

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ЧТЕНИЯ

© 2019 г. Ж. В. Гарах^{1,*}, А. Б. Ребрейкина¹, В. Б. Стрелец¹, А. В. Голикова¹, Ю. С. Зайцева^{2,3}

¹ Федеральное государственное учреждение науки
Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва, Россия

² Национальный центр психического здоровья, Клецаны, Чехия

³ 3-й лечебный факультет, Карлов Университет в Праге, Прага, Чехия

* e-mail: garakh@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.04.2018 г.

После доработки 18.07.2018 г.

Принята к публикации 24.09.2018 г.

По данным экспериментальных исследований, использующим методы нейровизуализации, в обзоре рассматривается роль отдельных структур мозга, участвующих в процессе чтения. Описываются различные взгляды на функциональное значение специализированной области в нижней затылочной-височной коре левого полушария, названной областью зрительной формы слова. Показана значимость вентрального и дорзального зрительных путей при восприятии вербальной информации. Приводятся данные о структурно-функциональных нарушениях при дислексии. По работам, использующим методы вызванных потенциалов мозга, показаны быстрые изменения мозговой активности при чтении. В обзоре изложены разные подходы к изучению нейрофизиологических механизмов чтения.

Ключевые слова: зрительное распознавание слов, область зрительной формы слова, методы нейровизуализации, вызванные потенциалы

DOI: 10.1134/S0044467719030055

Чтение представляет собой сложный процесс, затрагивающий самые разные уровни организации человеческой психики: от восприятия элементарных зрительных стимулов до мышления и социокультурных функций. Изучением различных аспектов чтения занимаются исследователи многих научных дисциплин, в том числе: лингвисты, психологи, педагоги, биологи, неврологи. Однако вопросы о нейрофизиологическом субстрате, лежащем в основе различных этапов чтения, до сих пор являются открытыми.

Ранние неврологические [Dejerine, 1892; Vernicke 1874; Олтушевский, 1893] и нейропсихологические [Warrington, Shallice, 1980; Geschwind, 1965, Цветкова, 2005 и др.] исследования чтения посвящены описанию корковых зон, специализированных для чтения. В 1892 г. Дежерин описал пациента с поражением левой нижней задневисочной области, который избирательно потерял способность читать буквы и слова при отсутствии повреждений зрительного поля на фоне сохранной речи [Dejerine, 1892]. При поражении этих

зон возникает зрительная алексия. Эти данные положили начало спорам о том, существуют ли специализированные области, селективно отвечающие за распознавание зрительной формы слова, или обеспечение этой функции осуществляется благодаря активизирующимся при чтении нейронным сетям, осуществляющим взаимодействия с языковыми структурами [Cohen et al., 2000; McCandliss et al., 2003; Price, Devlin, 2003; Wandell, 2011].

С помощью методов позитронно-эмиссионной томографии (ПЭТ), магнитно-резонансной томографии (МРТ), магнитоэнцефалографии (MEG) и электроэнцефалографии (ЭЭГ) получено много новых данных о нейрональной активности мозговых структур, участвующих в разных этапах распознавания зрительной вербальной информации. В настоящем обзоре мы остановимся на рассмотрении нейрофизиологических исследований, посвященных ранним этапам чтения и их нарушениям, а также онтогенетическим изменениям, связанным с обучением чтению.

ОБЛАСТЬ “ЗРИТЕЛЬНОЙ ФОРМЫ СЛОВА”
(VISUAL WORD FORM AREA, VWFA)

Восприятие вербальной информации в визуальной модальности начинается с активации зрительных путей, завершаясь вовлечением языковых систем мозга. Зрительная информация, включая информацию о напечатанных на странице словах, поступает в первичную зрительную (стриарную) кору (область V1), нейроны которой передают информацию по вентральному или дорсальному путям в экстрастриарные (вторичные зрительные) области и, далее, в интегративные зоны. Зрительное восприятие вербальных стимулов подчиняется общим принципам первичной переработки информации в стриарной и экстрастриарной областях. Ранние исследования с помощью методов нейровизуализации показали, что зоны левой экстрастриарной зрительной коры избирательно активируются в процессе распознавания слов [Petersen et al., 1988]. В исследовании с помощью метода фМРТ было показано преобладание активности в стриарной и экстрастриарной зрительной коре в областях V1/V2 и V3/V4 при восприятии написанных слов по сравнению с рисованными фигурами. Авторы также обнаружили, что эти зоны более активны при восприятии слов, чем зашумленных слов [Szwed et al., 2011].

Во многих исследованиях показано вовлечение левой вентральной затылочно-височной области (*ventral occipito-temporal*, VOT) в процесс восприятия зрительной вербальной информации [Cohen et al., 2000; Vinckier et al., 2007; и др.].

В работе Коэна было показано, что специализированная область левой веретеновидной извилины (фузиформной, *fusiform gyrus*), входящей в VOT, имеет селективную избирательность для распознавания так называемой зрительной формы слова (*visual word form*), то есть распознавания набора графических элементов как слова [Cohen et al., 2000]. Авторы использовали парадигму тахитоскопического предъявления вербальных стимулов (реальных слов и псевдослов) в левое и правое поля зрения и анализировали метаболическую реакцию на стимулы с помощью фМРТ в сочетании с временными характеристиками этих реакций электрофизиологическим методом связанных с событиями потенциалов (ССП) у здоровых испытуемых и пациентов, страдающих алексией из-за поражения мозолисто-

го тела (*corpus callosum*). В этом эксперименте у здоровых испытуемых ранние активационные процессы (150–160 мс после стимула), связанные с обработкой вербальной информации, имели локализацию в нижних отделах затылочно-височных областей (приблизительно область V4), контрлатеральных предъявлению стимула. Следующий этап процесса переработки зрительно предъявляемой вербальной информации состоял в реакции средней части левой фузиформной извилины (180–200 мс после стимула) вне зависимости от того, в какое поле зрения предъявляли стимул. У больных алексией система распознавания зрительной формы слова активировалась только при предъявлении стимула в правое поле зрения. Эта работа, а также еще два исследования коллектива [Cohen et al., 2002; McCandis et al., 2003], вызвали широкую дискуссию о специфичности указанной корковой зоны для процесса распознавания зрительно предъявляемых слов. Авторы назвали эту область “visual word form area”, или “VWFA” [Cohen et al., 2002] и идентифицировали конкретную зону в левой фузиформной извилине (координаты по атласу Талейраха: $x = -43$, $y = -54$, $z = -12$). Эта область больше активируется при чтении слов родного языка по сравнению с иностранными, букв по сравнению с иероглифами [Dehaene, Cohen, 2011]. Данные исследования конкретизировали классическое понятие о том, что есть зрительная система формы слова [Warrington, Shallice, 1980]. В настоящее время термин “VWFA” широко распространен в научной литературе, несмотря на продолжающиеся дискуссии о специфичности этой области для чтения [Price, Devlin, 2003].

Некоторые свойства, найденные в ответах VWFA, подтверждают предположение о том, что эта область является специализированной для чтения. К ним относятся следующие свойства:

- метаболические ответы VWFA нечувствительны к ретинотопической позиции предъявляемых вербальных стимулов [Cohen et al., 2002] и букв [Dehaene et al., 2001, 2004];
- поражение около VWFA может вызывать чистую алексию [Cohen et al., 2003; Warrington, Shallice, 1980];
- ответы левой вентральной задневисочной области чувствительны к частоте встречаемости слова в языке [Binder et al., 2006; Vinckier et al., 2007].

Для алфавитных текстов был обнаружен эффект большей активности левой средней фузиформной извилины при пассивном чтении слов и псевдослов, которые имеют орфографические характеристики, в отличие от не слов (например, последовательность согласных), которые таких характеристик не имеют [Cohen et al., 2002; Vaesck et al., 2015]. Блокирование активности средней VWFA у пациентов с вживленными в нее электродами, а также ее хирургическое удаление ведет к нарушению восприятия целых слов и букв [Hirshorn et al., 2016].

Специфические различия активности корковых зон области VOT при чтении могут зависеть как от уровня навыка чтения [Song et al., 2010], так и от языка, на котором человек читает [Price, 2012]. С помощью фМРТ было показано, что при восприятии в имплицитной ситуации разных типов стимулов, использующих графику китайских иероглифов (реальные слова, псевдослова, рисованные объекты, подобные иероглифам), значительно большую активацию в левой средней фузиформной извилине вызывали реальные слова и псевдослова по сравнению с искусственными стимулами. Кроме того, авторы показали, что координаты этой активности были совместимы с областью VWFA, которая активируется при использовании алфавитных стимулов [Liu et al., 2008]. Другие авторы [Guo et al., 2010], изучая эксплицитную обработку китайских текстов, обнаружили, что VWFA активируется больше при решении орфографической задачи, но не фонологической и семантической. Исходя из этого факта, они сделали вывод, что активация области VWFA относится к орфографической обработке слова. Кроме того, в отличие от предыдущих авторов они обнаружили подобный эффект активации и в правой средней фузиформной извилине. Этот факт может быть связан с тем, что при чтении китайских иероглифов они одновременно воспринимаются как рисованный объект.

Интракраниальные исследования показали, что средняя фузиформная извилина связана по крайней мере с двумя стадиями процесса переработки слов: ранней стадией, отражающей сущность зрительной репрезентации, чувствительной к орфографической частоте, и поздней стадией, отражающей более точные репрезентации, достаточные для индивидуализации орфографических форм слова [Hirshorn et al., 2016]. Интракраниальные за-

писи ЭЭГ установили также избирательную чувствительность к написанным словам участка пересечения медиальной фузиформной и затылочно-височной борозд [Kadipasaoglu et al. 2016].

Интересно, что у слепых испытуемых, использующих азбуку Брайля, также была обнаружена активация VWFA при чтении [Kim et al., 2017]. Было обнаружено, что и у глухих людей расположение и сила активации VWFA не отличалась от таковой группы контроля. Была снижена функциональная связность состояния покоя между VWFA и слухоречевыми областями в левой передней верхней височной извилине, но связность между VWFA и лобно-теменной сетью была такой же, как у здоровых. Вероятно, что в VWFA у глухих людей происходит связывание зрительных словоформ с соответствующими словесными жестами [Wang et al., 2015].

Исходя из метамодальной теории [Pascual-Leone, Hamilton, 2001], которая предполагает, что некоторые области мозга активируются при когнитивной деятельности независимо от сенсорного входа, авторы этого исследования сделали вывод о том, что область VWFA одинаково активируется и у зрячих при чтении, и у слепых, и является мульти-сенсорной областью. Показаны также анатомические связи VWFA с другими языковыми зонами левого полушария [Bouhali et al., 2014].

