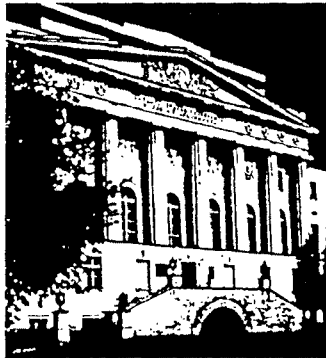


Серия
**КЛАССИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТСКИЙ УЧЕБНИК**

основана в 2002 году по инициативе ректора
МГУ им. М.В. Ломоносова
академика РАН В.А. Садовниченко
и посвящена

**250-летию
Московского университета**



КЛАССИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТСКИЙ УЧЕБНИК

Редакционный совет серии:

Председатель совета
ректор Московского университета
В.А. Садовничий

Члены совета:

Виханский О.С., Голиченков А.К., Гусев М.В.,
Добренков В.И., Донцов А.И., Засурский Я.Н.,
Зинченко Ю.П. (ответственный секретарь),
Камзолов А.И. (ответственный секретарь),
Карпов С.П., Касимов Н.С., Колесов В.П.,
Лободанов А.П., Лунин В.В., Лупанов О.Б.,
Мейер М.С., Миронов В.В. (заместитель председателя),
Михалев А.В., Моисеев Е.И., Пушаровский Д.Ю.,
Раевская О.В., Ремнева М.А., Розов Н.Х.,
Салецкий А.М. (заместитель председателя),
Сурин А.В., Тер-Минасова С.Г.,
Ткачук В.А., Третьяков Ю.Д., Трухин В.И.,
Трофимов В.Т. (заместитель председателя), Шоба С.А.



Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

Н. Н. Данилова

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

*Рекомендовано Советом по психологии УМО
по классическому университетскому образованию
в качестве учебника для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлению и специальностям психологии*



Издательство «Аспект Пресс»
Москва
2004

УДК 159.9
ББК 88.3
Д 18

*Печатается по решению Ученого совета
Московского университета*

Рецензенты:

доктор мед. наук, профессор *Э. А. Костандов*;
доктор психол. наук *Ю. А. Александров*

Данилова Н. Н.

Д 18 Психофизиология: Учебник для вузов / Н. Н. Данилова. — М.:
Аспект Пресс, 2004.— 368 с. — (серия «Классический универ-
ситетский учебник»).

ISBN 5—7567—0358—6.

В учебнике впервые в отечественной литературе психофизиология представлена как междисциплинарное направление исследований мозговых механизмов субъективных процессов и состояний (восприятия, внимания, памяти, эмоций, мышления, речи, сознания и др.). Макроуровень анализа физиологических механизмов психических явлений сочетается с их изучением на нейронном и молекулярном уровнях. Отражено современное состояние науки в области кодирования информации нервной системы, по проблеме асимметрии мозга, индивидуальных различий, механизмов научения, функциональных состояний, неинвазивных методов регистрации клеточной активности мозга человека (ПЭТ, магнитно-резонансная томография и др.), новые направления прикладной психофизиологии (педагогическая, социальная, экологическая).

Для студентов, аспирантов, преподавателей, научных работников психологических, педагогических, биологических, медицинских факультетов.

УДК 159.9
ББК 88.3

ISBN 5—7567—0358—6

© «Аспект Пресс» 2001, 2004.

Все учебники издательства «Аспект Пресс» на сайте
www.aspectpress.ru

Предисловие

Уважаемый читатель!

Вы открыли одну из замечательных книг, изданных в серии «Классический университетский учебник», посвященной 250-летию Московского университета. Серия включает свыше 150 учебников и учебных пособий, рекомендованных к изданию Учеными советами факультетов, редакционным советом серии и издаваемых к юбилею по решению Ученого совета МГУ.

Московский университет всегда славился своими профессорами и преподавателями, воспитавшими не одно поколение студентов, впоследствии внесших заметный вклад в развитие нашей страны, составивших гордость отечественной и мировой науки, культуры и образования.

Высокий уровень образования, которое дает Московский университет, в первую очередь обеспечивается высоким уровнем написанных выдающимися учеными и педагогами учебников и учебных пособий, в которых сочетаются как глубина, так и доступность излагаемого материала. В этих книгах аккумулируется бесценный опыт методики и методологии преподавания, который становится достоянием не только Московского университета, но и других университетов России и всего мира.

Издание серии «Классический университетский учебник» наглядно демонстрирует вклад, который вносит Московский университет в классическое университетское образование в нашей стране и, несомненно, служит его развитию.

Решение этой благородной задачи было бы невозможным без активной помощи со стороны издательств, принявших участие в издании книг серии «Классический университетский учебник». Мы расцениваем это как поддержку ими позиции, которую занимает Московский университет в вопросах науки и образования. Это служит также свидетельством того, что 250-летний юбилей Московского университета — выдающееся событие в жизни всей нашей страны, мирового образовательного сообщества.

*Ректор Московского университета
академик РАН, профессор*

В. Садовничий
В.А. Садовничий

ВВЕДЕНИЕ

Первая попытка выделить психофизиологию в самостоятельный раздел психологии связана с именем немецкого психолога В. Вундта, который ввел в психологию экспериментальный метод. В. Вундт выделил в психологии два направления исследований. Первое — физиологическая психология. Ее объектом являются простейшие психические процессы, а методом — психофизиологический эксперимент. Второе направление — «психология народов». Это область высших психических функций, изучаемых методом анализа культурно-исторических продуктов — языка, мифов, искусства, обычаев и др. Термин «физиологическая психология» получил широкое распространение на Западе. П. Милнер, один из ближайших сотрудников канадского психолога Д. Хебба, известный своими работами в области психофизиологии влечения, опубликовал учебник «Физиологическая психология» (1970). В нем он представил новые для того времени данные о принципах строения и функциональной организации мозга, о физиологических механизмах мотивации и эмоций, включая опыты по самораздражению мозга, результаты исследований памяти, двигательной и сенсорной систем. В 1973 г. учебник был переведен и издан на русском языке.

Получил известность и другой популярный учебник того времени — «Введение в физиологическую психологию» Ричарда Томпсона (1975), известного своими работами в области изучения как системных, так и нейронных механизмов памяти и обучения. Во введении к книге Р. Томпсон отмечал, что фундаментальные проблемы физиологической психологии — по существу те же проблемы, которые волнуют и психологов. Но акцент в физиологической психологии смещен на биологические системы и процессы, которые лежат в основе поведения и психических явлений. В его книге большое внимание уделено рассмотрению биологических основ различных видов поведения, роли генетических и средовых факторов, кратковременной и долговременной памяти, физиологии речи, языка.

В 70-е годы в США появился новый журнал «Психофизиология» — издание американского Общества психофизиологов, в котором публи-

куются работы, связанные одновременно с психологией и физиологией. С этого времени термин «психофизиология» вводится в употребление и создается практическая база для выделения психофизиологии в самостоятельную дисциплину.

Однако как новое направление психофизиология получила официальный статус лишь в мае 1982 г., когда в Монреале состоялся Первый Международный конгресс психофизиологов. На нем была создана Международная психофизиологическая ассоциация (International Organization of Psychophysiology — IOP) и положено начало международным конгрессам по психофизиологии. Международная психофизиологическая ассоциация представлена в Организации Объединенных Наций. Одна из задач ассоциации — развитие международного сотрудничества. На первом конгрессе был учрежден новый журнал — «Международный журнал психофизиологии» («International Journal of Psychophysiology»). Одним из трех главных редакторов журнала, представлявших страны Восточной Европы, стала Н.П. Бехтерева — известный нейрофизиолог из Санкт-Петербурга. Членом редколлегии является Е.Н. Соколов. В первом номере журнала, вышедшем в августе 1983 г., нашла отражение дискуссия о предмете психофизиологии, состоявшаяся на Первом Международном конгрессе психофизиологов.

При обсуждении вопроса о том, что считать предметом психофизиологии, были высказаны различные суждения, в том числе мнение о необходимости использовать в психофизиологическом исследовании на человеке только неинвазивные методы (не проникающие через поверхность кожи), которые предполагают лишь регистрацию электроэнцефалограммы (ЭЭГ), электрокардиограммы (ЭКГ), кожно-гальванического рефлекса (КГР) и др. Эта позиция не получила поддержки. Основная дискуссия развернулась по поводу мнения о том, считать ли предметом психофизиологии *изучение нейронных механизмов психических процессов и состояний* или же ограничить задачу психофизиолога исследованием *физиологических механизмов психических явлений на макроуровне* с помощью регистрации объективных показателей, например таких, как ЭЭГ, вызванные потенциалы, КГР и др.

Сторонниками первой точки зрения были Х. Дельгадо и Е.Н. Соколов. Их позиция основывалась на большом личном теоретическом и экспериментальном опыте изучения нейронной и суммарной электрической активности мозга у животных и человека. Х. Дельгадо широко известен как создатель уникального Центра нейробиологии (под Мадридом) по манипулированию поведением обезьян. Им разработаны методы телеметрической регистрации поведения и мозговой активности при электрической, химической, а позже и электромагнитной стимуляции мозга животных на расстоянии. Прием физиологических показателей и воздействие на мозг осуществлялись с помощью радиосигналов. Это позволило проводить опыты на животных в условиях свободного поведения в среде естественного обитания и сложившихся социальных взаимоотношений между особями стаи. Исследования Е.Н. Соколова связаны с изучением принципов кодирования информации в нейронных сетях. Им выявлено

принципиальное сходство процессов обработки информации на объектах различного филогенетического уровня (моллюск, лягушка, рыба, кролик, обезьяна, человек). Однако в ходе дискуссии большинство исследователей высказалось за изучение психических функций по суммарным показателям активности мозга. В итоге содержание предмета психофизиологии в качестве самостоятельного научного направления официально было зафиксировано как изучение физиологических механизмов психических процессов и состояний. Однако, развитие науки пошло не только по пути исследования макрореакций. Самое широкое распространение получили психофизиологические исследования с привлечением методов регистрации нейронной активности не только у животных, но и у человека. Это подтвердило пророческое видение перспектив развития психофизиологии Х. Дельгадо и Е.Н. Соколова.

Сегодня в сферу интересов психофизиологов входят такие проблемы, как нейронные механизмы ощущений, восприятия, памяти и обучения, мотивации и эмоций, мышления и речи, сознания, поведения и психической деятельности, а также межполушарные отношения, диагностика и механизмы функциональных состояний, психофизиология индивидуальных различий, принципы кодирования и обработки информации в нервной системе и др.

Предлагаемый вниманию читателей учебник отражает основное содержание курса «Психофизиология», который в течение многих лет читался мной на факультете психологии МГУ им. М.В. Ломоносова. Многие разделы книги представляют авторский взгляд на решение той или иной проблемы, особенно это касается вопросов, продолжающих оставаться предметом дискуссий.

На формирование моих научных взглядов сильное влияние оказали работы нескольких групп ученых. Прежде всего это идеи, развиваемые П.К. Анохиным, К.В. Судаковым, и их концепция функциональной системы; исследования П.В. Симонова и его сотрудников в области мотивации и эмоций; работы М.Н. Ливанова и его коллег, посвященные интегративным функциям ритмов электрической активности мозга; исследования школы Б.М. Теплова и В.Д. Небылицина об индивидуальных различиях и способностях, продолженные в работах Э.А. Голубевой и ее сотрудников; работы группы финских психофизиологов, возглавляемых Р. Наатаненом из Хельсинского университета, внесших существенный вклад в выяснение физиологических механизмов внимания и его связи с сознанием при помощи методов электро- и магнитоэнцефалографии. Это также работы ученика Г. Айзенка — Дж. Грея, возглавляющего отдел психологии в Институте психиатрии Лондонского университета с его оригинальной концепцией эмоций и тревожности, интегрирующей результаты исследований на животных и человеке. Не могу не упомянуть работы Я. Стреляу с группой коллег из Варшавского университета, предложивших регулятивную теорию темперамента и объединивших вокруг себя ученых разных стран, занимающихся проблемами дифференциальной психологии и психофизиологии. Сильное влияние на развитие моих собственных научных интересов оказали идеи Евгения Николаевича Со-

колова. Это нашло отражение и в рассмотрении ряда психофизиологических проблем, в частности с позиции его теории векторного кодирования информации.

Многие мои коллеги и друзья оказали существенную помощь при работе над этой книгой. Я весьма признательна за полезные советы и замечания Эре Александровне Голубевой (НИИ общей и педагогической психологии РАО), Татьяне Николаевне Греченко (Институт психологии РАН), Чингизу Абельфазовичу Измайлову (факультет психологии МГУ), Эдуарду Арутюновичу Костандову (Институт ВД и НФ РАН), Нине Александровне Тушмаловой (биологический факультет МГУ), а также Дмитрию Геннадьевичу Рождественскому за помощь в подготовке рисунков (ЦНИРРИ МЗ РФ).

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ВП	— вызванный потенциал	НЭА	— неэмоциональная активация
ВПСП	— возбуждающий постсинаптический потенциал	ОР	— ориентировочный рефлекс
ВТО	— вентрально-теgmentальная область	ПД	— потенциал действия
ДВД	— долговременная депрессия	ПН	— процессная негативность
ДВП	— долговременная потенциация	ПСС	— потенциал, связанный с событием
ДМО	— дополнительная моторная область	ПФК	— правая фронтальная кора
ДП	— долговременная память	ПЭТ	— позитронно-эмиссионная томография
КГР	— кожно-гальванический рефлекс	РГ	— ритмограмма
КП	— кратковременная память	РП	— рабочая память
ЛГ	— латеральный гипоталамус	РФ	— ретикулярная формация
ЛКТ	— латеральное коленчатое тело	СР	— сердечный ритм
ЛМКТ	— локальный мозговой кровоток	ТПСП	— тормозной постсинаптический потенциал
ЛФК	— левая фронтальная кора	УНО	— условное негативное отклонение
МАО	— моноаминоксидаза	УР	— условный рефлекс
ММШ	— метод многомерного шкалирования	ФС	— функциональное состояние
МРТ	— магнитно-резонансная томография	ЧСС	— частота сердечных сокращений
МСИ	— межстимульные интервалы	ХЯ	— хвостатое ядро
МЭГ	— магнитоэнцефалограмма	ЭА	— эмоциональная активация
НР	— негативность рассогласования	ЭМГ	— электромиограмма
НРм	— негативность рассогласования магнитная	ЭМП	— электромагнитное поле
		ЭЭГ	— электроэнцефалограмма

Часть I

ЗАДАЧИ И МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

Глава 1

ПРЕДМЕТ И ПРИНЦИПЫ ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ

В связи с успехами изучения активности отдельных нейронов мозга животных и в условиях клинического обследования у человека *психофизиология стала наукой не только о физиологических, но и о нейронных механизмах психических процессов, состояний и поведения*. Современная психофизиология включает исследование нейрона и нейронных сетей, что определяется тенденцией в науке к интеграции различных дисциплин, изучающих работу мозга (нейрофизиологии, нейрохимии, молекулярной биологии, психофизиологии, нейропсихологии и др.), в единую нейронауку (*neuroscience*).

Становление психофизиологии как одной из ветвей нейронауки связано с успехами, достигнутыми в области изучения нейронной активности. В 20-х годах в Англии (Кембридж) сложилась сильная школа электрофизиологов во главе с А. Эдрианом. Она внесла большой вклад в изучение электрической активности нейронов и в общую теорию ЭЭГ. Значительное влияние на развитие психофизиологии оказала теория нервных сетей, сформулированная У. Мак Каллахом и У. Питсом. Ее экспериментальное обоснование было представлено в их публикации совместно с Дж. Летвиным, Х. Матураной под названием «Что говорит глаз мозгу лягушки» (1959). Исследователями впервые был описан особый тип нейронов сетчатки, избирательно реагирующих на некоторые физические свойства зрительных стимулов. Для обозначения этих нейронов они ввели новый термин — *детектор*. В сетчатке лягушки они открыли несколько групп *нейронов-детекторов*: движущего угла,

контраста, границы и др. Успех этой группы исследователей в значительной мере был обусловлен введением ими новой методики для изучения свойств нейронов. Вместо стандартных точечных раздражителей (пятен света) или включения и выключения диффузного освещения они применили стимулы, встречающиеся в естественной среде обитания лягушки: светлые или темные фигуры разной формы и размера (движущиеся линии, полосы, углы). Кроме того, при регистрации электрической активности отдельных нейронов исследователи отказались от стандартной формы эксперимента с наркозом и обездвиживанием животного.

На развитие детекторной теории сильное влияние оказали работы Д. Хьюбела и Т. Визеля, которые в 60-х годах сформулировали *модульный принцип организации* нейронов коры больших полушарий, показав существование «колонок» — объединения нейронов в группы со сходными функциональными свойствами (Хьюбел Д., 1990).

Открытие нейронов с детекторными свойствами, избирательно реагирующих на определенные физические параметры стимулов, имело принципиальное значение для развития психофизиологии. Это стимулировало изучение функциональных характеристик нейронов и их роли в реализации различных этапов поведенческого акта. Были открыты многие новые классы нейронов, специфически связанных с различными психическими процессами. Среди них — особый тип сенсорных нейронов — *гностические единицы*, кодирующие целостные образы. Концепция гностических единиц принадлежит Ю. Конорскому, который предположил, что узнавание знакомого лица с первого взгляда, знакомого предмета, знакомого голоса по первому произнесенному слову, знакомого запаха, характерного жеста и т.п. соответствует возбуждение не клеточного ансамбля, а единичных нейронов, отвечающих отдельным восприятиям. Прямое изучение нейронной активности коры высших животных подтвердило его концепцию гностических нейронов. В нижневисочной коре обезьяны найдены нейроны, избирательно отвечающие на появление лица конкретного человека, обезьяны, на мимику, выражающую определенную эмоцию, на положения руки (жесты), а также на различные неодушевленные предметы.

Описан особый класс нейронов, получивший название *нейронов цели*. Эти нейроны избирательно реагируют на появление целевого объекта: на вид или запах пищи. Нейроны цели найдены в гипоталамусе, височной коре, хвостатом ядре обезьяны. А.С. Батуев обнаружил у обезьяны нейроны цели в теменной и лобной коре. Их реактивность зависела от мотивационного возбуждения животного (голода). Только у голодной обезьяны нейроны цели реагируют на вид пищи, с насыщением животного их реакция исчезает.

Нейроны целевых движений у кролика были описаны В.Б. Швырковым. Их активация предшествует акту хватания пищи либо нажиму на педаль, за которым следует подача кормушки с пищей. Активация этих нейронов наблюдается при любых вариантах приближения к цели (справа, слева) и при любом способе нажатия на педаль (одной или двумя лапами) и всегда прекращается при достижении результата. Нейроны целевых движений зарегистрированы в моторной, сенсомоторной, зрительной коре, гиппокампе кролика. Они не активируются перед движениями, которые не направлены на достижение цели, например перед пережевыванием пищи.

У обезьян в лобной и теменной коре А.С. Батуевым обнаружены *нейроны моторных программ*. Активация отдельных групп этих нейронов предшествует выполнению различных фрагментов сложного инструментального двигательного рефлекса, обеспечивающего получение пищевого подкрепления. Изучена функция многих *командных нейронов*, запускающих определенные двигательные акты.

Нейроны, которые реагируют на тоническое мотивационное возбуждение, были исследованы К.В. Судаковым и получили название *нейронов «ожидания»*. При пищевом возбуждении, возникающем естественным путем или в результате электрического раздражения «центра голода», расположенного в латеральном гипоталамусе, эти нейроны разряжаются пачками спайков. С удовлетворением пищевой потребности пачечный тип активности заменяется одиночными спайками.

Нейроны новизны, активирующиеся при действии новых стимулов и снижающие свою активность по мере привыкания к ним, обнаружены в гиппокампе, неспецифическом таламусе, ретикулярной формации среднего мозга и других структурах. В гиппокампе найдены также *нейроны тождества*, опознающие знакомые (многократно повторяющиеся) стимулы. В.Б. Швырковым выделена группа *нейронов поискового поведения*, которые становятся активными только во время ориентировочно-исследовательского поведения кролика.

Особую группу составляют *нейроны среды*, избирательно возбуждающиеся при нахождении животного в определенной части клетки. Нейроны среды найдены Ю.И. Александровым в моторной, соматосенсорной и зрительной коре у кролика. Нейроны среды в коре сходны с *нейронами места*, найденными О'Кифом в гиппокампе кролика. Нейроны места также активируются лишь при определенном расположении животного в экспериментальном пространстве.

Выделенные группы нейронов заложили основу функциональной классификации нейронов и позволили приблизиться к пониманию нейронных механизмов поведения.

Изучение нейронных механизмов психических процессов и состояний существенно ограничено возможностью проводить подобные эксперименты лишь на животных. Исключения составляют те исследования, которые выполнены на базе нейрохирургических клиник, когда регистрация нейронной активности мозга человека продиктована диагностическими задачами в лечебных целях. Поэтому всегда возникает вопрос о правомерности использования результатов, полученных в опытах на животных, для объяснения мозговых механизмов психических функций человека. Вместе с тем знания, которыми сегодня располагают исследователи, о принципах кодирования информации в нервной системе свидетельствуют о существовании некоторых универсальных механизмов клеточного функционирования, общих для всех живых организмов. Так, свойство приобретенной памяти на нейронном уровне опосредовано функциями вторичных посредников, фосфорилированием-дефосфорилированием рецептивных белков, экспрессией генов. Это вселяет определенную уверенность в то, что закономерности, изученные на простых объектах, могут быть распространены и на более сложные системы.

К тому же, все более многочисленными становятся доказательства того, что формы взаимодействия организма со средой, эволюционно возникшие более поздно, не отменяют предыдущие. Они сохраняются и сосуществуют вместе, наслаиваясь друг на друга. Примером может служить взаимодействие в передаче информации двух классов информационных молекул: медиаторов и пептидов. Медиаторы, появившиеся в эволюции много позже пептидов, передают информацию на близкое расстояние и по анатомическому адресу: по цепочке от нейрона к нейрону. Пептид действует на большие расстояния и по химическому адресу. Установлена важная роль пептидов в запуске различных типов поведения не только у простейших, например поведения кладки яиц у морского моллюска аплизии, но и пищевого поведения у кролика. Кроме того, пептиды образуют биохимическую основу эмоций страха, тревоги у человека. Обе системы передачи информации: эволюционно более поздняя — синаптическая и более древняя — парасинаптическая, или пептидергическая, — сосуществуют и у высших животных, тесно взаимодействуя друг с другом. Таким образом, эволюция, создавая новые и более совершенные формы адаптации организма к среде, сохраняет незывлемым принцип биохимической универсальности всех живых организмов. Он проявляется в принципиально сходных системах функционирования, общих для всех клеток. Это подчеркивает важность проведения нейронных исследований на животных для проникновения в мозговые механизмы психических явлений.

Е.Н. Соколов, решая проблему переноса результатов исследований, выполненных на животных, на человека, формулирует *принцип психофизиологического исследования*, который звучит так: *человек — нейрон — модель*. Это означает, что психофизиологическое исследование начинается с изучения поведенческих (психофизических) реакций человека. Затем оно переходит к изучению механизмов поведения с помощью микроэлектродной регистрации нейронной активности в опытах на животных, а у человека — с использованием ЭЭГ и вызванных потенциалов. Интеграция данных психофизического и психофизиологического исследований осуществляется построением модели из нейроподобных элементов. При этом вся модель как целое должна воспроизводить исследуемую функцию на уровне макрореакций, а отдельные нейроподобные элементы должны обладать характеристиками реальных нейронов, участвующих в выполнении изучаемой функции. Модель выступает в качестве рабочей гипотезы. Выводы, которые вытекают из модели, проверяются в новых исследованиях на психофизическом и психофизиологическом уровнях. При условии, что результаты опытов не совпадают с моделью, она изменяется. Таким образом, в модели накапливается все более полная информация об объекте исследования.

Широкую перспективу для изучения мозговых механизмов психических процессов открывают новые современные методы неинвазивного изучения мозга человека. Это прежде всего магнитоэнцефалография, дополняющая возможности регистрации ЭЭГ, а также различные методы томографии. Среди них следует выделить позитронно-эмиссионную томографию (ПЭТ) и магнитно-резонансную томографию (МРТ). Чрезвычайно эффективным является метод измерения локального мозгового кровотока. К новым методам относится и тепловидение мозга.

Глава 2

МЕТОДЫ В ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

С момента появления психофизиологических исследований при их проведении наиболее широко применялись и продолжают использоваться вегетативные реакции: изменения проводимости кожи, сосудистые реакции, частота сердечных сокращений, артериальное давление и др. Однако регистрация вегетативных реакций не относится к прямым методам измерения информационных процессов мозга. Скорее всего они представляют некоторую

суммарную и неспецифическую характеристику информационных процессов. Кроме того, одна и та же вегетативная реакция (например, кожно-гальванический рефлекс — КГР) может быть связана с информационными процессами самого различного содержания. Появление КГР можно наблюдать как при усилении внимания, так и при оборонительной реакции. Однако по некоторым вегетативным реакциям можно дифференцировать различные рефлексy. Так, Ф. Грэм и Р. Клифтон (Graham F., Clifton R., 1966) предложили использовать фазическую реакцию снижения ЧСС в качестве признака, отличающего ориентировочный рефлекс от оборонительного; в последнем случае ЧСС меняется в противоположном направлении, т.е. увеличивается. Ранее Е.Н. Соколов (1958) предложил различать эти рефлексy по сосудистым реакциям головы и руки. Ориентировочный рефлекс сочетается с расширением сосудов головы, тогда как оборонительный — с сужением. При этом в обоих случаях сосуды руки реагируют сужением.

Существует несколько причин, по которым вегетативные реакции могут быть использованы только в качестве непрямого метода изучения информационных процессов:

- они слишком медленны и протекают с задержкой;
- слишком тесно связаны с изменением функционального состояния и эмоциями;
- они неспецифичны в отношении стимулов и задач.

Однако это не означает, что вегетативные показатели не обладают высокой чувствительностью. Так, во время дихотического прослушивания значимые стимулы (произнесение имени испытуемого), хотя и подаются через игнорируемый слуховой канал, т.е. не контролируемый произвольным вниманием, часто вызывают КГР.

Некоторое преимущество перед вегетативными реакциями имеет регистрация электрической активности мышц — электромиограмма (ЭМГ), которую отличает высокая подвижность. Кроме того, по некоторым специфическим паттернам ЭМГ, зарегистрированным от мышц лица, с высокой степенью точности можно идентифицировать различные эмоциональные состояния. Регистрация движений глаз (окулограмма) находит применение в эргономике. В целях безопасности этот показатель используется для контроля за состоянием водителей, долго находящихся за рулем автомашины или локомотива.

2.1. ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАФИЯ

В традиционной психофизиологии широко используется также метод регистрации электрической активности мозга — электроэнце-

фалограмма (ЭЭГ). Спонтанная электрическая активность мозга характеризуется специфическими ритмами определенной частоты и амплитуды и одновременно может быть записана от многих участков черепа. Это позволяет изучать пространственные специфические паттерны ЭЭГ и их корреляцию с высшими психическими функциями.

ЭЭГ отражает колебания во времени разности потенциалов между двумя электродами. Для расположения электродов используют международную схему «10–20» (Jasper H., 1958). Отведения маркируют буквой, указывающей на область мозга, от которой оно производится, — F, O, T, P, C (рис. 1). Выделяют следующие ритмы мозга. *Альфа-ритм* с частотой 8–13 Гц и амплитудой 5–100 мкВ регистрируется преимущественно в затылочной и теменной областях. *Бета-ритм* имеет частоту 18–30 Гц и амплитуду колебаний около 2–20 мкВ. Его локализация — в прецентральной и фронтальной коре. *Гамма-колебания* охватывают частоты от 30 до 120–170 Гц, а по данным некоторых авторов — до 500 Гц при их амплитуде около 2 мкВ. Их можно наблюдать в прецентральной, фронтальной, височной, теменной и специфических зонах коры. *Дельта-волны* возникают в диапазоне 0,5–4,0 Гц (20–200 мкВ), зона их появления варьирует. *Тета-волны* имеют частоту 4–7 Гц (5–100 мкВ) и чаще наблюдаются во фронтальных зонах. В височной области можно видеть *каппа-колебания* на частоте 8–12 Гц (5–40 мкВ). Фокус *лямбда-колебаний* (12–14 Гц, 20–50 мкВ) приходится на вертекс. *Сонные веретена* имеют частоту 12–14 Гц и широкую зону распространения. Выделяют эквиваленты альфа-ритма, которые имеют ту же частоту колебаний, что и альфа-ритм, но другую локализацию, и чувствительны к другим видам модальности. В области роландовой борозды регистрируется *мю-ритм* (роландический, или аркообразный), отвечающий блокадой на проприоцептивные раздражения. В височной коре находят *тау-ритм*, который подавляется звуковыми стимулами. С развитием компьютерной техники широкое распространение получили методы спектрального и корреляционного анализа ЭЭГ (Русинов В.С. и др., 1987; Дженкинс Г., Ваггс Д., 1971, 1972; Данилова Н.Н., 1992).

