, No 7. – P. 1229.
16. Kosonogov V. Why the mirror neurons cannot support action understanding / Kosonogov V. // Neurophysiology. – 2012. – Vol. 44, No 6. – P. 499.
17. Churchland P. S. Braintrust: What neuroscience tells us about morality. / Churchland P. S. – Princeton : Princeton University Press, 2011. – 288 p.
18. Бушов Ю. В. Роль зеркальных нейронов в интерпретации действий и намерений / Бушов Ю. В., Ушаков В. Л., Светлик М. В. [и др.] // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2021. – No 56. – С. 86.
19. Аликина М. А. Амплитудно-частотные, топографические, возрастные особенности и функциональное значение сенсомоторного ритма ЭЭГ / Аликина М. А., Махин С. А., Павленко В. Б. // Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Биология и химия. – 2016. – Т. 2, No 2. – С. 3.
20. Hobson H. M. Mu suppression a good measure of the human mirror neuron system? / Hobson H. M., Bishop D. V. M. // Cortex. – 2016. – Vol. 82. – P. 290.
21. Pfurtscheller G. Functional dissociation of lower and upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement / Pfurtscheller G., Neuper C., Krausz G. // Clinical Neurophysiology. – 2000. – Vol. 111. – P. 1873.

22. Yang C. Y. Gender differences in the mu rhythm during empathy for pain: An electroencephalographic study / Yang C. Y., Decety J., Lee S., Chen C., Cheng Y. // *Brain Research*. – 2009. – Vol. 1251. – P. 176.
23. Anwar M. N. A possible correlation between performance IQ, visuomotor adaptation ability and mu suppression / Anwar M. N., Navid M. S., Khan M., Kitajo K. // *Brain Research*. – 2015. – Vol. 1603. – P. 84.
24. Huller Y. Real movement vs. motor imagery in healthy subjects / Huller Y., Bergmann J., Kronbichler M. [et al.] // *International Journal of Psychophysiology*. – 2013. – Vol. 87. – P. 35.
25. Makhin S. A. Interrelation between individual level of emotional intelligence and EEG sensorimotor rhythm reactivity at the time of synchronized imitation of another person's movement / Makhin S. A., Makaricheva A. A., Lutsyuk N. V. [et al.] // *Scientific Notes of V. I. Vernadsky Crimean Federal University*. – 2013. – Vol. 26, No 65. – P. 121.
26. Saltuklaroglu T. EEG mu rhythms: Rich sources of sensorimotor information in speech processing / Saltuklaroglu T., Bowers A., Harkrider A. W. [et al.] // *Brain and Language (in press)*. – 2018. – Vol. 187. – P. 41.
27. Dapretto M. Understanding emotions in others: Mirror neuron dysfunction in children with autism spectrum disorders / Dapretto M., Davies M. S., Pfeifer J. H. [et al.] // *Nature Neuroscience*. – 2006. – Vol. 9, No 1. – P. 28.
28. Зайцева Ю. С. Зеркальные клетки и социальная когнития в норме и при шизофрении / Зайцева Ю. С. // *Социальная и клиническая психиатрия*. – 2013. – Т. 23, № 2. – С. 96.
29. Лебедева Н. Н. Особенности функционирования системы зеркальных нейронов у больных с аффективными расстройствами / Лебедева Н. Н., Каримова Е. Д., Буркитбаев С. Е. [и др.] // *Журнал неврологии и психиатрии*. – 2018. – Т. 9. – С. 48.
30. Bechtereva N. P. Physiological foundations of mental activity / Bechtereva N. P., Gretchin V. B. // *International Review of Neurobiology*. – 1968. – Vol. 11. – P. 329.
31. Abdullaev Y. G. Neuronal correlate of the higher-order semantic code in human prefrontal cortex in language tasks / Abdullaev Y. G., Bechtereva N. P. // *International Journal of Psychophysiology*. – 1993. – Vol. 14, No 3. – P. 167.
32. Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. / Бехтерева Н. П. – Л. : Медицина, 1971. – 120 с.
33. Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. 2-е изд., перераб. и доп. / Бехтерева Н. П. – Л. : Медицина, 1974. – 151 с.
34. Бехтерева Н. П. Устойчивое патологическое состояние при болезнях мозга. / Бехтерева Н. П., Камбарова Д. К., Поздеев В. К. – Л. : Медицина, 1978. – 240 с.
35. Holroyd C. B. The neural basis of human error processing: reinforcement learning, dopamine, and the error-related negativity / Holroyd C. B., Coles M. G. // *Psychological Review*. – 2002. – Vol. 109. – P. 679.
36. Gehring W. J. A neural system for error detection and compensation / Gehring W. J., Goss B., Coles M. G. [et al.] // *Psychological Science*. – 1993. – Vol. 4. – P. 385.
37. Gehring W. J. A brain potential manifestation of error-related processing / Gehring W. J., Coles M. G., Meyer D. E., Donchin E. // *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. – 1995. – Vol. 44. – P. 261.
38. Киреев М. В. "Детекция ошибок" в условиях выполнения ложных действий в норме и под воздействием алкоголя : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.13 / Киреев Максим Владимирович. – Санкт-Петербург, 2008. – 128 с.
39. Nieuwenhuis S. Reinforcement-related brain potentials from medial frontal cortex: origins and functional significance / Nieuwenhuis S., Holroyd C. B., Mol N., Coles M. G. // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. – 2004. – Vol. 28. – P. 441.
40. Coles M. G. Why is there an HCO/Ne on correct trials? Response representations, stimulus-related components, and the theory of error-processing / Coles M. G., Scheffers M. K., Holroyd C. B. // *Biological Psychology*. – 2001. – Vol. 56, No 3. – P. 173.
41. Debener S. [et al.] Trial-by-trial coupling of concurrent electroencephalogram and functional magnetic resonance imaging identifies the dynamics of performance monitoring / Debener S. [et al.] // *Journal of Neuroscience*. – 2005. – Vol. 25. – P. 11730.
42. Moser J. S. On the relationship between anxiety and error monitoring: a meta-analysis and conceptual framework / Moser J. S., Moran T. P., Schroder H. S. [et al.] // *Frontiers in Human Neuroscience*. – 2013. – Vol. 50, No 12. – P. 1324–1335.