Таким образом, общепринято считать, что левая фузиформная извилина (VWFA) включена в процесс чтения. Однако мнения о функциональной значимости корковой активации этой зоны противоречивы [Carreiras et al., 2014; Vogel et al., 2014]. Продолжаются споры о том, какая информация представлена в этой области и чувствительна ли она к нисходящему влиянию (*top-down*) вышележащих областей, является эта область специфичной исключительно для чтения или выполняет более глобальные функции, необходимые не только для чтения, но и для анализа разных стимулов. Одна теоретическая позиция состоит в том, что VWFA служит прелексическим центром, специфическим для написанных слов, который определяет и накапливает только зрительные и абстрактные прелексические орфографические репрезентации. То есть VWFA осуществляет идентификацию букв и слов, предшествующую фонетическому и семантическому анализу [Dehaene, et al., 2002; Dehaene, Cohen, 2011].

Согласно этой позиции, зрительная орфографическая информация обрабатывается в последовательности различных иерархически организованных стадий, и переработка идет последовательно от стадии к стадии. В зоне V1 анализируются элементарные черты, в зоне V4 – буквы, буквосочетания и целые слова в вентральной затылочно-височной коре. Незрительные орфографические репрезентации (фонология, семантика) недоступны, пока не завершён орфографический этап, если же доступ к более высоким уровням произошёл ранее первого этапа, то они не оказывают влияния по типу обратной связи на орфографическую обработку. Подтверждает иерархическую модель работа Винкиера и соавт. [Vinckier et al., 2007]. В этой работе предъявлялись слова и буквосочетания с уменьшающейся степенью схожести со словами (сочетание двух распространённых слогов, часто встречающиеся слоги, буквы, редкие буквы и фальшивые шрифты). Выявлены увеличение селективности вентрального пути и ее отсутствие на эти стимулы в задних областях. Заметная дифференциация отмечалась в более передних областях (включая VWFA): активация была наиболее высокой на слова и низкой на редкие буквы и фальшивые шрифты [Vinckier et al., 2007]. Усиление активности в задне-переднем направлении в VWFA на слова по сравнению с набором символов описано не только для алфавитных текстов [Brem et al., 2009], но и для китайских/корейских текстов [Chan et al., 2009].

Другая теоретическая позиция постулирует, что активация VWFA модулируется лингвистическими свойствами более высокого порядка, такими как фонология, морфология и семантика [Price, Devlin, 2003]. О раннем влиянии на VWFA лексической информации более высокого уровня свидетельствуют исследования, в которых показана чувствительность левой фузиформной извилины к лексической частоте встречаемости слов [Solomyak, Marantz, 2010], а также к маскировочному праймингу [Kherif et al., 2011]. Чувствительность этой области к лексическим и семантическим процессам обработки написанных слов продемонстрирована и в других работах [Chen et al., 2015; Pavlova et al., 2017].

Гипотеза о двунаправленном течении информации, посредством которой уровни высшего порядка ограничивают последовательную восходящую (*bottom-up*) переработку, применима для распознавания как объек-

тов, так и слов. Использование фМРТ во время чтения единичных слов выявило, что теменно-височная кора чувствительна к фонологии, VWFA особо чувствительна к орфографии, задние отделы нижнелобной коры (BA 44) показали чувствительность только к орфографии, но не к фонологии. Эти результаты подтверждают теорию о том, что чтение включает активацию специфического к фонологии теменно-височной и специфической к орфографии вентральной затылочно-височной областей. Задняя нижняя фронтальная область предположительно играет более комплексную роль [Glezer et al., 2016].

Следующая проблема, относительно которой ведутся споры, это вопрос специфичности области VWFA исключительно для чтения. Исследование С. Прайса и Дж. Девлина показало, что в заданиях на опознание объектов и называние цветов активируются те же левые затылочно-теменные области, что и при чтении. Таким образом, функция этой области не является специфичной только для комбинаций букв и целых словесных форм [Price, Devlin 2003]. Авторы предположили, что вероятная функция этой области состоит в интеграции зрительной информации с более высокоуровневой переработкой. Это может объяснить, почему активация этой зоны чувствительна к эффекту лексики и предшествующему опыту [Dehaene et al., 2001].

Некоторые авторы заключают, что VWFA является нейрональным субстратом взаимодействия нисходящего влияния переработки символического значения с восходящим влиянием от зрительных характеристик сенсорного сигнала, делая VWFA местом локализации символического значения. Это справедливо как для слов, так и для несловесных объектов [Song et al., 2012], так как было выявлено, что восприятие сцен, имеющих символическое значение, вызывает большую активацию VWFA, чем восприятие сцен, не ассоциирующихся с символикой. Вогель с коллегами также считают, что VWFA не специализирована только для слов. В своем исследовании авторы обнаружили большую активацию VWFA на символы амхарского языка и нарисованные линиями картинки, чем на неслова, псевдослова и на слова. Кроме того, при использовании метода, основанного на анализе функциональных связей состояния покоя (*resting state functional connectivity*, RSFC), показывающего частоту коактивации различных областей, было установлено, что

VWFA имеет наиболее сильные RSFC корреляции с дорсальной сетью внимания, а не с другими речевыми областями. Авторы предполагают, что VWFA связана с такими характеристиками, как зрительная сложность и группирование стимулов, присущими как текстам, так и другим типам зрительных стимулов [Vogel et al., 2014]. Таким образом, существуют разногласия в отношении функциональной специфичности VWFA, служит эта область в качестве общего или текстового “процессора”. В более поздних работах было продемонстрировано, что VWFA специализирована для лексической обработки реальных слов. Фундаментальным фактором, определяющим эту специализацию, является преимущественная внутренняя функциональная связь этой зоны с основными областями языковой системы [Stevens et al., 2017].

Несмотря на разногласия во взглядах ученых на функции VWFA, мнения сходятся на том, что эта зона мозга играет важнейшую роль на ранних этапах чтения. Разные теоретические взгляды на роль VOT в процессе чтения формируются на основе разных экспериментальных парадигм, выхватывающих из сложной картины нейрофизиологических механизмов чтения отдельные фрагменты. Вполне возможно, что рассмотренные взгляды не противоречивы, а дополняют друг друга.

ВЕНТРАЛЬНЫЙ И ДОРСАЛЬНЫЙ ПУТИ ПРИ ЗРИТЕЛЬНОМ ВОСПРИЯТИИ ВЕРБАЛЬНОЙ ИНФОРМАЦИИ

Давно установлено, что обработка зрительной информации происходит при участии двух потоков зрительной информации — дорсального и вентрального. В соответствии с этим считают, что чтение также обеспечивается дорсальной и вентральной мозговыми системами [Price, 2012]. Как было указано в предыдущей главе, особую роль в чтении приписывают левой вентральной затылочно-височной области (VOT), особенно VWFA. Но надо учитывать и то, что при чтении активируются и другие области мозга. Вентральный путь интегрирует затылочную кору, левую фузиформную извилину, среднюю и переднюю височную области, и зону Бродмана 45 (*pars triangularis*) нижней лобной коры. Дорсальный путь включает в себя затылочную кору, супрамаргинальную (*supramarginal*, зона Бродмана 40), угловую извилины теменной коры, премоторные области и зону Брод-

мана 44 в нижней лобной коре [Carreiras et al., 2014]. Все еще ведутся споры относительно характеристики направленности потоков информации в этих путях, то есть “когда”, на каких временных этапах задействованы те или иные области мозга и “как”, в каком направлении происходит передача информации между ними на разных временных этапах при чтении [Price, 2012; Carreiras et al., 2014].

Были выявлены внутренние функциональные связи между зоной Брока и вентральными затылочно-височными областями [Koyama et al., 2010]. Обнаружены и анатомические связи между лобными и затылочными областями через главный (*superior*) продольный пучок и лобно-затылочный пучок [Yeatman et al., 2013]. Эти данные обеспечивают нейробиологическую базу для возможных нисходящих (*top-down*) влияний от лобной коры на зрительные зоны и дают широкие возможности для дальнейших исследований.

Существуют функциональные пути в нейросетях чтения, начинающиеся в затылочной коре и не включающие в себя левую фузиформную извилину [Richardson et al., 2011]. Важно отметить, что дорсальный и вентральный пути обмениваются информацией в процессе зрительного опознавания слова, о чем свидетельствуют структурные связи между областями, относящимися к этим путям, то есть между задней нижневисочной областью, включающей левую фузиформную извилину, и задней верхней височной и нижнетеменными областями [Thiebaut et al., 2012].

Имеются данные о том, что при восприятии зрительно незнакомых стимулов или же стимулов нестандартного формата, дополнительно активируются теменные области, так как используются альтернативные стратегии чтения. Согласно Pugh с коллегами, левые височно-теменные, то есть дорсальные области, включая угловую и супрамаргинальную (*supramarginal*) извилины, активно участвуют в анализе орфографической и фонологической информации, в частности, при восприятии незнакомых слов [Pugh et al., 2001]. Более высокая активация левой задней нижней теменной доли (*dorsal inferior parietal lobule*) на псевдослова, чем на слова была выявлена в нейровизуализационных исследованиях [Taylor et al., 2013].

В процессе чтения принимает участие и правый дорсальный путь. Позитронно-эмиссионно-томографическое (ПЭТ) исследова-

ние показало большую активность в правой теменной коре при восприятии слов, написанных смешанным регистром, по сравнению с нормально написанными словами [Mayall et al., 2001]. ФМРТ-исследование Cohen и соавт. [2008] подтвердило вовлеченность билатеральной задней теменной коры в процесс чтения слов с различными изменениями, такими как разворот, увеличенные интервалы между буквами, смещение к зрительной периферии. Было показано, что восприятие сочетания 6 букв вызывает обширную активацию теменных областей, тогда как восприятие единичных букв — нет [M.A. Lohr et al., 2014]. Так как правая теменная кора ассоциируется со зрительным вниманием [Posner, Petersen, 1990], увеличение ее активности может быть расценено как усиление внимания. Обусловленная вниманием обратная связь от задней теменной коры к первичным сенсорным областям может помочь идентифицировать порядок букв и переход от одной буквы к другой [Vidyasagar, 2005].

Леви с коллегами предложили модель существования двух различных нейронных путей, обеспечивающих чтение (*‘different dual route neural model of reading’*) [Levy et al., 2009]. Левая задняя затылочно-височная кора вовлечена в сублексическую обработку информации и ее достаточно для чтения псевдослов. Знакомые слова могут быть прочитаны без участия левой затылочно-височной активации при помощи прямой связи между затылочными и теменными областями [Price 2012]. Вероятность существования разных нейронных сетей чтения подтверждается межиндивидуальной вариабельностью паттернов активации. Так было выявлено, что при чтении знакомых слов у некоторых читателей наблюдается большая активация в семантических проводящих путях, включающих передние затылочно-височные и нижние лобные области, а у других — в несемантических проводящих путях, а именно в левых задних затылочно-височных и правых нижних теменных областях [Seghier et al., 2008].

Таким образом, вентральный и дорсальный пути являются не альтернативными, а дополняющими друг друга в процессе чтения. Дальнейшие исследования взаимодействия вентрального и дорсального путей в процессе чтения необходимы для создания более полной картины нейрофизиологических механизмов чтения.