Рисунок ЭЭГ меняется с переходом ко сну и с изменениями функционального состояния в бодрствовании, во время эпилептического припадка. ЭЭГ удобно использовать для выявления случаев с потерей сознания.

2.2. ВЫЗВАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ И ПОТЕНЦИАЛЫ, СВЯЗАННЫЕ С СОБЫТИЯМИ

Сенсорные стимулы вызывают изменения в суммарной электрической активности мозга, которые выглядят как последовательность

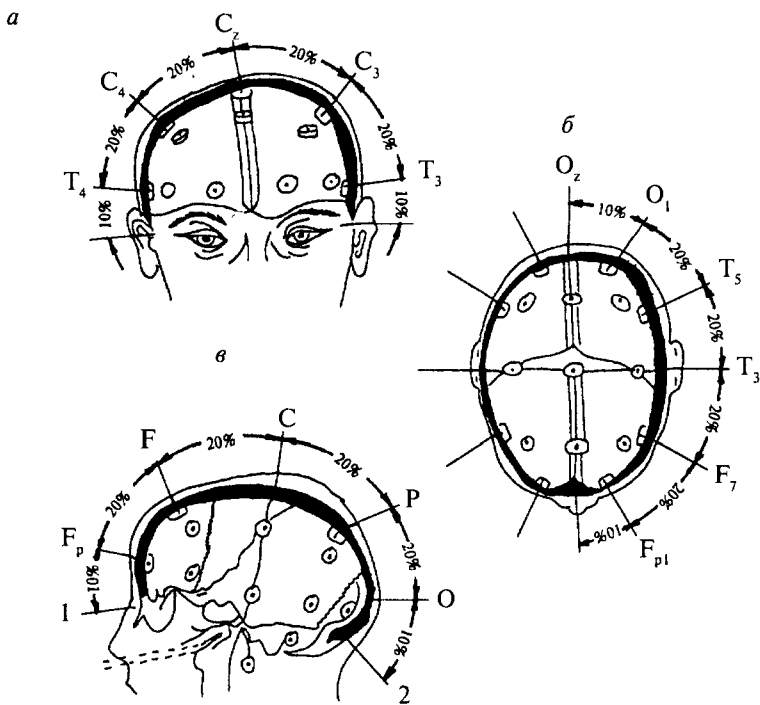


Рис. 1. Схема стандартного расположения электродов на голове человека в соответствии с международной системой отведения ЭЭГ «10-20» (по Н. Jasper, 1958).

а — вид спереди, б — вид сверху, в — вид сбоку.

из нескольких позитивных и негативных волн, которая длится в течение 0,5-1 с после стимула. Этот ответ получил название *вызванного потенциала* (evoked potential). Его нелегко выделить из фоновой ЭЭГ. В 1951 г. Дж. Даусон (G. Dawson) разработал технику когерентного накопления или усреднения ответов. Использовалась процедура синхронизации ЭЭГ относительно момента предъявления стимула, который поэтому многократно повторялся. Сначала использовалась суперпозиция — наложение нескольких реакций (участков ЭЭГ, следующих за стимулом). Обычно это выполнялось на фотопленке, что позволяло выявить наиболее устойчивые части реакции на стимул. Затем процедура суперпозиции была заменена на суммирование участков ЭЭГ и получение *усредненного вызванного потенциала* (average evoked potential) (Шагас Ч., 1975; Рутман Э.М., 1975).

Эффективность этой процедуры была наглядно продемонстрирована при выявлении звуковых стволовых вызванных потенциа-

лов (ВП). Из-за их очень малой амплитуды требуется просуммировать и усреднить несколько тысяч единичных ответов. На рис. 2 представлены основные группы компонентов звукового усредненного ВП. По латентному периоду компоненты делятся на три группы: потенциалы ствола мозга (с латенцией до 10–12 мс), среднелатентные (до 50 мс) и длиннелатентные (более 100 мс) потенциалы. Звуковые стволые потенциалы состоят из 7 отклонений. Волна I зависит от реакции волокон слухового нерва улитки. Волна II с латенцией 3,8 мс возникает в том случае, если импульсы слухового нерва достигают ствола мозга. Волна III отражает реакцию верхней оливы на уровне моста. Волна IV с латенцией около 4,5 мс связана с активностью латеральных лемнисков. Волна V имеет латенцию около 5,2 мс и отражает активность нижнего двухолмия. Фазы VI–VII — распространение сигналов по таламо-кортикальной радиации, они совпадают с медленной негативностью, предшествующей корковому ответу. Ранние компоненты нечувствительны к сну, наркозу. Они вызываются звуковыми тонами частотой 2000–4000 Гц. Звуки на частоте ниже 2000 Гц вызывают только волну V.

Стволые потенциалы — высокочувствительный инструмент для тестирования слуховой функции. Они позволяют определить сохранность слухового анализатора на периферическом и стволном уровнях. Особенно это важно при обследовании слуха у детей, в том числе у новорожденных, когда словесные реакции не могут быть использованы. Значение этого теста возрастает в связи с тем фактом, что даже незначительная потеря слуха в раннем детстве может привести к существенной задержке развития речи. Стволые звуковые потенциалы применяют также в клинике для выявления опухолей, определения коматозного состояния, обследования пациентов с демиелинизацией волокон. Если стволые потенциалы полностью отсутствуют, можно говорить о смерти мозга.

Среднелатентные и длиннелатентные компоненты отражают функционирование кортикального уровня слухового анализатора. Среднелатентные компоненты (H_0 , P_0 , H_a , P_a , H_6) регистрируются от первичной слуховой коры, имеют малую амплитуду, более лабильны, чем стволые потенциалы, чувствительны к сну, наркозу. Максимальная их амплитуда вызывается звуковыми тонами речевого диапазона. Длиннелатентные ответы включают компонент H_1 с латенцией пика в 100 мс. Потенциал характеризуется полимодальностью и чувствительностью к активации. Кроме того, на него может накладываться другой потенциал — негативность рассогласования (НР), которую связывают с процессами предвнимания (см. главу «Внимание»). Компонент P_2 имеет специфические и неспецифические составляющие. Волна H_2 также включает несколько компонентов.

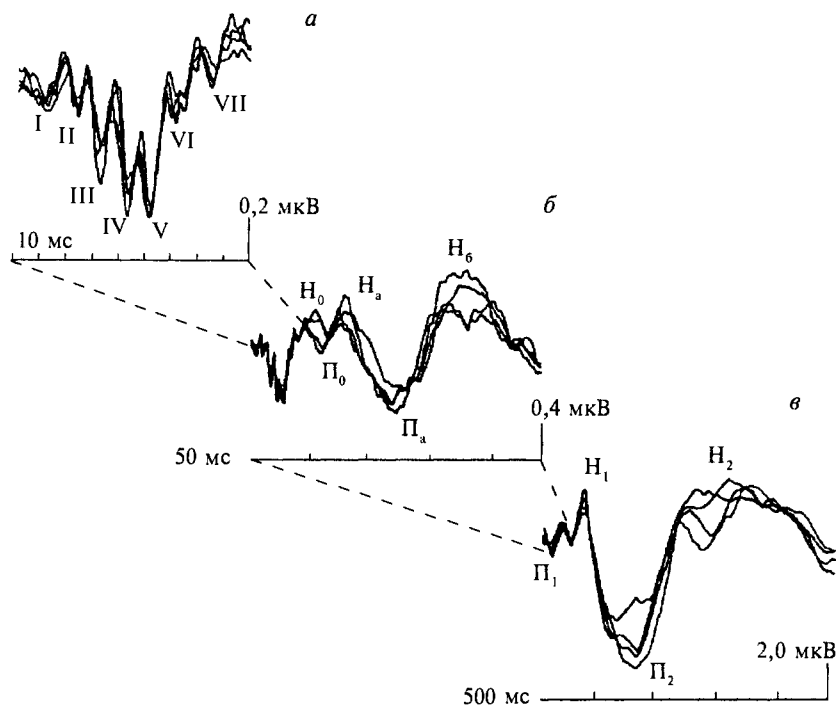


Рис. 2. Основные компоненты звукового ВП, зарегистрированного между вертексом и правым сосцевидным отростком в ответ на щелчок (60 дБ над уровнем порога), предъявляемый на правое ухо с частотой 1 Гц.

a — стволовые, *б* — среднелатентные, *в* — длиннелатентные компоненты; Н — негативные, П — позитивные компоненты. Для трех групп компонентов временные шкалы и калибровка различны. Начало временных шкал соответствует моменту подачи стимула. Каждая кривая получена в результате усреднения 1024 индивидуальных ответов (по R. Näätänen, 1992).

Позже техника усреднения ВП была применена для выявления потенциалов, связанных с движением. Участки ЭЭГ усреднялись относительно не стимула, а начала движения. Это дало возможность исследовать *моторные потенциалы* и *потенциалы готовности*, предшествующие движению. Для обозначения всех групп потенциалов был введен общий для них термин — «потенциалы, связанные с событиями» (ПСС), объединяющий ВП, моторный потенциал и др.

На основе многоканальной регистрации ЭЭГ был разработан метод *картирования биотоков мозга* (brain mapping). Картирование дает представление о пространственном распределении по коре

любого выбранного показателя электрической активности мозга. Это может быть ВП, один из его компонентов или альфа-ритм (или другие частотные полосы спектра ЭЭГ). Значения мощности выбранного показателя подразделяются на уровни. В одном варианте каждому уровню приписывается свой цвет и изменение локуса активности выглядит как перемещение определенного цвета по карте. В другом варианте значения показателя, принадлежащие одному уровню, соединяются изолиниями, как на топографических картах, на которых можно видеть возвышенности и впадины. Рассматриваются карты, полученные в разное время и в разных условиях. Этот метод позволяет выявить фокусы активности мозга. Используется процедура вычитания одной карты потенциалов из другой, что позволяет связать паттерн ЭЭГ-активности с той или другой когнитивной операцией. На рис. 3 приведен пример картирования мозговой активности по основным ритмам ЭЭГ для двух состояний взрослого испытуемого (открытые и закрытые глаза). Измерялась мощность распределения для каждого ритма (дельта, тета, альфа, бета-1, бета-2) в процентах. Показаны карты максимального различия и сходства для сравниваемых двух состояний. Открытые глаза, создающие условия для перцептивной активности, вызывают усиление бета-2 с фокусом в теменно-затылочной области правого полушария, отвечающего за конкретно-образное мышление и сенсорно-пространственные преобразования. Второй фокус активности бета-2 локализован в левой фронтальной коре, функции которой связаны с управлением выполняемой деятельности и рабочей памятью. Одновременно открытые глаза усиливают мощность бета-1 в теменно-центральных отведениях обоих полушарий.

Чтобы сжать информацию, содержащуюся в карте с изолиниями, делают следующий шаг: рассчитывают некоторый источник тока — *диполь*, эквивалентный реальному источнику тока в мозге. Определяют его локализацию, ориентацию, длину. Таким диполем обычно можно объяснить до 80–90% потенциалов, зарегистрированных от поверхности черепа. Процедура определения диполя включает построение новой карты распределения потенциалов, исходя из характеристик первично рассчитанного диполя. Затем рассчитанную карту сравнивают с исходной картой потенциалов. При их различии включают процедуру итерации, которая вносит коррективы в локализацию и характеристики рассчитанного диполя. В результате расчетная карта потенциалов максимально приближается к исходной. При расчете диполя учитывают различия распространения тока в объемном проводнике для разных типов ткани, находящейся под электродом (кожа, кости черепа, мозговые оболочки, структуры мозга).

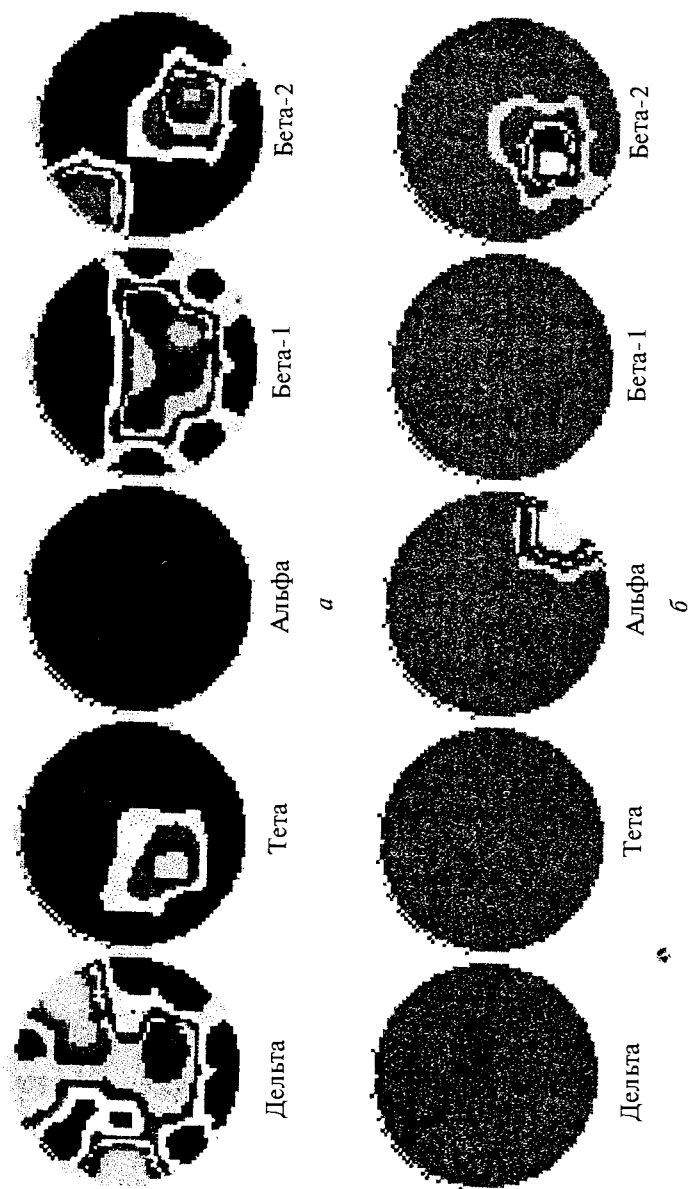


Рис. 3. Распределение локусов активации мозга в спокойном состоянии субъекта при открытых и закрытых глазах, выявляемое методом картирования по основным ритмам ЭЭГ для 16-канальной регистрации.
a — максимальное различие, *б* — максимальное сходство карт биоэков мозга для закрытых и открытых глаз. Оба состояния не отличаются по альфа-ритму в затылочно-височной области правого полушария и по бета-2-ритму в теменно-затылочной области левого полушария. Различия и сходства получены для уровня вероятности 95–100% на программе BRAINSYS.

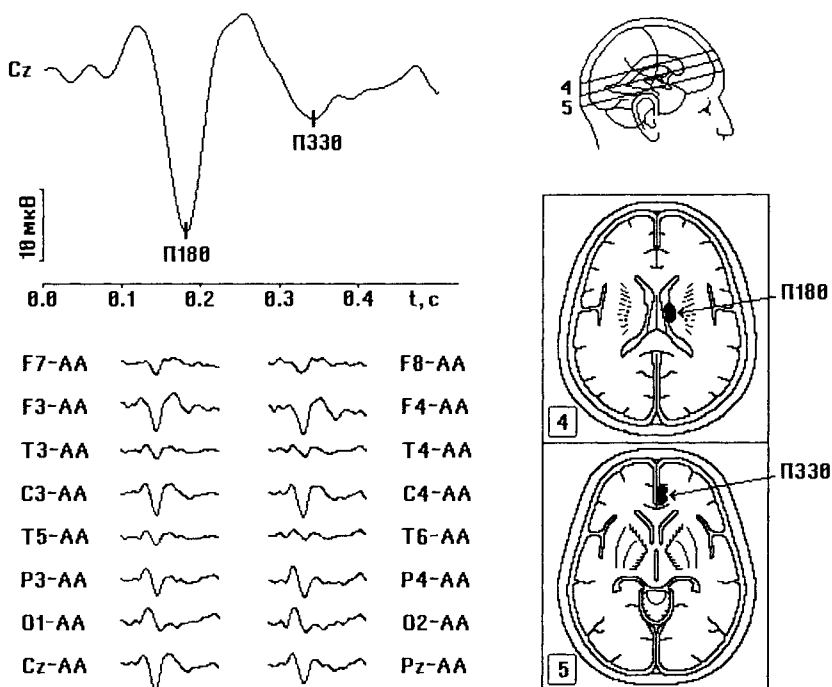


Рис. 4. Локализация дипольных источников для компонентов вызванных потенциалов П180 (в области таламуса) и П330 (в области поясной извилины) на предъявление схематического изображения лица с отрицательной эмоцией. Данные по локализации компонентов ВП и их совмещение с томографическими срезами мозга получены на программе BrainLoc.

На рис. 4 представлены результаты расчетов дипольных источников для двух компонентов ВП. Наложение данных об источниках ЭЭГ-активности на структурные томограммы мозга конкретного человека, полученные методом структурной магнитно-резонансной томографии, дает наглядное представление о распределении локусов активации по структурам мозга. Соединение двух методов: структурной магнитно-резонансной томографии и дипольной трехмерной локализации источников электрической активности мозга — позволяет получать результаты, близкие тем, которые обычно выявляются только методами функциональной томографии (см. раздел «Томографические методы исследования мозга»).

2.3. МАГНИТОЭНЦЕФАЛОГРАФИЯ

Значительные успехи в локализации источников активности мозга, достигнутые в последнее десятилетие, связаны с развитием магнитоэнцефалографии (Холодов Ю.А. и др., 1987; Näätänen R., 1992). Первые электромагнитные поля (ЭМП) нервной системы были зарегистрированы у лягушки. Они были записаны с расстояния 12 мм при возбуждении седалищного нерва. Биологические поля мозга и различных органов очень малы. Магнитное поле человеческого сердца составляет около 1 миллионной доли земного магнитного поля, а человеческого тела — в 100 раз слабее. Магнитное поле сердца человека впервые было записано в 1963 г. Первые же измерения ЭМП мозга человека были сделаны Д. Коеном (Koen D.) из Массачусетского технологического института в 1968 г. Магнитным методом он зарегистрировал спонтанный альфа-ритм у здоровых испытуемых и изменение активности мозга у эпилептиков. Первые вызванные потенциалы с помощью магнитометров были получены несколько лет спустя.

Сначала для регистрации ЭМП были использованы индукционные катушки с большим количеством витков. С увеличением их числа чувствительность системы возрастает. Число витков в первых таких катушках достигало миллиона. Однако чувствительность их оставалась невысокой и они не регистрировали постоянное ЭМП.

Создание новых магнитометров связано с открытием Б. Джозефсона, за которое он получил Нобелевскую премию. Работая в области криогенной технологии со сверхпроводящими материалами, он обнаружил, что между двумя сверхпроводниками, разделенными диэлектриком, возникает ток, если они находятся вблизи ЭМП. Эта система реагировала на переменные и постоянные ЭМП. На основе открытия Б. Джозефсона были созданы СКВИДы — *сверхпроводниковые квантомеханические интерференционные датчики*. Магнитометры, работающие на базе СКВИДа, очень дороги, их необходимо регулярно заполнять жидким гелием в качестве диэлектрика. Дальнейшее совершенствование магнитометров связано с разработкой квантовых *магнитометров с оптической накачкой (МОН)*. Созданы МОНы, в которых вместо жидкого гелия используются пары щелочного металла цезия. Это более дешевые системы, не требующие криогенной техники. В них световой сигнал поступает по световодам от общего источника и достигает фотодетекторов. Колебания ЭМП мозга человека модулируют сигнал на фотодетекторах. По его колебаниям судят об электромагнитных волнах мозга. Каждый магнитометр имеет множество датчиков, что позволяет получать пространственную картину распределения ЭМП. Современ-

ные магнитометры (СКВИДы и др.) обладают высокой временной и пространственной разрешающей способностью (до 1 мм и 1 мс).

Магнитоэнцефалограмма (МЭГ) по сравнению с ЭЭГ обладает рядом преимуществ. Прежде всего это связано с бесконтактным методом регистрации. МЭГ не испытывает также искажений от кожи, подкожной жировой клетчатки, костей черепа, твердой мозговой оболочки, крови и др., так как магнитная проницаемость для воздуха и для тканей примерно одинакова. В МЭГ отражаются только источники активности, которые расположены тангенциально (параллельно черепу), так как МЭГ не реагирует на радиально ориентированные источники, т.е. расположенные перпендикулярно поверхности. Благодаря этим свойствам МЭГ позволяет определять локализацию только корковых диполей, тогда как в ЭЭГ суммируются сигналы от всех источников независимо от их ориентации, что затрудняет их разделение. МЭГ не требует индифферентного электрода и снимает проблему выбора места для реально неактивного отведения. Для МЭГ, так же как и для ЭЭГ, существует проблема увеличения соотношения «сигнал-шум», поэтому усреднение ответов также необходимо. Из-за различной чувствительности ЭЭГ и МЭГ к источникам активности особенно полезно комбинированное их использование.

2.4. ИЗМЕРЕНИЕ ЛОКАЛЬНОГО МОЗГОВОГО КРОВОТОКА

Мозговая ткань не имеет собственных энергетических ресурсов и зависит от непосредственного притока кислорода и глюкозы, поставляемых через кровь. Поэтому увеличение локального кровотока может быть использовано в качестве косвенного признака локальной мозговой активации. Метод разработан в 50-х и начале 60-х годов. Он основан на измерении скорости вымывания из ткани мозга изотопов ксенона или криптона (изотопный клиренс) или же атомов водорода (водородный клиренс). Скорость вымывания радиоактивной метки прямо связана с интенсивностью кровотока. Чем интенсивнее кровоток в данном участке мозга, тем быстрее в нем будет накапливаться содержание радиоактивной метки и быстрее происходить ее вымывание. Увеличение кровотока коррелирует с ростом уровня метаболической активности мозга. Регистрация метки производится с помощью многоканальной гамма-камеры. Используют шлем со специальными сцинтилляционными датчиками (до 254 штук). Применяют два метода введения изотопов. При инвазивном методе изотоп вводят в кровяное русло через сонную артерию. Регистрацию начинают через 10 с после инъекции и продолжают в течение 40–50 с. Недостаток этого метода состоит в том, что можно исследовать только одно полушарие, которое связано с той сонной артерией, в которую сделана

инъекция. Кроме того, не все области коры снабжаются кровью через сонные артерии.

Более широкое распространение получил неинвазивный способ измерения локального кровотока, когда изотоп вводят через дыхательные пути. Человек в течение 1 мин вдыхает очень малое количество инертного газа ксенона-133, а затем дышит нормальным воздухом. Через дыхательную систему изотоп попадает в кровяное русло и достигает мозга. Метка уходит из мозговой ткани через венозную кровь, возвращается к легким и выдыхается. Скорость вымывания изотопа в различных точках поверхности полушарий преобразуется в значения локального кровотока и представляется в виде карты метаболической активности мозга. В отличие от инвазивного метода в этом случае метка распространяется на оба полушария.

При измерении водородного клиренса в мозг вживляют ряд металлических электродов для регистрации сдвига электрохимического потенциала, который создается подкислением тканей ионами водорода. По его уровню судят об активности локального участка мозга. Этот метод на человеке применяют в медицинских целях: для уточнения клинического диагноза при опухолях, инсультах, травмах.

Пространственное разрешение методов, применяемых для измерения локального мозгового кровотока, достаточно хорошее: для изотопных датчиков — 2 см, для измерения водородного клиренса — 250 мкм. Существенным недостатком этих методов является их низкое временное разрешение. Каждое измерение длится около 2 мин. Поэтому техника измерения локального мозгового кровотока хороша для оценки тонических изменений или характеристики фоновой мозговой активности и малоприспособна для изучения ее динамики.

2.5. ТОМОГРАФИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ МОЗГА

Суть томографических методов исследования — получение срезов мозга искусственным путем. Для построения срезов используют либо просвечивание, например, рентгеновскими лучами, либо излучение от мозга, исходящее от изотопов, введенных предварительно в мозг. Последний принцип используется в позитронно-эмиссионной томографии (ПЭТ).

Общий принцип *томографии* был сформулирован в 1927 г. австрийским физиком Дж. Родоном (Rodon J.), занимавшимся проблемой гравитации. Он доказал, что, имея множество изображений срезов объекта, можно восстановить всю его структуру и при желании получить изображение тех его срезов, которые исходно не были получены. Операции, которые выполняются при томографии, получили название прямого и обратного преобразования Родона: описание объекта множеством изображений — прямое

преобразование Родона, восстановление всей внутренней структуры объекта по набору его проекций — обратное преобразование.

Различают *структурную* и *функциональную* томографию. *Рентгеновская томография* относится к структурной. ПЭТ, которую еще называют прижизненным методом функционального изотопного картирования мозга, относится к функциональной.

Позитронно-эмиссионная томография основана на выявлении распределения в мозге различных химических веществ, которые принимают участие в метаболической активности мозга. Для этого используют короткоживущие радиоизотопы элементов, входящих в молекулы биоорганических соединений. Так, замещение в молекуле какого-либо вещества атома углерода, кислорода, азота или фтора соответственно изотопом ^{11}C , ^{15}O , ^{13}N , ^{18}F не влияет на химические свойства вещества, но позволяет проследить его движение методом ПЭТ. Во время исследования меченое вещество вводят в вену или ингаляционно, и оно с током крови поступает в мозг, где включается в соответствующий физиологический процесс.

Перечисленные изотопы являются позитронизлучающими. *Явление позитронной эмиссии* — это исход из ядра позитронов, в котором нарушен баланс между позитроном и электроном. Позитрон после свободного пробега (1–10 мм) взаимодействует со своей античастицей — электроном. При их воссоединении (аннигиляции) выделяются 2 гамма-кванта, которые разлетаются в противоположных направлениях под углом 180° . Это позволяет ввести счетчики совпадения, которые стоят на противоположных сторонах кольца по многим линиям (рис. 5). ПЭТ-камера содержит детекторы гамма-излучения, собранные в кольца (обычно 8–16). Голова человека находится внутри колец. При сборе данных и последующем расчете определяют плотность актов аннигиляции позитрона с электроном по каждой линии за время сканирования. Множество линий, образованных счетчиками совпадения, дают возможность получить распределение плотности аннигиляций в одном срезе мозга. По полученным горизонтальным срезам строят трехмерное отображение плотности аннигиляции; так создается трехмерный образ объекта для дальнейшего визуального или статистического анализа. Позитронно-эмиссионная установка для функциональной томографии мозга в течение многих лет эксплуатируется для клинической диагностики и в исследовательских целях в Институте мозга человека РАН Санкт-Петербурга (Медведев С.В. и др., 1996).

2.6. МЕТОД МАГНИТНО-РЕЗОНАНСНОЙ ТОМОГРАФИИ

В последние несколько лет на базе методов магнитно-резонансной томографии (МРТ), которые сначала применялись для *струк-*

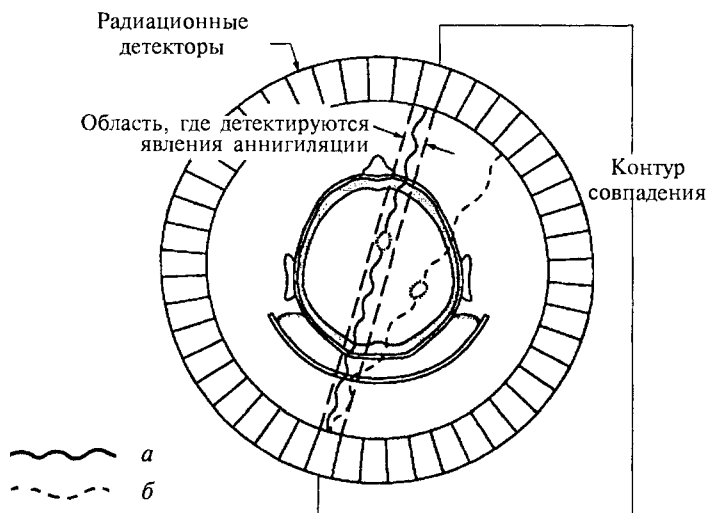


Рис. 5. Схематическое расположение в одном кольце детекторов гамма-излучения (радиационных датчиков) для исследования методом ПЭТ. Для локализации источника активации в мозге используются контуры совпадения, создаваемые парами детекторов, одновременно фиксирующими появление фотонов. Отрицательное заключение выносится, когда возбуждается только один из детекторов пары.

a — положительное, *б* — отрицательное заключение о детекции на основе совпадения эффектов (по R. Näätänen, 1992).