43. Cavanagh J. F. Frontal theta as a mechanism for cognitive control / Cavanagh J. F., Frank M. J. // Trends in Cognitive Sciences. – 2014. – Vol. 18, No 8. – P. 414.
44. Hajcak G. Event-related potentials, emotion, and emotion regulation: an integrative review / Hajcak G., MacNamara A., Olvet D. M. // Developmental Neuropsychology. – 2010. – Vol. 35, No 2. – P. 129.
45. Горин А. А. Транскраниальная электростимуляция постоянным током модулирует компонент негативности результата действия в монетарной игре / Горин А. А., Ключников В. А., Дутов И. И. // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. – 2022. – Т. 72, № 5. – С. 678–689.
46. Botvinick M. M. Conflict monitoring and cognitive control / Botvinick M. M., Braver T. S., Barch D. M. [et al.] // Psychological Review. – 2001. – Vol. 108. – P. 624.
47. Botvinick M. M. Conflict monitoring and anterior cingulate cortex: an update / Botvinick M. M., Cohen J. D., Carter C. S. // Trends in Cognitive Sciences. – 2004. – Vol. 8, No 12. – P. 539.
48. Friston K. The free-energy principle: a unified brain theory? / Friston K. // Nature Reviews Neuroscience. – 2010. – Vol. 11. – P. 127–138.
49. Shenhav A. Decomposing the motivation to exert mental effort / Shenhav A., Fahey M. P., Grahek I. // Current Directions in Psychological Science. – 2021. – Vol. 30, No 4. – P. 307–314.
50. Rizzolatti G. The role of mirror mechanism in the recovery, maintenance, and acquisition of motor abilities / Rizzolatti G., Fabbri-Destro M., Nuara A., Gatti R., Avanzini P. // Neuroscience & Biobehavioral Reviews. – 2021. – Vol. 127. – P. 404–423.
51. Zaki J. The neuroscience of empathy: progress, pitfalls and promise / Zaki J., Ochsner K. N. // Nature Neuroscience. – 2012. – Vol. 15, No 5. – P. 675.
52. Kilner J. M. Predictive coding: an account of the mirror neuron system / Kilner J. M., Friston K. J., Frith C. D. // Cognitive Processing. – 2007. – Vol. 8, No 3. – P. 159.
53. Turella L. Mirror neurons in humans: consisting or confounding evidence? / Turella L., Pierno A. C., Tubaldi F., Castiello U. // Brain and Language. – 2009. – Vol. 108, No 1. – P. 10–21.
54. Козунова Г. Л. Нейробиологические факторы нарушения исполнительных функций при аутизме / Козунова Г. Л., Закиров Ф. Х., Рытикова А. М. [и др.] // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. – 2023. – Т. 73, № 2. – С. 147–172.
55. Picerni E. Macro- and micro-structural cerebellar and cortical characteristics of cognitive empathy towards fictional characters in healthy individuals / Picerni E., Laricchiuta D., Piras F. [et al.] // Scientific Reports. – 2021. – Vol. 11, No 1. – P. 8804.
56. Kirschner H. Beyond a blunted ERN – Biobehavioral correlates of performance monitoring in schizophrenia / Kirschner H., Klein T. A. // Neuroscience & Biobehavioral Reviews. – 2022. – Vol. 133.
57. Gloe L. M. The Error-Related Negativity (ERN) in Anxiety and Obsessive-Compulsive Disorder (OCD): A Call for Further Investigation of Task Parameters in the Flanker Task / Gloe L. M., Courtney L. C. // Frontiers in Human Neuroscience. – 2021. – Vol. 15.