ЧТЕНИЕ И ЛЕВАЯ ДОРЗАЛЬНАЯ ЧАСТЬ НИЖНЕЙ ЛОБНОЙ ИЗВИЛИНЫ (IFG)

На сегодняшний день считается, что сформированный процесс чтения происходит за счет вовлеченности нейрональной сети левого полушария, в которой фронтальные, височно-теменные и затылочно-височные области обеспечивают сличение зрительной (орфографической информации) со слуховой (фонологической) и семантической (смысловой) репрезентациями [Turkeltaub et al, 2003].

Во многих нейровизуализационных исследованиях, посвященных процессам чтения, упоминается левая дорзальная часть нижней лобной извилины (IFG), необходимая для фонологической и семантической обработки слов [например, Pugh et al., 2001]. Предполагается, что орфографический когнитивный компонент осуществляет сопоставление между конкретными сублексическими орфографическими и фонологическими репрезентациями [Jobard et al., 2003], а также может включать в себя систему взаимного сопоставления между графемой-леммой и фонемой-графемой [Purcell et al., 2017]. Другая возможная функция заключается в том, что левая IFG связана с кодированием долговременных воспоминаний об орфографии. Общеизвестно, что орфографическое долговременное хранилище данных зависит от опыта, и поэтому части мозга, которые играют роль в орфографической долговременной памяти, будут демонстрировать уровни активности, чувствительные к частоте встречаемости письменных слов и комбинаций букв. Винкиер и его коллеги писали о такой частотно-зависимой модуляции активации. Их исследование процесса чтения выявило пространственный градиент в левой IFG, связанный с частотой буквенных комбинаций, обнаружив, что средняя часть IFG связана с часто употребляемыми словами, а латеральная — с псевдословами и нечастыми комбинациями букв [Vinckier et al., 2007]. Кроме того, было продемонстрировано, что поражения IFG могут приводить к нарушениям в орфографической долговременной обработке памяти [Rapp et al., 2015]. Недавно опубликованная работа Парсел и соавт. также показывает, что в левой IFG есть нейроны, которые чувствительны к структуре орфографии (например, частота встречаемости буквенных комбинаций и слов) [Purcell et al, 2017]. Дополнительная возможная интерпретация заключается в том, что левая нижняя лобная извилина

обычно служит для координации орфографических и фонологических репрезентаций [Vitan et al., 2005]. Предлагаемый механизм заключается в том, что эта структура мозга участвует в выборе среди конкурирующих орфографических единиц (ввиду ее местоположения на стыке премоторной коры и средней лобной извилины), а также потенциально осуществляет когнитивный контроль [Deffuss et al., 2005]. В частности, левосторонняя активация нижней лобной извилины была продемонстрирована в задании, связанном с решением вербальной задачи [Мартынова и др., 2016]. Что касается орфографических процессов, возможно, что левая IFG служит для удовлетворения требований отбора, налагаемых задачами, которые включают в себя активацию конкурирующих орфографических представлений. Для чтения и написания могут быть общие требования к выбору, связанные с отображением между правильными орфографическими единицами и фонологическими/семантическими представлениями. Такая интерпретация соотносится с другими исследованиями, которые предполагают, что часть левой дорзальной IFG связана с выбором среди конкурирующих лексических единиц во время разговорных задач [Schnur et al., 2009].

Ряд исследований указывает на роль IFG в процессах семантической обработки слов. Существуют доказательства в пользу специфичной для задачи активации частей IFG: передняя часть более активна в семантической по сравнению с фонологической задачей, а задняя одинаково активизируется в обеих задачах [Wagner et al., 2000]. Эта асимметрия в активации фонологической/артикуляционной или семантической репрезентаций объясняется тем, что в задачах с семантической обработкой доступ к смыслу осуществляется посредством активации фонологической информации [Price et al., 1997]. Возможно, это не единственная причина. Обучение чтению устанавливает прочные связи между письменными и устными кодами [Ziegler et al., 2014]. Циглер и соавт. утверждают, что связи между орфографией и звуком более сильные и более автоматические, чем связи между орфографией и смыслом, потому что первые очень систематичны в алфавитных системах письма, в то время как последние в основном произвольны. Знание, что слово начинается с буквы “В”, ничего не говорит нам о его значении. Этот тезис дает альтернативное объяс-

нение асимметричной активации фонологических и семантических представлений во время чтения [Ziegler et al., 2014].

НЕКОТОРЫЕ ДРУГИЕ “ЦЕНТРЫ”, СВЯЗАННЫЕ С ПРОЦЕССОМ ЧТЕНИЯ

Ранее считалось, что семантическая обработка информации в головном мозге осуществляется так называемым “семантическим центром”. Такие семантические центры или “хабы” были найдены в разных областях мозга, имеющих мультимодальную функцию, включая височный бугорок, заднюю среднюю височную извилину и/или нижнюю височную извилину, нижнюю теменную кору и/или левую нижнюю лобную извилину [Binder et al., 1997, Poeppel et al., 2012; Pulvermüller, 2013, Price et al., 2015]. Другие работы показали, что семантическая обработка не ограничивается мультимодальными областями, но распространяется на модально-специфические корковые системы [Kemmerer 2015; Carota et al., 2017]. Интересно, что значимость модально-специфических областей коры, таких как моторная и премоторная кора или области вентрального зрительного тракта, стала особенно очевидной для определенных семантических категорий слов. Среди наиболее изученных модально-предпочтительных семантических систем в последние годы — сенсомоторная система и, в частности, прецентральная извилина. Было обнаружено, что обработка слов, связанных с действием, отражается в специфических нейронных сигналах даже при тонких семантических различиях при восприятии слов, связанных с действиями [Hauk et al., 2004; Kemmerer 2015; Grisoni et al., 2016].

Если учитывать тот факт, что двигательная система и, возможно, другие модально-предпочтительные корковые области различают семантическое значение слов, соответствующая модель предполагает, что связанные с действием и объектами аспекты лексического значения основаны на сенсорных и моторных системах [Harnad 2012]. Кроме того, мультимодальные семантические “хабы” функционируют как соединительные узлы и зоны конвергенции, объединяющие семантическую информацию из разных модальностей [Binder и Desai 2011, Pulvermüller 2013, Tomasello et al., 2017]. Помимо сенсомоторной системы, для которой востребована семантическая обработка слов, связанных с

действием, задняя средняя височная извилина — одна из семантических “хабов”-кандидатов — также рассматривается как категория предпочтительной области, специализирующейся на более высоких зрительных и слуховых процессах восприятия и связанной семантической информацией о визуальных и акустических аспектах слов [Tomasello et al., 2017].

В то время как чтение подразумевает визуальное восприятие буквенных последовательностей, которые затем превращаются в орфографические, фонологические и семантические компоненты и используются в речевой продукции, письмо предполагает перевод орфографических репрезентаций в последовательные моторные команды [Rapp, Dufor, 2011; Roeltgen, Neilman, 1985].

Дело в том, что семантические и фонологические процессы не являются уникальными только для процесса чтения, но являются компонентами в системе языка. Беглое чтение и произношение зависят от того, насколько легко происходит обращение к орфографическим репрезентациям (память на последовательность букв в слове), однако пока нет однозначного понимания того, являются ли эти репрезентации универсальными или различаются при чтении и произношении. Так, по данным нейровизуализационных исследований структуры, участвующие в процессах чтения, например, верхняя височная извилина, нижняя лобная извилина также активируются при произношении слов [Planton et al., 2013] и степень активации зависит от частоты встречаемости слов [Rapp, Lipka, 2011].

Таким образом, во многих экспериментальных исследованиях показаны функциональные особенности различных мозговых структур, обеспечивающих процессы чтения.

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ НАВЫКОВ ЧТЕНИЯ

Нейрофизиологические исследования становления и совершенствования навыков чтения у детей и взрослых довольно многочисленны. Кортикальная специализация к написанным словам не является генетически заданной, так как чтение является относительно недавним достижением в истории человечества. Как показывают исследования, овладение навыком чтения приводит к пре-

образованиям в человеческом мозге [Thiebaut et al., 2012]. В недавнем обзоре [Dehaene et al., 2015] широко рассмотрены исследования поведенческих и мозговых изменений, связанных с овладением чтением. Авторы рассматривают следующие вопросы: усиление активации области VOT у грамотных, по сравнению с неграмотными, при чтении и восприятии различных зрительных стимулов; специализация VWFA к чтению, изменение латерализации ответов на разные типы стимулов при обучении чтению, формирование нисходящего влияния на эту зону; развитие способности различать зеркальные буквы/стимулы; анатомические изменения, связанные с овладением грамотой.

Интересно, что VWFA у неграмотных взрослых чувствительна к лицам, гралям и шахматным паттернам. Совершенствование чтения коррелирует с перемещением ответов коры головного мозга на лица: активация на лица уменьшается в левом полушарии и увеличивается в правой фузиформной области [Dehaene et al., 2010]. Эти данные были подтверждены и при исследовании детей 6 и 9 лет [Monzalvo et al., 2013]. Предполагают, что обучение грамоте улучшает раннюю зрительную обработку и реорганизует вентральный затылочно-височный путь: ответы на письменные символы увеличиваются в левой затылочно-височной борозде, тогда как ответы на черты лиц — в правом полушарии. Грамотность также изменяет фонологическое кодирование и укрепляет функциональные и анатомические связи между фонематическим и графическим представительствами. Изменения наблюдаются в трех главных системах: раннего зрительного анализа, вентрального зрительного пути и в системе фонологического кодирования [Dehaene et al., 2015].

Показано, что овладение грамотностью может в целом улучшать зрительные навыки. При сравнении с неграмотными, у грамотных взрослых, изучивших алфавит во взрослом или детском возрасте, наблюдается билатеральное затылочное усиление фМРТ-активации на различные стимулы (включавшие буквы, лица и картинки). Грамотность усиливает ранние затылочные потенциалы, связанные с событиями (ПСС), наблюдаемые около 140–180 мс после презентации тех же стимулов, а также более позднюю нейронную активность [Pegado et al., 2014]. Также у грамотных лиц наблюдается больший эффект повторения (уменьшение амплитуды потен-

циала в ответ на второй повторяемый стимул) и улучшение различения зеркальности, наблюдаемые около 100–150 мс после предъявления стимула в левой затылочно-височной области [Pegado et al., 2014]. Грамотность может усиливать быструю дискриминацию внешне похожих раздражителей, в том числе в ответ на различные зрительные стимулы, а не только на буквы [Dehaene et al., 2015].

Сильная селективность VWFA к словам наблюдается уже у девятилетних детей, научившихся читать 2–3 года назад. Даже шестилетние читатели показывают большую активацию VWFA на слова, чем на другие зрительные стимулы, тогда как не умеющие читать шестилетки — нет [Monzalvo et al. 2012].