турной томографии — получения карты структур мозга на основе контраста белого и серого вещества, появилась *функциональная МРТ*. Техника функциональной МРТ (ФМРТ) основана на использовании парамагнитных свойств тех агентов, которые можно ввести в организм. Такие агенты не обладают магнитными свойствами, но приобретают их, лишь попав в магнитное поле. Функциональная МРТ использует *парамагнитные* субстанции гемоглобина. ФМРТ измеряет пространственное распределение гемоглобина, отдавшего свой кислород (деоксигемоглобина), точнее — соотношение деоксигемоглобина к гемоглобину. Когда гемоглобин теряет кислород, он становится парамагнитным. При активации организма возрастает метаболическая активность мозга. Это связано с увеличением объема и скорости мозгового кровотока. Дополнительный приток кислорода к участку мозга приводит к снижению в нем концентрации парамагнитного деоксигемоглобина. Существование многих локусов активации отражается в неравномерном распределении в мозге деоксигемоглобина, что создает неоднородность магнитного поля, которую

используют для получения карт локальных активаций. Функциональная МРТ позволяет выявлять участки мозга с активно работающими нейронными клетками. Данный метод вытесняет ПЭТ, так как ему не нужен изотоп и его временное разрешение выше, чем у ПЭТ (сотни миллисекунд). Недавно в МГУ им. М.В. Ломоносова создан Центр магнитно-резонансной томографии, базу которого предполагается использовать для интеграции различных наук в изучении мозга¹.

2.7. ТЕРМОЭНЦЕФАЛОСКОПИЯ

Данным методом измеряют локальный метаболизм мозга и кровотока по теплопродукции. Мозг излучает теплотычи в инфракрасном диапазоне. Водяные пары воздуха задерживают значительную часть этого излучения. Но есть два диапазона частот (3–5 и 8–14 мкм), в которых тепловые лучи распространяются в атмосфере на огромные расстояния и поэтому могут быть зарегистрированы. Этот метод разработан в Институте высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН и Институте радиоэлектроники (Шевелёв И.А. и др., 1989). Инфракрасное излучение мозга улавливается на расстоянии от нескольких сантиметров до метра термовизором с автоматической системой сканирования. Сигналы попадают на точечные датчики. Каждая *термокарта* содержит 10–16 тысяч дискретных точек, образующих матрицу 128×85 или 128×128 точек. Процедура измерений в одной точке длится 2,4 мкс. В работающем мозге температура отдельных участков непрерывно меняется. Построение термокарты дает временной срез метаболической активности мозга.

При получении термокарт мозга обезьяны видеокамеру помещают над поверхностью коры, на которую предварительно наносят краситель, генерирующий инфракрасное излучение в зависимости от активности мозга. Метод фоторезисторов и красителей применяют и при изучении нервной системы моллюска. При этом вместе с оптическим сигналом регистрируется электрическая активность нейронов.

Существует единая методология применения томографии для изучения высших психических функций мозга. Она предполагает *процедуру вычитания* карты активности мозга, полученной во время выполнения менее сложной когнитивной операции, из карты активности, соответствующей более сложной психической функции. Данная процедура применима и для обработки данных, извлекаемых методом картирования мозга по параметрам ЭЭГ. Это особенно ценно при объединении двух методов анализа: ПЭТ и ЭЭГ, МРТ и ЭЭГ — новая тенденция, намечающаяся в использовании данных методов.

¹ Некоторые сведения о МРТ можно получить в книге: Магнитный резонанс в медицине/Под ред. П.А. Ринка. М., 1995.

Часть II

ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПСИХИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ И СОСТОЯНИЙ

Глава 3

ПРИНЦИПЫ КОДИРОВАНИЯ ИНФОРМАЦИИ В НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ

Интенсивное изучение активности нейронов мозга у неанестезированных животных, начавшееся в 50-х годах, неизбежно поставило вопрос о способах кодирования нейронами информации о внешнем мире. Сегодня можно говорить о нескольких принципах кодирования в нейронных сетях. Одни из них достаточно просты и характерны для периферического уровня обработки информации, другие — более сложны и характеризуют передачу информации на более высоких уровнях нервной системы, включая кору. В процессе эволюции принципы кодирования более высокого уровня начинают преобладать над более примитивными.

Одним из простых способов кодирования информации признается специфичность рецепторов, избирательно реагирующих на определенные параметры стимуляции, например колбочки с разной чувствительностью к длинам волн видимого спектра, рецепторы давления, болевые, тактильные и др. В работах Т. Буллока (1965) и В. Маунткастла (1967) *принцип специфичности* получил дальнейшее развитие. Они предложили говорить о *меченой линии* как о моносинаптической передаче сигналов от рецептора к некоторому центральному нейрону, возбуждение которого соответствует выделению определенного качества стимула (Сомьен Дж., 1975).

Для каждой модальности эволюция нашла свое более адекватное решение проблемы передачи информации. Так, модель меченой линии более подходит к чувствительным окончаниям кожи, которые

высокоспецифичны относительно небольшого количества типов раздражений (рецепторы давления, прикосновения, температуры, боли). Это соответственно требует малого числа меченых линий.

Другой способ передачи информации получил название *частотного кода*. Наиболее явно он связан с кодированием интенсивности раздражения. Для многих периферических нервных волокон была установлена логарифмическая зависимость между интенсивностью раздражителя и частотой вызываемых им ПД. Она выявлена для частоты импульсов в одиночном волокне зрительного нерва, идущего от одного омматидия мечехвоста (*Limulus*), и интенсивности света; для частоты спайков веретена — рецептора мышцы лягушки и величины нагрузки на мышцу. Частотный способ кодирования информации об интенсивности стимула, включающего операцию логарифмирования, согласуется с психофизическим законом Г. Фехнера о том, что величина ощущения пропорциональна логарифму интенсивности раздражителя.

Однако позже закон Фехнера был подвергнут серьезной критике. С. Стивенс на основании своих психофизических исследований, проведенных на людях с применением звукового, светового и электрического раздражения, взамен закона Фехнера предложил закон степенной функции. Этот закон гласит, что ощущение пропорционально показателю степени стимула, при этом закон Фехнера представляет лишь частный случай степенной зависимости.

Закон степенной функции получил сильную эмпирическую поддержку при изучении электрической активности многих сенсорных элементов. Так, частота ПД ганглиозных клеток сетчатки лягушки, реагирующих на скорость движения, находится в степенной зависимости от угловой скорости стимула. Степенной функции подчиняются отношения между частотой импульсации, идущей от медленно адаптирующихся кожных рецепторов, и силой надавливания. В то же время в других опытах получены данные, не соответствующие ни логарифмической, ни степенной зависимости. В слуховых и вкусовых сенсорных волокнах зависимость частоты импульсов от интенсивности описывается S-образной функцией.

Пытаясь примирить S-образные зависимости, небольшое число твердо установленных логарифмических функций с массой фактов, подтверждающих закон степенной зависимости Стивенса, исследователи высказывают предположение, что степенные зависимости между стимулом и реакцией возникают на более высоких уровнях сенсорных систем, сменяя другие типы отношений, представленные на периферии (Тамар Г., 1976).

Другое объяснение связано с уточнением роли числа нервных волокон в передаче информации с помощью частотного кода.

Анализ передачи сигнала о вибрации от соматических рецепторов показал, что информация о частоте вибрации передается с помощью частоты ПД, а ее интенсивность кодируется числом одновременно активных рецепторов. По мнению Р. Гранита (1957), число активированных волокон является важным фактором в механизме интерпретации частотного кода. Он полагает, что интенсивность не может быть передана с помощью только одной частоты импульсов. Необходимо учитывать не отдельную единицу, а скорее активность статистических комплексов. Поэтому, несмотря на значительное взаимодействие в сетчатке и последующую трансформацию сигналов на более высоких уровнях нервной системы, информация об интенсивности может кодироваться частотным кодом, но только на статистической основе, через группу одновременно возбужденных волокон.

В качестве альтернативного механизма к первым двум принципам кодирования — меченой линии и частотного кода — рассматривают также *паттерн ответа* нейрона (структурную организацию ПД во времени). Устойчивость временного паттерна ответа — отличительная черта нейронов специфической системы мозга. Система передачи информации о стимулах с помощью рисунка разрядов нейрона имеет ряд ограничений. В нейронных сетях, работающих по этому коду, не может соблюдаться принцип экономии, так как он требует дополнительных операций и времени по учету начала, конца реакции нейрона, определения ее длительности. Кроме того, эффективность передачи информации о сигнале существенно зависит от состояния нейрона, что делает данную систему кодирования недостаточно надежной.

На роль ансамбля нейронов в кодировании информации указал Д. Хебб. Он считает, что ни один нейрон не может пересылать никакой информации другим нейронам и что она передается исключительно через возбуждение группы нейронов, входящих в состав соответствующих ансамблей. Д. Хебб предложил рассматривать *ансамбль нейронов в качестве основного способа кодирования и передачи информации*. Различные наборы возбужденных нейронов одного и того же ансамбля соответствуют разным параметрам стимула, а если ансамбль находится на выходе системы, управляющей движением, — то и разным реакциям. Данный способ кодирования имеет ряд преимуществ. Он более надежен, так как не зависит от состояния одного нейрона. К тому же не требует дополнительно ни операций, ни времени. Однако для кодирования каждого типа стимулов необходим свой уникальный набор нейронов.

Особый принцип обработки информации вытекает из детекторной теории. Он получил название *принципа кодирования информа-*

ции номером детектора (детекторного канала). Передача информации по номеру канала (термин предложен Е.Н. Соколовым) означает, что сигнал следует по цепочке нейронов, конечное звено которой представлено нейроном-детектором простых или сложных признаков, *избирательно реагирующим на определенный физический признак или их комплекс.*

Идея о том, что информация кодируется номером канала, присутствовала уже в опытах И.П. Павлова с кожным анализатором собаки. Выработывая условные рефлексы на раздражение разных участков кожи лапы через «касалки», он установил наличие в коре больших полушарий соматотопической проекции. Раздражение определенного участка кожи вызывало очаг возбуждения в определенном локусе соматосенсорной коры. Пространственное соответствие места приложения стимула и локуса возбуждения в коре получило подтверждение и в других анализаторах: зрительном, слуховом. Тонотопическая проекция в слуховой коре отражает пространственное расположение волосковых клеток кортиевого органа, избирательно чувствительных к различной частоте звуковых колебаний. Такого рода проекции можно объяснить тем, что рецепторная поверхность отображается на карте коры посредством множества параллельных каналов — линий, имеющих свои номера. При смещении сигнала относительно рецепторной поверхности максимум возбуждения перемещается по элементам карты коры. Сам же элемент карты представляет локальный детектор, избирательно отвечающий на раздражение определенного участка рецепторной поверхности. Детекторы локальности, обладающие точечными рецептивными полями и избирательно реагирующие на прикосновение к определенной точке кожи, являются наиболее простыми детекторами. Совокупность детекторов локальности образует карту кожной поверхности в коре. Детекторы работают параллельно, каждая точка кожной поверхности представлена независимым детектором.

Сходный механизм передачи сигнала о стимулах действует и тогда, когда стимулы различаются не местом приложения, а другими признаками. Появление локуса возбуждения на детекторной карте зависит от параметров стимула. С их изменением локус возбуждения на карте смещается. Для объяснения организации нейронной сети, работающей как детекторная система, Е.Н. Соколов предложил *механизм векторного кодирования сигнала.*

Принцип векторного кодирования информации впервые был сформулирован в 50-х годах шведским ученым Г. Йохансоном, который и положил начало новому направлению в психологии — векторной психологии. Г. Йохансон основывался на результатах

детального изучения восприятия движения. Он показал, что если две точки на экране движутся навстречу друг другу — одна по горизонтали, другая по вертикали, — то человек видит движение одной точки по наклонной прямой. Для объяснения эффекта иллюзии движения Г. Йохансон использовал векторное представление. Движение точки рассматривается им как результат формирования двухкомпонентного вектора, отражающего действие двух независимых факторов (движения в горизонтальном и вертикальном направлениях). В дальнейшем векторная модель была распространена им на восприятие движений корпуса и конечностей человека, а также на движение объектов в трехмерном пространстве. Е.Н Соколов развил векторные представления, применив их к изучению нейронных механизмов сенсорных процессов, а также двигательных и вегетативных реакций.

Векторная психофизиология — новое направление, ориентированное на соединение психологических явлений и процессов с векторным кодированием информации в нейронных сетях.

Глава 4

ВОСПРИЯТИЕ

4.1. НЕЙРОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ ВОСПРИЯТИЯ

Сведения, накопленные за последние десятилетия о нейронах сенсорных систем, подтверждают детекторный принцип нейронной организации самых разных анализаторов. Для зрительной коры были описаны нейроны-детекторы, избирательно отвечающие на элементы фигуры, контура — линии, полосы, углы (рис. 6). Американские ученые Д. Хьюбел и Т. Визель (Hubel D., Wiesel T.) разработали классификацию нейронов-детекторов зрительной коры, селективно чувствительных к различной ориентации линий и их размеру, связав их с простыми, сложными и сверхсложными рецептивными полями. За эти работы, а также за открытие сенситивного (критического) периода, в течение которого под влиянием сенсорных воздействий происходит закрепление запрограммированных свойств нейронов-детекторов и их изменение за счет избирательной сенсорной депривации, в 1981 г. исследователи получили Нобелевскую премию.

Нейроны-детекторы звуковысотного слуха были изучены Я. Кацуки (J. Katsuki). Крупным событием явились работы С. Зеки (S. Zeki),

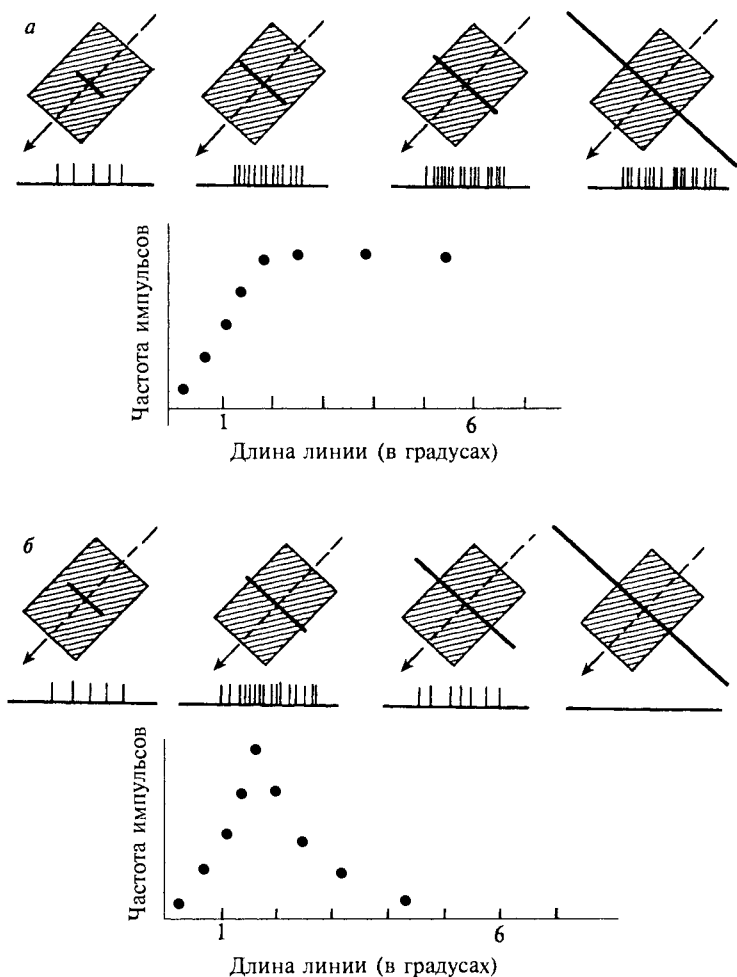


Рис. 6. Различие реакций нейронов стриарной коры на движущиеся линии различной длины.

а — ответ сложной клетки, для которой характерна пространственная суммация: чем длиннее стимульная линия, тем сильнее ответ. Однако реакция усиливается лишь до тех пор, пока длина линии не достигнет размера рецептивного поля (длины около 2°), дальнейшее удлинение линии не увеличивает ответ; *б* — ответ нейрона-детектора, избирательно реагирующего на определенную длину движущейся линии (на концы линий). С ее удлинением до известного предела реакция нейрона-детектора усиливается. Но если ее длина переходит определенное значение (около 2°), то ответ снижается. Линия длиной 6° не вызывает никакой реакции. Стрелкой показано направление движения линии через рецептивное поле нейронов (темный прямоугольник) (по Д. Хьюбелу, 1990).

показавшего существование детекторов цвета, селективно настроенных на различные оттенки цветов. В слуховой коре летучих мышей Н. Суга (N. Suga) открыл нейроны-детекторы, которые осуществляют локацию окружающей среды с помощью отраженных ультразвуковых сигналов, излучаемых самой мышью. Обладая избирательной чувствительностью к отраженным звуковым сигналам, они реагируют на определенную локализацию и величину объектов.

Важным шагом в развитии теории сенсорных систем явилось открытие *константных нейронов-детекторов*, учитывающих, кроме зрительных сигналов, сигналы о положении глаз в орбитах. В теменной коре реакция константных нейронов-детекторов привязана к определенной области внешнего пространства, образуя *константный экран* (Пигарев И.Н., Родионова Е.Н., 1985). Другой тип константных нейронов-детекторов, кодирующих цвет, открыт С. Зеки в экстрастриарной зрительной коре, в поле V4. Их реакция на определенные отражательные свойства цветовой поверхности объекта не зависит от условий освещения.

Д. Хьюбел и Т. Визель провели опыты с частичной депривацией зрения у котят в сенситивный период. Для этого они временно закрывали один или оба глаза или же перерезали наружные мышцы одного глаза. После того как веки котенка вновь открывались, тестирование свойств нейронов показало уменьшение числа нейронов, отвечающих на возбуждение, поступающее через ранее депривированный глаз. При повторении аналогичного опыта на детенышах обезьян были получены примерно такие же результаты: лишь 15% клеток предпочитают реагировать на сигналы от ранее зашитого глаза, в то время как у интактных животных было 50% таких клеток. Поведенчески животные были слепы на депривированный глаз. Если при этом закрывали глаз, который не подвергался депривации, животные падали со стола, натыкались на ножки стула.

У кошки период пластических перестроек нейронов, благодаря которому зрительная депривация приводит к корковому дефекту, длится от 4-й недели по 4-й месяц после рождения. У обезьян этот период начинается раньше, с момента рождения, и длится дольше, постепенно заканчиваясь к году. Чувствительность к депривации особенно высока в первые недели сенситивного периода. Отключение глаза у взрослых животных независимо от продолжительности не вызывало никаких вредных последствий.

После работ Д. Хьюбела и Т. Визеля во многих лабораториях было проведено множество экспериментов с разными видами зрительной депривации. В 1970 г. К. Блейкмор и Дж.Ф. Купер

(К. Blackmor, G. Cooper) из Кембриджского университета ежедневно показывали новорожденным котяткам в течение нескольких часов чередующиеся черные и белые вертикальные полосы, а в остальное время содержали их в темноте. Результатом было сохранение корковых клеток, реагирующих на вертикальные полосы, и резкое уменьшение числа клеток, предпочитающих другие ориентации. Х. Хирш и Н. Спинели (H. Hirsch, N. Spineli) использовали очки, позволявшие котенку видеть одним глазом только вертикальные, а другим — только горизонтальные контуры. В результате получилась кора, содержащая клетки с предпочтением вертикалей и клетки с предпочтением горизонталей, но очень мало клеток, отвечающих на наклонные линии. Кроме того, клетки, реагирующие на горизонтальные линии, возбуждались лишь через тот глаз, который подвергался ранее воздействию горизонтальных линий, а на клетки, возбуждаемые вертикальными линиями, влиял лишь глаз, подвергавшийся воздействию вертикальных линий. В опытах других исследователей животное содержали в темноте, лишь иногда подавая ему яркий импульс света (один или несколько раз в секунду). Он позволял животному увидеть, где оно находится, но сводил к минимуму восприятие любого движения. Результатом этих экспериментов было уменьшение числа нейронов, чувствительных к движению. Таким образом, отсутствие естественных изображений на сетчатке в раннем периоде жизни ведет к глубоким и стойким изменениям свойств нейронов-детекторов.

Изучение вертикальных и горизонтальных связей нейронов-детекторов различного типа привело к открытию общих принципов нейронной архитектуры коры. В. Маунткасл (V. Mountcastle) — ученый из медицинской школы Университета Джонса Гопкинса — в 60-х годах впервые описал вертикальный принцип организации коры больших полушарий. Исследуя нейроны соматосенсорной коры у наркотизированной кошки, он нашел, что они по модальности сгруппированы в вертикальные колонки. Одни колонки реагируют на стимуляцию правой стороны тела, другие — левой, а два других типа колонок различались тем, что одни из них избирательно реагировали на прикосновение или на отклонение волосков на теле (т.е. на раздражение рецепторов, расположенных в верхних слоях кожи), другие — на давление или на движение в суставе (на стимуляцию рецепторов в глубоких слоях кожи). Колонки имели вид трехмерных прямоугольных блоков разной величины и проходили через все клеточные слои. Со стороны поверхности коры они выглядели как пластины размером от 20–50 мкм до 0,25–0,5 мм. Позже эти данные подтвердились и на наркотизированных обезья-

янах. Другие исследователи уже на ненаркотизированных животных (макаках, кошках, крысах) также представили дополнительные доказательства колончатой организации коры.

В. Маунткасл (1981. С. 26), формулируя основные положения своей теории о колончатой организации коры, отмечал, что «основной единицей активности в новой коре служит вертикально расположенная группа клеток с множеством связей между этими клетками по вертикальной оси и малым их числом в горизонтальном направлении». Кортикальная колонка представляет собой обрабатывающее устройство со входом и выходом. Расположение в виде колонок делает возможным картирование одновременно нескольких переменных на двухмерной матрице поверхности коры. Между корковыми колонками и их группами существуют специфические связи.

Благодаря работам Д. Хьюбела и Т. Визеля сегодня мы более детально представляем колончатую организацию зрительной коры. Исследователи используют термин «*колонка*», предложенный В. Маунткаслом, но отмечают, что наиболее подходящим был бы термин «пластина». Говоря о колончатой организации, они подразумевают, что «некоторое свойство клеток остается постоянным во всей толще коры от ее поверхности до белого вещества, но изменяется в направлениях, параллельных поверхности коры» (Хьюбел Д., 1990. С. 122). Сначала в зрительной коре (поле 17) были обнаружены группы клеток (колонок), связанных с разной *глазодоминантностью*, как наиболее крупные. Было замечено, что всякий раз, когда регистрирующий микроэлектрод входил в кору обезьяны перпендикулярно ее поверхности, он встречал клетки, лучше реагирующие на стимуляцию только одного глаза. Если же его вводили на несколько миллиметров в сторону от предыдущего, но также вертикально, то для всех встречающихся клеток доминирующим был только один глаз — тот же, что и раньше, или другой. Если же электрод вводили с наклоном и как можно более параллельно поверхности коры, то клетки с разной *глазодоминантностью* чередовались. Полная смена доминантного глаза происходила примерно через каждый 1 мм.

Структурная организация нейронов коры была уточнена гистохимическими методами. Открытие нового метода окраски нейронов с применением микроинъекций *фермента пероксидазы хрена* в нейроны ЛКТ позволило проследить путь отдельных аксонов, приходящих из ЛКТ, и распределение их окончаний в коре. Метод основан на использовании явления аксонного транспорта вещества, введенного в клетку, которое окрашивает ее, но не влияет на ее структуру. Было установлено, что каждый аксон из ЛКТ прохо-

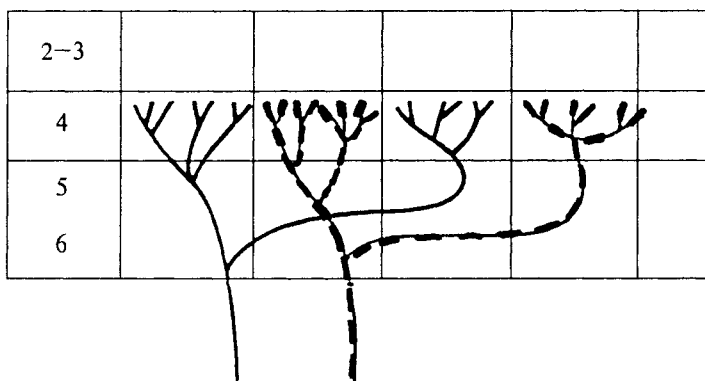


Рис. 7. Схематическое представление чередования в IV слое зрительной коры скоплений синаптических окончаний аксонов ЛКТ, проводящих сигнал в кору от левого и правого глаза. Чередование участков проекций от левого и правого глаза закладывает основу для колонок с разной глазодоминантностью. Цифры слева — нумерация слоев поля 17 (по Д. Хьюбелу, 1990).

дит через нижние слои и оканчивается разветвлениями в IV слое. Здесь отдельные веточки одного аксона образуют скопления синаптических окончаний шириной 0,5 мм, отделенные друг от друга промежутками той же ширины. Волокна от одного глаза оканчиваются в одних участках, а от другого — в промежутках между ними (рис. 7). Таким образом, каналы передачи зрительной информации от разных глаз в IV слое коры, так же как и в ЛКТ таламуса, не пересекаются.

Однако клетки с бинокулярными свойствами, реагирующие на сигналы от обоих глаз, в коре присутствуют. При этом они составляют более половины нейронов, расположенных в слоях выше и ниже IV слоя. В верхних слоях коры при переходе от колонки одной глазодоминантности к другой существуют промежуточные зоны, где смена доминантности происходит не скачком, а постепенно, проходя через промежуточные стадии. В промежуточных зонах находятся бинокулярные клетки.

Второй метод, который был применен для изучения колонок глазодоминантности во всей толщине коры, связан с использованием меченой дезокси глюкозы. Метод предложен в 1976 г. Л. Соколовым (L. Sokoloff) в Национальном институте здоровья в Бетезде. Дезокси глюкоза по химической структуре близка к обычной глюкозе, которая интенсивно поглощается в качестве источника энергии возбужденными нейронами. Однако меченая дезокси глю-

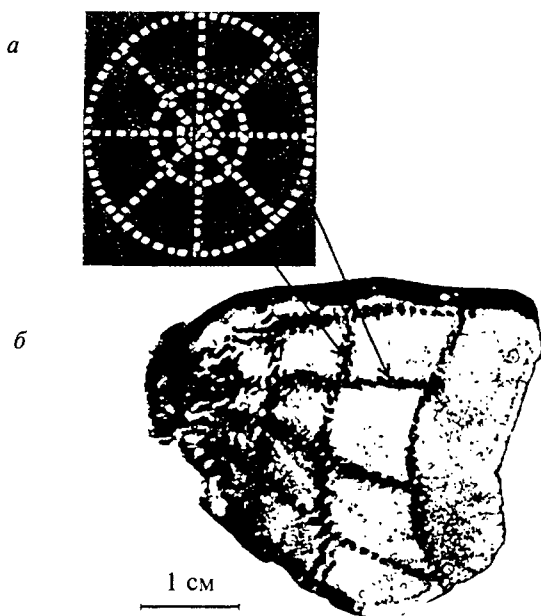


Рис. 8. Радиоавтограф, полученный с использованием меченой дезоксиглюкозы со среза зрительной коры макаки после длительной экспозиции на ее правый глаз сложного рисунка (*а*). Картина корковой проекции (*б*) содержит круги и радиусы запечатленного рисунка, но только в искаженном виде за счет непропорциональной проекции центра и периферии сетчатки на кору. Мелкие участки, на которые разделен рисунок в коре, отражают чередование колонок с разной глазодоминантностью (по Д. Хьюбелу, 1990).

коза не может быть полностью расщеплена нейроном. Она накапливается в нем и может быть обнаружена с помощью радиоавтографии. Чтобы получить *радиоавтограф*, делают горизонтальный срез коры и покрывают его фотоэмульсией, на которой после длительной экспозиции возникает карта распределения радиоактивной дезоксиглюкозы. При стимуляции одного глаза меченая дезоксиглюкоза будет накапливаться в колонках зрительной коры, связанных с этим глазом. На рис. 8 представлено распределение меченой дезоксиглюкозы в срезе коры, взятой параллельно ее поверхности от левого полушария обезьяны после опыта со стимуляцией одного глаза. Во время опыта на ненаркотизированной макаке в центр зрительного поля ее правого глаза в течение 45 мин экспонировали сложный стимул, напоминающий мишень с радиальными линиями. Другой глаз был закрыт. Предваритель-

но животному была сделана инъекция радиоактивной дезокси-глюкозы. Перед тем как сделать срез, корковую ткань растянули и заморозили. На радиоавтографе полукруглые линии стимула отображаются в коре вертикальными полосками, а радиальные линии — горизонтальными. Пунктирный характер каждой полоски на срезе обусловлен тем, что в опыте стимулировался только один глаз, т.е. возбуждались колонки только одной глазодоминантности, связанной с правым глазом. Колонки глазодоминантности имеются у кошек, некоторых низших обезьян, шимпанзе и человека. У грызунов их нет.

Кроме колонок глазодоминантности, в зрительной коре разных животных (обезьяна, кошка, белка) обнаружены *ориентационные колонки*. При вертикальном погружении микроэлектрода через толщу зрительной коры все клетки в верхних и нижних слоях (кроме IV слоя) избирательно реагируют на одну и ту же ориентацию линии. При смещении микроэлектрода картина остается той же, но меняется предпочитаемая ориентация, т.е. кора разбита на колонки, предпочитающие свою ориентацию. Радиоавтографы, взятые со срезов коры после стимуляции глаз полосками, определенным образом ориентированными, подтвердили результаты электрофизиологических опытов. Соседние колонки нейронов выделяют разные ориентации линий.