MIRROR NEURONS AND THE BRAIN «ERROR DETECTOR» IN RECOGNITION OF CORRECT AND ERRORS

Moshkina M. V., Vavilina V. E., Bushov Yu. V.

*Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Education «National Research Tomsk State University», Tomsk, Russia
E-mail: moshkinamv989@gmail.com*

Introduction. The study of the role of the mirror neuron system and the brain «error detector» in human social behavior is an urgent scientific and practical problem. This is due to the fact that the success of the labor and cognitive activity of a modern person, his adaptation to the social environment significantly depends on the functioning of these

systems. The objective of this review was to analyze current research aimed at studying the role of the mirror neuron system and the brain's «error detector» in recognizing the correctness or incorrectness of one's own actions or the actions of another person.

Literature review. Literature analysis confirms the key role of the brain's «error detector» in regulating cognitive control, behavioral adaptation, and learning processes. The neurophysiological basis of this system is formed by the anterior cingulate cortex, basal ganglia, and dopaminergic system. The interaction of these structures allows the body to promptly detect errors, adjust behavioral strategies, and optimize decision-making processes. Electrophysiological markers of these processes are error-related negativity (ERN) and error-feedback signal (EFS)-related negativity, recorded using electroencephalography, as well as their variations detected when observing other people's errors. In recent years, special attention has been paid to the interaction of the mirror neuron system and the error detector, which emphasizes the importance of these systems in social adaptation and learning. These studies show that observing others' errors activates the anterior cingulate cortex (ACC), ventral premotor cortex, and inferior parietal lobule, providing a neurophysiological basis for mechanisms of social cognition. The MRNS that occurs when evaluating others' errors indicates the involvement of the mirror neuron system (MNS) in the analysis and prediction of other people's behavior. Studies have also revealed the clinical significance of MRNS in psychiatry. Patients with anxiety disorders have increased MRNS amplitude, indicating hypersensitivity to errors and excessive behavioral control. At the same time, decreased MRNS amplitude is characteristic of patients with depression, which may reflect weakened cognitive control and difficulties in adapting to errors. Impaired error monitoring is also observed in schizophrenia and obsessive-compulsive disorder, where changes in the ACC and mirror neuron system activity may explain the deficit in social interaction and excessive fixation on errors. In addition, modern studies indicate the possibility of modulating the brain's "error detector" using transcranial magnetic stimulation, pharmacological interventions, and cognitive training. Stimulation of the ACC and MNS allows changing sensitivity to errors and behavioral adaptability, which may be a promising direction in the treatment of cognitive and emotional disorders.

Conclusion. Thus, the available literature data indicate that the brain's «error detector» and the mirror neuron system are an interconnected neurocognitive network that ensures error monitoring, learning, and social adaptation. At the same time, it remains unclear how exactly the MNS modulates the activity of the ACC in detecting other people's errors, as well as the role of different types of mirror neurons and individual human characteristics in these processes. What effect do mental disorders and altered states of consciousness have on the nature of the interaction of these systems? The solution to these issues is not only theoretical, but also practical in terms of diagnosis and correction of such disorders.