Трансформация при обучении чтению функций именно VWFA может быть связана с тем, что эта область в зрительной коре наиболее плотно взаимосвязана с языковыми отделами [Devlin et al., 2006; Twomey et al., 2011]. Эта область, с одной стороны, приспособлена для различения мелких частей букв, а с другой стороны имеет тесные связи с левыми передней височной и нижней лобной языковыми областями [Dehaene et al., 2014, Bouhali et al., 2014; Hannagan et al., 2015]. С этой точки зрения активационные ответы на слова в этой зоне возникают потому, что существует взаимосвязь между языковыми областями и зрительной корой во время чтения. Эта гипотеза подтверждается электрофизиологическими данными вызванных потенциалов (ВП) мозга, показывающими, что левосторонняя латерализация предполагаемого ответа VWFA совпадает с латерализацией языковых отделов мозга [Cai et al., 2008], и данными о том, что звуковые сигналы могут модулировать реакции вентральной затылочно-височной области [Yoncheva et al., 2010]. Показано также, что расположение VWFA у каждого конкретного ребенка может быть предсказано, исходя из паттерна внешних связей (но не функциональной активности) в этой области в возрасте 5 лет. Можно предположить, что ранние связи обуславливают функциональное развитие VWFA [Saygin et al., 2016].

На сегодняшний день существует одно лонгитюдное фМРТ исследование изменений кортикальной чувствительности к зрительно воспринимаемым вербальным стимулам [Ben-Shachar et al., 2011]. Авторы выявили, что с возрастом у детей (от 7 до

12 лет) увеличивается чувствительность в задней левой затылочно-височной борозде к изображениям слов, анатомически соседствующей с VWFA, что, кроме того, коррелирует со скоростью чтения. Другие корковые области, включая V1, заднюю теменную кору и правую затылочно-височную борозду, не демонстрируют такие изменения, связанные с развитием.

Уникальное исследование, показывающее структурные изменения мозга после обучения чтению взрослых людей, было проведено М. Карейрас и соавт. [Carreiras et al., 2009]. Они обследовали взрослых людей, не имеющих школьного образования, одна их часть была неграмотной, вторая — обучилась чтению во взрослом возрасте. Таким способом исследователям удалось нивелировать факторы созревания мозга и воздействий школьного обучения. Грамотные взрослые при сравнении с неграмотными имели больше белого вещества в валике (*splenium*) мозолистого тела и больше серого вещества в билатеральных угловой, задней затылочной, средней височной извилинах, в левых супрамаргинальной и верхней височной извилинах. Были обнаружены анатомические связи, соединяющие левую и правую угловые и задние затылочные извилины через ту часть мозолистого тела, где объемы белого вещества были больше у грамотной группы. Таким образом, были выявлены структурные изменения мозга после обучения чтению не только в вентральном пути, но и в билатеральных областях дорзального зрительного пути [Carreiras et al., 2009]. Аналогичные эффекты были показаны у билингвов по сравнению с моноязычными [Grundt et al., 2017].

Активация левой VOT-области изменяется не только при обучении чтению, но и зависит от опыта чтения. Было обнаружено, что на ранних стадиях обучения чтению у детей и взрослых происходит увеличение активации левой VOT [Brem et al., 2010], что коррелирует с уменьшением времени распознавания слов [Ben-Shachar et al., 2011]. Однако у опытных читателей активация этой области снижается с увеличением опыта распознавания одних и тех же стимулов [Xue et al., 2010]. Активность VOT ниже при чтении хорошо знакомых слов и слов с высокой частотой встречаемости в языке [Kronbicher et al., 2007]. Эксперименты показывают, что реакция левой VOT зависит от продолжительности обучения, однако ин-

терпретация полученных эффектов обсуждается до настоящего времени.

Одним из объяснений является то, что в ходе обучения чтению реакция левой средней фузиформной извилины становится селективной для орфографического представления слов [Dehaene et al., 2011], которое не зависит от фонологического или семантического узнавания слова [Kronbicher et al., 2007].

С другой точки зрения, в этой области при распознавании написанных слов интегрируются восходящие влияния (*bottom up*) от зрительной коры и нисходящие (*top-down*) от фонологических и семантических областей [Price, Devlin, 2011], и, следовательно, после обучения чтению такое нисходящее влияние генерируется автоматически в ответ на чтение слов, но модулируется условиями задачи и уровнем внимания [Guo et al., 2010]. Поэтому активация левой VOT увеличивается в период обучения чтению, но снижается, когда чтение становится освоенным процессом [Price, Devlin, 2011].

Изучению кортикальной пластичности при обучении чтению посвящено недавнее исследование. С помощью метода диффузионной МРТ, чувствительного к микроструктуре ткани, показано, что даже короткие тренировки (менее часа) в чтении новых слов вызывают значительные изменения в корковых “языковых” областях (нижняя лобная извилина, средняя височная извилина и нижняя теменная доля). Кроме того, разница в величинах коэффициента диффузии до обучения и после коррелировала со скоростью обучения в лексической задаче. Эти данные свидетельствуют о быстрых микроструктурных изменениях в коре головного мозга при изменении навыков чтения [Hofstetter et al., 2017].

Таким образом, обучение чтению приводит не только к функциональным изменениям в затылочно-височных, височных и теменных областях левого полушария, но и к структурным изменениям мозга. Активация мозга при чтении изменяется и при увеличении опыта чтения. Возможно, расхождения исследователей в выделении ключевых для чтения структур могут определяться фактором опыта чтения.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ НАРУШЕНИЯ ПРИ ДИСЛЕКСИИ

Дислексия (*developmental dyslexia*) является специфическим нарушением, характеризую-

щимся трудностями в овладении навыками чтения при отсутствии интеллектуальных нарушений. Нейропсихологи и логопеды выделяют различные виды дислексии в зависимости от того, какие когнитивные функции в процессе чтения являются дефицитными [Хватцев, 1959; Цветкова, 2005].

Многие нейрофизиологические исследования дислексии посвящены изучению нарушений базовых навыков чтения. Базовые навыки основываются, в первую очередь, на формировании связи между основными графическими элементами письменной речи (буквами или группами букв, называемыми графемами) и элементами устной речи (фонемами) [Serniclaes et al., 2015]. Обучение навыку связывания слуховой информации из речи с буквами является первым и критическим шагом в обучении чтению в алфавитных языках [Blau et al., 2010].

Затруднения формирования связи между графемой и фонемой могут происходить по нескольким причинам: нарушение зрительного восприятия букв, дефицитность фонологического восприятия звуков речи и нарушения нейрональных механизмов кросс-модального связывания [Serniclaes et al., 2015]. Существуют данные о дефиците зрительно-пространственного внимания у некоторых лиц с дислексией [Lobier et al., 2014]. Дети с дислексией часто имеют нарушение осознания фонем и затрудняются разделять слова на фонемы. Это умение влияет на обучение чтению, но не затрагивает способность говорить [Blau et al., 2010]. Дислексия может быть вызвана как одной из этих причин, так и их комплексом [Serniclaes et al., 2015].

При дислексии сниженная активация была описана в различных областях головного мозга, участвующих в процессе чтения: по данным ПЭТ-исследования — в левых нижневисочной, средне-височной, верхней височной и средней затылочной извилинах [Plaulesu et al., 2001]; в других работах — в левой височно-теменной коре и в левой вентральной затылочно-височной коре [Martin et al., 2016; Monzalvo, 2012]. У лиц с дислексией функциональные и структурные изменения были выявлены в левых височной и затылочно-височной областях [Richlan et al., 2013]. Многие исследователи полагают, что фонологические нарушения являются доминирующим фактором в большинстве случаев дислексии [Dehaene, 2014; van der Mark et al.,

2011], в том числе в интеграции букв со звуками [Blau et al., 2010].

Исследования дислексии у китайских детей также выявили у них фонологический дефицит, несмотря на то, что китайский язык является логографическим языком, который не использует правила соответствия графем фонемам [Cao et al., 2017]. У китайских детей с дислексией наблюдалась сниженная активация в левой задней нижнелобной коре во время выполнения задания на оценку рифмы, а также корреляция у этих детей активации данной области с тяжестью нарушения. Также у детей с дислексией было выявлено компенсационное усиление активности в правой прецентральной извилине. Анализ функциональной связности показал, что у детей с дислексией была более слабая связь между левой верхней височной извилиной и фузиформной извилиной, что говорит о снижении связей между фонологией и орфографией [Cao et al., 2017].

При исследовании корковых взаимодействий (когерентный анализ) во время зрительных вербальных процессов (решение анаграмм) у детей 7–10 лет с нарушениями письма и чтения и у здоровых детей показано, что в этом возрасте при зрительной вербальной деятельности в норме имеет место широко распространенная сеть корковых взаимодействий, охватывающая как левое, так и правое полушария [Кулаковский, 1997]. У детей с нарушениями чтения эта сеть более локальна. У них обнаружены локальные отклонения когерентности в затылочно-височных областях как левого, так и правого полушарий и в левых передних зонах [Дмитрова и др., 2005]. Эти данные показывают изменения во взаимодействии различных областей мозга при дислексии.

Наиболее воспроизводимой в различных исследованиях областью гипоактивации у взрослых и детей с дислексией является часть левой затылочно-височной коры, а именно VWFA [Martin et al., 2016]. Так как эта область не реагирует на слова у людей, не умеющих читать [Dehaene et al., 2010], и быстро увеличивает свою реактивность при обучении чтению [Maurer et al., 2005; 2010], предполагают, что ее пониженная активация при дислексии может отражать следствие, а не причину нарушения чтения. Тем не менее, как показали различные исследования, аномалии в области VWFA могут происходить без дефицита в

верхней височной области [McCroory et al., 2005] или наоборот [Blau et al., 2009].

Снижение активации левой затылочно-височной области у детей с дислексией наблюдалось не только при чтении, но и при назывании изображений даже при отсутствии поведенческих различий. По мнению авторов, измененная активация этой области может отражать более общее нарушение интеграции фонологической и зрительной информации, а не только нарушение орфографического декодирования [McCroory et al., 2005].

Более детальный анализ вентральной затылочно-височной области показал, что у нормально читающих детей на фальшивые шрифты по сравнению с настоящими словами наблюдается наибольшая активация в ее задних областях, а на слова сильнее активируются более передние отделы затылочно-височной области, то есть наблюдается задне-передний градиент чувствительности к словам. У детей с дислексией такого градиента активации на слова не выявлено [van der Mark et al., 2011; Olulade et al., 2015]. Кроме того, выявленный паттерн увеличения селективности к словам по медиально-латеральной оси в левой нижней лобной коре у хорошо читающих детей также отсутствует у детей с дислексией [Olulade et al., 2015]. Другая группа исследований показывает, что в развитии дислексии важную роль играют нарушения заднетеменной системы зрительно-пространственного внимания (дорсального пути) [Vidyasagar 2005; Lobier et al., 2014; Lawton 2016]. По сравнению со здоровыми при дислексии выявлено значимое снижение активности верхней теменной доли независимо от типа стимулов [Lobier et al., 2014].