В коре обнаружены также колонки, избирательно реагирующие на направление движения или на цвет. Ширина *цветочувствительных колонок* в стриарной коре около 100—250 мкм. Колонки, настроенные на разные длины волн, чередуются. Колонка с максимальной спектральной чувствительностью к 490—500 нм сменяется колонкой с максимумом цветовой чувствительности к 610 нм. Затем снова следует колонка с избирательной чувствительностью к 490—500 нм. Вертикальные колонки в трехмерной структуре коры образуют аппарат многомерного отражения внешней среды.

В зависимости от степени сложности обрабатываемой информации в зрительной коре выделено три типа колонок. *Микроколонки* реагируют на отдельные градиенты выделяемого признака, например на ту или другую ориентацию стимула (горизонтальную, вертикальную или другую). *Макроколонки* объединяют микроколонки, выделяющие один общий признак (например, ориентацию), но реагирующие на разные значения его градиента (разные наклоны — от 0 до 180°). *Гиперколонка, или модуль*, представляет локальный участок зрительного поля и отвечает на все стимулы, попадающие на него. Модуль — вертикально организованный участок коры, выполняющий обработку самых разнообразных характеристик стимула (ориентации, цвета, глазодоминантности и др.). Мо-

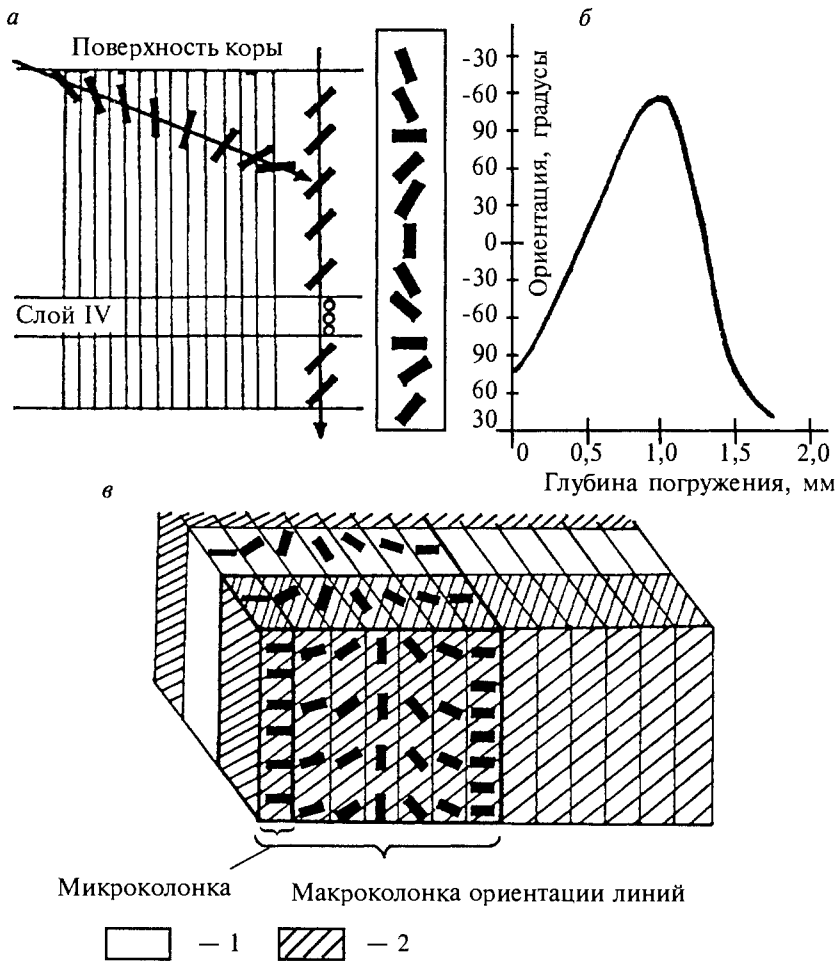


Рис. 9. Колонки глазодоминантности и ориентации линий в зрительной коре мозга.

а — микроэлектрод, проникающий в кору перпендикулярно ее поверхности, регистрирует только клетки, отвечающие за одну ориентацию линий (кроме клеток IV слоя, имеющих концентрические рецептивные поля и не реагирующие на ориентацию). При тангенциальном продвижении электрода (вдоль поверхности коры) нейроны отвечают за разные ориентации линий; *б* — зависимость предпочитаемой ориентации нейронов от глубины погружения электродов при продвижении вдоль поверхности коры; *в* — чередование колонок с разной глазодоминантностью и выделяющих разные ориентации линий; 1 — колонка с доминированием правого глаза, 2 — с доминированием левого глаза (по А.Л. Крыловой, А.М. Черноризову, 1987).

дуль собирается из макроколонок, каждая из которых реагирует на свой признак объекта в локальном участке зрительного поля (рис. 9). Членение коры на мелкие вертикальные подразделения не ограничивается зрительной корой. Оно присутствует и в других областях коры (в теменной, префронтальной, моторной коре и др.).

В коре существует не только *вертикальная (колончатая)* упорядоченность размещения нейронов, но и *горизонтальная (послойная)*. Нейроны в колонке объединяются по общему признаку. А слои объединяют нейроны, выделяющие разные признаки, но одинакового уровня сложности. Нейроны-детекторы, реагирующие на более сложные признаки, локализованы в верхних слоях.

Таким образом, колончатая и слоистая организации нейронов коры свидетельствуют, что обработка информации о признаках объекта, таких, как форма, движение, цвет, протекает в *параллельных нейронных каналах*. Вместе с тем изучение детекторных свойств нейронов показывает, что принцип дивергенции путей обработки информации по многим параллельным каналам должен быть дополнен принципом конвергенции в виде *иерархически организованных нейронных сетей*. Чем сложнее информация, тем более сложная структура иерархически организованной нейронной сети требуется для ее обработки.

4.2. ДВЕ СИСТЕМЫ: «ЧТО» И «ГДЕ»

В зрительном анализаторе выделяют две системы обработки информации: «Что» и «Где». Система «Что» опознает объект. Сигналы в системе «Что» берут начало от ганглиозных клеток сетчатки типа X, которые проецируются в специфическое таламическое ядро — латеральное коленчатое тело (ЛКТ). Затем сигнал поступает в стриарную кору (V1), а от нее в V2 (поле 18) и через экстрастриарную кору (V3, V4 и V5) достигает нижневисочной коры. Отдельные признаки объекта обрабатываются параллельно в различных зонах. В V1 локализованы детекторы, чувствительные к различной ориентации линий и их длине. В V3 нейроны реагируют на форму предмета и его более сложные элементы, чем в V1. В зоне V4 локализованы константные детекторы цвета. Нейроны коры V5 избирательно отвечают на разные направления и скорости движения объекта. Локальное поражение одной из перечисленных зон коры нарушает восприятие только цвета, только формы или движения объекта.

Изучение активности зон зрительной коры методом ПЭТ подтвердило ранее полученные данные о специализации V3, V4 и V5 областей. В частности, в опытах на обезьяне при определении ло-

кусов активности мозга, связанных с восприятием движения, томография проводилась в условиях, когда животное смотрело на набор неподвижных точек на экране, и в то время, когда животное наблюдало за движущимися точками. Применение процедуры вычитания первой группы томографических срезов из второй показало, что слежение за движущимися стимулами сочетается с избирательной активацией в зоне V5.

На уровне ассоциативной коры система «Что» представлена в нижневисочной коре, где при участии гностических единиц происходит интеграция признаков объекта, отдельно обрабатываемых в разных зонах зрительной коры (V1, V2, V3, V4 и V5).

Система «Где» определяет локализацию объекта во внешнем зрительном поле. Она берет свое начало от ганглиозных клеток сетчатки типа Y, которые проецируются на верхнее двухолмие. Его верхние слои реагируют на зрительные стимулы, а нижние запускают движение глаз — саккаду, амплитуда и направление которой обеспечивают попадание стимула в центральное поле зрения. Сигнал из двухолмия через таламическое ядро — подушку — достигает парietальной коры. В парietальной коре сходятся два пути: сигналы от ретинотопической проекции в коре V1 и от детекторов положения глаз. Слияние ретинальных и проприоцептивных потоков создает *константный экран внешнего зрительного поля*. В результате во время движения глаз, хотя зрительный сигнал и смещается по сетчатке, образ зрительного мира не меняется. У нейронов парietальной коры рецептивные поля представлены участками зрительного поля, а не участками сетчатки. В парietальной коре зрительный образ дополнен сигналами о движении глаз.

Интеграция сигналов от изображения на сетчатке и от движений глаз на нейронах парietальной коры формируется в онтогенезе. Если у новорожденной обезьяны на 1 месяц закрыть глаза, то число нейронов парietальной коры, отвечающих на зрительные стимулы, сократится с 70% до долей 1%. Такая обезьяна не ориентируется в пространстве, не может попасть в цель. Больные с поражениями в парietальной коре теряют пространственное зрение.

4.3. ВОСПРИЯТИЕ ЦВЕТА С ПОЗИЦИИ ВЕКТОРНОЙ МОДЕЛИ ОБРАБОТКИ ИНФОРМАЦИИ

Анализатор цвета включает рецепторный и нейронный уровни сетчатки, ЛКТ таламуса и различные зоны коры. На уровне рецепторов падающие на сетчатку излучения видимого спектра у человека преобразуются в реакции трех типов колбочек, содержащих

пигменты с максимумом поглощения квантов в коротковолновой, средневолновой и длинноволновой частях видимого спектра. Реакция колбочки пропорциональна логарифму интенсивности стимула. В сетчатке и ЛКТ существуют *цветоопponentные нейроны*, противоположно реагирующие на пары цветовых стимулов (красный—зеленый и желтый—синий). Их часто обозначают первыми буквами от английских слов: +R–G; –R+G; +Y–B; –Y+B. Различные комбинации возбуждений колбочек вызывают разные реакции опponentных нейронов. Сигналы от них достигают цветочувствительных нейронов коры.

Свойства цветовых нейронов различных зон коры обезьяны подробно изучены английским исследователем С. Зеки. В стриарной коре (V1) он нашел два типа цветочувствительных нейронов: цветоопponentные нейроны и нейроны с избирательной чувствительностью к определенному и узкому диапазону длин волн. Цветоопponentные клетки по своим свойствам совпадают с аналогичными нейронами сетчатки и ЛКТ. Исключение составляет группа нейронов с двойной опponentностью, у которых и центр и периферия рецептивного поля приобрели способность отвечать по опponentному типу. Нейроны в V1, избирательно реагирующие на узкий диапазон спектра, меняют свои реакции на цветовые стимулы с изменением общего освещения. По данным С. Зеки, клетки этих двух типов составляют большинство цветочувствительных нейронов в V1, и их очень мало в экстрастриарной коре (V4), основная часть которой заполнена третьим типом нейронов — *цветокодирующими клетками*, или *детекторами цвета*. Они реагируют избирательно на определенный цвет поверхности независимо от спектрального состава освещения. Однако важным условием реакции нейронов-детекторов цвета является наличие освещения, содержащего излучение всех трех областей спектра: коротко-, средне- и длинноволновой. При монохроматическом освещении нейрон-детектор цвета не реагирует на оптимальный для него цвет. Наиболее часто встречаются клетки с чувствительностью к полосе 480 нм (к синему), 500 нм (зеленому), 620 нм (красному) и реже к 550–570 нм (желтому). Клетки поля V4 организованы в вертикальные колонки. Колонки, детектирующие разные цвета (красные, синие, зеленые, белые и др.), чередуются. Границы цветовых колонок не совпадают с границами колонок, организованных по другим признакам (ориентации, глазодоминантности). В поле V1 цветоселективные нейроны относятся к аконстантным нейронам, их реакция зависит от общего освещения. В поле V4 представлены *цветоконстантные нейроны* — собственно детекторы цвета, которые выделяют цвет объекта независимо от условий освещения.

Восприятие цвета определяется не только хроматической (цветочувствительной) системой зрительного анализатора, но и вкладом ахроматической системы. Ахроматические нейроны образуют локальный анализатор, детектирующий интенсивность стимулов. Первые сведения об этой системе можно найти в работах Р. Юнга, показавшего, что яркость и темнота в нервной системе кодируются двумя независимо работающими каналами: *нейронами В* (brightness), измеряющими яркость, и *нейронами D* (darkness), оценивающими темноту. Существование *нейронов-детекторов интенсивности* света было подтверждено позже, когда в зрительной коре кролика были найдены клетки, селективно реагирующие на очень узкий диапазон интенсивности света.

Как можно представить механизм восприятия цвета? С позиции детекторной теории основу для субъективных различий стимулов следует искать в различии реакций нейронов-детекторов. Отсюда следует, что субъективные различия между цветовыми стимулами пропорциональны расстояниям между представляющими их нейронами-детекторами на нейронных картах признаков, а матрицу субъективных различий, полученных в психофизическом эксперименте, можно интерпретировать как матрицу «расстояний» между детекторами (Соколов Е.Н., 1993). Обработка матрицы субъективных различий, полученной при попарном предъявлении цветовых стимулов, факторным анализом или методом многомерного шкалирования, позволяет построить *геометрическую модель субъективных оценок*, которая одновременно является моделью нейронального отображения цветовых стимулов на карте детекторов. В такой модели цветовые стимулы представлены точками, а расстояния между ними соответствуют расстояниям между нейронами-детекторами.

Метод построения субъективного пространства позволяет определить его минимальную мерность и выделить основные подсистемы (факторы), на основе которых субъект выносит суждение о различии двух цветовых стимулов. Следующий шаг предполагает интерпретацию выделенных факторов в понятиях нейрональных единиц, образующих нейронные сети детекторов.

Для построения перцептивного пространства цвета у человека на основе оценок субъективных различий были использованы цветовые стимулы разной длины волны и интенсивности (Izmailov Ch.A., Sokolov E.N., 1992). Цвета предъявлялись парами с коротким интервалом между стимулами в паре. После предъявления каждой пары испытуемый должен был оценивать различие между ними в баллах от 0 (полностью идентичные) до 9 (максимально различные). Полученные оценки субъективных различий

сводили в матрицу, которую обрабатывали методом многомерного шкалирования (ММШ). Было получено четырехмерное евклидово пространство — гиперсфера, в которой все множество цветовых стимулов размещалось в ее тонком поверхностном слое (при вариативности ее радиуса не более 10%). Проекция стимулов на плоскость осей X_1X_2 образует круг. Полюса осей X_1X_2 представлены парами стимулов: соответственно красным—зеленым и желтым—синим. Белый цвет (ахроматический) расположен в центре круга. В плоскости X_1X_2 отражен цветовой тон, который для каждого стимула определяется через угол, образованный радиусом к данному стимулу. Проекция точек на плоскость X_3X_4 позволяет интерпретировать ее оси как биполярную яркостную и монополярную темновую составляющие цвета соответственно. Белый цвет расположен вблизи положительного полюса оси X_3 , а наиболее темный, например красный, — ближе к отрицательному полюсу оси X_3 . Цвета промежуточных значений сдвинуты к положительному полюсу X_4 . По координатам цветовых стимулов в плоскости X_3X_4 можно измерить ахроматическую составляющую цветового зрения. Углы на плоскости X_3X_4 , образованные радиусами к стимулам, характеризуют их субъективную яркость (светлоту).

Координаты по зелено-красной и желто-синей осям цветового субъективного пространства человека соответствуют реакциям зелено-красных и сине-желтых оппонентных нейронов ЛКТ обезьяны при предъявлении ей тех же цветовых стимулов (с идентичными длинами волн). Координаты двух ахроматических осей цветового перцептивного пространства соответствуют реакциям ахроматических нейронов: яркостных (нейроны В) и темновых (нейроны D). Вычисление обобщенной хроматической оси (для X_1X_2) по формуле $(X_1^2+X_2^2)^{1/2}$ и обобщенной ахроматической оси для X_3X_4 по формуле $(X_3^2+X_4^2)^{1/2}$ преобразует четырехмерное пространство в плоскость, в которой цветовые стимулы располагаются на ограниченном участке дуги первого квадранта в зависимости от их насыщенности. Углы в этой плоскости, образованные радиусами, характеризуют стимулы по их насыщенности. С увеличением угла насыщенность стимула уменьшается.

В представленной модели цветового зрения органически соединяются нейронный механизм кодирования цвета с психологическими характеристиками цвета: цветовым тоном, светлотой (субъективной яркостью) и насыщенностью, представленными в угловых характеристиках на плоскостях X_1X_2 , X_3X_4 и в плоскости обобщенных хроматической и ахроматической осей.

Перцептивные цветовые пространства, построенные для животных (трихроматов) — обезьяны (макаки), рыбы (карпа), об-

наруживают их принципиальное сходство с субъективным цветовым пространством человека (Латанов А.В. и др., 1997). В опытах на животных был использован метод измерения вероятности инструментальных двигательных реакций при выработке цветовых дифференцировок. После обучения цветовой стимул (как условный сигнал) характеризуется вектором вероятностей реакций, отражающим вероятность появления условной реакции как на условный, так и на дифференцировочные стимулы. Последовательно проводя серии с подкреплением разных цветов, можно для каждого цвета составить матрицу вероятностей условных рефлексов и на ее основе вычислить корреляционную матрицу для последующей обработки факторным анализом. Перцептивные цветовые пространства этих животных, так же как и человека, представляют гиперсферу, оси которой соответствуют четырем каналам кодирования цвета: красно-зеленому, желто-синему, яркостному и темновому (рис. 10, 11). Три угла цветовой гиперсферы соответствуют трем субъективным характеристикам цветовых стимулов: цветовому тону, светлоте и насыщенности.

Серьезным подтверждением правомерности применения психофизического подхода для раскрытия нейронных механизмов восприятия явились опыты, выполненные на лягушке (трихромате) с регистрацией электроретинограммы (волны «b») на смену цветовых стимулов (Зимачев М.М. и др., 1991). Был использован метод замены одного (тестового) цвета на другой (референтный) при меняющейся яркости тестового цвета. Каждому стимулу соответствует вектор, представляющий величины волны «b», полученные при замене данного стимула на каждый другой. Из этих векторов составляли матрицу смещений, которую обрабатывали ММШ. Перцептивное цветовое пространство, полученное по волне «b» сетчатки лягушки, обнаружило большое сходство с перцептивным пространством человека, построенным на основе субъективных оценок, перцептивными пространствами обезьяны и карпа при измерении у них вероятностей условных двигательных реакций. Особенностью, отличающей перцептивное цветовое пространство лягушки, была меньшая степень дифференциации цветовых стимулов, что выражалось в их группировке вокруг основных цветов: красного, зеленого, синего, желтого и белого. Авторы предполагают, что у лягушки отсутствует механизм различения насыщенности цвета, т.е. хроматические и ахроматические системы не образуют нового качества, представленного углом в плоскости обобщенных хроматической и ахроматической осей.

Правомерность четырехмерной сферической модели цветоразличения подтверждается опытами с предъявлением стимулов, часть

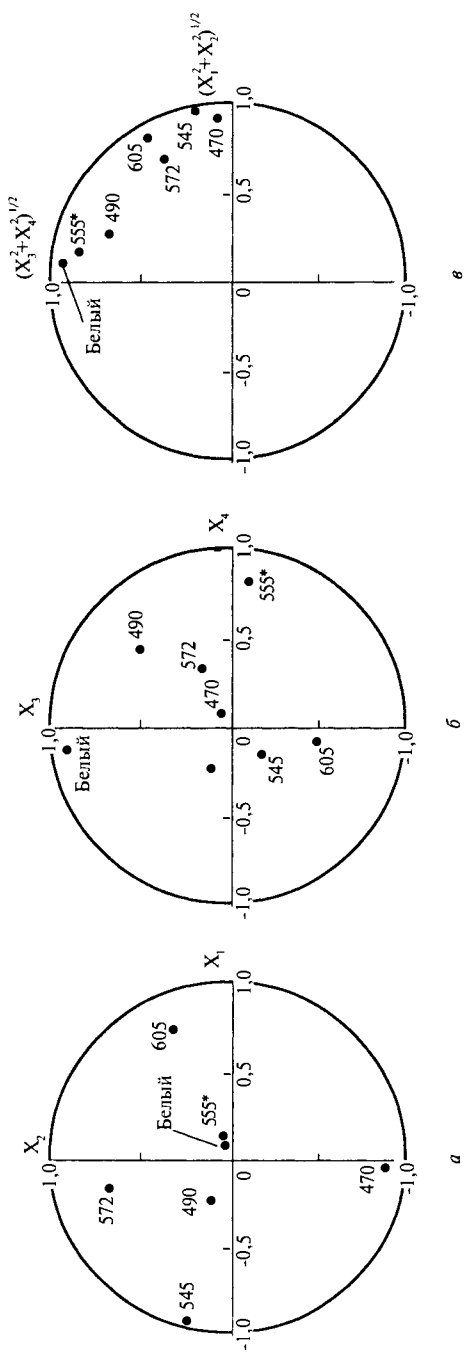


Рис. 10. Проекция цветových стимулов в перцептивном пространстве обезьяны.

a — на плоскость цветового тона (X_1, X_2); *б* — на плоскость ароматических составляющих (X_3, X_4); *в* — на комбинарованную плоскость, образованную обобщенной ароматической и обобщенной хроматической осями. Цвета и соответствующая им длина волн (нм): синий (467), голубой (479), сине-зеленый (496), зелено-зеленый (533), желто-зеленый (566), желтый (575), оранжевый (593), красный (610), пурпурный (552), белый. Пространство построено для матрицы смещения, составленной из реакций (нажима на педаль передней лапой) на стадии стабилизации условного рефлекса (по А.В. Латанову и др., 1997).

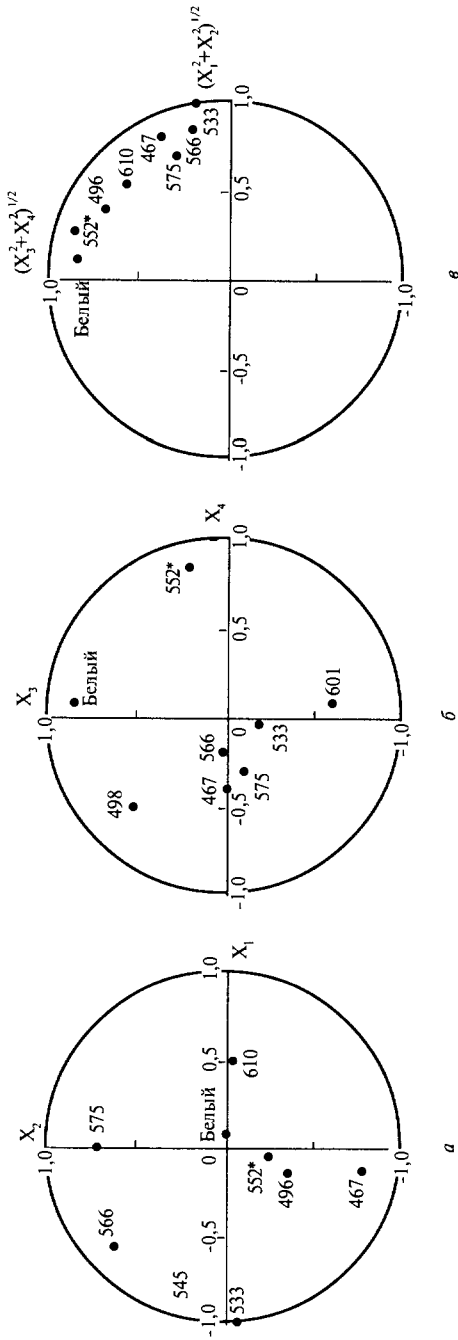


Рис. 11. Проекция цветových стимулов в перцептивном пространстве карга.

а — на плоскость X_1X_2 , образованную хроматическими красно-зеленой (X_1) и желто-синей (X_2) опонентными осями (плоскость цветового тона), б — на плоскость, образованную яркостной (X_3) и темновой (X_4) ахроматическими осями, в — на комбинарованную плоскость обобщенной хроматической и обобщенной ахроматической осей. Пространство построено для матрицы смещения вероятности условных рефлексов — сватывания одной из двух бусинок, которая располагалась над тем местом, где появлялся подкрепляемый (мотылем) цветовой стимул. Обработке подвергались вероятности условных ответов, полученные на стадии стабилизации условного рефлекса. Обозначения те же, что на рис. 9 (по А.В. Лаганову и др., 1997).

параметров которых редуцирована. В психофизических опытах на человеке, а также в поведенческих экспериментах на животных показано, что в тех случаях, когда предъявляемые стимулы различаются только по яркости, их распознавание осуществляется при участии только двух ахроматических каналов. Выявленные в этих опытах перцептивные пространства яркости для человека и животных двумерны. При различении равноярких стимулов разного спектрального состава перцептивное пространство трехмерно. Это было продемонстрировано в психофизических исследованиях на человеке, а также на обезьянах, когда пространство строилось из матрицы смещения, составленной из вероятностей инструментальных ответов обезьяны при выработке дифференцировок по цветовому тону. Третья координата такого пространства, соответствующая светлоте, отражает интегрированный вклад двух ахроматических каналов. Таким образом, трехмерное перцептивное пространство равноярких цветовых стимулов и двумерное пространство яркости представляют собой подпространства общего четырехмерного цветового перцептивного пространства.

Психофизический метод изучения восприятия цвета, включающий построение геометрической модели перцептивного пространства цвета по матрице речевых или поведенческих реакций, дает возможность охарактеризовать цвет в векторных понятиях. Таким образом, субъективное восприятие каждого цвета представлено четырехкомпонентным вектором, определяемым вкладом по четырем осям гиперболы.

С позиции векторной психофизиологии все детекторы цвета представлены точками на сферической поверхности (карте детекторов) четырехмерного пространства. Сферическая карта цветовых детекторов имеет дискретную структуру. Порог различения цветов определяется расстояниями между соседними детекторами. Величина порога зависит от плотности детекторов на детекторной карте. При одинаковой их плотности порог различения одинаков на разных участках детекторной карты. Изменение цвета обнаруживается при смещении максимума возбуждения с одного детектора на соседний.

Нейрон-детектор представляет вершину иерархически организованной нейронной сети (или ансамбля нейронов). *Ансамбль нейронов — это группа нейронов, имеющая общий для них вход и конвергирующая на более высоком уровне на одном или параллельно на группе нейронов.*

Другими словами, ансамбль нейронов, конвергирующих на нейроне-детекторе, образует его нейронную сеть. В ее состав входит блок рецепторов, выделяющих определенную категорию вход-

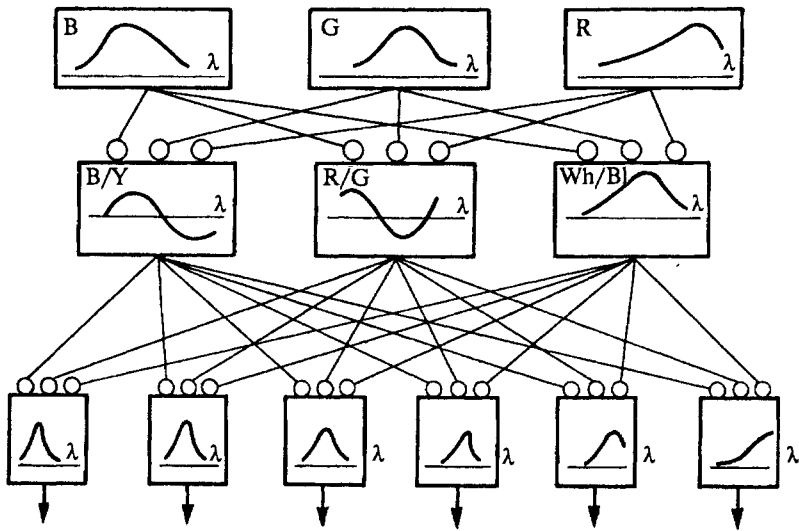


Рис. 12. Структура анализатора цвета.

B, G, R (сине-, зелено- и красночувствительные колбочки) — I уровень обработки. Предетекторы представляют II уровень обработки сигнала в анализаторе цвета. III уровень — карта селективных к различным цветам детекторов, имеющих разные синаптические связи с предетекторами; кривые в квадратах — характерные ответы нейронов при изменении стимула; λ — длина волны (по С.В. Фомину и соавт., 1979).

ных сигналов (например, излучение определенной длины волны: B, G, R). Вторым блоком является блок предетекторов. Они трансформируют сигналы рецепторов в форму, пригодную для селективного возбуждения детектора. Для нейронной системы, обеспечивающей цветовосприятие, функцию предетекторов выполняет ансамбль нейронов, представленный двумя типами цветоопponentных клеток (R/G и B/Y), а также двумя типами ахроматических нейронов: яркости и темноты (Wh/Bl). Предетекторы синаптически связаны со всеми нейронами-детекторами цвета параллельно (рис. 12).