Keywords: mirror neurons, brain «error detector», interaction mechanisms.

References

1. Rizzolatti D., Sinigal'ya K. *Zerkala v mozge: o mekhanizmaxh sovmestnogo deistviya i soperezhivaniya*, per. s angl. O. A. Kurakovoi, M. V. Falikman (Yazyki slavyanskikh kul'tur, Moskva, 2012), p. 208.

2. Hari E., Cengiz C., Kılıç F., Yurdakoş E., Ayna nöron sistemi ve fonksiyonlarına klinik yaklaşım, *Journal of Istanbul Faculty of Medicine*, **84(3)**, 430 (2021).
3. Bonini L., Rotunno C., Arcuri E., Gallese V., Mirror neurons 30 years later: implications and applications, *Trends in Cognitive Sciences*, **26(9)**, 767 (2022).
4. Rizzolatti G., Sinigaglia C., The mirror mechanism: a basic principle of brain function, *Nature Reviews Neuroscience*, **17(12)**, 757 (2016).
5. Farina E., Borgnis F., Pozzo T., Mirror neurons and their relationship with neurodegenerative disorders, *Journal of Neuroscience Research*, **98(6)**, 1070 (2020).
6. Buccino G., Binkofski F., Fink G. R., Fadiga L., Fogassi L., Gallese V., Seitz R. J., Zilles K., Rizzolatti G., Freund H.-J., Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study, *European Journal of Neuroscience*, **13(2)**, 400 (2001).
7. Buccino G., Lui F., Canessa N., Patteri I., Lagravinese G., Benuzzi F., Porro C. A., Rizzolatti G., Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspecifics: an fMRI study, *Journal of Cognitive Neuroscience*, **16(1)**, 114 (2004).
8. Rizzolatti G., Craighero L., The mirror-neuron system, *Annual Review of Neuroscience*, **27**, 69 (2004).
9. Watkins K. E., Strafella A. P., Paus T., Seeing and hearing speech excites the motor system involved in speech production, *Neuropsychologia*, **41(8)**, 989 (2003).
10. Ferrari P. F., Gallese V., Rizzolatti G., Fogassi L., Mirror neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex, *European Journal of Neuroscience*, **17(8)**, 1703 (2003).
11. Möttönen R., Järveläinen J., Sams M., Hari R., Viewing speech modulates activity in the left SI mouth cortex, *Neuroimage*, **24(3)**, 731 (2005).
12. Skoyles J. R., Gesture Language Origins and Right Handedness, *Psychology*, **11**, 24 (2000).
13. Fogassi L., Ferrari P.F., Gesierich B., Rozzi S., Chersi F., Rizzolatti G., Parietal lobe: from action organization to intention understanding, *Science*, **308(5722)**, 662 (2005).
14. Schippers M. B., Roebroek A., Renken R., Nanetti L., Keysers C., Mapping the information flow from one brain to another during gestural communication, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107(20)**, 9388 (2010).
15. Hickok G., Eight problems for the mirror neuron theory of action understanding in monkeys and humans, *Journal of Cognitive Neuroscience*, **21(7)**, 1229 (2009).
16. Kosonogov V., Why the mirror neurons cannot support action understanding, *Neurophysiology*, **44(6)**, 499 (2012).
17. Churchland P. S., *Braintrust: What neuroscience tells us about morality* (Princeton University Press, Princeton, 2011), p. 288.
18. Bushov YU. V., Ushakov V. L., Svetlik M. V., Kartashov S. I., Orlov V. A., Rol' zerkal'nykh neuronov v interpretatsii deistvii i namerenii, *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya*, **56**, 86 (2021).
19. Alikina M. A., Makhin S. A., Pavlenko V. B., Amplitudno-chastotnye, topograficheskie, vozrastnye osobennosti i funktsional'noe znachenie sensomotornogo ritma EEG, *Uchenye Zapiski Krymskogo Federal'nogo Universiteta imeni V.I. Vernadskogo. Biologiya i Khimiya*, **2(2)**, 3 (2016).
20. Hobson H. M., Bishop D. V. M., Mu suppression a good measure of the human mirror neuron system?, *Cortex*, **82**, 290 (2016).
21. Pfurtscheller G., Neuper C., Krausz G., Functional dissociation of lower and upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement, *Clinical Neurophysiology*, **111**, 1873 (2000).
22. Yang C. Y., Decety J., Lee S., Chen C., Cheng Y., Gender differences in the mu rhythm during empathy for pain: An electroencephalographic study, *Brain Research*, **1251**, 176 (2009).
23. Anwar M. N., Navid M. S., Khan M., Kitajo K., A possible correlation between performance IQ, visuomotor adaptation ability and mu suppression, *Brain Research*, **1603**, 84 (2015).
24. Huller Y., Bergmann J., Kronbichler M., et al., Real movement vs. motor imagery in healthy subjects, *International Journal of Psychophysiology*, **87**, 35 (2013).
25. Makhin S. A., Makaricheva A. A., Lutsyuk N. V., Crone J. S., Schmid E. V., Thomschewski A., Butz K., Schütze V., Höller P., Trinka E., Interrelation between individual level of emotional intelligence and EEG sensomotor rhythm reactivity at the time of synchronized imitation of another person's movement, *Scientific Notes of V. I. Vernadsky Crimean Federal University*, **26(65)**, 121 (2013).