Более того, некоторые исследователи считают, что нарушения дорсального зрительно-пространственного пути могут быть доминирующими при дислексии [Vidyasagar, Pammer, 2010; Vidyasagar, 2013]. Авторы предполагают, что механизмы внимания, контролируемые структурами дорсального пути, вовлекаются при сканировании серий букв, и их дефицит вызывает каскад эффектов, включающих нарушения зрительного анализа графем, их перевод в фонемы и развитие осознания фонем.

Нарушения, приводящие к ухудшению зрительно-пространственного внимания, описаны и в магноцеллюлярной теории дислексии [Stein 2001; 2014]. Согласно этой теории при дислексии нарушено развитие

нейронов магноцеллюлярных слоев в латеральном колленчатом теле, соответственно у них нарушена бинокулярная точка фиксации взора и они испытывают трудности со слежением за изображением при движении глаз. Нарушение М-клеток было продемонстрировано на всех уровнях зрительной системы: в сетчатке, латеральном колленчатом теле, первичной зрительной коре и на протяжении всего дорзального зрительного пути: от зрительной коры до задней теменной и префронтальной коры. Таким образом, согласно этой теории М-клетки участвуют в координации зрительного внимания, движения глаз и конечностей. Штейн предполагает, что при дислексии нарушена временная синхронизация между магноцеллюлярной и парвоцеллюлярной активациями [Stein 2001, 2014], что в результате приводит к нарушениям навыков чтения. В пользу магноцеллюлярной теории дислексии свидетельствуют данные об эффективной коррекции дислексии при помощи зрительно-моторного тренинга, включающего методы обнаружения когерентного движения, зрительного поиска, зрительного слежения и жонглирования. Все эти методы связаны с магноцеллюлярными функциями [Qian, Bi 2015; Lawton 2016].

Однако мета-анализ нейровизуализационных исследований дислексии, проведенный с целью проследить систематическое совместное проявление паттернов, отражающих дисфункции различных функциональных сетей, не выявил достаточных данных литературы для подтверждения магноцеллюлярных и мозжечковых нарушений у лиц с дислексией [Paulesu et al., 2014].

Но более поздние исследования показывают, что мозжечок также участвует в визуальной и пространственной обработке [Feng et al., 2017]. У детей с дислексией наблюдали аномально более высокое вовлечение мозжечка при решении орфографической задачи: чем сильнее было нарушение чтения, тем сильнее была активация мозжечка. Более того, у детей с дислексией функциональная связь была более сильной между долькой VI правого мозжечка и левой фузиформной извилиной во время орфографической задачи и между долькой VI левого мозжечка и левой супрамаргинальной извилиной во время фонологической задачи. Эти результаты показывают, что мозжечок компенсирует ухудшение чтения через связи с конкретными обла-

стями мозга, ответственными за текущую задачу чтения [Feng et al., 2017].

Исследования функциональной связности между корковыми областями также показывают их изменения при дислексии. У детей с дислексией выявили снижение функциональной связности между левыми задними височными областями (фузиформной, нижней височной, средней височной и верхней височной) и левой нижней лобной извилиной [Schurz et al., 2015]. Также было показано, что функциональная связность между VWFA и левой средней лобной извилиной (MFG), а также между левой интрапариетальной бороздой и MFG у лиц с дислексией и группы контроля различается. При этом сила функциональной связности в значительной степени коррелировала со скоростью чтения, для которой важны движения глаз и зрительное внимание, но не с качеством лексического решения [Zhou et al., 2015].

Е.С. Финн с коллегами показали, что при дислексии по сравнению с нормой имеют место дивергентные связи между зрительным путем и зрительными ассоциативными, а также префронтальными областями, связанными с вниманием. У лиц с дислексией наблюдались также усиленные взаимосвязи в правом полушарии, но сниженные связи с VWFA. Исследователи предположили, что обычные читатели лучше интегрируют зрительную информацию и распознают слова на основе их зрительных свойств, тогда как лица с дислексией используют измененные, более трудоемкие стратегии чтения, основанные на фонологическом звучании [Finn et al., 2014]. Таким образом, при дислексии обнаружены отклонения функции многих мозговых областей, участвующих в процессе чтения.

ВРЕМЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЭТАПОВ ПЕРЕРАБОТКИ ЗРИТЕЛЬНО ПРЕДЪЯВЛЯЕМЫХ ВЕРБАЛЬНЫХ СТИМУЛОВ

Несмотря на высокое пространственное разрешение, методы нейровизуализации не способны отразить быстрые изменения мозговой активности при разных видах когнитивной деятельности. Использование методов вызванных потенциалов (ВП) и магнитной электроэнцефалографии (МЭГ) с хорошим временным разрешением позволяет выявлять важные нейрофизиологические

особенности процесса переработки зрительно предъявляемой вербальной информации.

Нейрональные ответы при чтении модулируются требованиями задачи уже в первые 250 мс после стимула [Wang, Maurer, 2017]. Nauk [2016] в своем обзоре приводит аргументы в пользу методов с хорошим временным разрешением по сравнению с методами нейровизуализации при изучении семантики, поскольку перцептивные и когнитивные процессы происходят очень быстро. Действительно, поведенческие данные демонстрируют, что визуальные лексические и семантические процессы категоризации от подачи стимула до поведенческой реакции могут быть выполнены за полсекунды или быстрее [Amsel et al., 2013], почти синхронно с сенсорным анализом начинается лингвистический анализ (активация зон Брока и Вернике) [Papanicolaou et al., 2017].

С активацией VWFA ассоциируют компонент вызванных потенциалов *N170* [Brem et al., 2010]. Было показано, что в процессе чтения компонент *N170* имеет пик от 150 до 200 мс с максимумом негативности в задних корковых областях с большей амплитудой в левом полушарии [Bentin et al., 1999; Maurer et al., 2005; 2010]. Исследование изменений ВП при начале изучения второго языка показало левостороннее увеличение амплитуды компонента *N170* только у лиц, быстро выучивших новые слова [Yum et al., 2014].

Также показано, что усиление левостороннего затылочного компонента *N170* после зрительной презентации последовательности букв наблюдается только у грамотных лиц по сравнению с неграмотными. Схожий эффект выявлен и у детей, выучивших новый шрифт [Dehaene et al., 2015; Monzalvo, Dehaene-Lambertz, 2013]. Однако у детей младшего возраста с высокой способностью к чтению различия амплитуды *N170* между словами и согласными строками больше, чем у детей с меньшими способностями [Zhao et al., 2014]. Показатели чувствительности компонента *N170* и активации VWFA к словам относительно символов у дошкольников, прошедших восьминедельный компьютеризированный тренинг ассоциаций между буквами и звуками, коррелируют с показателями успешности овладения чтением через два года. Таким образом, эти параметры могут использоваться для выделения группы риска по наличию дислексии, однако требуются дальнейшие

исследования для уточнения дискриминирующих параметров [Bach et al., 2013].

Ряд исследований ранних этапов переработки информации при чтении посвящен лексическим и семантическим эффектам, наблюдаемым около 100–200 мс после предъявления стимулов [Nauk et al., 2009; и др.]. В работе Ильюченко с коллегами были выявлены различия ВП при восприятии абстрактных и конкретных слов уже в интервале от 40 до 100 мс после предъявления стимулов, преимущественно в правых фронтальных отделах мозга [Ильюченко и др., 2007].

С этими данными согласуются результаты, полученные в нашей лаборатории. Нами были обнаружены ранние внутри- и межполушарные особенности компонентов *P100/N100* и *N170* на слова ожидаемой категории (целевые слова), при сравнении их с аналогичными компонентами, вызванными словами не ожидаемой категории и незнакомыми словами [Ребрейкина и др., 2012]. Было также показано, что амплитуда компонента *N170* на целевые знакомые слова больше, чем на нецелевые знакомые и на незнакомые слова.

При решении задач на категоризацию зрительно предъявляемой вербальной информации важную роль играет осцилляторная активность мозга [Данилова, 2013 и др.]. Исследования вызванной волновой активности на разных этапах переработки зрительно предъявляемой вербальной информации на сегодняшний день достаточно распространены [Верхлютов и др., 2012; Vedo et al., 2014; Ребрейкина и др., 2015 и многие другие]. В сочетании с хорошим временным разрешением одним из перспективных направлений в настоящее время считают исследования согласованности колебательной активности между мозговыми областями при когнитивной деятельности мозга [Decker et al., 2017]. Показано, например, что синхронизация тета-ритма между областями мозга повышается с развитием языковых способностей [Doesburg et al., 2016], с десинхронизацией альфа-активности в височных и теменных областях левого полушария связывают частичное осознание слов [Magazzini et al., 2016].

Возможные нейрофизиологические механизмы раннего кодирования при чтении обсуждаются до настоящего времени [Carreiras et al., 2014, Chen et al., 2015; Pattamadilok et al., 2017]. С одной стороны, чтение – это автоматический процесс с ранней активацией сле-

дов памяти на слова. Действительно, при предъявлении слов и псевдослов на периферии зрительного поля, в то время как внимание отвлечено от этих стимулов решением неязыковой задачи, специфическая активация на знакомые слова в височной и нижней лобной коре повышается уже в первые 70 мс [Shtyrov, MacGregor, 2016]. С другой стороны, подчеркивается важность интерактивного взаимодействия восходящих и нисходящих активаций при чтении [Price, Devlin, 2011; Урываев, Шулекина, 2016 и др.]. Таким образом, ЭЭГ/МЭГ ответы на орфографическую типичность (около 100 мс) и частоту встречаемости слов (около 170 мс) модулируются условиями задачи и привлечением внимания к стимулу [Chen et al., 2015], что подтверждает теорию об интеграции восходящих и нисходящих влияний [Price, Devlin, 2011].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Во многих экспериментальных исследованиях показаны функциональные особенности различных мозговых структур, обеспечивающих процессы чтения, их сложные динамические взаимодействия. Несмотря на значительное число исследований с помощью методов фМРТ, ЭЭГ, МЭГ и других, однозначного ответа на вопрос о том, как наш мозг читает, нет. Полученные знания дают направление для будущих работ. В настоящем обзоре мы рассмотрели экспериментальные работы с применением различных парадигм чтения единичных слов. Однако чтение в естественных условиях представляет собой гораздо более сложный феномен, изучаемый целым рядом отдельных нейрокогнитивных исследований. Чтение связано со сложной координацией и интеграцией орфографических, фонологических, лексических и семантических особенностей слов, восприятие которых зависит как от характеристик стимула и условий его предъявления, так и от индивидуальных различий испытуемых. Проблема влияния индивидуальных физиологических и психологических особенностей, влияющих на качество и скорость распознавания вербальной информации, до настоящего времени не полностью решена.