При действии стимула у элементов ансамбля нейронов в силу их разной чувствительности возникают разные по силе и комбинации возбуждения. Комбинация возбуждений в ансамбле нейронов получила название «вектор возбуждения». Ансамбль нейронов, конвергирующих на нейроны-детекторы, реагируя на стимул возбуждением, проецирует свой вектор возбуждения на все нейроны-детекторы, выделяющие соответствующее качество стимула. С уровня

предетекторов на цветные детекторы поступает четырехкомпонентный вектор возбуждения от 4 типов предетекторов (нейронов R/G, B/Y, Wh,Bl). Синапсы, через которые предетекторы связываются с разными цветовыми детекторами, различаются по своей эффективности. *Сила синаптической связи каждого детектора цвета с предетекторами характеризует его индивидуальный вектор синаптических связей (или вектор связи)*. Реакция детектора на стимул зависит от вектора его синаптических связей с предетекторами. Поэтому Е.Н. Соколов предлагает рассматривать возбуждение детектора как результат суммации попарных произведений, образованных возбуждениями предетекторов и эффективностью воздействия (весами) соответствующих им синапсов на данном детекторе. Сумма таких попарных произведений образует *скалярное произведение двух векторов*: вектора возбуждения (возбуждения предетекторов) и вектора связи, представленного весами синапсов на данном детекторе.

Вектор возбуждения, возникающий в ансамбле нейронов, конвергирующих на детектор, характеризуется силой возбуждения (длиной вектора) и его направленностью в виде соотношения возбуждений внутри ансамбля нейронов (направлением вектора).

Предполагается, что существует *операция нормирования вектора возбуждения*, в результате чего все стимулы, воздействующие на нейронный ансамбль, кодируются равными по длине векторами возбуждения. Эта операция осуществляется за счет следующих процедур: возбуждения элементов ансамбля суммируются; с ростом уровня суммарного возбуждения снижается реакция элементов ансамбля; существует элемент, создающий шум, который исчезает с появлением сигнала, при этом величина подавления пропорциональна интенсивности стимула.

Вектор связи у каждого детектора — величина постоянная, так как синапсы на них от предетекторов относятся к непластичным.

Таким образом, скалярное произведение вектора возбуждения предетекторов и вектора их связи с детектором зависит лишь от ориентации этих векторов. При их совпадении нейрон-детектор реагирует на стимул максимально. И на карте детекторов возникает рельеф возбуждения с максимумом на том детекторе, вектор связи которого совпадает по направлению с возникшим вектором возбуждения. С изменением стимула вектор возбуждения меняется и максимум рельефа возбуждения смещается на другой детектор. *Локус максимального возбуждения на карте детекторов кодирует стимул.*

Каким образом признаки стимула, выделяемые отдельными группами нейронов-детекторов, интегрируются в целостный образ воспринимаемого объекта? Несмотря на большие успехи, дос-

тигнутые при изучении нейронных процессов и функций различных групп нейронов, наука располагает значительно меньшими данными об интегративных механизмах мозга. В этой связи нейробиология все настоятельнее обращается к проблеме целостности и тому, как она была представлена в системе гештальтпсихологии. Термин «гештальт» был введен, чтобы подчеркнуть качественное своеобразие восприятия паттерна элементов, которое не сводится к их сумме. Примером гештальта может служить открытие кажущегося движения (фи-феномена). При последовательной подаче двух точек, пространственно разделенных, человек видит движение одной точки по линии, соединяющей их, — явление, не сводимое к восприятию последовательности двух пространственно разделенных точек.

С позиции теории векторного кодирования информации появлению целостного образа, гештальта, соответствует определенный вектор. Он качественно отличен от других векторов специфическим соотношением своих компонентов (Соколов Е.Н., 1996). Компонентами такого вектора могут быть возбуждения нейронов-детекторов отдельных признаков, которые конвергируют на гностической единице — нейроне более высокого порядка, избирательно реагирующем на сложные изображения (лица, жесты и т.д.). Таким образом, формирование гештальта связано с участием гностических единиц. При этом объединение детекторов элементарных признаков происходит не в результате установления между ними горизонтальных связей (одноуровневых), а вследствие включения их в иерархически организованную нейронную сеть. Возникновение целостного субъективного образа предмета связано с пирамидой последовательных нейронных преобразований, вершиной которой является операция, выполняемая гностической единицей (Соколов Е.Н., 1996). *Отдельным зрительным гештальтам соответствуют отдельные гностические единицы.*

В организации гештальтов восприятия существенную роль выполняет память. При рассмотрении объекта глаза последовательно фиксируют наиболее информативные точки. Цепочка таких фиксаций интегрируется в гештальт на основе иконической памяти. Восприятие музыки (мелодии, аккордов и т.д.) также связано с формированием гештальтов. В этом процессе участвует кратковременная память. В ней некоторое время удерживаются не только комплексы элементов, но и их временные параметры: длительность звучания элементов, интервалы между ними. Звуковой гештальт — целостное образование, хотя оно и имеет свою протяженность во времени. В связи с этим появился новый термин — «звуковые объекты».

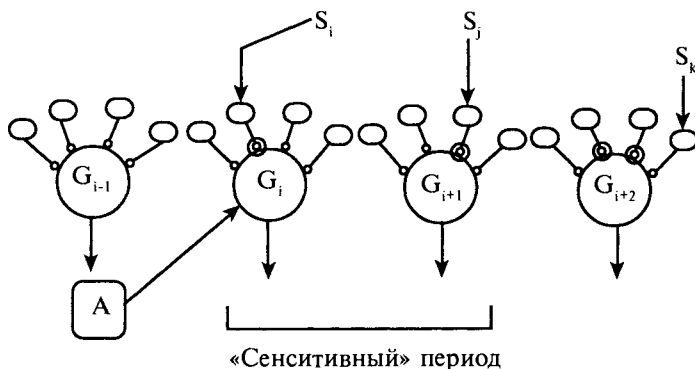


Рис. 13. Схематическое изображение роли «сенситивного» периода в формировании долговременных пластических перестроек синапсов на гностической единице G_i под влиянием активации.

A — активация; G_{i-1} , G_i , G_{i+1} , G_{i+2} — гностические единицы; S_i , S_j , S_k — стимулы, достигающие гностических единиц (по Е.Н. Соколову, 1996).

Сами гностические единицы являются продуктом обучения. По данным некоторых авторов, у обезьян их находят в передней части вентральной височной коры. В опытах Я. Мияшиты (Miyashita Y. et al., 1991) обезьян обучали узнавать сходство тестового стимула с эталоном, хранящимся в памяти. Для этого обезьяне предъявляли 97 фигур, различающихся формой, цветом, величиной, ориентацией. Стимулы генерировались компьютером и предъявлялись на мониторе. Животному сначала показывали образец, затем через 16 с давали тестовый стимул. Если обезьяна обнаруживала их сходство и об этом сообщала двигательной реакцией, то получала подкрепление. После обучения в передней вентральной височной коре были найдены нейроны, избирательно реагирующие на стимулы, которые использовались в опыте. Применение нового набора из 97 стимулов, генерируемых компьютером, не обнаружило каких-либо нейронов с селективной настройкой на их восприятие, т.е. в процессе обучения — выработки инструментального рефлекса — для каждого из 97 стимулов сформировалась своя гностическая единица, избирательно на него реагирующая. Процесс *формирования гностических единиц* напоминает изменение свойств у нейрон-детекторов в *сенситивный период*.

Модель последовательного формирования избирательно реагирующих гностических единиц Е.Н. Соколов описывает следующим образом. В передней вентральной височной коре имеется пул

резервных нейронов, которые слабо реагируют на разные стимулы. Под влиянием сигнала новизны из гиппокампа они активируются, включая на короткое время механизм пластических перестроек в синапсах. Это и создает у нейронов «сенситивный период» (рис. 13). В этих условиях сигнал, поступающий от детекторов к резервному нейрону, повышает синаптическую связь между ними. В результате нейрон становится селективно настроенным на восприятие данного стимула. Селективный период обрывается с завершением процесса обучения, и синаптические связи нейрона перестают меняться. Появление нового стимула активирует очередной резервный нейрон и т.д. Таким образом, *анализ отдельных зрительных характеристик стимула выполняется нейронами-детекторами. Выделенные элементарные признаки синтезируются в долговременной памяти в переднеventральной височной коре на гностических нейронах. Выполняется принцип «один гештальт — один нейрон».* Отображение стимула в гностической единице характеризуется высокой степенью абстракции. При изменении размера, ориентации, цвета объекта гностический нейрон продолжает сохранять избирательность своей реакции на данный объект. Осознание объекта в процессе его восприятия связывают с дополнительной активацией *гештальт-пирамиды, через механизм синхронизации электрической активности мозга в диапазоне гамма-частот* (см. главу «Сознание»).

Глава 5

ВНИМАНИЕ

5.1. ПРОБЛЕМА ВНИМАНИЯ В ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

Интерес к проблеме внимания и его психофизиологическим механизмам возродился в середине 60-х годов нашего столетия. Характерная для начала XX в. потеря интереса к процессам внимания связана с сильным влиянием на психологию бихевиоризма, который отвергал роль психики в поведении и деятельности человека. С точки зрения бихевиоризма предмет психологии — освобожденное от психики поведение, понятое как совокупность реакций организма на стимулы, подчиняющихся законам случая. Метод «проб и ошибок» был возведен им в ранг основного закона обучения и становления новых форм поведения. Бихевиористы отрицали роль активности субъекта в поведении и по этой причине

исключали возможность использования таких понятий, как «внимание» и «сознание». Хотя со временем, когда выяснилась полная несостоятельность отказа от всех опосредующих факторов между стимулом и реакцией, в более поздних концепциях бихевиоризма были введены разного рода «промежуточные переменные» (мотив, значение и др.).

Другая причина игнорирования проблемы внимания психологами связана с сильным влиянием гештальтпсихологии на формирование научного мышления. В качестве главной характеристики психологических процессов гештальтпсихология рассматривает предметность, которая ярко представлена в феномене выделения фигуры или предмета из фона. Понятие структуры (гештальта), отражающей предметную целостность объекта и имеющей преимущество над ее элементами, составляет основное ядро концепции. Формирование гештальта подчиняется своим собственным законам, таким, как группировка частей в направлении максимальной простоты, близости, равновесия, тенденция любого психического феномена принимать более определенную, отчетливую, завершенную форму и др., которые не требуют участия процессов внимания.

Появление нового направления в прикладной психологии: исследование деятельности человека-оператора, следящего за сигналами на экране, цифровыми шкалами, пультом управления в период второй мировой войны и сразу после ее окончания, — стимулировало пробуждение интереса к вниманию. Результаты изучения восприятия и эффективности действий человека-оператора вскрыли неустойчивость, широкую вариабельность их показателей. Для описания особенностей деятельности оператора были введены две новые переменные: чувствительность (d') и критерий принятия решения, меняющийся в зависимости от установки, направленности и концентрации внимания субъекта. У операторов, авиадиспетчеров было обнаружено явление перцептуальной перегрузки, характеризующееся снижением эффективности анализа одновременно поступающих многих сообщений, которое было увязано с определенными свойствами процессов внимания. Эти данные стимулировали проведение многих экспериментов с так называемым *дихотическим прослушиванием*.

Форма опыта с дихотическим прослушиванием впервые была предложена в 1953 г. инженером-акустиком Коллином Черри (K. Cherry) из Массачусетского технологического института для изучения феномена «вечеринки с коктейлем», когда человек получает речевую информацию из нескольких источников одновременно. В опытах с дихотическим прослушиванием различные по-

токи сообщений подавались параллельно на правое и левое ухо. Испытуемый должен был прислушиваться только к одному из сообщений — релевантному, поступающему только через определенный наушник и обладающему признаками, которые задавались инструкцией. Релевантными сигналами могли быть списки слов, цифр, отдельные звуковые сигналы и т.п. О степени селективности внимания испытуемого судили либо по числу правильно обнаруженных целевых сигналов, либо по их последующему воспроизведению по памяти. В некоторых случаях испытуемый должен был отвечать на вопросы, касающиеся содержания текста. Кроме того, была разработана *методика вторения*, состоявшая в том, что по ходу предъявления релевантных стимулов требовалось непрерывно повторять их вслух, что дополнительно затрудняло восприятие сигналов, поступающих через игнорируемый канал. Впоследствии методика К. Черри с дихотическим прослушиванием получила самое широкое распространение при изучении селективного внимания.

Результаты опытов К. Черри показали, что селекция стимулов может проводиться как по их разным физическим характеристикам (направлению, интенсивности, высоте звука), так и по грамматическим и синтаксическим особенностям сообщения. Используя процедуру вторения при дихотическом прослушивании, К. Черри установил, что нерелевантная информация полностью не отвергается. Хотя испытуемые ничего не могли сообщить о содержании нерелевантного текста, тем не менее они реагировали на грубые изменения физических характеристик текста и замечали появление нового звукового тона или смену голоса. Применение экспериментальной парадигмы с дихотическим прослушиванием привело к раскрытию многих психологических закономерностей внимания.

Интерес к вниманию усилился с возникновением новых направлений в науке: когнитивной психологии и психофизиологии. В настоящее время внимание — одно из самых популярных понятий в психофизиологии. Дихотическое прослушивание наряду с методом установки нашло широкое применение и в психофизиологических исследованиях внимания с регистрацией ЭЭГ, ПСС, вегетативных показателей, а также в томографических исследованиях метаболической активности мозга методами ПЭТ, функциональной МРТ и с помощью измерения локального мозгового кровотока.

Проблема внимания стала центральной при изучении психофизиологических механизмов познавательных процессов — восприятия, памяти, мышления, принятия решения. Внимание интенсивно изучается в связи с выявлением факторов, влияющих на эффективность деятельности человека, включая его обучение. Оно

включено в контекст изучения механизмов регуляции уровня бодрствования, функций модулирующей системы мозга, а также проблемы сознания.

Во многом современное представление о внимании и его функциях интуитивно было описано более 100 лет назад Уильямом Джеймсом (W. James), который дал следующую характеристику вниманию. Внимание — «это овладение умом в четкой и яркой форме одним из нескольких наличествующих объектов. Суть этого процесса — фокусирование, концентрирование сознания. Внимание приводит к отвлечению от некоторых вещей для того, чтобы можно было эффективно заняться другими. Состояние внимания противоположно рассеянному, затемненному состоянию». Сегодня *внимание* определяют как «*сосредоточенность деятельности субъекта в данный момент времени на каком-либо реальном или идеальном объекте (предмете, событии, образе, рассуждении и т.д.)*» (Психология. Словарь, 1990. С. 54), что по существу мало чем отличается от его описания, сделанного У. Джеймсом.

5.2. ХАРАКТЕРИСТИКИ И ВИДЫ ВНИМАНИЯ

К характеристикам внимания относят его селективность, объем, устойчивость, возможность распределения и переключения. *Селективность*, или *избирательность*, внимания характеризует его направленность на любой аспект стимула: на его физическую или лингвистическую характеристику. Изменение селективности внимания подобно изменению фокуса проектора, создающего либо точечное изображение, либо расплывчатое пятно, которое не зависит от физических характеристик стимула. Поэтому внимание может характеризоваться либо узкой, либо широкой настройкой селективности. Под влиянием стресса фокус внимания обычно сужается. *Объем внимания* измеряется количеством одновременно отчетливо осознаваемых объектов и характеризует ресурсы внимания человека. Объем внимания близок объему кратковременной памяти и составляет 7–9 стимулов, или элементов. Эффективность выполнения второго задания часто используют в качестве меры запасов ресурсов внимания, не востребованных первым, основным заданием. *Распределение внимания* предполагает распределение его ограниченных ресурсов для одновременного выполнения двух или более заданий. Оно часто измеряется в экспериментах с дихотическим прослушиванием. *Устойчивость внимания* определяется по длительности выполнения задания, требующего непрерывного внимания или «бдительности», например, оператора при обнаружении им редких и слабых сигналов на экране локатора. Под

переключением внимания понимается возможность более или менее легкого перехода от одного вида деятельности к другому.

Психологи выделяют три вида внимания. *Произвольное*, или *активное, внимание* характеризуется направленностью субъекта на сознательно выбранную цель. Описанные выше характеристики внимания в основном рассмотрены на примерах произвольного внимания. Однако существует форма и *пассивного*, или *непроизвольного, внимания*. Оно выражается в переключении внимания на неожиданное изменение физических, временных, пространственных характеристик стимулов или на появление значимых сигналов. Третий вид внимания называется *постпроизвольным вниманием*, которое появляется в процессе освоения деятельности и увлеченности выполняемой работой. Оно не требует усилий воли, так как поддерживается интересом к ней.

Непроизвольное внимание оперирует только в настоящем времени, тогда как произвольное внимание может быть обращено как в прошлое, так и в будущее. Например, мы можем направить свое внимание на след в эхоической памяти, т.е. на те стимулы, которые звучали несколько секунд назад, — случай, когда мы пытаемся восстановить смысл слов, только что сказанных нашим собеседником, которого мы невнимательно слушали. Другой пример обращения внимания в прошлое — попытка извлечь определенную информацию из долговременной памяти. Примером внимания, направленного в будущее, является *антиципирующее внимание*, когда человек ожидает появления определенного сигнала, события, на которое он должен отвечать некоторой реакцией. Функция антиципирующего внимания состоит в облегчении и ускорении опознания цели. Информация, содержащаяся в предупреждающем сигнале о месте появления императивного сигнала — стимула, на который нужно реагировать, влияет на время реакции. Если предупреждающий сигнал правильно указывает место появления императивного, то латентное время реакции сокращается. При формировании предупреждающим сигналом ошибочной установки на место появления императивного стимула время реакции на него удлиняется. Правильное ожидание стимула гарантирует «успех», ошибочное ведет к потерям при обнаружении релевантного стимула.

5.3. АВТОМАТИЧЕСКИЕ И КОНТРОЛИРУЕМЫЕ ПРОЦЕССЫ ОБРАБОТКИ ИНФОРМАЦИИ

Большинство процессов в мозге, связанных с обработкой информации, протекают автоматически и не требуют от субъекта специального внимания. Такое мнение сложилось уже в 70–80-х го-

дах, когда чрезвычайно популярной стала проблема автоматичности восприятия. Исследователи искали ответы на следующие вопросы: какой тип обработки сенсорной информации протекает автоматически, каковы пределы этой автоматичности, какие задания могут выполняться параллельно и в какой степени обрабатывается незначимая сенсорная информация?

М. Познер и К. Снайдер (Posner M.I., Snyder C.R., 1975) выделили три основных критерия отличия автоматических процессов от контролируемых:

- автоматические процессы характеризуются непроизвольностью и протекают без усилий субъекта, не требующих обращения к ресурсам организма, возможности которых достаточно ограничены;
- они не достигают уровня сознания;
- не взаимодействуют (не интерферируют) с какой-либо текущей психической (интеллектуальной) деятельностью, т.е. не нарушают ее.

Авторы утверждают, что большое количество сложных, но привычных мыслительных процессов могут протекать автоматически. В качестве примера они приводят эффект Струппа, который демонстрирует, что субъект не может избежать обработки тех свойств, которые он и хотел бы проигнорировать. Эффект Струппа показывает, что обработка сенсорной и семантической информации может протекать параллельно и автоматически. Испытуемому предъявляются слова — названия цветов, написанные чернилами разного цвета. Его задача — называть цвет чернил. Устное выполнение задания замедляется, если семантический компонент слова не совпадает с перцептивным, и ускоряется, если название цвета и цвет чернил совпадают. Таким образом, семантическая информация обрабатывается независимо от установки субъекта, параллельно анализу перцептивных свойств стимула. Интерференция возникает не между процессами обработки сенсорной и семантической информации, а на этапе запуска исполнительской реакции: между речевой реакцией, которую требует задание, и импульсом, стимулирующим непроизвольное речевое воспроизведение прочитанного слова — названия цвета. При несовпадении одновременно инициируемых речевых реакций возникает задержка в исполнении.

Автоматическая обработка семантической информации характерна не только для эффекта Струппа. Она описана также для диктаторского прослушивания. Хорошо известно явление автоматического распространения активации на следы семантически связанных стимулов, хранящихся в долговременной памяти. Эффекты иррадиации возбуждения из первой сигнальной системы во вторую и обратно, обнаруженные и исследованные И.П. Павловым и

его учениками, также являются автоматически протекающими процессами. К автоматическим процессам относят операции сравнения стимула со следами в кратковременной памяти, которые были выявлены при изучении объема кратковременной памяти и ее влияния на время реакции (парадигма Стенберга и зрительного поиска). Обработка сенсорной информации нейронными детекторными системами, создающими базу сенсорных данных для формирования соответствующих образов и их следов в памяти, также протекает автоматически. Р. Наатанен связывает эти процессы с досознательным этапом обработки информации — *предвниманием*. В составе вызванных потенциалов оно представлено *негативностью рассогласования* (см. раздел «Непроизвольное внимание»). Предвнимание обнаружено не только в состоянии бодрствования, но и во сне. Еще один пример автоматических процессов — это перевод сенсорной информации в сенсорную память (эхоическую, иконическую). Известно, что цифры, поступающие через игнорируемый канал, могут быть воспроизведены не позже чем через 5 с — время, в течение которого след от стимула сохраняется в сенсорной памяти.

Деление когнитивных операций на *автоматические* и *контролируемые* хорошо согласуется с разделением внимания на непроизвольное и произвольное. Последнее обладает всеми свойствами контролируемых процессов: оно требует усилий для распределения ресурсов субъекта; направлено на осознаваемую цель и интерферирует с другими видами психической деятельности. Термин «предвнимание» одни противопоставляют произвольному вниманию (Niesser U., 1967), другие предвнимание рассматривают как автоматический процесс, который предшествует появлению непроизвольного внимания (Näätänen R., 1992).

5.4. НЕПРОИЗВОЛЬНОЕ ВНИМАНИЕ

Непроизвольное внимание относится к феномену переключения внимания на стимул, который ранее не привлекал внимания. Оно протекает автоматически и не требует специальных усилий. Основу непроизвольного внимания составляет *ориентировочный рефлекс (ОР)*. Его появление автоматически включает произвольное внимание, которое и обеспечивает дальнейшую и контролируемую обработку стимула.

Ориентировочный, или исследовательский, рефлекс был открыт И.П. Павловым и назван им *рефлексом «Что такое?»*. Он описал его как комплекс двигательных реакций (поворот головы, глаз, настораживание ушей) в направлении нового стимула. Ю. Конор-

ский (1970) этому комплексу соматических реакций дал название *рефлекса прицеливания*, назначение которого — обеспечить лучшее восприятие нового стимула.

Однако сначала наиболее подробно была исследована тормозная функция ОР, который всякий раз прерывал текущую деятельность собаки, подавлял ее условные рефлексы и вызывал общее торможение животного. Представление об ОР как о многокомпонентной реакции активации сложилось много позже, когда была создана и получила распространение техника полиграфической регистрации ЭЭГ, вегетативных и двигательных реакций человека и животных, хотя И.П. Павловым уже были получены первые данные о зависимости формирования условного рефлекса от наличия ориентировочного, который обеспечивал необходимую для обучения активацию мозга.

Е.Н. Соколов (1960), а затем Р. Линн (R. Lynn, 1966) описали систему компонентов ОР. На уровне неокортекса ОР представлен ЭЭГ-реакцией активации (блокадой альфа-ритма, усилением высокочастотных колебаний ЭЭГ), коррелирующей с ростом возбудимости, реактивности и лабильности у нейронов коры. К вегетативным компонентам ОР относят расширение зрачков, увеличение кожной проводимости, снижение ЧСС, изменение дыхания, рост дыхательной аритмии в частотном спектре ритмограммы сердца, расширение сосудов головы и сужение сосудов рук. В моторной сфере ориентировочный рефлекс, как уже отмечалось, представлен поворотом головы, движением глаз, настораживанием ушей в направлении нового стимула и увеличением мышечного тонуса, обеспечивающего повышенную готовность к моторным реакциям. Выделен сенсорный компонент ОР, который состоит в увеличении чувствительности анализатора и может быть измерен по субъективным ответам испытуемого.

Первоначально новый стимул вызывает генерализованный ОР, связанный с возбуждением ретикулярной формации ствола мозга. Он характеризуется ЭЭГ-активацией, которая охватывает всю кору в течение достаточно длительного времени (*тоническая форма* ОР, часто возникающая параллельно генерализованному ОР). *Генерализованный ориентировочный рефлекс* быстро угасает, обычно после 10–15 применений индифферентного стимула. Это позволяет выявить *локальный ориентировочный рефлекс*, который более устойчив к угасанию и требует 30 и более применений стимула. Его генерация связывают с активацией неспецифического таламуса. При локальном ОР реакция ЭЭГ-активации сохраняется в сенсорной коре, соответствующей модальности повторяемого раздражителя. Так, свет продолжает вызывать блокаду альфа-ритма, но только

в зрительной коре; звук — блокаду тау-ритма, регистрируемого от височной области; тактильное и проприоцептивное раздражение при пассивном подъеме пальца руки вызывает депрессию мю-ритма (роландического ритма) локально в сенсомоторной коре. Длительность реакции сокращается, она становится *фазической*, появляясь только на включение и выключение стимула (фазическая реакция пробуждения). Продолжая повторять стимул, можно добиться полного угасания ОР. Ориентировочный рефлекс с полным набором компонентов возникает не у всех испытуемых, что выражает их индивидуальные различия.

Отличительной особенностью ОР является его угасание, развивающееся с повторением стимула. Однако любое изменение в повторяющемся стимуле восстанавливает ОР. Оно может быть вызвано изменением модальности, интенсивности, пространственных и временных характеристик, включая длительность стимула и межстимульные интервалы. Изменения в сложных стимулах или в их комплексах, например, такие, как пропуск одного из его элементов или изменение их порядка, также восстанавливают ОР. Величина его восстановления пропорциональна числу одновременно измененных параметров и степени их изменения.

Специфическим стимулом, на который всякий раз возникает ОР, является его *абсолютная* или *относительная новизна*. Д. Берлайн (D. Berlyne) добавляет к факторам, вызывающим безусловный ОР, удивление, неопределенность, двусмысленность, сложность, необычность. Однако, по мнению Р. Линна (Lynn R., 1966), их также можно интерпретировать как разные формы новизны. Удивление может быть вызвано появлением чего-либо нового в последовательности стимулов, а другие качества могут быть связаны с появлением новизны в паттерне стимулов.

Таким образом, ОР, обладая свойством безусловного рефлекса, возникающего на новизну, вместе с тем обнаруживает сходство и с условным рефлексом. Оно проявляется в его способности к угасанию. Угасание — это особая форма обучения, получившая название *негативного научения*, ведущего к потере способности данного стимула вызывать ОР.

Для объяснения механизма появления качества новизны у стимула, вызывающего ОР и последующее его угасание в результате многократного повторения стимула, Е.Н. Соколовым (1963) была предложена теория «нервной модели стимула» (рис. 14). В его концепции ключевая роль принадлежит блоку нервной модели, которая формируется в мозге только за счет повторения стимула и без специального подкрепления. В ней отражаются все параметры повторяющегося стимула (3). *Нервная модель стимула* многомер-

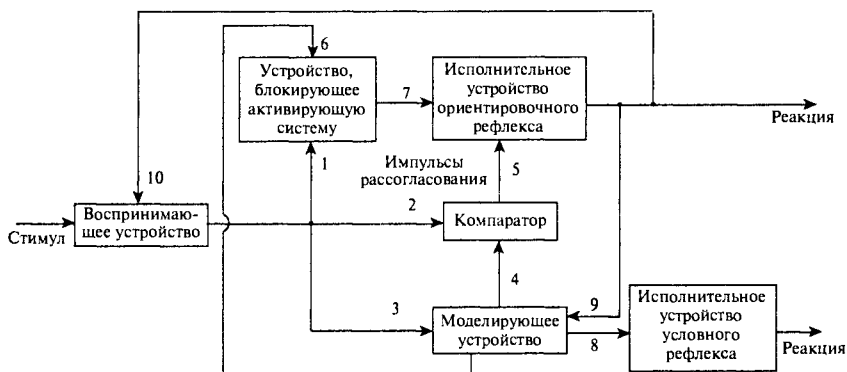


Рис. 14. Блок-схема Е.Н. Соколова, объясняющая формирование «нервной модели стимула» и появление ориентировочной реакции на «новизну». Объяснение в тексте.

на, что убедительно доказано во многих работах восстановлением ОР при изменении самых разных физических характеристик стимула. Другой ключевой структурой является наличие компаратора — устройства, выполняющего операцию сопоставления сформированной модели с сигналами сенсорной системы от предъявляемого раздражителя (2). При их несовпадении возникает сигнал рассогласования (5), активирующий исполнительное устройство ориентировочного рефлекса (7). Нервная модель стимула по мере формирования усиливает свои тормозные влияния на систему неспецифической активации в момент действия стимула, модель которого уже сформирована (6). При этом второй путь вызова ОР не работает, так как импульсы рассогласования отсутствуют. Появление ОР оказывает активирующее влияние на воспринимающее устройство (10). Предполагается, что при выработке условного рефлекса модель индифферентного стимула (будущего условного) связывается с исполнительным устройством условного рефлекса (8). Сигнал от сенсорной системы параллельно поступает к структурам, где формируется модель (3), на компаратор (2) и к неспецифической системе (1), где может развиваться привыкание — ослабление реакции активации.