26. Saltuklaroglu T., Bowersb A., Harkrider A. W., Casenhiser D., Reilly K. J., Jenson D. E., Thornton D., EEG mu rhythms: Rich sources of sensorimotor information in speech processing, *Brain and Language (in press)*, **187**, 41 (2018).
27. Dapretto M., Davies M. S., Pfeifer J. H., Skott A. A., Sigman M., Bookheimer S. Y., Iacoboni M., Understanding emotions in others: mirror neuron dysfunction in children with autism spectrum disorders, *Nature Neuroscience*, **9(1)**, 28 (2006).
28. Zaitseva YU. S., Zerkal'nye kletki i sotsial'naya kognitsiya v norme i pri shizofrenii, *Sotsial'naya i klinicheskaya psikiatriya*, **23(2)**, 96 (2013).
29. Lebedeva N. N., Karimova E. D., Burkitbaev S. E., Mal'tsev V. YU., Gekht A. B., Osobennosti funktsionirovaniya sistemy zerkal'nykh neuronov u bol'nykh s affektivnymi rasstroistvami, *Zhurnal neurologii i psikiatrii*, **9**, 48 (2018).
30. Bechtereva N. P., Gretchin V. B., Physiological foundations of mental activity, *International Review of Neurobiology*, **11**, 329 (1968).
31. Abdullaev Y. G., Bechtereva N. P., Neuronal correlate of the higher-order semantic code in human prefrontal cortex in language tasks, *International Journal of Psychophysiology*, **14(3)**, 167 (1993).
32. Bekhtereva N. P., *Neirofiziologicheskie aspekty psikhicheskoi deyatel'nosti cheloveka* (Meditsina, Leningrad, 1971), p. 120.
33. Bekhtereva N. P., *Neirofiziologicheskie aspekty psikhicheskoi deyatel'nosti cheloveka*, 2-e izd., pererab. i dop. (Meditsina, Leningrad, 1974), p. 151.
34. Bekhtereva N. P., Kambarova D. K., Pozdeev V. K., *Ustoichivoe patologicheskoe sostoyanie pri boleznyakh mozga* (Meditsina, Leningrad, 1978), p. 240.
35. Holroyd C. B., Coles M. G., The neural basis of human error processing: reinforcement learning, dopamine, and the error-related negativity, *Psychological Review*, **109**, 679 (2002).
36. Gehring W. J., Goss B., Coles M. G., Meyer D. E., Donchin E., A neural system for error detection and compensation, *Psychological Science*, **4**, 385 (1993).
37. Gehring W. J., Coles M. G., Meyer D. E., Donchin E., A brain potential manifestation of error-related processing, *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, **Suppl. 44**, 261 (1995).
38. Kireev M. V., *"Detektsiya oshibok" v usloviyakh vypolneniya lozhnykh deistvii v norme i pod vozdeystviem alkogolya*, dissertatsiya kandidata biologicheskikh nauk: 03.00.13, S.-Peterb. gos. un-t (Sankt-Peterburg, 2008), p. 128.
39. Nieuwenhuis S., Holroyd S. V., Mol N., Coles M. G., Reinforcement-related brain potentials from medial frontal cortex: origins and functional significance, *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **28**, 441 (2004).
40. Coles M. G., Scheffers M. K., Holroyd C. B., Why is there an NSO/Ne on correct trials? Response representations, stimulus-related components, and the theory of error-processing, *Biological Psychology*, **56(3)**, 173 (2001).
41. Debener S., et al., Trial-by-trial coupling of concurrent electroencephalogram and functional magnetic resonance imaging identifies the dynamics of performance monitoring, *Journal of Neuroscience*, **25**, 11730 (2005).
42. Moser J. S., Moran T. P., Schroder H. S., Donnellan M. B., Yeung N., On the relationship between anxiety and error monitoring: a meta-analysis and conceptual framework, *Frontiers in Human Neuroscience*, **50(12)**, 1324 (2013).
43. Cavanagh J. F., Frank M. J., Frontal theta as a mechanism for cognitive control, *Trends in Cognitive Sciences*, **18(8)**, 414 (2014).
44. Hajcak G., MacNamara A., Olvet D. M., Event-related potentials, emotion, and emotion regulation: an integrative review, *Developmental Neuropsychology*, **35(2)**, 129 (2010).
45. Gorin A. A., Klyuchnikov V. A., Dutov I. I., Transkraniyal'naya ehlektrostimulyatsiya postoyannym tokom moduliruet komponent negativnosti rezul'tata deistviya v monetarnoi igre, *Zhurnal vysshei nervnoi deyatel'nosti im. I.P. Pavlova*, **72(5)**, 678 (2022).
46. Botvinick M. M., Braver T. S., Barch D. M., Carter C. S., Cohen J. D., Conflict monitoring and cognitive control, *Psychological Review*, **108**, 624 (2001).
47. Botvinick M. M., Cohen J. D., Carter C. S., Conflict monitoring and anterior cingulate cortex: an update, *Trends in Cognitive Sciences*, **8(12)**, 539 (2004).