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований № 18-013-00733 и Российской академией наук.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Верхлютов В.М., Марьина И.В., Стрелец В.Б.* Вызванная спектральная мощность ЭЭГ при предъявлении псевдослов и слов категорий “живое” и “неживое”. *Журн. высш. нерв. деят.* 2012. 62 (5): 553–562.
- Данилова Н.Н., Ушакова Т.Н., Волков Г.В., Плигина А.М., Страбыкина Е.А.* Отображение семантических категорий в электрической активности мозга. *Экспериментальная психология.* 2013 6 (4): 5–21.
- Дмитрова Е.Д., Дубровинская Н.В., Лукашевич И.П., Мачинская Р.И., Шкловский В.М.* Особенности мозгового обеспечения вербальных процессов у детей с трудностями письма и речи. *Физиология человека.* 2005. 31 (2): 5–12.
- Ильюченко И.Р., Сысоева О.В., Иваницкий А.М.* Две семантические системы мозга для быстрого и медленного различения абстрактных и конкретных слов. *Журн. высш. нерв. деят.* 2007. 57 (5): 566–576.
- Кулаковский Ю.В., Дубровинская Н.В.* Возрастные особенности мозговой организации вербальной деятельности: электрофизиологический анализ. *Физиология человека.* 1997. 23 (3): 122–124.
- Мартынова О.В., Портнова Г.В., Балаев В.В., Иваницкий А.М.* Сравнительный анализ активности головного мозга при вербальном и пространственном мышлении в норме и у пациентов с нарушениями речи. *Журн. высш. нерв. деят.* 2016. 66 (3): 313–326.
- Олтушевский В.Ф.* Краткий очерк физиологии и патологии речи, особенно заикания и косноязычия. [Соч.] Д-ра Владислава Олтушевского. Варшава: тип. Варшав. ин-та глухонемых и слепых. 1893. 23 с.
- Ребрейкина А.Б., Стрелец В.Б.* Особенности ранних этапов переработки целевых, нецелевых знакомых и незнакомых вербальных стимулов. *Журн. высш. нерв. деят.* 2012. 62 (5): 563–572.
- Ребрейкина А.Б., Ларионова Е.В., Варламов А.А.* Вызванные изменения ритмической активности мозга при переработке зрительно предъявляемых целевых, нецелевых и незнакомых слов. *Журн. высш. нерв. деят.* 2015. 65 (1): 92–104.
- Урываев Ю.В., Шулекина Ю.А.* Мозговые алгоритмы чтения. *Международный научный журнал “Инновационная наука”.* 2016. 1: 262–267.
- Хватцев М.Е.* Логопедия. М.: Учпедгиз. 1959. 258с.
- Цветкова Л.С.* Нейропсихология счета, письма и чтения: нарушение и восстановление. М.: Изд. МПСИ. Воронеж: Изд-во НПО “МОДЭК”. 2005. 360 с.

- Amsel B.D., Urbach T.P., Kutas M.* Alive and grasping: stable and rapid semantic access to an object category but not object graspability. *NeuroImage*. 2013. 77: 1–13.
- Baeck A., Kravitz D., Baker C., Op de Beeck H.P.* Influence of lexical status and orthographic similarity on the multi-voxel response of the visual word form area. *Neuroimage*. 2015. 111: 321–328.
- Bach S., Richardson U., Brandeis D., Martin E., Brem S.* Print-specific multimodal brain activation in kindergarten improves prediction of reading skills in second grade. *Neuroimage*. 2013. 82: 605–615.
- Bedo N., Ribary U., Ward L.M.* Fast dynamics of cortical functional and effective connectivity during word reading. *PLoS One*. 2014. 9 (2): e88940. doi: 10.1371/journal.pone.0088940
- Ben-Shachar M., Dougherty R.F., Deutsch G.K., Wandell B.A.* The development of cortical sensitivity to visual word form. *J. Cogn. Neurosci*. 2011. 23 (9): 2387–2399.
- Bentin S., Mouchetant-Rostaing Y., Giard M.H., Echallier J.F., Pernier J.* ERP manifestations of processing printed words at different psycholinguistic levels: Time course and scalp distribution. *J. Cogn. Neurosci*. 1999. 11: 235–260.
- Binder J.R., Frost J.A., Hammeke T.A., Cox R.W., Rao S.M., Prieto T.* Human brain language areas identified by functional magnetic resonance imaging. *J. Neurosci*. 1997. 17: 353–362.
- Binder J.R., Medler D.A., Westbury C.F., Liebenthal E., Buchanan L.* Tuning of the human left fusiform gyrus to sublexical orthographic structure. *NeuroImage*. 2006. 33: 739–748.
- Bitan T., Booth J.R., Choy J., Burman D.D., Gitelman D.R., Mesulam M.M.* Shifts of effective connectivity within a language network during rhyming and spelling. *J. Neurosci*. 2005. 25: 5397–5403.
- Blau V., van Atteveldt N., Ekkebus M., Goebel R., Blomert L.* Reduced neural integration of letters and speech sounds links phonological and reading deficits in adult dyslexia. *Curr. Biol*. 2009. 19 (6): 503–508.
- Blau V., Reithler J., van Atteveldt N., Seitz J., Gerretsen P., Goebel R., Blomert L.* Deviant processing of letters and speech sounds as proximate cause of reading failure: a functional magnetic resonance imaging study of dyslexic children. *Brain*. 2010. 133 (3): 868–879.
- Bouhali F., Thiebaut de Schotten M., Pinel P., Poupon C., Mangin J.F., Dehaene S., Cohen L.* Anatomical connections of the visual word form area. *J. Neurosci*. 2014. 34 (46): 15402–15414.
- Brem S., Halder P., Bucher K., Summers P., Martin E., Brandeis D.* Tuning of the visual word processing system: distinct developmental ERP and fMRI effects. *Hum. Brain Mapp*. 2009. 30 (6): 1833–1844.
- Brem S., Bach S., Kucian K., Guttorm T.K., Martin E., Lyytinen H., Brandeis D., Richardson U.* Brain sensitivity to print emerges when children learn letter-speech sound correspondences. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2010. 107 (17): 7939–7944.
- Cai Q., Lavidor M., Brysbaert M., Paulignan Y., Nazir T.A.* Cerebral lateralization of frontal lobe language processes and lateralization of the posterior visual word processing system. *J. Cogn. Neurosci*. 2008. 20: 672–681.
- Cao F., Yan X., Wang Z., Liu Y., Wang J., Spray G.J., Deng Y.* Neural signatures of phonological deficits in Chinese developmental dyslexia. *Neuroimage*. 2017. 146: 301–311.
- Carota F., Kreigeskorte N., Nili H., Pulvermüller F.* Representational Similarity Mapping of Distributional Semantics in Left Inferior, Middle temporal, and motor cortex. *Cerebral Cortex*. 2017. 1–6. doi: 10.1093/cercor/bhw379
- Carreiras M., Seghier M.L., Baquero S., Estévez A., Lozano A., Joseph T.* An anatomical signature for literacy. *Nature*. 2009. 461: 983–986.
- Carreiras M., Armstrong B.C., Perea M., Frost R.* The what, when, where, and how of visual word recognition. *Trends. Cogn. Sci*. 2014. 18 (2): 90–98.
- Chan S.T., Tang S.W., Tang K.W., Lee W.K., Lo S.S., Kwong K.K.* Hierarchical coding of characters in the ventral and dorsal visual streams of Chinese language processing. *Neuroimage*. 2009. 48 (2): 423–435.
- Chen Y., Davis M. H., Pulvermuller F., Hauk O.* Early visual word processing is flexible: Evidence from spatiotemporal brain dynamics. *J. Cogn. Neurosci*. 2015. 27 (9): 1738–1751.
- Cohen L., Dehaene S., Naccache L., Lehéricy S., Dehaene-Lambertz G., Hénaff M.A., Michel F.* The visual word form area: spatial and temporal characterization of an initial stage of reading in normal subjects and posterior split-brain patients. *Brain*. 2000. 123 (2): 291–307.
- Cohen L., Lehericy S., Chochon F., Lemer C., Rivaud S., Dehaene S.* Language-specific tuning of visual cortex? Functional properties of the visual word form area. *Brain*. 2002. 125: 1054–1069.
- Cohen L., Martinaud O., Lemer C., Lehericy S., Samson Y., Obadia M., Slachevsky A., Dehaene S.* Visual word recognition in the left and right hemispheres: anatomical and functional correlates of peripheral alexias. *Cereb. Cortex*. 2003. 13: 1313–1333.
- Cohen L., Dehaene S., Vinckier F., Jobert A., Montavont A.* Reading normal and degraded words:

- contribution of the dorsal and ventral visual pathways. *Neuroimage*. 2008. 40 (1): 353–366.
- Decker S., Fillimore P.T., Roberts A.M. Coherence: The Measurement and Application of Brain Connectivity. *NeuroRegulation*. 2017. 4 (1): 3–13.
- Dehaene S., Naccache L., Cohen L., Bihan D.L., Mangin J.F., Poline J.B., Riviere D. Cerebral mechanisms of word masking and unconscious repetition priming. *Nat. Neurosci*. 2001. 4: 752–758.
- Dehaene S., Le Clec H.G., Poline J.B., Le Bihan D., Cohen L. The visual word form area: A prelexical representation of visual words in the fusiform gyrus. *Neuroreport*. 2002. 13: 321–325.
- Dehaene S., Jobert A., Naccache L., Ciuciu P., Poline J.B., Le Bihan D., Cohen L. Letter binding and invariant recognition of masked words: behavioral and neuroimaging evidence. *Psychol. Sci*. 2004. 15: 307–313.
- Dehaene S., Pegado F., Braga L.W., Ventura P., Nunes F.G., Jobert A., Dehaene-Lambertz G., Kolinsky R., Morais J., Cohen L. How learning to read changes the cortical networks for vision and language. *Science*. 2010. 330: 1359–1364.
- Dehaene S., Cohen L. The unique role of the visual word form area in reading. *Trends in Cognitive Sciences*. 2011. 15 (6): 254–262.
- Dehaene S. Reading in the Brain Revised and Extended: Response to Comments. *Mind & Language*. 2014. 29 (3): 320–335.
- Dehaene S., Cohen L., Morais J., Kolinsky R. Illiterate to literate: behavioural and cerebral changes induced by reading acquisition. *Nat. Rev. Neurosci*. 2015. 16: 234–244.
- Dejerine J. Contribution a l'étude anatomoclinique et clinique des differentes varietes de cecite verbal. *C R Hebd Séances Mém Soc Biol*. 1892. 4: 61–90.
- Derrfuss J., Brass M., Neumann J., von Cramon D.Y. Involvement of the inferior frontal junction in cognitive control: meta-analyses of switching and Stroop studies. *Hum. Brain Mapp*. 2005. 25: 22–34.
- Devlin J.T., Jamison H.L., Gonnerman L.M., Matthews P.M. The role of the posterior fusiform gyrus in reading. *J. Cogn. Neurosci*. 2006. 18: 911–922.
- Doesburg S.M., Tingling K., MacDonald M.J., Pang E.W. Development of Network Synchronization Predicts Language Abilities. *J. Cogn. Neurosci*. 2016. 28 (1): 55–68.
- Feng X., Li L., Zhang M., Yang X., Tian M., Xie W., Lu Y., Liu L., Bélanger N.N., Meng X., Ding G. Dyslexic Children Show Atypical Cerebellar Activation and Cerebro-Cerebellar Functional Connectivity in Orthographic and Phonological Processing. *Cerebellum*. 2017. 16 (2): 496–507.
- Finn E.S., Shen X., Holahan J.M., Scheinost D., Lacadie C., Papademetris X., Shaywitz S.E., Shaywitz B.A., Constable R.T. Disruption of functional networks in dyslexia: a whole-brain, data-driven analysis of connectivity. *Biol. Psychiatry*. 2014. 76 (5): 397–404.
- Geschwind N. Disconnection syndromes in animal and man. *Brain*. 1965. 88: 237–294.
- Glezer L.S., Eden G., Jiang X., Luetje M., Napoliello E., Kim J., Riesenhuber M. Uncovering phonological and orthographic selectivity across the reading network using fMRI-RA. *Neuroimage*. 2016. 138: 248–256.
- Grisoni L., Dreyer F.R., Pulvermüller F. Somatotopic semantic priming and prediction in the motor system. *Cereb. Cortex*. 2016. 26: 2353–2366.
- Grundy J.G., Anderson J.A.E., Bialystok E. Neural correlates of cognitive processing in monolinguals and bilinguals. *Ann N. Y. Acad. Sci*. 2017. 1396 (1): 183–201.
- Guo Y., Burgund, E.D. Task effects in the mid-fusiform gyrus: a comparison of orthographic, phonological, and semantic processing of Chinese characters. *Brain Lang*. 2010. 115: 113–120.
- Hannagan T., Amedi A., Cohen L., Dehaene-Lambertz G., Dehaene S. Origins of the specialization for letters and numbers in ventral occipitotemporal cortex. *Trends Cogn. Sci*. 2015. 19 (7): 374–382.
- Harnad S. From sensorimotor categories and pantomime to grounded symbols and propositions. In: Tallerman M., Gibson KR, editors. *The Oxford handbook of language evolution*. Oxford: Oxford University Press. 2012. p. 387–392.
- Hauk O., Johnsrude I., Pulvermüller F. Somatotopic representation of action words in the motor and premotor cortex. *Neuron*. 2004. 41: 301–307.
- Hauk O., Pulvermüller F., Ford M., Marslen-Wilson W.D., Davis M.H. Can I have a quick word? Early electrophysiological manifestations of psycholinguistic processes revealed by event-related regression analysis of the EEG. *Biol. Psychology* 2009. 80 (1): 64–74.
- Hauk O. Only time will tell – why temporal information is essential for our neuroscientific understanding of semantics. *Psychon. Bull. Rev*. 2016. 23: 1072–1079.
- Hirshorn E.A., Li Y., Ward M.J., Richardson R.M., Fiez J.A., Ghuman A.S. Decoding and disrupting left midfusiform gyrus activity during word reading. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A*. 2016. 113 (29): 8162–8167.
- Hofstetter S., Friedmann N., Assaf Y. Rapid language-related plasticity: microstructural changes in the cortex after a short session of new word learning. *Brain Struct Funct*. 2017. 222 (3): 1231–1241.
- Jobard G., Crivello F., Tzourio-Mazoyer N. Evaluation of the dual route theory of reading: a metanalysis

- of 35 neuroimaging studies. *Neuroimage*. 2003. 20: 693–712.
- Kadipasaoglu C.M., Conner C.R., Whaley M.L., Baboyan V.G., Tandon N.* Category-Selectivity in Human Visual Cortex Follows Cortical Topology: A Grouped icEEG Study. *PLoS One*. 2016. 11 (6): e0157109.
- Kemmerer D.* Are the motor features of verb meanings represented in the precentral motor cortices? Yes, but within the context of a flexible, multilevel architecture for conceptual knowledge. *Psychol. Bull. Rev.* 2015. 22 (4): 1068–1075.
- Kherif F., Josse G., Price C.J.* Automatic top-down processing explains common left occipito-temporal responses to visual words and objects. *Cereb. Cortex*. 2011. 21: 103–114.
- Kim J.S., Kanjlia S., Merabet L.B., Bedny M.* Development of the Visual Word Form Area Requires Visual Experience: Evidence from Blind Braille Readers. *J Neurosci*. 2017. 37 (47): 11495–11504.
- Koyama M.S., Kelly C., Shehzad Z., Penesetti D., Castellanos F.X., Milham M.P.* Reading networks at rest. *Cereb. Cortex*. 2010. 20 (11): 2549–2559.
- Kronbichler M., Bergmann J., Hutzler F., Staffen W., Mair A., Ladurner G., Wimmer H.* Taxi vs. taksi: on orthographic word recognition in the left ventral occipitotemporal cortex. *J. Cogn. Neurosci*. 2007. 19: 1584–1594.
- Lawton T.* Improving dorsal stream function in dyslexics by training figure/ground motion discrimination improves attention, reading fluency, and working memory. *Front. Hum. Neurosci*. 2016. 10: 397. doi: 10.3389/fnhum.2016.00397
- Levy J., Pernet C., Treserras S., Boulanouar K., Aubry F., Démonet J.F., Celsis P.* Testing for the dual-route cascade reading model in the brain: an fMRI effective connectivity account of an efficient reading style. *PLoS One*. 2009. 4 (8): e6675.
- Liu C., Zhang W.T., Tang Yi. Y., Mai X.Q., Chen H.C., Tardif T., Luo Y.J.* The Visual Word Form Area: Evidence from an fMRI study of implicit processing of Chinese characters. *NeuroImage*. 2008. 40: 1350–1361.
- Lobier M.A., Peyrin C., Pichat C., Le B., J.F. Valdois S.* Visual processing of multiple elements in the dyslexic brain: evidence for a superior parietal dysfunction. *Front. Hum. Neurosci*. 2014. 8: 479. doi: 10.3389/fnhum.2014.00479
- Magazzini L., Ruhnau Ph., Weisz N.* Alpha suppression and connectivity modulations in left temporal and parietal cortices index partial awareness of words. *NeuroImage*. 2016. 133: 279–287.
- Maurer U., Brandeis D., McCandliss B.D.* Fast, visual specialization for reading in English revealed by the topography of the N170 ERP response. *Behav. Brain Func.* 2005: 1: 13. doi: 10.1186/1744-9081-1-13
- Maurer U., Blau V.C., Yoncheva Y.N., McCandliss B.D.* Development of visual expertise for reading: Rapid emergence of visual familiarity for an artificial script. *Developmental Neuropsychology*. 2010. 35 (4): 404–422.
- Mayall K., Humphreys G.W., Mechelli A., Olson A., Price C.J.* The effects of case mixing on word recognition: evidence from a PET study. *J Cogn Neurosci*. 2001. 13 (6): 844–853.
- McCandliss B.D., Cohen L., Dehaene S.* The visual word form area: expertise for reading in the fusiform gyrus. *Trends Cogn. Sci*. 2003. 7 (7): 293–299.
- McCrory E.J., Mechelli A., Frith U., Price C.J.* More than words: a common neural basis for reading and naming deficits in developmental dyslexia? *Brain*. 2005. 128 (Pt 2): 261–267.
- Monzalvo K., Fluss J., Billard C., Dehaene S., Dehaene-Lambertz G.* Cortical networks for vision and language in dyslexic and normal children of variable socio-economic status. *Neuroimage*. 2012. 61 (1): 258–274.
- Monzalvo K., Dehaene-Lambertz G.* How reading acquisition changes children's spoken language network. *Brain Lang*. 2013. 127 (3): 356–365.
- Olulade O.A., Flowers D.L., Napoliello E.M., Eden G.F.* Dyslexic children lack word selectivity gradients in occipito-temporal and inferior frontal cortex. *NeuroImage: Clinical*. 2015. 7: 742–754.
- Papanicolaou A.C., Kilintari M., Rezaie R., Narayana S., Babajani-Feremi A.* The Role of the Primary Sensory Cortices in Early Language Processing. *J. Cogn. Neurosci*. 2017. 29 (10): 1755–1765.
- Pascual-Leone A., Hamilton R.* The metamodal organization of the brain. *Prog. Brain Res*. 2001. 134: 427–445.
- Pattamadilok C., Chanoine V., Pallier C., Anton J.L., Nazarian B., Belin P., Ziegler J.C.* Automaticity of phonological and semantic processing during visual word recognition. *Neuroimage*. 2017. 149: 244–255.
- Paulesu E., Démonet J.F., Fazio F., McCrory E., Chanoine V., Brunswick N., Cappa S.F., Cossu G., Habib M., Frith C.D., Frith U.* Dyslexia: cultural diversity and biological unity. *Science*. 2001. 291 (5511): 2165–2167.
- Paulesu E., Danelli L., Berlinger M.* Reading the dyslexic brain: multiple dysfunctional routes revealed by a new meta-analysis of PET and fMRI activation studies. *Front. Hum. Neurosci*. 2014. 8: 830.
- Pavlova A.A., Butorina A.V., Nikolaeva A.Y., Prokofyev A.O., Ulanov M.A., Stroganova T.A.* Not all reading is alike: Task modulation of magnetic