Возникает вопрос: в каких структурах мозга может формироваться нервная модель стимула? Сначала Е.Н. Соколов указывал на роль коры в формировании энграмм стимулов. Однако после открытия О.С. Виноградовой (1975) в гиппокампе двух типов ней-

ронов, связанных с ОР, он стал подчеркивать роль гиппокампа в формировании нервной модели стимула. Нейроны В и Т в поле САЗ гиппокампа отвечают на новый стимул противоположными реакциями. Нейроны В возбуждаются, нейроны Т тормозятся. Но обе группы нейронов обнаруживают свойства ОР. Е.Н. Соколов предположил, что нервная модель стимула представлена параллельными матрицами потенцированных синапсов от корковых нейронов, избирательно отвечающих на физические свойства, конфигурацию сенсорного стимула, на нейронах новизны (В-нейроны) и тождества (Т-нейроны) гиппокампа. Реципрокные реакции нейронов новизны и тождества гиппокампа противоположно влияют на активирующую и инактивирующую системы мозга. Совместное действие обеих групп нейронов увеличивает отношение стимула к шуму, повышая тем самым надежность системы, детектирующей новизну. Реакция активации на новый раздражитель определяется возбуждением активирующей и торможением инактивирующей систем мозга. Привычный стимул перестает возбуждать активирующую систему и тормозит инактивирующую. Возникновение ОР на изменение привычной стимуляции объясняется тем, что оно активирует новые, еще не потенцированные (не подвергшиеся пластическим перестройкам) синапсы нейронов новизны и тождества в гиппокампе (Соколов Е.Н., 1995).

Процесс формирования нервной модели стимула отвечает всем критериям, предложенным М.И. Познером и К.Р. Снайдером для выделения автоматически протекающих процессов. Он характеризуется произвольностью и протекает без усилий, не осознается и не влияет на текущую деятельность. В процессе формирования модели информация обо всех физических свойствах стимула обрабатывается параллельно, без ограничений их количества. Это происходит и тогда, когда внимание субъекта отвлечено от стимула и направлено на какую-то деятельность. Операции сличения действующего раздражителя с моделями памяти также протекают автоматически. Таким образом, безусловный ОР — конечное звено серии операций, представляющих автоматическую обработку информации.

Концепция Е.Н. Соколова о нервной модели стимула и экспериментальные данные, подтверждающие ее, хорошо согласуются с теориями внимания — ранней и поздней селекции. Обе теории связывают начальный этап обработки сенсорной информации с параллельно и автоматически протекающими процессами. Их различает лишь представление об обработке семантической информации. По теории ранней селекции (фильтрации) семантическая информация требует произвольного внимания, в то время как тео-

рия поздней селекции допускает, что часть значимой семантической информации может обрабатываться автоматически.

Результаты опытов Е.Н. Соколова с изучением семантического поля ориентировочного рефлекса показывают, что анализ семантических связей также может осуществляться автоматически, на неосознаваемом уровне, и вызывать ОР, когда предъявляется слово, близкое по звучанию к угашенному, но сильно отличающееся от него по смыслу (Данилова Н.Н., Крылова А.Л., 1997).

Иное объяснение угасания ОР предложено Р. Томпсоном и др. (Thompson R. et al., 1973) в его двухпроцессной модели. В отличие от модели Е.Н. Соколова его модель построена на результатах изучения механизма привыкания безусловных рефлексов. Для этого в качестве объекта исследования он выбрал двигательную реакцию — рефлекс сгибания задней лапы у спинальной кошки в «остром эксперименте» (препарат с рассеченным спинным мозгом). Было показано, что рефлекс при многократном повторном вызове обнаруживает привыкание со всеми свойствами, характерными для угасания ОР. И этот процесс не требует участия головного мозга. С точки зрения Р. Томпсона, привыкание и растормаживание можно объяснить, не прибегая к концептам модели и компаратора. Он предположил, что величина реакции зависит от соотношения двух процессов: привыкания и сенситизации. Привыкание развивается в результате повторения стимула и ведет к уменьшению ответа, а сенситизация — к его увеличению. Сенситизация зависит от состояния организма, т.е. от уровня его активности. Оба процесса предполагаются независимыми (рис. 15). После первых стимулов сенситизация растет, затем постепенно падает, так как и у нее развивается привыкание. Второй процесс — привыкание — развивается более монотонно. Восстановление реакции на изменение стимула объясняют тем, что привыкание (ослабление) сенситизации еще не стало генерализованным, т.е. стимулы, сильно отличающиеся от повторяющегося, способны вызывать эффект сенситизации. Чем меньше общих путей проведения возбуждения для нового и старого стимулов, тем сильнее ответ на изменение.

Модель Р. Томпсона относится к одностадийным, так как привыкание реакции возникает на путях между стимулом и реакцией. Теория Е.Н. Соколова двухстадийна, она не только рассматривает пути между стимулом и реакцией, но и вводит дополнительные структуры (модель, компаратор). Уязвимым местом модели Р. Томпсона является то, что она была построена на данных о привыкании только одной реакции — двигательного рефлекса сгибания лапы. Кроме того, привыкание, исследованное Р. Томпсо-

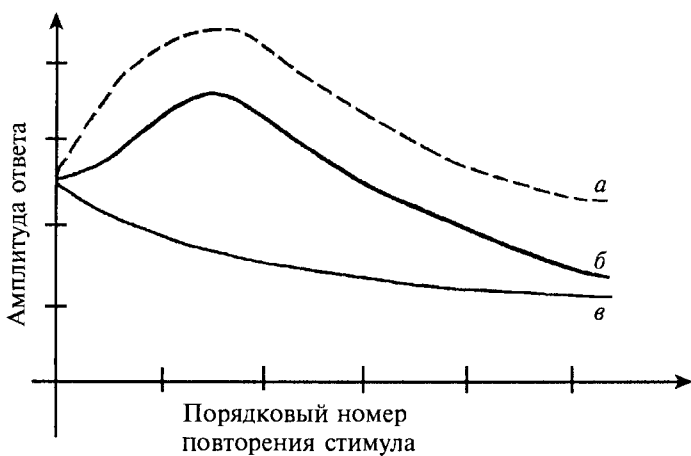


Рис. 15. Зависимость амплитуды сгибательного рефлекса от баланса процессов сенситизации и привыкания в ситуации повторения стимула (по R. Thompson et al., 1973).

а — сенситизация; *б* — экспериментальные данные; *в* — привыкание.

ном у декортицированного животного, развивалось крайне медленно по сравнению с быстрым привыканием компонентов ОР. Скорее всего, это два разных механизма, которые существуют параллельно. Быстрое привыкание (угасание ОР) требует сохранности головного мозга, медленное — может происходить у нейронов спинного мозга.

В теории А.С. Бернштейна (Bernstein A.S., 1969) о значимости стимула как главного фактора, определяющего появление ОР, модель Е.Н. Соколова дополняется еще одной стадией обработки информации, которая следует за операцией, выполняемой компаратором (трехстадийная модель). Это — стадия *оценки «значимости»* стимула. Факт, что восстановление ОР после его угасания происходит несимметрично на увеличение и уменьшение интенсивности стимула (более сильный раздражитель вызывает больший ориентировочный рефлекс), объясняется тем, что новый стимул большей интенсивности может указывать на опасность и поэтому является более значимым по сравнению с новым, но слабым стимулом. А. Бернштейн утверждает, что ОР — не столько реакция на новизну, сколько результат принятия решения о том, что полученная информация, возможно, будет полезной для субъекта.

Однако в модели Е.Н. Соколова значимость также является характеристикой, вызывающей ОР, и она представлена условным

ориентировочным рефлексом. Он показал, что придание раздражителю сигнального значения обычно с помощью инструкции или речевого подкрепления, требующих отвечать определенной реакцией на определенный стимул, восстанавливает или усиливает ОР на условный сигнал. Совпадение условного стимула с его моделью в этом случае вызывает не подавление ОР, а, наоборот, его усиление. И этот эффект сохраняется, пока условный рефлекс не достигнет стадии автоматизации.

5.5. ПОТЕНЦИАЛЫ, СВЯЗАННЫЕ С СОБЫТИЯМИ, КАК КОРРЕЛЯТЫ НЕПРОИЗВОЛЬНОГО ВНИМАНИЯ

Большой вклад в изучение автоматических процессов обработки информации внесли работы известного психофизиолога из Хельсинского университета Р. Наатанена и его сотрудников. Изучая потенциалы, связанные с событиями (ПСС) у человека в ситуациях привлечения и отвлечения внимания, он выявил специальную мозговую волну, названную *негативностью рассогласования (НР)*, характеризующую процессы предвнимания. Она выражает степень несовпадения девиантного стимула (редко повторяющегося) со следом в памяти от стандартного стимула (часто повторяющегося). При этом оба стимула следовали в случайном порядке и с короткими межстимульными интервалами (не более 10–14 с), а внимание испытуемого было направлено на чтение интересной книги (рис. 16). НР получают вычитанием: ПСС на девиантный стимул минус ПСС на стандартный стимул.

Регистрация магнитного эквивалента НР (НРм) на изменение звуковых стимулов позволяет определить локусы ее генерации в коре. По данным этих исследований, генератор частотной НРм находится в первичной слуховой коре, что доказывается инверсией ее полярности при перемещении регистрируемого электрода от передней к задней части сильвиевой (латеральной) борозды. Локализация генераторов НР в слуховой коре зависит от параметра, по которому осуществляется девиация, — интенсивности, длительности, частоты. Генераторы «частотной» НР в слуховой коре представлены тонопически. Это предполагает, что следы памяти для различных характеристик звука также должны иметь различную локализацию. НРм на изменение синусоидальных тонов, музыкальных аккордов и паттернов (последовательности звуков) по амплитуде и латенции не различались. Но локализация их генераторов была неодинаковой. НРм на изменение частоты одного из компонентов аккорда или временного паттерна генерируется в верхневисочной слуховой коре медиальнее НРм,

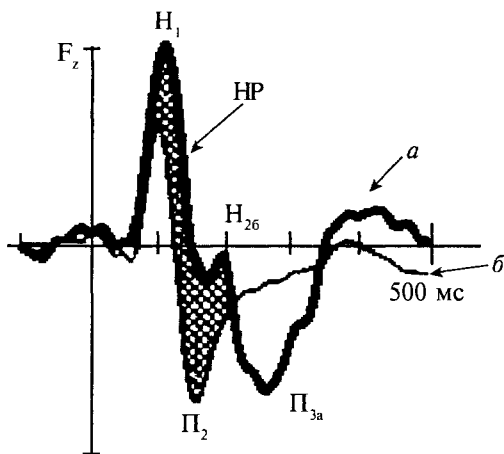


Рис. 16. Типичные компоненты ПСС, полученные на стандартный (600 Гц) и девиантный (660 Гц) стимулы при игнорировании звуковых тонов. Стимулы длительностью 100 мс предъявлялись с постоянным интервалом 1 с. Во время опыта испытуемый читал книгу.

a — ПСС на девиантный стимул; *b* — то же на стандартный стимул; Н — негативное отклонение; П — позитивное; НР — негативность рассогласования; H_1 , H_{26} , P_2 , P_{3a} — другие компоненты ПСС; F_z — фронтально-центральное отведение (адаптировано по М. Tervaniemi, 1997).

вызываемой идентичными изменениями частоты простого звукового тона. Это означает, что следы памяти для простых и сложных звуков также локализованы в различных участках слуховой коры. Генератор НРм на изменение фонем локализован в обоих полушариях кпереди от генератора НРм на изменение аккорда. Недавно МЭГ исследования подтвердили специализацию полушарий. НРм была более выражена в левом полушарии на изменение фонем и в правом — на изменение синусоидальных тонов. По-видимому, следы для фонетических стандартов также локализованы в левом полушарии. НР отражает точность, с которой мозг выделяет и фиксирует в сенсорной памяти физические характеристики сенсорных стимулов.

Между процессами предвнимания (НР) и способностью субъекта различать сенсорные стимулы существует тесная взаимосвязь. Чем ниже субъективный различительный порог, определяемый по реакции нажима на ключ при появлении девиантного стимула, тем большую амплитуду НР вызывает девиантный стимул, когда внимание субъекта направлено не на стимулы, а на чтение интересной книги (рис. 17).

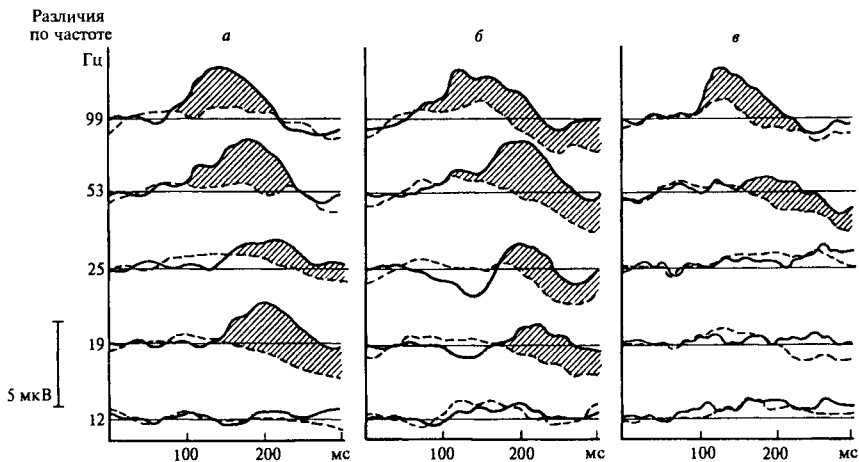


Рис. 17. Групповые ПСС (F_z) на стандартный (пунктир) и девиантные (сплошная линия) стимулы у испытуемых с хорошей (а), средней (б) и плохой (в) способностью к различению звуковых тонов по частоте. Стандартный стимул — 698 Гц, девиантные стимулы в разных сериях отличались от стандартного на величины, которые показаны цифрами слева (по R. Näätänen, 1992).

Показано также влияние тренировки различительной способности человека на амплитуду НР (Teivaniemi M., 1997). У тех лиц, которые с самого начала опытов обнаружили низкий субъективный различительный порог (точность попадания в трех сериях опыта 93; 91 и 88%), НР в условиях игнорирования стимулов уже с самого начала имела большую амплитуду и по мере проведения серий экспериментов не увеличивалась. У лиц, у которых тренировка снижала порог различения частоты звуковых тонов (точность попадания 39; 58 и 70%), амплитуда НР росла параллельно улучшению различения стимулов. На рис. 18 представлены результаты трех серий экспериментов у двух групп испытуемых, у которых пороги различения в ходе тренировки снижались (а) и у которых наблюдалось хорошее различение, но без улучшения (б). НР возникала на изменение одного компонента в сложном звуковом паттерне (последовательности из 8 звуковых тонов длительностью 50 мс каждый). Этот компонент в девиантном и стандартном стимуле соответственно составлял 665 и 650 Гц. Различительный порог определяли после каждого опыта, проводимого для выявления НР.

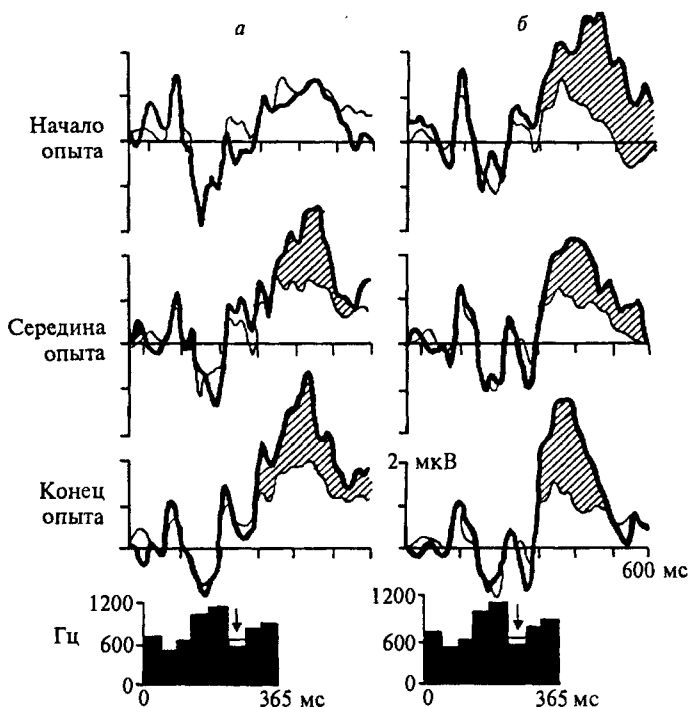


Рис. 18. Влияние тренировки испытуемых различать звуковые последовательности на НР. ПСС на стандартный (тонкая линия) и девиантный (толстая линия) стимулы в виде сложных звуковых паттернов — последовательности звуковых тонов у двух групп испытуемых в ситуации, когда они читали книгу. Девиантный стимул отличался от стандартного лишь одним компонентом: тон 650 Гц был заменен на 665 Гц (отмечено стрелкой). Видно, что в группе *а* по мере проведения серий сначала появляется, а затем увеличивается НР. Параллельно этому улучшается и способность испытуемых различать данные стимулы при тестировании после основных опытов. В группе *б* динамика НР, с самого начала имевшая большую амплитуду, отсутствует.

а — группа испытуемых, у которых улучшалась способность различать стимулы в ходе тренировки; *б* — группа испытуемых с хорошим различением стимулов (по М. Tervaniemi, 1997).

НР не зависит ни от внимания, ни от значимости стимула, но увеличивается после активации (например, при быстром чтении) или под влиянием приема фармакологических стимуляторов. Выделяют два компонента НР: модально-специфический, генератор которого представлен вертикально ориентированным диполем в

слуховой коре, и фронтальный, предположительно возникающий после модально-специфической НР.

НР и волна H_1 , хотя и совпадают по латенции и полярности, отражают разные процессы. Волна H_1 увеличивается с привлечением внимания к стимулу. Она имеет максимальную амплитуду на первый стимул и с его повторением уменьшается. Амплитуда H_1 растет с увеличением интенсивности стимула. Р. Наатанен полагает, что H_1 отражает осознание субъектом наличия стимула при отсутствии знания о том, что это за стимул, тогда как НР отражает несовпадение девиантного стимула со следом памяти от стандартного стимула. Операция сравнения протекает автоматически и не требует осознания, что подтверждается появлением НР на подпороговые, но близкие к порогу стимулы. НР рассматривается как начальная фаза обработки информации (фаза предвнимания), которая может сопровождаться фазой произвольного внимания, направленного на девиантный стимул. Фаза произвольного внимания, по мнению Р. Наатанена и его коллег, в экспериментах с odd-boll-парадигмой представлена волной H_{26} , которая может сочетаться с появлением вегетативных компонентов ОР.

Когда НР появляется в ответ на девиантный стимул, сильно отличающийся от стандарта, она часто сопровождается последовательностью из трех компонентов: $H_{26} - P_{3a} -$ медленная волна. Последняя представлена поздней позитивностью в теменной области и поздней негативностью, параллельно возникающей во фронтальной коре. Наиболее устойчив и чаще возникает комплекс $H_{26} - P_{3a}$ (см. рис. 16).

Чем больше амплитуда НР, тем больше волна H_{26} . При сравнении разных модальностей волна H_{26} характеризуется модально-специфическим распределением по коре и не реагирует на значимость. Волну P_{3a} связывают с осознанием отличия девиантного стимула от стандарта. Поздняя позитивность с латенцией 400–500 мс в теменной области и параллельно появляющаяся медленная фронтальная негативность отражают оценку значимости стимула, что требует произвольного внимания. Таким образом, в экспериментах с odd-boll-парадигмой НР является неосознанной детекцией девиантного стимула, инициирующей последовательность мозговых операций, которые и приводят к осознанному различению стимулов.

Генерация сенсорно-специфической НР имеет очевидное сходство с процессом рассогласования в модели Е.Н. Соколова. Однако их принципиально различает то, что НР возникает в условиях предъявления стимулов с короткими интервалами и не обязательно переходит в ОР, тогда как в модели Е.Н. Соколова рассогласо-

вание следа стимула, формируемого в результате его повторения с относительно большими временными интервалами, и нового раздражителя инициирует появление ОР. Генерация ОР на основе НР и в результате изменения повторяющегося стимула при длительных межстимульных интервалах имеет разные механизмы. Классический ОР связан с долгоживущим следом памяти (десятки секунд). В составе ПСС он представлен неспецифическим компонентом Н₁. М. Фербатен с сотрудниками (Verbaten M. et al., 1986), применяя метод выделения одиночных ПСС, показали, что неспецифическая часть волны Н₁ изменяется параллельно реакции кожной проводимости — одного из компонентов ОР. Обе реакции угасают и восстанавливаются на новый стимул. Таким образом, сигналы рассогласования возникают по крайней мере на основе двух типов следов памяти: с короткой жизнью (не более 20 с) и долгоживущего. В первом случае они представляют начальную фазу формирования ориентировочного рефлекса, во втором — вызывают его целиком.

5.6. ПРОИЗВОЛЬНОЕ ВНИМАНИЕ

Произвольное внимание относится к контролируемым и осознаваемым процессам. Оно обладает ограниченной пропускной способностью и поэтому обеспечивает не параллельную, а последовательную обработку информации. Эффект интерференции произвольного внимания с текущей психической деятельностью является следствием конкуренции двух задач, которые могут решаться только последовательно. Непременной характеристикой произвольного внимания является усилие (effort), направленное на выделение и обработку той информации, которая диктуется целью, задачей, в частности содержащейся в инструкции. В психологических теориях внимания ранней и поздней селекции произвольное внимание представлено на этапе после автоматических процессов обработки информации, на уровне фильтра (воронки), который и символизирует ограниченность ресурсов произвольного внимания. Контролируемое произвольное внимание определяет приоритеты в последовательной обработке информации.

Новые идеи в психологические теории внимания были внесены Д. Канеманом (Kahneman D., 1973), впервые связавшим ответственное усилие с активацией организма. В его модели внимание регулирует ресурсы, которые понимаются как недифференцированные энергетические активационные возможности организма. Их взаимосвязь на рис. 19 показана волнистой линией внутри *блока активации*, символизирующей определенный параллелизм в из-



Рис. 19. Модель внимания (недифференцированных ресурсов) Д. Канемана. В овалах обозначены факторы, расходующие ресурсы внимания. В прямоугольниках содержатся комментарии.

менениях общей активации и той, которая может быть использована произвольным и непроизвольным вниманием. Ограниченность ресурсов внимания как части от общей активации показана сплошной горизонтальной линией в блоке активации. Изменение общей активации сопровождается соответствующими изменениями энергетических ресурсов, доступных вниманию. Общая активация организма зависит от многих факторов: эмоций (тревога, страх, гнев и др.), мышечного напряжения, сенсорных воздействий, мотивации и др. (стрелка вверх). Но главная детерминанта активации —

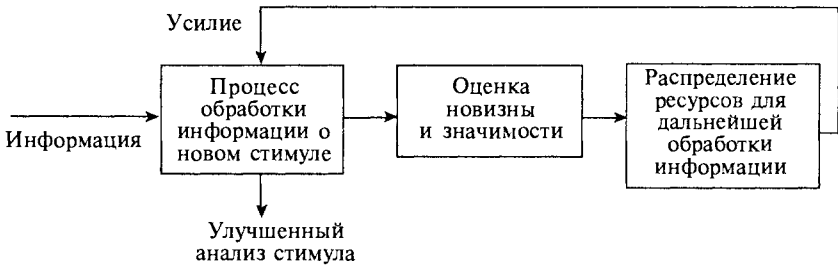


Рис. 20. Модель обработки информации во время ориентировочного рефлекса, включающая оценку значимости и обратную связь, инициирующую усиление для дополнительного сенсорного анализа сигнала (по D. Kahneman, 1973).

это оценка субъектом требований, предъявляемых к энергетическим ресурсам выполняемой деятельностью. Она показана стрелкой к блоку активации от системы оценки. Центральным в модели является блок *распределения ресурсов*. Их распределение зависит от соотношения сигналов, поступающих от четырех блоков, потребляющих ресурсы. Текущие побуждения, намерения (мотивация) определяют направленность произвольного внимания и потребляют соответствующие энергетические ресурсы. Постоянно действующие факторы — значимые и новые стимулы — вызывают произвольное внимание и соответствующие затраты ресурсов. Оценка требований, предъявляемых деятельностью к ресурсам внимания, наиболее сильно влияет на их распределение. Кроме того, существует отрицательное влияние стресса, потребляющего много ресурсов и при этом дезорганизирующего внимание. Низкая мотивация привлекает недостаточное количество ресурсов, что снижает эффективность деятельности. Оба эффекта показаны стрелкой от блока активации к центральному блоку. Отношения между эффективностью деятельности и вниманием представлены законом Йеркса—Додсона. Оптимальное выполнение задания требует определенного количества внимания (усилия). Разные виды деятельности потребляют разное количество внимания. При превышении допустимого уровня ресурсов суммарным запросом часть видов деятельности прекращается (показано столбиками внизу). При выполнении каждой задачи используется вход от системы ресурсов (пунктир).

В своей модели, представляющей процессы обработки информации во время безусловного ориентировочного рефлекса, Д. Канеман рассматривает факторы новизны и значимости как главные

источники ОР, разделяя тем самым точку зрения Е.Н. Соколова и А.С. Бернштейна (рис. 20). Вместе с тем Д. Канеман делает следующий шаг в развитии концепции ОР. По его мнению, важной составляющей ОР является короткоживущее усилие, направленное на обработку и анализ каждого нового стимула. Если результаты предварительного анализа стимула, выполненного с помощью ОР, оказываются в конфликте с ожиданиями (блок оценки новизны и значимости), выделяются дополнительные ресурсы для более детального анализа этого нового стимула.

Концепцию Д. Канемана отличают три важных положения, определяющие взаимоотношения ОР и произвольного внимания:

- ОР выполняет функцию запуска произвольного внимания (усилия);
- обращение произвольного внимания на новый стимул возникает ступенчато и рекурсивно, после того как стимул уже вызвал ОР;
- реакция расширения зрачка и возрастание кожной проводимости рассматриваются как объективные показатели произвольного внимания (усилия).

Почти одновременно с появлением концепции внимания Д. Канемана проблема взаимоотношений ОР и произвольного внимания стала предметом анализа в работах К. Прибрама (К. Pribram) и его коллег, предложивших свою теорию «Arousal, усилие и активация» (Pribram K., McGuinness D., 1975). Значение их работ состоит в том, что они предприняли попытку уйти от одномерной концепции активации, выделив в ней три подсистемы. В отличие от Д. Канемана, который использовал термины «arousal», «усилие» и «внимание» как синонимы, К. Прибрам и Д. МакГинес полагают, что arousal — это тот вид внимания, который относится к неконтролируемым процессам. Он представляет первый этап обработки сенсорной информации и отражает регистрацию в сознании появления стимула. Arousal эквивалентна павловскому рефлексу «Что такое?». Для обозначения реакции «Что следует делать?», которая И.П. Павловым только была упомянута, они предложили термин «активация», понимая ее как механизм внимания, контролирующей тоническую готовность к ответу. Согласно их точке зрения, вход (стимул) и выход (реакция) обычно связываются рефлекторным путем, если в эту цепь не вклинивается третий механизм — произвольное внимание. Оно направлено на координацию входа с выходом, т.е. arousal с активацией. Существует аналогия между arousal, усилием и активацией, предложенная этими авторами, с одной стороны, и процессами кодирования сенсорной информации, принятием решения и организацией ответа — с другой.

5.7. ПОТЕНЦИАЛЫ, СВЯЗАННЫЕ С СОБЫТИЯМИ, КАК КОРРЕЛЯТЫ ПРОИЗВОЛЬНОГО ВНИМАНИЯ

Исследуя влияние произвольного внимания на ПСС в экспериментах с высоковероятным предъявлением стандартного стимула и низковероятным — девиантного, отличающегося от стандарта одним или несколькими физическими параметрами, Р. Наатанен (1992) выделил особый потенциал, названный им *процессной негативностью* (ПН), который коррелировал с произвольным вниманием. Он установил, что, после того как девиантный стимул становится релевантным (испытуемый должен на него реагировать, например, считать), он вызывает ПН, которая появляется в виде негативной волны; ее латентность и длительность зависят от степени различия релевантного стимула от нерелевантного (стандарта). ПН получают вычитанием: ПСС на релевантный стимул минус ПСС на тот же стимул, полученный в другом опыте, когда внимание субъекта отвлечено от стимула и направлено на чтение интересной книги или на компьютерную игру.

Различают два компонента ПН: ранний — сенсорно-специфический и поздний, связанный с фронтальными областями коры. *Ранняя ПН* на звуковые стимулы генерируется в слуховой (височной) коре, и ее латентный период может быть очень коротким (до 50 мс), что указывает на ее связь с сенсорной системой. ПН следует отличать от H_1 , так как они часто совпадают по латенции. Это можно наблюдать при очень коротких межстимульных интервалах (МСИ). Так, при МСИ 800 мс пиковая латенция ПН — около 70 мс, а при более коротких интервалах (250 мс) она еще меньше, что приводит к ее наложению на компонент H_1 . ПН отличается от H_1 отсутствием инверсии полярности относительно мастоидов, которая характерна для H_1 .