48. Friston K., The free-energy principle: a unified brain theory?, *Nature Reviews Neuroscience*, **11**, 127 (2010).
49. Shenhav A., Fahey M. P., Grahek I., Decomposing the motivation to exert mental effort, *Current Directions in Psychological Science*, **30(4)**, 307 (2021).
50. Rizzolatti G., Fabbri-Destro M., Nuara A., Gatti R., Avanzini P., The role of mirror mechanism in the recovery, maintenance, and acquisition of motor abilities, *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **127**, 404 (2021).
51. Zaki J., Ochsner K. N., The neuroscience of empathy: progress, pitfalls and promise, *Nature Neuroscience*, **15(5)**, 675 (2012).
52. Kilner J. M., Friston K. J., Frith C. D., Predictive coding: an account of the mirror neuron system, *Cognitive Processing*, **8(3)**, 159 (2007).
53. Turella L., Pierno A. C., Tubaldi F., Castiello U., Mirror neurons in humans: consisting or confounding evidence?, *Brain and Language*, **108(1)**, 10 (2009).
54. Kozunova G. L., Zakirov F. KH., Rytikova A. M., Stroganova T. A., Chernyshev B. V., Neurobiologicheskie faktory narusheniya ispolnitel'nykh funktsii pri autizme, *Zhurnal vysshei nervnoi deyatel'nosti im. I. P. Pavlova*, **73(2)**, 147 (2023).
55. Picerni E., Laricchiuta D., Piras F., Vecchio D., Petrosini L., Cutuli D., Spalletta G., Macro- and micro-structural cerebellar and cortical characteristics of cognitive empathy towards fictional characters in healthy individuals, *Scientific Reports*, **11(1)**, 8804 (2021).
56. Kirschner H., Klein T. A., Beyond a blunted ERN - Biobehavioral correlates of performance monitoring in schizophrenia, *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 133 (2022).
57. Gloe L. M., Courtney L. C., The Error-Related Negativity (ERN) in Anxiety and Obsessive-Compulsive Disorder (OCD): A Call for Further Investigation of Task Parameters in the Flanker Task, *Frontiers in Human Neuroscience*, 15 (2021).