- evoked response to visual word. *Psychology in Russia: State of the Art*. 2017. 10 (3): 190–205.
- Pegado F., Comerlato E., Ventura F., Jobert A., Nakamura K., Buiatti M., Ventura P., Dehaene-Lambertz G., Kolinsky R., Morais J., Brada L.W., Cohen L., Dehaene S.* Timing the impact of literacy on visual processing. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2014. 111: 5233–5242.
- Petersen S.E., Fox P.T., Posner M.I., Mintun M., Raichle M.E.* Positron emission tomographic studies of the cortical anatomy of single-word processing. *Nature*. 1988. 331 (6157): 585–589.
- Planton S., Jucla M., Roux F.-E., Démonet, J.-F.* The “handwriting brain”: a meta-analysis of neuroimaging studies of motor versus orthographic processes. *Cortex*. 2013. 49 (10): 2772–2787.
- Poeppl D., Emmorey K., Hickok G., Pykkänen L.* Towards a new neurobiology of language. *J Neurosci*. 2012. 32 (41): 14125–14131.
- Posner M.I., Petersen S.E.* The attention system of the human brain. *Annu. Rev. Neurosci.* 1990. 13: 25–42.
- Price C.J., Moore C.J., Humphreys G.W., Wise R.J.* Segregating Semantic from Phonological Processes during Reading. *J. Cogn. Neurosci.* 1997. 9 (6): 727–733.
- Price C.J., Devlin J.T.* The myth of the visual word form area. *NeuroImage*. 2003. 19: 473–481.
- Price C.J., Devlin J.T.* The interactive account of ventral occipitotemporal contributions to reading. *Trends Cogn. Sci.* 2011. 15: 246–253.
- Price C.J.* A review and synthesis of the first 20 years of PET and fMRI studies of heard speech, spoken language and reading. *NeuroImage*. 2012. 62: 816–847.
- Price A.R., Bonner M.F., Peelle J.E., Grossman M.* Converging evidence for the neuroanatomic basis of combinatorial semantics in the angular gyrus. *J. Neurosci.* 2015. 35: 3276–3284.
- Pugh K.R., Mencl W.E., Jenner A.R., Katz L., Frost S.J., Lee J.R., Shaywitz S.E., Shaywitz B.A.* Neurobiological studies of reading and reading disability. *J. Commun. Disord.* 2001. 34 (6): 479–492.
- Pulvermüller F.* How neurons make meaning: brain mechanisms for embodied and abstract-symbolic semantics. *Trends Cogn. Sci.* 2013. 17: 458–470.
- Purcell J.J., Jiang X., Eden G.F.* Shared orthographic neural representations for spelling and reading. *Neuroimage*. 2017. 147: 554–567.
- Qian Y., Bi H.Y.* The effect of magnocellular-based visual-motor intervention on Chinese children with developmental dyslexia. *Front. Psychol.* 2015. 6: 1529. doi: .10.3389/fpsyg.2015.01529
- Rapp B., Lipka K.* The literate brain: the relationship between spelling and reading. *J. Cogn. Neurosci.* 2011. 23: 1180–1197.
- Rapp B., Dufor O.* The neurotopography of written word production: an fMRI investigation of the distribution of sensitivity to length and frequency. *J. Cogn. Neurosci.* 2011. 23: 4067–4081.
- Rapp B., Purcell J.J., Hillis A.E., Capasso R., Miceli M.* Neural bases of orthographic long-term memory and working memory in dysgraphia. *Brain*. 2015. 139 (Pt 2): 588–604.
- Richardson F.M., Seghier M.L., Leff A.P., Thomas M.S., Price C.J.* Multiple routes from occipital to temporal cortices during reading. *J. Neurosci.* 2011. 31: 8239–8247.
- Richlan F., Kronbichler M., Wimmer H.* Structural abnormalities in the dyslexic brain: a meta-analysis of voxel-based morphometry studies. *Hum. Brain Mapp.* 2013. 34: 3055–3065.
- Roeltgen D., Heilman K.* Review of agraphia and a proposal for an anatomically based neuropsychological model of writing. *Appl. Psycholinguist.* 1985. 6: 205–229.
- Schnur T.T., Schwartz M.F., Kimberg D.Y., Hirshorn E., Coslett H.B., Thompson-Schill S.L.* Localizing interference during naming: convergent neuroimaging and neuropsychological evidence for the function of Broca’s area. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2009. 106 (1): 322–327.
- Schurz M., Wimmer H., Richlan F., Ludersdorfer P., Klackl J., Kronbichler M.* Resting-State and Task-Based Functional Brain Connectivity in Developmental Dyslexia. *Cereb. Cortex*. 2015. 25 (10): 3502–3514.
- Seghier M.L., Lee H.L., Schofield T., Ellis C.L., Price C.J.* Inter-subject variability in the use of two different neuronal networks for reading aloud familiar words. *Neuroimage*. 2008. 42 (3): 1226–1236.
- Serniclaes W., Collet G., Sprenger-Charolles L.* Review of neural rehabilitation programs for dyslexia: how can an allophonic system be changed into a phonemic one? *Front. Psychol.* 2015. 6: 190. doi: 10.3389/fpsyg.2015.00190
- Shtyrov Yu., MacGregor L.J.* Near-instant automatic access to visually presented words in the human neocortex: neuromagnetic evidence. *Sci. Rep.* 2016. 6: 26558. doi: 10.1038/srep26558
- Solomyak O., Marantz A.* Evidence for early morphological decomposition in visual word recognition. *J. Cogn. Neurosci.* 2010. 22 (9): 2042–2057.
- Song Y., Bu Y., Hu S., Luo Y., Liu J.* Short-term language experience shapes the plasticity of the visual word form area. *Brain Res.* 2010. 1316: 83–91.
- Song Y., Tian M., Liu J.* Top-down processing of symbolic meanings modulates the visual word form area. *J. Neurosci.* 2012. 32 (35): 12277–12283.

- Stein J. The magnocellular theory of developmental dyslexia. *Dyslexia*. 2001. 7 (1): 12–36.
- Stein J. Dyslexia: the Role of Vision and Visual Attention. *Curr. Dev. Disord. Rep.* 2014. 1 (4): 267–280.
- Stevens W.D., Kravitz D.J., Peng C.S., Tessler M.H., Martin A.M. Privileged Functional Connectivity between the Visual Word Form Area and the Language System. *J. Neurosci.* 2017. 37 (21): 5288–5297.
- Szwed M., Dehaene S., Klienschmidt A., Eger E., Valabregue R., Amadon A., Cohen L. Specialization for written words over object in the visual cortex. *NeuroImage*. 2011. 56: 330–344.
- Taylor J.S.H., Rastle K., Davis M.H. Can cognitive models explain brain activation during word and pseudoword reading? A meta-analysis of 36 neuroimaging studies. *Psychol. Bull.* 2013. 139: 766–791.
- Thiebaut de S.M., Cohen L., Amemiya E., Brada L.W., Dehaene S. Learning to read improves the structure of the arcuate fasciculus. *Cereb. Cortex*. 2012. 24 (4): 989–995.
- Tomasello R., Garagnani M., Wennekers T., Pulvermüller F. Brain connections of words, perceptions and actions: a neurobiological model of spatio-temporal semantic activation in the human cortex. *Neuropsychologia*. 2017. 98: 111–129.
- Turkeltaub P.E., Gareau L., Flowers L., Zeffiro T.A., Eden G.F. Development of neural mechanisms of reading. *Nature Neurosci.* 2003. 6 (7): 767–773.
- Twomey T., Kawabata D.K.J., Price C.J., Devlin J.T. Top-down modulation of ventral occipitotemporal responses during visual word recognition. *NeuroImage*. 2011. 55: 1242–1251.
- Van der Mark S., Klaver P., Bucher K., Maurer U., Schulz E., Brem S., Martin E., Brandeis D. The left occipitotemporal system in reading: disruption of focal fMRI connectivity to left inferior frontal and inferior parietal language areas in children with dyslexia. *Neuroimage*. 2011. 54: 2426–2436.
- Vidyasagar T.R. Attentional gating in primary visual cortex: a physiological basis for dyslexia. *Perception*. 2005. 34 (8): 903–911.
- Vidyasagar T.R., Pammer K. Dyslexia: a deficit in visuo-spatial attention, not in phonological processing. *Trends. Cogn. Sci.* 2010. 14 (2): 57–63.
- Vidyasagar T.R. Reading into neuronal oscillations in the visual system: implications for developmental dyslexia. *Front. Hum. Neurosci.* 2013. 7: 811.
- Vinckier F., Dehaene S., Jobert A., Dubus J. P., Sigman V., Cohen L. Hierarchical coding of letter strings in the ventral stream: dissecting the inner organization of the visual word form system. *Neuron*. 2007. 55: 143–156.
- Vogel A.C., Miezin F.M., Petersen S.E., Schlaggar B.L. The putative visual word form area is functionally connected to the dorsal attention network. *Cereb. Cortex*. 2012. 22 (3): 537–549.
- Vogel A.C., Petersen S.E., Schlaggar B.L. The VWFA: it's not just for words anymore. *Front. Hum. Neurosci.* 2014. 8: 88. doi: 10.3389/fnhum.2014.00088
- Wagner A.D., Koutstaal W., Maril A., Schacter D.L., Buckner R.L. Task-specific repetition priming in left inferior prefrontal cortex. *Cereb. Cortex*. 2000. 10 (12): 1176–1184.
- Wandell B.A. The neurobiological basis of seeing words. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 2011. 1224: 63–80.
- Wang X., Caramazza A., Peelen M.V., Han Z., Bi Y. Reading without speech sounds: VWFA and its connectivity in the congenitally deaf. *Cereb. Cortex*. 2015. 25 (9): 2416–2426.
- Wang F., Maurer U. Top-down modulation of early print-tuned neural activity in reading. *Neuropsychologia*. 2017. 102: 29–38.
- Warrington E.K., Shallice T. Word-form dyslexia. *Brain*. 1980. 103: 99–112.
- Wernicke C. Der aphasischer Symptomenkomplex: eine psychologische Studie auf anatomischer Basis. In *Wernicke's Works on Aphasia: A Sourcebook and Review*, transl. GH Eggert. 1874. 91–145.
- Xue G., Mei L., Chen C., Lu Z.L., Poldrack R.A., Dong Q. Facilitating memory for novel characters by reducing neural repetition suppression in the left fusiform cortex. *PLoS One*. 2010. 5 (10): e13204.
- Yeatman J.D., Rauschecker A.M., Wandell B.A. Anatomy of the visual word form area: adjacent cortical circuits and long-range white matter connections. *Brain Lang.* 2013. 125: 146–155.
- Yoncheva Y.N., Zevin J.D., Maurer U., McCandliss B.D. Auditory selective attention to speech modulates activity in the visual word form area. *Cereb. Cortex*. 2010. 20: 622–632.
- Yum Y.N., Law S.-P., Su I.-F., Lau K.-Y.D., Mo K.N. An ERP study of effects of regularity and consistency in delayed naming and lexicality judgment in a logographic writing system. *Front. Psychol., Lang. Sci.* 2014. 5. Art. 315. doi: 10.3389/fpsyg.2014.00315.
- Zhao J., Kipp K., Gaspar C., Maurer U., Weng X., Mecklinger A., Li S. Fine neural tuning for orthographic properties of words emerges early in children reading alphabetic script. *J. of Cogn. Neurosci.* 2014. 26 (11): 2431–2442.
- Ziegler J.C., Perry C., Zorzi M. Modelling reading development through phonological decoding and self-teaching: implications for dyslexia. *Philos. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.* 2014. 369 (1634): 20120397. doi: .10.1098/rstb.2012.0397.
- Zhou W., Xia Z., Bi Y., Shu H. Altered connectivity of the dorsal and ventral visual regions in dyslexic children: a resting-state fMRI study. *Front. Hum. Neurosci.* 2015. 9: 495. doi: 10.3389/fnhum.2015.00495.

NEURAL MECHANISMS OF READING**Zh. V. Garakh^{a,#}, A. B. Rebreikina^a, V. B. Strelets^a, A. V. Golikova^a, and Y. Zaytseva^{b,c}**^a *Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS, Moscow, Russia*^b *National Institute of Mental Health, Klecany, Czech Republic*^c *3rd Faculty of Medicine, Charles University in Prague, Prague, Czech Republic*[#] *e-mail: garakh@yandex.ru*

Based on the experimental studies using neuroimaging techniques, the review considers the role of individual brain structures involved in the reading process. Different views on the functional significance of the specialized areas and specifically the function of the left inferior occipital-temporal cortex or the visual word form area is described. The significance of the ventral and dorsal visual pathways in the perception of verbal information is demonstrated. Structural and functional brain alterations in dyslexia are summarized. Analysis of rapid changes in brain activity during reading as measured by the EEG evoked brain potentials is provided. The review outlines various approaches in studying of neurophysiological mechanisms of reading.

Keywords: visual word recognition, visual word form area, neuroimaging, EEG evoked related potentials