Чем больше отличается релевантный стимул от нерелевантного, тем раньше начинается и завершается ранняя ПН. Чем ближе стимул к релевантному, тем больше амплитуда ПН. Самая большая ПН возникает на стимул, который опознается как релевантный.

Поздняя ПН регистрируется от фронтальных областей коры. Она увеличивается с трудностью задачи опознания. Разрушение дорзолатеральной префронтальной коры устраняет ее.

Объясняя механизм генерации ПН, Р. Наатанен (1992) вводит понятие «след селективного внимания», который под контролем произвольного внимания удерживается в рабочей памяти в активном состоянии. «След селективного внимания» представляет собой механизм опознания значимого стимула. Раннюю ПН он связывает с завершением процесса сличения действующего стимула с этим

следом. Сам же процесс сличения протекает автоматически и не требует усилий. Поздняя ПН отражает произвольное внимание, направленное на дальнейшую обработку в рабочей памяти стимула, опознанного как релевантный и значимый стимул.

Суммируя литературные и собственные данные, Е.Н. Соколов (1997) выделяет два типа энграмм, с которыми связано появление двух типов ориентировочных реакций: безусловного и условного ОР. Энграммы одного типа представлены матрицами потенцированных синапсов на *нейронах новизны*, другого типа — на *нейронах тождества* гиппокампа. Предполагается, что в случае возникновения безусловного ОР речь идет о несовпадении сигналов, поступающих от нейронов-детекторов признаков, возбуждаемых действующим стимулом, с энграммой в виде матрицы потенцированных синапсов на нейронах новизны. Появление условного ОР определяется совпадением сенсорного стимула с энграммой — потенцированными синапсами на нейронах гиппокампа от единиц долговременной памяти (на нейронах тождества).

Условный ОР возникает на импульсы согласования при совпадении стимула с шаблоном, произвольно извлекаемым из долговременной памяти в рабочую, в которой он удерживается в активном состоянии. В этот процесс вовлекаются структуры гиппокампа — префронтальная кора. В ПСС сигналы согласования или совпадения представлены ПН. Сигнал совпадения (реакция нейронов тождества) достигает активирующей системы и вызывает появление условного ОР (один из видов произвольного внимания), направленного на обработку значимого стимула. В случае несовпадения стимула с шаблоном, извлеченным из долговременной памяти, нейроны тождества реагируют торможением и условный ОР не появляется. При этом те же стимулы могут вызывать безусловный ОР за счет реакции нейронов новизны, сигналы которых достигают активирующей системы мозга.

Когда импульсы рассогласования возникают при несовпадении стимула с *коротко живущей энграммой*, появляется НР — показатель автоматического различения на уровне предвнимания. НР — начальная фаза в цепочке когнитивных операций, запускающей безусловный ориентировочный рефлекс на новизну.

5.8. ВНИМАНИЕ, АКТИВАЦИЯ, ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ, БОДРСТВОВАНИЕ

С точки зрения физиологических механизмов внимание может быть сопоставлено с *реакцией активации*. Термин «реакция активации» был введен после открытия в 1949 г. Г. Мэгуном и Дж. Мо-

руцци (Н. Magoun, G. Moruzzi) в среднем мозге ретикулярной формации (неспецифической системы), регулирующей уровень активности коры больших полушарий и мозга в целом. Реакция активации означает увеличение возбудимости, лабильности и реактивности тех нервных структур, в которых она представлена. Ее можно вызвать сенсорными раздражениями или электрической стимуляцией ретикулярной формации. Появление реакции активации отражается в смене паттерна электрической активности мозга. Ее структура зависит от фоновой ЭЭГ. В условиях сна реакция активации означает переход от глубоких стадий сна к поверхностным или полное пробуждение от сна (реакция arousal). Поэтому термины «активация» и «arousal» часто употребляют как синонимы. В условиях спокойного бодрствования реакция активации представлена блокадой (десинхронизацией) альфа-ритма и/или усилением бета- и гамма-колебаний. Реакция активации многокомпонентна, она включает, помимо электроэнцефалографических, также вегетативные, моторные, биохимические и другие изменения.

Локальная активация, охватывающая ограниченные зоны мозга, определяет селективный, избирательный характер внимания. В случае, когда активация становится генерализованной и охватывает мозг в целом, говорят об изменении *уровня активации*, или *функционального состояния*. Последнее определяют как фоновую активность нервных центров, при которой реализуется та или иная конкретная деятельность человека. Поведенческим выражением функционального состояния является *уровень бодрствования* (Блок В., 1970). Шкала уровней бодрствования, от глубокого сна до крайнего возбуждения, представляет интенсивную характеристику поведения. Чтобы понять, как возникает селективная активация в мозге, создающая физиологическую основу произвольного и непроизвольного внимания, необходимо детально рассмотреть структуру и функции так называемой модулирующей системы мозга, объединяющей как активирующие, так и инактивирующие мозговые центры.

5.9. МОДУЛИРУЮЩАЯ СИСТЕМА МОЗГА

Модулирующая система мозга реализует свои функции через особый класс функциональных систем, регулирующих процессы активации в составе различных видов деятельности. Она регулирует цикл бодрствование — сон, стадии и фазы сна, уровни и специфику функциональных состояний во время бодрствования, а также процессы внимания благодаря ее способности создавать как

локальные, так и генерализованные эффекты активации и инактивации в нервной системе.

Модулирующая система мозга представлена многими активирующими и инактивирующими структурами, находящимися в сложных взаимоотношениях друг с другом и локализованными на разных уровнях ЦНС. Среди них выделяют неспецифическую систему (ретикулярную формацию) среднего мозга, которая регулирует состояние и вызывает генерализованные и тонические реакции активации, а также активирующую—инактивирующую систему неспецифического таламуса, причастную к возникновению локальных и фазических реакций активации. К структурам с тормозными функциями относят синхронизирующий центр Морuzzi в срединной части варолиевого моста ствола мозга, преоптическую область латерального гипоталамуса. Тормозные функции выявлены и у фронтальной коры. Важную роль в регуляции цикла бодрствование—сон, формировании парадоксального сна с быстрыми движениями глаз (REM sleep), а также ортодоксального сна (NREM sleep) играет комплекс синего пятна (locus coeruleus) и ядер шва (n.garhe). Синее пятно — скопление нейронов в покрышке ствола мозга, в котором осуществляется синтез НА. Последний в составе переднемозгового пучка доставляется в кору и передний мозг. Ядра шва, локализованные в средней части продолговатого мозга, моста и среднего мозга, являются центром синтеза серотонина, который по системе длинных волокон достигает многих структур мозга: коры, латерального гипоталамуса, гиппокампа и др.

5.9.1. Гетерогенность модулирующей системы

Ранее предполагалось, что по динамике любой из физиологических реакций (ЭЭГ, ЭМГ, диаметр зрачка, кожное сопротивление, ЧСС), испытывающих влияние неспецифической системы, можно предсказать изменение всех остальных реакций. Такой подход основывался на концепции Д. Линдсли (D. Lindsley) о единстве и синергизме влияний от восходящих и нисходящих неспецифических систем мозга, обуславливающих параллелизм всех электроэнцефалографических, вегетативных и двигательных реакций. Предполагалось, что активация в ЭЭГ (проявление действия восходящей активирующей неспецифической системы) развивается параллельно эффектам нисходящей неспецифической системы в виде соматических и вегетативных реакций (изменения тонуса мышц, движения глаз, изменения частоты дыхания и сердцебиения, КГР, изменения диаметра сосудов). Однако в дальнейшем

между ними были найдены очень низкие коэффициенты корреляции. На основе обзора литературных данных Р. Лазарус (R. Lazarus) приходит к выводу, что максимальные значения коэффициентов корреляции не превышали 0,5.

Кроме того, при определенных условиях была обнаружена диссоциация между поведенческой и электроэнцефалографической активациями. Так, введение атропина собаке вызывало ЭЭГ-картину медленного сна, при этом животное поведенчески продолжало бодрствовать. Аналогичные данные были получены и на кошках. С помощью физостигмина у них можно было вызвать активацию на ЭЭГ, но поведенчески животное могло находиться в состоянии дремоты. Дж. Моруцци показал, что если перерезать ствол мозга выше варолиевого моста, но ниже ретикулярной формации, то в результате прерывания синхронизирующих влияний, поступающих из него в кору, в ЭЭГ развивается десинхронизация. В это время животное может спать.

Более того, в 1957 г. Дж. Лейси (J. Lacey) впервые обнаружил реципрокные отношения между вегетативными и электроэнцефалографическими показателями активации. В его опытах появление депрессии альфа-ритма сочеталось не с ростом ЧСС, а с ее снижением. Этот комплекс реакций в дальнейшем был связан с ориентировочным рефлексом. Полученные данные легли в основу концепции Дж. Лейси о «дирекционной фракционности активации», согласно которой неспецифическая активация мозга обеспечивается несколькими подсистемами активации. Каждая из них проявляется в своих вегетативных, моторных и электроэнцефалографических реакциях.

П.К. Анохину принадлежит концепция «специфичности неспецифической активации». Она утверждает, что каждый тип мотивации обеспечивается возбуждением собственной неспецифической активирующей системы, обладающей особой химической специфичностью. В опытах на кроликах он выделил и описал различные паттерны ЭЭГ для оборонительных, пищевых и ориентировочных мотивационных состояний. Применяя различные фармакологические вещества, он продемонстрировал возможность избирательной блокады каждого из них. На необходимость выделять две системы активации — лимбическую и ретикулярную формации с их относительным антагонизмом — указывал А. Роуттенберг (Routtenberg A.). По его мнению, активирующая ретикулярная формация обеспечивает энергетическую базу исполнения реакций, тогда как лимбическая система связана с подготовительными фазами поведения и преимущественно имеет отношение к вегетативной активации.

5.9.2. Субсистемы активации

Изучение биохимических основ активационных процессов в мозге и роли в этом основных медиаторов позволяет выделять три главные системы активации, причастные к регуляции уровня бодрствования и реакции активации. Это стволово-таламо-кортикальная система, базальная холинергическая система переднего мозга и каудо-таламо-кортикальная система.

5.9.2.1. Стволово-таламо-кортикальная система

Открытие Г. Мэгуном и Дж. Морucci в 1949 г. в среднем мозге неспецифической, ретикулярной формации (РФ) сыграло огромную роль в раскрытии механизмов реакции активации. В опытах с электрической стимуляцией РФ и отключением ее хирургическими и фармакологическими методами они установили, что уровень активности коры больших полушарий находится под непрерывным контролем ретикулярной формации. Высокочастотная электрическая стимуляция РФ пробуждает животное от сна и поддерживает его бодрствование. У бодрствующей обезьяны электрическое раздражение РФ сокращает время реакции на сигнальный стимул и уменьшает дифференцировочный временной порог — критический интервал различения следующих друг за другом вспышек света. Противоположный успокаивающий эффект имеет электрическая стимуляция на низкой частоте. Перерезка ствола мозга, отсекающая активирующую РФ (препарат *cevea isolé*), вызывала на ЭЭГ картину сна, характерную для спящего животного.

РФ долгое время рассматривалась как главная система активации с восходящими проекциями, облегчающими сенсорные процессы, и нисходящими путями, облегчающими моторную активность. Позже неспецифическая система активации была найдена в таламусе. Для изучения ее функций Г. Джаспер (H. Jasper) использовал *реакцию вовлечения* (*recruiting response*). Эта реакция возникает в ответ на ритмическую электрическую стимуляцию неспецифических ядер таламуса и состоит в воспроизведении биопотенциалами коры ритма электрического раздражения. Реакция вовлечения использовалась для моделирования ЭЭГ медленноволнового сна. Применение сенсорных раздражителей разной модальности на этом фоне вызывало блокаду волн вовлечения, что рассматривалось как аналог реакции активации. На такой модели впервые было показано существование локальных реакций активации, они были модально-специфичны и возникали в коре того анали-

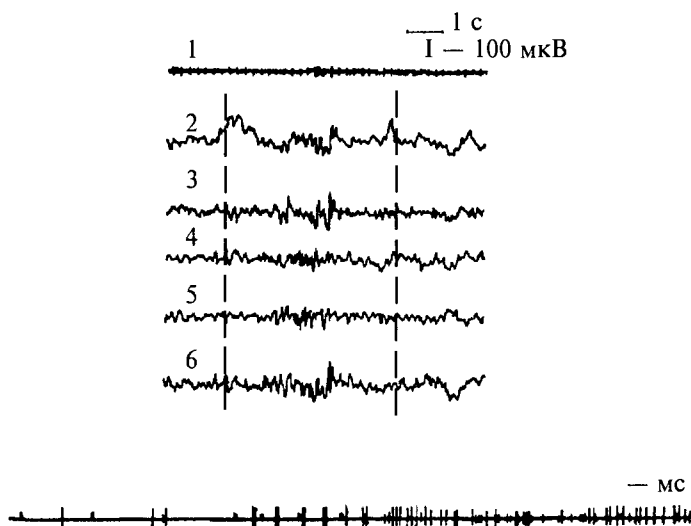


Рис. 21. Параллельное возникновение реакций активации и инактивации в суммарной электрической активности мозга кролика и у двух нейронов неспецифического таламуса.

Суммарная электрическая активность регистрировалась от дорзального гиппокампа (2), неспецифического таламуса (3), ретикулярной формации среднего мозга (4), зрительной (5) и лобной (6) коры; 1 — запись ЭМГ. Запись нейронной активности (внизу) по времени совпадает с участком суммарной активности мозга, выделенным двумя пунктирными линиями. Виден переход нейронов от пачечной активности к одиночным разрядам, совпадающий с активацией в суммарной активности мозга (после спонтанного движения) (по Н.Н. Даниловой, 1985).

затора, для которого модальность сенсорного стимула была адекватной. В 1955 г. Джаспер изложил свою теорию о *диффузно-проекционной таламической системе*, согласно которой неспецифические ядра таламуса через линии своих проекций на кору вызывают на ЭЭГ реакцию десинхронизации — разрушение регулярной медленноволновой активности.

Таламическое происхождение реакций активации в коре в дальнейшем получило подтверждение при параллельной регистрации ЭЭГ коры и нейронной активности неспецифических ядер таламуса. Показано, что сенсорные раздражения (звуковое, кожное и др.) вызывают у нейронов неспецифического таламуса реакцию десинхронизации в виде разрушения пачек спайков и замены их одиночными потенциалами действия (ПД) (Данилова Н.Н., 1968, 1985). Нейронная таламическая реакция десинхронизации соответствует появлению на ЭЭГ реакции активации, которая выглядит

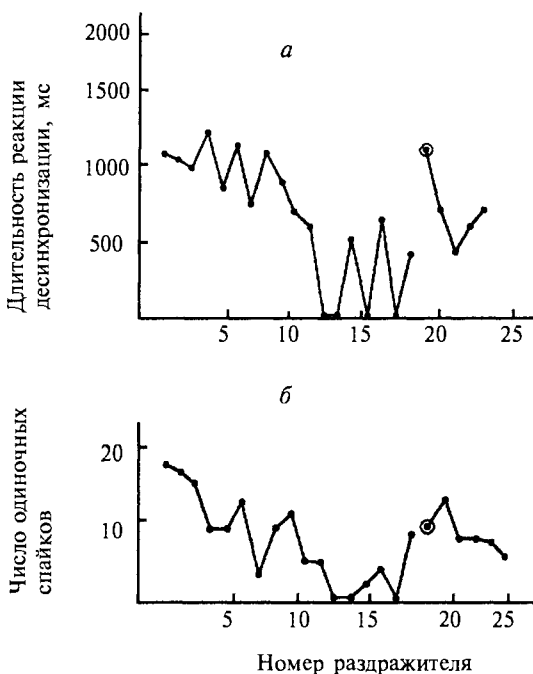


Рис. 22. Угасание и растормаживание реакции активации у нейронов неспецифического таламуса, измеренной по длительности десинхронизации пачечной активности (*а*) и сумме одиночных ПД (*б*). Реакция вызывалась звуковыми щелчками (10/с). Кругом отмечен экстрараздражитель (звуковые щелчки 4/с).

как блокада медленных ритмов ЭЭГ или появление гиппокампального тета-ритма. На рис. 21 показана связь импульсной активности двух нейронов таламуса с электрической активностью коры и подкорковых структур у кролика. Видны усиление пачечной активности нейронов во время медленных волн и замена их одиночными спайками во время реакции ЭЭГ-активации.

Реакция десинхронизации нейронов неспецифического таламуса обладает свойствами ОР. С повторением стимула она ослабевает и восстанавливается после экстрараздражителя. Рис. 22 демонстрирует динамику одного из таких нейронов, реакция которого оценивалась по продолжительности нейронной реакции десинхронизации и по частоте одиночных спайков во время нее.

Таламическая неспецифическая система определяет появление в коре *локальных форм активации*. Из-за стратегической позиции одного из ядер неспецифического таламуса — ретикулярного ядра

(n.Ret) — предполагают его ключевую роль в происхождении локальной активации; оно является воротами для сенсорной информации, поступающей в кору. Однако ретикулярное ядро не имеет прямого выхода на кору. Вместе с тем оно получает входы от коры, ствола мозга, а также от всех других ядер таламуса. При этом его собственный выход может выборочно тормозить или не тормозить те или другие специфические ядра таламуса. Это единственное ядро, которое не имеет своих проекций в коре, и единственное ядро с тормозным выходом, по-видимому, выполняющее функцию внутриталамического регулятора.

Кроме того, возможно, что это ядро через неспецифический таламус регулирует паттерны активации, необходимые для произвольных движений. Ретикулярное ядро находится под контролем РФ, которая может перекрывать селективное торможение, создаваемое n.Ret, и запускать генерализованный ОР.

В работах норвежских исследователей из Гетеборгского университета (Осло) П. Андерсена (P. Anderssen) с сотрудниками была изучена роль нейронов специфических ядер таламуса в происхождении локальных корковых реакций активации и инактивации. Они показали таламическое происхождение сонных и барбитуровых веретен коры и определили размеры участков коры и таламуса, образующих линии проекции, по которым из таламуса распространяются на кору синхронизирующие и десинхронизирующие влияния. Двигая один из подкорковых электродов, они определяли корреляцию электрической активности обеих структур. Высокая корреляция была найдена между корковыми и таламическими волнами для всех специфических ядер таламуса (латерального и медиального коленчатых тел, вентро-базального комплекса). Участки с высокой корреляцией в коре имели площадь диаметром 0,8 мм, в таламусе — 100–150 мкм. На основании расчета исследователи предположили, что в специфическом таламусе существует около 25000–30000 *локальных пейсмекеров медленноволновой активности*, что совпадает с предполагаемым количеством колонок в коре одного полушария кошки. Согласно их *теории локальных пейсмекеров специфического таламуса* каждый из таких пейсмекеров контролирует одну из корковых колонок через те же нейроны, которые передают в кору специфическую информацию. В зависимости от режима работы локального пейсмекера (одиночные спайки или пачечные разряды) в кору локально приходят либо активирующие, либо тормозные посылки.

Генерализованная активация охватывает обширные зоны коры. Ее происхождение связывают с функцией РФ ствола мозга. Генерализованная активация более длительна и быстрее угасает по срав-

нению с локальной активацией таламического происхождения. Принято считать, что функция стволовой неспецифической системы состоит в поддержании в мозге определенного функционального состояния, тогда как неспецифическая система в неспецифических и специфических ядрах таламуса связана с селективным вниманием.

Как показало изучение биохимических основ ЭЭГ-реакции активации, кора получает широкие проекции от четырех основных медиаторных систем — ДА-ергической, НА-ергической, серотонинергической и холинергической, однако только последняя причастна к ее активации. Кортикальная активация, вызванная электрической стимуляцией РФ ствола, сопровождается высвобождением ацетилхолина (АХ) в коре, т.е. РФ действует на кору через холинергические афференты. Конечное звено корковой активации холинергично и представлено мускариновыми (М-) рецепторами нейронов коры, чувствительными к АХ. Локальное наложение АХ на кору возбуждает примерно до 50% ее нейронов. Атропин, избирательно угнетающий М-рецепторы, блокирует этот эффект. Сенсорные раздражения разной модальности увеличивают количество высвобождающегося АХ в коре, а деафферентация животного сопровождается падением свободного АХ. Реакция ЭЭГ-активации коррелирует с ростом количества АХ в жидкости, омывающей поверхность коры. Наркоз снижает выход АХ, одновременно блокируя ЭЭГ-активацию.

Во время парадоксального сна активация также имеет холинергическую природу, которая развивается в коре на фоне редукции норадренергической и серотонинергической модуляций из-за снижения активности нейронов синего пятна и ядер шва. По данным ПЭТ, во время парадоксального сна активацию находят в покрышке варолиева моста, в лимбической системе: миндалине, парагиппокампальной коре, передней поясной коре и тесно связанной с лимбическими структурами медиальной префронтальной коре при одновременной деактивации дорзолатеральной префронтальной коры, в которой представлен аппарат рабочей памяти (см. главу «Память»). Такой паттерн возбуждения во время парадоксального сна создает уникальные условия для обработки исключительно внутренней информации, функционально изолированной от сенсорного входа и от выхода (через дорзолатеральную префронтальную кору) относительно внешнего мира.

Однако до сих пор остается неясным, через какие пути РФ среднего мозга распространяет свою активацию на кору. Утверждение, что РФ имеет прямой выход на кору, основано на косвенных доказательствах, полученных в поведенческих и физиологи-

ческих опытах. Никогда не были точно показаны анатомические связи стволовой РФ с корой. Более детальное изучение этой проблемы показало, что выход стволовой РФ на кору осуществляется, по-видимому, через *базальную холинергическую систему переднего мозга*, которая моносинаптически проецируется на кору. Кроме того, она имеет вход от РФ и один из ее выходов на кору проходит через таламус.

5.9.2.2. *Базальная холинергическая система*

В базальном переднем мозге (Basal Forebrain) найдены магноцеллюлярные нейроны, содержащие АХ и моносинаптически проецирующиеся на кору. *Главная холинергическая структура — ядро Мейнерта* (n.basalis — NB). Электрическая стимуляция NB, а также SI (substantia innominata) у анестезированной крысы высвобождает в коре АХ. Эффект можно блокировать атропином — антагонистом мускариновых рецепторов. Параллельно электрическая стимуляция увеличивает кровоток в коре, что указывает на холинергическую природу расширения сосудов мозга.

Холинергическая система переднего мозга принимает участие как в регуляции цикла сон—бодрствование, так и в вызове корковой реакции активации. В составе холинергической системы мозга различают активирующие и тормозные структуры, взаимодействие которых определяет уровень активации коры. Активирующие структуры (NB и др.) поддерживают бодрствование. В них выделены *нейроны, связанные с бодрствованием*. Уровень их активности меняется параллельно циклу бодрствование—сон, увеличиваясь во время бодрствования и парадоксального сна (Szymusiak R., 1995). Частота их спайков особенно растет во время движения животного. У этих нейронов, так же как у нейронов таламуса, режим одиночных спайков в бодрствовании сменяется пачечной активностью во время медленного сна.

«Нейроны, связанные с бодрствованием», находятся под контролем неспецифической системы среднего мозга и моста (через глутаматовые рецепторы) и заднего гипоталамуса, который также имеет свою самостоятельную проекцию на кору и принимает участие в регуляции ЭЭГ и поведенческой активации. На нейроны бодрствования переднего мозга конвергируют также серотонинергические нейроны ядер шва и клетки синего пятна, вызывающие их инактивацию.

Тормозные структуры базальной холинергической системы представлены магноцеллюлярным преоптическим ядром (MCP) и ядром диагонального пучка, связанным с его горизонтальной ветвью

(HDB), и находятся в реципрокных отношениях с активирующими структурами. Кроме того, в контроле сна принимает участие внешняя гипногенная система: медиальная преоптическая область и передний гипоталамус, оканчивающиеся на активационных холинергических структурах переднего мозга тормозными синапсами.

Холинергическая система переднего мозга является не только источником активации, поддерживающей бодрствование. Она также обеспечивает высвобождение АХ в локальных участках коры, которые реагируют на стимулы, связанные с подкреплением (локальную реакцию на значимые стимулы). При этом большая часть нейронов переднего мозга реагирует на условные сигналы награды и не отвечает на условные стимулы наказания. Предполагают, что в базальной холинергической системе представлен *механизм избирательного внимания к значимым стимулам*, который и обеспечивает их обработку в соответствующих областях коры.

Опыты с фармакологическим отключением базального переднего мозга у животных показали нарушение приобретенных навыков, включая прохождение лабиринтов, заученное пассивное и активное избегание.

Холинергическая активирующая система находится под контролем коры, несмотря на то что кортикофугальные проекции на базальный передний мозг сравнительно ограничены. Количество таких проекций, идущих от первичных сенсорных и моторных областей коры невелико. Наиболее заметный путь к переднему мозгу образован волокнами от орбитофронтальной, инсулярной и особенно от префронтальной коры. Кортикофугальные влияния достигают холинергической системы через стриатум и прилегающее ядро после многих переключений. Создавая локальную активацию в коре, холинергические нейроны переднего мозга взаимодействуют с таламо-кортикальной неспецифической системой. Показан их дополнительный выход на кору через таламические структуры, установлены их проекции к некоторым ядрам таламуса (MD, AV, AM, n.Ret). Предполагают, что, влияя на кору прямо и через таламус, они могут модулировать ее реакции активации в соответствии со значимостью стимула.

Холинергические нейроны переднего мозга принимают участие и в реакции активации, которая у животных представлена усилением гиппокампального тета-ритма. Их активирующие влияния из медиального септального ядра (MS) и ядра диагонального пучка, связанного с вертикальной ветвью (VDB), достигают гиппокампа, вызывая тета-ритм. Усиление гиппокампального тета-ритма в ответ на электрическую стимуляцию РФ реализуется через путь РФ — базальная холинергическая система переднего мозга-гиппокамп.

5.9.2.3. Каудо-таламо-кортикальная система

Базальные ганглии, образующие *стриопаллидарную систему*, представлены комплексом нейрональных узлов, центрально расположенных в белом веществе больших полушарий головного мозга. Их основные функции связаны с управлением движений, реализацией врожденного поведения и приобретенных навыков. Кроме того, стриопаллидарная система участвует в формировании избирательной активации неокортекса, обеспечивающей готовность афферентного, ассоциативного и эфферентного звеньев для выполнения конкретного целенаправленного поведения (Суворов Н.Ф., Таиров О.П., 1985). Именно она распределяет активационные ресурсы произвольного внимания в соответствии с требованиями, выдвигаемыми задачей или поведением, которое должно быть реализовано.

Ключевыми структурами базальных ядер являются *неостриатум*, или *хвостатое ядро* (n.caudatus), и *прилегающее ядро* (n.accumbens). Предполагают, что хвостатое ядро связано с хранением моторных программ — главным образом двигательных автоматизмов, выученных движений, навыков, тогда как прилегающее ядро — более древняя структура — причастна к хранению врожденных поведенческих программ. Стриопаллидарная система находится под контролем лимбической системы и неокортекса. Прилегающее и хвостатое ядра фильтруют сигналы соответственно от лимбической системы (эмоциональный мозг) и от церебральной коры (когнитивный мозг), используя механизм активации ДА-ергических нейронов. Активация ДА-ергических нейронов обеспечивает актуализацию врожденных и приобретенных форм поведения. Это достигается за счет торможения ГАМК-ергических интернейронов, тонически тормозящих нейронные сети, в которых хранятся программы действий.

Наиболее изучены функции хвостатого ядра (неостриатума). Оно получает проекции практически от всех зон коры. Кроме того, уровень его активности контролируется системами подкрепления. На нем конвергируют проекции ДА-ергических и НА-ергических структур ствола мозга, соответственно представляющие системы положительного и отрицательного подкрепления.

Стриатум участвует в распределении восходящей в кору неспецифической активации. Это достигается через таламус — систему, определяющую локальную активацию. Под влиянием стриатума картина распределения активации в таламусе начинает соответствовать мотивационному возбуждению и кортикофугальным сигналам, поступающим на стриатум. На уровне коры эта картина трансформиру-

ется в *паттерн активации, который отвечает требованиям, поставленным задачей, или реализации целенаправленного поведения.*

Все три системы активации, реализуя свои специфические функции, вместе с тем имеют общие входы и выходы. Создавая свои локальные эффекты активации, все системы имеют выход на кору через таламус. Стволово-таламо-кортикальная система использует таламус для *локальной активации как компонента ОР.* Базальная холинергическая система переднего мозга через таламус реализует *корковую активацию на значимые стимулы.* Каудо-таламо-кортикальная система также использует таламус для создания в коре картины *распределения локусов активации, необходимой для выполнения той или иной деятельности.* Кортикофугальные влияния, главным образом из префронтальной коры, достигают холинергической активационной системы через стриопаллидарную (хвостатое и прилегающее ядра). *Генерализованная реакция активации, вызываемая сенсорными стимулами вследствие возбуждения РФ среднего мозга, опосредована холинергической системой переднего мозга.* Последняя имеет прямое отношение к регуляции цикла бодрствование—сон, что сближает механизм генерализованного ориентировочного рефлекса с *функциональным состоянием бодрствования.*

5.10. ГАММА-КОЛЕБАНИЯ И ВНИМАНИЕ

Под ЭЭГ-реакцией активации у человека обычно понимают подавление, блокаду альфа-ритма, которая замещается нерегулярной и низкоамплитудной активностью. В некоторых работах описаны случаи, когда блокада альфа-ритма сочетается с одновременным усилением бета-активности, которая иногда выглядит как появление регулярного ритма на частоте 29–30 Гц (Данилова Н.Н., 1985).

В последние годы наблюдается стремительный рост числа публикаций, в которых сообщается о наличии в составе реакции ЭЭГ-активации усиления гамма-колебаний (30–170 Гц и более). Их связывают с контролируруемыми когнитивными процессами, в частности с произвольным вниманием.

Усиление ритма 40 Гц обнаружено у кошки в лобно-теменной коре, когда она пристально следит за мышью (Bouyer J.J. et al., 1987). У млекопитающих, включая человека, колебания 40 Гц наблюдались в связи с состоянием направленного внимания не только в коре, но и в таламусе (Murthy V.N., Fetz E.E., 1992). На частоте гамма-колебаний обнаружено явление синхронизации вызванных ответов у нейронов коры. Синхронизацию вызывают сенсорное воздействие (Gray C.M., Singer W., 1989), решение сенсомотор-

ной задачи (Murthy V.N., Fetz E.E., 1992) и другие активирующие факторы. Осцилляции 40 Гц появляются у нейронов синхронно и в фазе. Они могут охватывать нейроны как сенсорной, так и моторной коры. Высокочастотная электрическая стимуляция РФ ствола мозга, вызывающая генерализованную реакцию активации в коре, одновременно усиливает гамма-колебания (45 Гц), которые отражаются и в фокальных потенциалах зрительной коры (поле 17). На этом фоне можно наблюдать синхронизацию вызванных ответов нейронов зрительной коры, которые избирательно реагируют на одно и то же физическое свойство стимула, например на движущуюся в определенном направлении полосу (Munk M.H.Y. et al., 1996).

Механизм генерации ритмов мозга связывают с работой *пейсмекерных систем — ритмоводителей*. До недавнего времени пейсмекеры ритмической активности, в частности таламуса, представляли в виде *нейронной сети с реверберацией возбуждения*, которая ритмически прерывается через механизм обратной связи (Verzeano M., 1972; Andersen P., Andersson S.A., 1968; Данилова Н.Н., 1985).

Однако в последнее время все больше подчеркивается роль *пейсмекерных нейронов* в генезе ритмов мозга. Пейсмекерный нейрон порождает градуальные эндогенные потенциалы, которые, достигая порога, запускают генерацию ПД. У такого нейрона ритмический эндогенный потенциал регистрируется даже после полной изоляции нейрона. Изучение механизмов генерации пейсмекерных осцилляций показывает, что ритмическая активность мозга скорее всего представляет тот тип пейсмекерных потенциалов, появление которых определяется взаимодействием потенциалзависимых кальциевых каналов и кальцийзависимых калиевых каналов. *Пейсмекерный цикл* в таких нейронах включает следующую цепочку реакций:

- активация потенциалзависимых Ca^{2+} -каналов и как следствие — увеличение деполяризации нейронов;
- активация кальцийзависимых К-каналов, определяющих волну гиперполяризации;
- инактивация Ca^{2+} -каналов из-за снижения притока ионов Ca^{2+} в клетку вследствие гиперполяризации мембраны в результате открытия К-каналов;
- инактивация (закрытие) Ca^{2+} -зависимых К-каналов за счет снижения внутриклеточной концентрации ионов кальция;
- активация (деполяризация мембраны) под влиянием гиперполяризации Na-каналов. Последняя служит началом для следующего цикла.

Потенциалзависимые кальциевые каналы делятся на *низкопороговые* и *высокопороговые*. Высокопороговая кальциевая проводи-

мость в основном представлена на дендритах, тогда как низкопороговые кальциевые каналы локализованы преимущественно на соме клетки (Llinas R., 1988). Активация пейсмекерного нейрона (появление пейсмекерных волн) начинается с открытия низкопороговых потенциалзависимых кальциевых каналов. Обычно это уже происходит при гиперполяризации нейрона. Высокопороговые кальциевые каналы для своего открытия требуют деполяризации нейрона. Возможен переход от пейсмекерной активности, определяемой низкопороговыми кальциевыми каналами, к активности, создаваемой высокопороговыми каналами. Для этого нужно, чтобы пейсмекерные волны достигли уровня деполяризации, соответствующей порогу срабатывания высокопороговых кальциевых каналов. Это ведет к появлению кальциевых ПД, а если достигается порог срабатывания и натриевых каналов, то возникает и натриевый ПД. Обе группы ПД складываются и создают источник длительной ритмической активности. То, что разнопороговые кальциевые каналы могут находиться на одном нейроне, определяет способность нейрона генерировать ритмическую активность в разных частотных диапазонах. Переход от генерации ритма в одном частотном диапазоне к другому может быть связан со сменой локуса активированных кальциевых каналов. При этом выбор ионных каналов для генерации ритма определяется уровнем мембранного потенциала.

Различают *два типа пейсмекерных нейронов: с плавающей и постоянной частотой*. Первый тип пейсмекера меняет частоту своих колебаний в зависимости от уровня деполяризации нейрона. Чем больше она, тем выше частота. К этому типу относятся пейсмекерные клетки медиального септума, определяющего тета-ритм животных. Второй тип пейсмекера характеризуется фиксированной частотой ритма. Нейроны этого типа обнаружены в неспецифическом таламусе — это нейроны с резонансной частотой (со свойством авторитмичности). Частота, на которой возникает резонанс у пейсмекерного нейрона, зависит от плотности потенциалзависимых кальциевых каналов и кальцийзависимых калиевых каналов. За счет высокой их плотности крутизна восходящего фронта пейсмекерной волны увеличивается, а длительность самой волны сокращается, что ведет к укорочению пейсмекерного цикла и увеличению частоты ритма.

Зависимость частоты ритмической активности нейрона от его мембранного потенциала установлена для нейронов таламуса. Если клетка слегка деполяризована, она работает на частоте 10 Гц. С гиперполяризацией нейрона частота его пачечных разрядов снижается до частоты 6 Гц.

Полагают, что гамма-колебания возникают на дендритах специфических нейронов таламуса за счет работы высокопороговых кальциевых каналов. Особую роль в генезе ритмов 40 Гц в коре приписывают интраламинарным ядрам таламуса, особенно *n.centralis lateralis* (*n.CL*). Нейроны *n.CL* во время бодрствования и парадоксального сна разряжаются частыми пачками спайков (20–80 Гц). Внутри пачки ПД следуют с частотой 800–1000 Гц. Чем больше деполяризован нейрон, тем выше у него частота пачек спайков. Во время активного бодрствования нейроны *n.CL* генерируют ритм 20–40 Гц, во время сонных веретен его частота снижается до 7–14 Гц (Steriade M. et al., 1993). Генерацию интраламинарными ядрами ритма 40 Гц связывают с появлением у них резонансного состояния, которое обеспечивает широкое распространение гамма-колебаний по коре.

Генерация гамма-колебаний обнаружена и у ретикулярного ядра таламуса (*n.Ret*). В нем найдены нейроны с потенциалзависимым механизмом, который генерирует одиночные спайки с частотой 40 Гц. Эти нейроны оканчиваются ГАМК-ергическими синапсами на нейронах других ядер таламуса. При этом *n.Ret* имеет мощные норадренергические, серотонинергические и холинергические входы. Полагают, что это ядро играет важную роль в генезе и распространении на кору гамма-колебаний, которые многими исследователями рассматриваются как ЭЭГ-коррелят произвольного внимания. Усиление ритма 40 Гц в коре, так же как и реакция ЭЭГ-десинхронизации, имеет холинергическую природу. Электрическая стимуляция холинергических ядер моста и среднего мозга вызывает в таламо-кортикальной системе появление осцилляций 40 Гц. Данный эффект опосредован мускариновыми рецепторами неокортекса. Синхронизация нейронной активности на частоте гамма-колебаний отражает особую форму реакции активации, которая часто наблюдается во время произвольного внимания. Эта активация направлена на сенсорную и моторную группировку, т.е. на интеграцию нейронов в функциональные системы, эффективно обеспечивающие как процесс восприятия, так и выполнение определенного сенсомоторного акта.

5.11. РАЗЛИЧНЫЕ ВИДЫ ВНИМАНИЯ И ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ КАРТИНЫ АКТИВАЦИЙ МОЗГА ПО ДАННЫМ ЛМКТ, ПЭТ

Первоначально внимание исследовалось исключительно в связи с сенсорными процессами. Однако в 70-х годах появились работы, в которых рассматривалась необходимость распространения его

и на движение. После того как было введено понятие сенсорной установки как *перцептивной готовности*, влияющей на анализ входных сигналов, стали говорить о *моторном внимании* как селективной установке, действующей на уровне выходных сигналов. Моторное внимание необходимо для выбора и запуска моторной программы. Кроме того, оно необходимо для функционирования обратной связи о результатах движения. От этого зависит точность выполнения моторной программы. С автоматизацией сложной моторной программы вклад внимания, ориентированного на сигналы обратной связи, уменьшается. Моторное внимание также используется при *«ментальной тренировке»*, к которой часто прибегают спортсмены, чтобы поддержать выработанный навык на хорошем уровне. Она представляет собой «проигрывание» в воображении в замедленном темпе последовательности всех движений, составляющих навык. Ментальная тренировка использует идеомоторный акт¹ — способность представления о движении посылать импульсы к мышцам, принимающим участие в данном движении. *Идеомоторный акт* — произвольная, неосознаваемая и слабая реакция, которая, однако, может быть усилена произвольным вниманием.

Внимание имеет отношение не только к сенсорным и моторным процессам, но и к ментальной, мыслительной деятельности мозга. Наше мышление связано с актуализацией следов долговременной памяти, которые она использует как исходный материал для внутреннего анализа. Текущая умственная деятельность регулируется некоторой целью и направлена на ее достижение. В памяти хранится «решение» того, что должно быть достигнуто в результате умственной деятельности. И эта цель время от времени контролирует процесс мышления. Это и составляет суть *ментального внимания*, которое принципиально ничем не отличается от сенсорного и моторного контроля. В последние годы применение методов измерения метаболической активности мозга (ЛМКТ, ПЭТ и др.) позволило получить новые данные о связи различных видов внимания (сенсорного, моторного, ментального) с определенными структурами мозга.

Как уже говорилось в главе 2 («Методы в психофизиологических исследованиях»), ЛМКТ позволяет определять структуры мозга, принимающие участие в выполнении той или иной деятельности субъекта, так как локальный энергетический метаболизм является локальной функцией от локального кровотока. П. Роланд

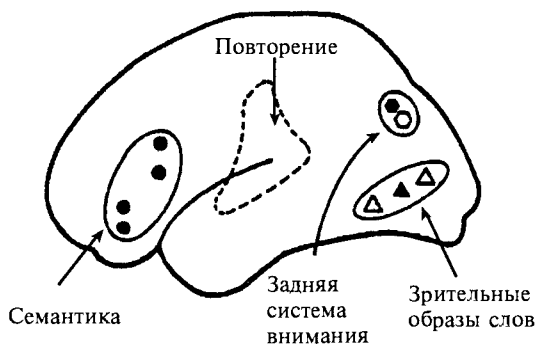
¹ Идеомоторный акт произошел от греч. *idea* — идея, образ, лат. *motor* — приводящий в движение и *actus* — движение, действие.

(Roland P.E., 1981; Roland P.E., Friberg L., 1985) для изучения сенсорного внимания применил нетомографический метод измерения ЛМКТ, позволяющий контролировать его только на корковом уровне. При измерении ЛМКТ в 254 участках от одного полушария, когда испытуемый в течение 40 с непрерывно фокусировал свое внимание на кончике указательного пальца в ожидании слабого прикосновения, было обнаружено увеличение кровотока в контралатеральной пальцу соматосенсорной коре на 25% относительно уровня покоя. При этом сильное механическое воздействие на тот же палец вызывало меньшее увеличение ЛМКТ, чем селективное внимание. Увеличение кровотока в соматосенсорной коре было соматотопическим. Когда внимание субъекта смещалось с пальца на верхнюю губу, увеличение ЛМКТ наблюдалось в контралатеральной соматосенсорной области в зоне проекции рта, а не пальца. В дальнейшем П. Роланд в соматосенсорной коре обнаружил два источника усиления ЛМКТ: один — модально-специфический, реагирующий на соматический стимул независимо от того, игнорируется ли он или привлекает внимание, другой — неспецифический, связанный с вниманием. Сходные результаты были получены для зрительной и слуховой модальности стимулов соответственно в зрительной и слуховой сенсорной коре.

Под влиянием внимания к стимулу кровотоки усиливаются не только в сенсорных зонах коры, но и во фронтальных областях мозга, где выделяют две зоны: фронтальную и префронтальную кору. Во фронтальной коре место, где увеличивается кровотоки, зависит от модальности стимула, привлекающего внимание. Для зрительной, слуховой и соматосенсорной модальности в этой зоне были обнаружены различные паттерны усиления ЛМКТ. В префронтальной коре, согласно П. Роланду (Roland P.E., 1982), усиление ЛМКТ связано с вниманием и не зависит от модальности. В опытах, в которых субъект решал задачу обнаружения сигнала определенной модальности и игнорировал стимулы других при предъявлении последовательностей, состоящих из зрительных, слуховых и соматических стимулов, селективное внимание независимо от модальности релевантного стимула усиливало ЛМКТ в центральной зоне передней префронтальной коры.

Две системы внимания были выделены М. Познером (M.I. Posner) с сотрудниками. Обобщая результаты некоторых исследований, полученных методом ПЭТ, а также свои работы по изучению семантического восприятия, они (Posner M.I. et al., 1988; Posner M.I., Petersen S.E., 1990) выделили заднюю зрительно-пространственную и переднюю системы внимания. Исследователи считают, что

а



б

Передняя система внимания

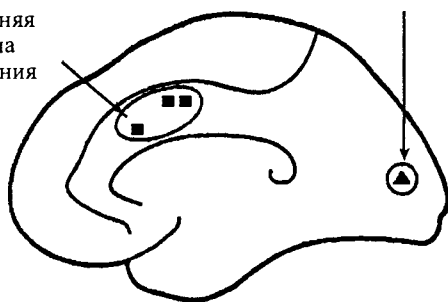


Рис. 23. Локализация основных центров внимания (активации), причастных к обработке семантической информации, по Познеру (Posner M., Petersen S., 1990).

а — латеральная; б — медиальная сторона полушария.

задняя париетальная кора не активируется при зрительном предъявлении слов. Но уже простые задания, требующие от испытуемого контроля за стимулами, поступающими через зрительный вход, или их мысленного представления, усиливают мозговой кровоток в задней париетальной коре, которая и получила название *задней системы внимания*.

Передняя система внимания локализована в передней цингулярной (поясной) извилине медиальной части фронтальной доли. Она ответственна за формирование «внимания к действию» и участвует в семантических операциях, приводящих к выбору нужной реакции. Схематично концепция М. Познера о двух системах внимания, основанная на анализе данных ПЭТ-исследования при зрительном и слуховом предъявлении вербальных стимулов, представлена на рис. 23. В вентральной части затылочной доли формируются зрительные образы слова (треугольники). При зри-

тельном селективном поиске соответствующего слова активируется задняя система внимания (задняя париетальная кора — шестигранники). В переднем мозге латеральная левая фронтальная доля вовлечена в семантический анализ (кружочки). Локальные области в передней цингулярной извилине (передняя система внимания) ответственны за выбор реакции (квадраты). Предположительно, при повторении слов вслух активируются зоны, показанные пунктиром.

Система зрительно-пространственного внимания была также исследована в условиях бдительности, при длительном удержании внимания к пороговым стимулам. Состояние бдительности вызывает активацию обеих префронтальных областей, а также правой париетальной коры. Поэтому данный тип внимания связывают с функцией преимущественно правого полушария. Система может работать независимо от нелатерализованной передней системы внимания (Pardo J.V. et al., 1991).

Методом ПЭТ была исследована корреляция метаболической активности мозга с компонентом ориентировочного рефлекса в виде суммарного показателя фазических реакций кожной проводимости. Анализировались результаты сканирования во время повторных предъявлений звукового стимула в ситуации привыкания и в процессе угасания выработанного условного оборонительного рефлекса. Величина ориентировочного рефлекса коррелировала с ростом метаболической активности в орбитофронтальной, дорзолатеральной префронтальной, нижней и верхней фронтальной, нижней и средней височной коре правого полушария.

Активация мозга по ЛМКТ изучалась и в связи с выполнением произвольных движений — сложной последовательности быстрых движений разными пальцами (Roland P.E. et al., 1980). Во время представления или мысленного «проигрывания» последовательно совершаемых движений увеличение ЛМКТ наблюдалось в обеих дополнительных моторных областях (ДМО). Реальное выполнение этих движений также активировало ДМО. Однако при этом наблюдалось дополнительное увеличение кровотока в первичной моторной коре, контралатеральной по отношению к пальцам, участвующим в движении. Кроме того, активация возникала и в левой передней фронтальной коре.

Простое и повторяющееся движение (быстрое сгибание пальца) может выполняться без активации ДМО за счет функций контралатеральной моторной коры, показывающей рост активации. Полагают, что первичная моторная кора и та часть двигательной системы, на которую она проецируется, контролируют выполнение простых баллистических движений. Более сложные последо-

вательности двигательных реакций требуют операций программирования в ДМО, в которой также программируются двигательные навыки, временная последовательность двигательных команд перед тем, как произвольное (волевое) движение будет выполнено. Контралатеральная моторная кора не включена в процесс программирования. Она — исполнительная часть двигательной системы мозга. В ДМО перед выполнением произвольного движения параллельно росту кровотока генерируется медленная негативность — ЭЭГ-показатель активации этих структур. По мере приближения к моменту реального выполнения движения билатеральная негативность в ДМО сменяется появлением медленной негативности в первичной моторной коре, контралатеральной по отношению к руке, выполняющей движение. Таким образом, динамика ЭЭГ-показателя активации согласуется с динамикой ЛМКТ — метаболическим выражением активации.

В процессе формирования навыка на разных этапах обучения наблюдаются различные паттерны ЛМКТ, что указывает на смену мозговых структур, вовлекаемых в процесс обучения. На начальном этапе выработки сложного навыка — определенной последовательности движений пальцев правой руки — ЛМКТ возрастает во многих структурах мозга. Он увеличивается в структурах, участвующих:

- в волевой двигательной активности, т.е. в премоторных областях, ДМО, в первичной моторной коре (в зоне проекции руки), базальных ядрах, вентральном латеральном таламусе, красном ядре и черной субстанции, мозжечке;

- в анализе соматосенсорной информации, поступающей по обратным связям от кожи, суставов, мышц и сухожилий руки, т.е. в проекционной и ассоциативной соматической коре, ДМО и др.;

- в генерации внутренней речи (обе нижние лобные извилины).

На последующих этапах формирования навыка зона активации в мозге сужается прежде всего за счет ее ослабления в ассоциативной соматосенсорной коре, в нижней лобной извилине. Испытуемые сообщали, что на этой стадии им не требовалось отсчитывать про себя число касаний пальцами стола. С выработкой навыка постепенно увеличивается кровоток в первичной моторной коре, что, по-видимому, связано с возрастанием скорости и точности движений. Эти изменения свидетельствуют, что в процессе обучения происходит переход к более дифференцированному и экономному с точки зрения выполнения задания паттерну активации.

П. Роланд и Л. Фрайберг (Roland P.E., Friberg L., 1985) пришли к выводу, что в процессе мышления мозг активируется не

менее, чем во время волевых движений или сенсорных процессов, даже если они требуют больших усилий. Авторы исследовали паттерны метаболической активности во время мыслительной деятельности (в отсутствие сенсорной стимуляции и двигательных реакций). Они измеряли ЛМКТ у человека нетомографическим методом во время выполнения им трех различных мыслительных заданий: 1) молча вычитать по 3 из 50; 2) думать о каждом втором слове из 9 звучащих слов; 3) представлять путь от входной двери в доме испытуемого, изменяя направление воображаемого движения слева направо при каждом втором повороте. Они установили, что при выполнении всех трех мыслительных задач повышение ЛМКТ всегда возникало за пределами моторной коры и первичных сенсорных областей. Когда испытуемые зрительно представляли свой путь движения, ЛМКТ усиливался во вторичных и третичных ассоциативных зрительных полях. Кроме того, увеличение ЛМКТ наблюдалось также в верхних затылочных, задних височных и задних верхнетеменных отделах коры, которые относятся к системе воспроизведения из памяти зрительной и пространственной информации. Активация этих же областей возникала, когда испытуемый осматривался в знакомой обстановке и когда должен был различать формы зрительно предъявляемых эллипсов. Во время мысленного выполнения арифметических действий метаболическая активация возникала билатерально в области ангулярной извилины, которую связывают с системой воспроизведения из памяти чисел и результатов вычитания (Roland P.E., Friberg L., 1985). Актуализация ассоциаций, связанных со звучащим словом, повышала ЛМКТ в правой височной коре (в промежуточной слуховой ассоциативной области). Эта активация никогда не наблюдалась при выполнении двух других мыслительных задач. Попытка выявить паттерны активации, обеспечивающие выполнение когнитивных операций, направленных на взаимодействие с памятью, привела П. Роланда к следующему выводу. При извлечении из памяти образов (зрительных) используются те же области, что и при их восприятии, это главным образом вторичные и третичные ассоциативные зоны. При актуализации *эпизодической памяти* активируются нижние латеральные области височной коры, которые не реагируют при решении задач на *семантическую память*. Работа с семантической информацией специфически активировала левую нижнетеменную область, которая в задачах, требующих актуализации эпизодической памяти, была пассивной.

ПАМЯТЬ И НАУЧЕНИЕ

6.1. ВИДЫ ПАМЯТИ

6.1.1. Филогенетические уровни биологической памяти

Биологическая память — это фундаментальное свойство живой материи приобретать, сохранять и воспроизводить информацию.

Различают три вида биологической памяти, появление которых связано с разными этапами эволюционного процесса: генетическую, иммунологическую и нейробиологическую (нервную) память.

Чтобы жить, органическая система должна постоянно себя воспроизводить, иначе говоря, помнить свое строение и функции.

Память о структурно-функциональной организации живой системы как представителя определенного биологического вида получила название генетической. Носителями генетической памяти являются нуклеиновые кислоты (ДНК, РНК).

С генетической памятью тесно связана *иммунологическая память*. В эволюции она возникает позже генетической и проявляется в способности иммунной системы усиливать защитную реакцию организма на повторное проникновение в него генетически инородных тел (вирусов, бактерий и др.). Все чужеродные вещества, вторгшиеся в организм, независимо от их разновидности принято называть *антигенами*. Иммунные белки, способные разрушать чужеродные тела, получили название *антител*.

Иммунный ответ осуществляется двумя системами. Первая — система Т-лимфоцитов — обеспечивает клеточную защиту — разрушение чужеродных клеток с помощью специфических клонов лимфоцитов, т.е. являющихся потомками одной клетки-предшественника, посредством их прямого контакта с чужеродными телами. Центральным органом Т-системы является вилочковая железа (Т-тимус), которая вырабатывает различные популяции Т-лимфоцитов (Т-киллеры, Т-хелперы, Т-клеточные рецепторы и др., распознающие антигены). Вторая — система В-лимфоцитов, относящаяся к костному мозгу; она обеспечивает гуморальную защиту, продуцирует В-лимфоциты и их потомки — плазмоциты. Последние вырабатывают различные классы иммуноглобулинов в качестве антител, встроенных в их мембрану.

Обе системы обеспечивают распознавание и уничтожение генетически чужеродных тел или веществ. Т-лимфоциты-киллеры несут на своей мембране антителоподобные рецепторы, которые

специфически распознают антиген, находящийся на мембране чужеродных клеток, и обеспечивают прикрепление киллера к клетке-мишени. После ее прикрепления киллеры выделяют в просвет между киллером и мишенью особый белок, «продырявливающий» мембрану клетки-мишени. В результате чужеродная клетка погибает. После этого они открепляются от мишени и переходят на другую клетку, и так несколько раз. Механизм действия В-лимфоцитов иной. Сами их антитела безвредны для клеток, несущих антиген. Они не обладают физиологической активностью, ведущей к разрушению антигена. При встрече с антигенами к антителам подключается специальный механизм (система комплемента), который активирует комплекс антиген—антитело. В результате резко усиливается эффект действия антител и комплекс антиген—антитело приобретает способность «продырявливать» клеточную мембрану, вызывать воспаление и тем самым убивать чужеродные клетки.

Важную функцию выполняют Т-хелперы (помощники). Лимфоциты-помощники сами не способны ни вырабатывать антитела, как это делают В-лимфоциты, ни убивать клетки-мишени, как Т-лимфоциты-киллеры. Но распознавая чужеродный антиген, они реагируют на него выработкой ростовых и дифференцировочных факторов, которые необходимы для размножения и созревания лимфоцитов, образующих антитела, и лимфоцитов-киллеров. Синдром приобретенного иммунодефицита — СПИД — вызывается вирусом, который поражает именно лимфоциты-помощники, что делает иммунную систему не способной ни к выработке антител, ни к образованию киллеров.

Согласно клонально-селекционной теории иммунитета австралийского исследователя — лауреата Нобелевской премии Ф.М. Беркета, сформулированной им в 1957 г., которая позже получила полное экспериментальное подтверждение, активированный антигеном лимфоцит вступает в процесс деления и дифференцировки и образует клетки, секретирующие антитела. В результате из одной клетки возникает 500—1000 генетически идентичных клеток (клон), синтезирующих один и тот же тип антител, способных специфически распознавать антиген и соединяться с ним. Клоны лимфоцитов-потомков состоят не только из *эффекторных клеток* — плазматических клеток, секретирующих антитела, но и из многочисленных *клеток памяти*. Последние при повторяющемся воздействии тем же антигеном способны превращаться в клетки-потомки обоих типов: эффекторные и клетки памяти. Продолжительность жизни эффекторных клеток измеряется днями, а клетки памяти в популяции лимфоцитов могут сохраняться деся-

тилетиями. При повторной встрече с тем же антигеном распознающие его клетки памяти начинают быстрее и в большем количестве создавать эффекторные клетки, продуцирующие специфические антитела. Параллельно увеличивается производство и эффекторных Т-клеток (киллеров).

Таким образом, за время онтогенеза популяция лимфоцитов эволюционирует, создавая у взрослого организма индивидуальный иммунный набор. В этом и проявляется иммунологическая память, которая, используя механизмы генетической памяти, обеспечивает более гибкое приспособление организма к микроразнообразию внешней среды (Вартанян Г.А., Лохов М.И., 1987).

Неврологическая, или нервная, память появляется у животных, обладающих нервной системой. Ее можно определить как *совокупность сложных процессов, обеспечивающих формирование адаптивного поведения организма (субъекта)*. Неврологическая память использует не только собственные специфические механизмы, обеспечивающие индивидуальную адаптацию организма, но и механизмы более древней генетической памяти, способствующей выживанию биологического вида. Поэтому в неврологической памяти выделяют *генотипическую, или врожденную, память*. Именно она у высших животных обеспечивает становление безусловных рефлексов, импринтинга, различных форм врожденного поведения (инстинктов), играющих роль в приспособлении и выживаемости вида. *Фенотипическая память* составляет основу адаптивного, индивидуального поведения, формируемого в результате научения. Ее механизмы обеспечивают хранение и извлечение информации, приобретаемой в течение жизни, в процессе индивидуального развития.

6.1.2. Временная организация памяти

Изменение *следа памяти*— *энграммы* во времени побудило исследователей ввести временной критерий для различения видов памяти. С позиции сторонников, подчеркивающих роль временного фактора в становлении энграммы, в ее жизни существует несколько этапов. Они последовательно переходят друг в друга и различаются механизмами запечатления энграммы, степенью ее устойчивости, объемом одновременно сохраняемой информации.

Наиболее популярна *концепция временной организации памяти*, принадлежащая канадскому психологу Д. Хеббу (D. Hebb), который выделил два хранилища памяти: кратковременное и долговременное. *Кратковременная память* (КП) представляет первый этап формирования энграммы. Ее существование во времени ограниче-

но, след в КП лабилен, неустойчив, так как испытывает сильную интерференцию со стороны самых различных амнестических факторов — электрошока, травмы головы и др. Объем информации, одновременно сохраняемой в КП, ограничен. Поэтому более поздние следы вытесняют более ранние.

В качестве механизма КП большинство ученых рассматривают многократное циркулирование импульсов (реверберацию) по замкнутой цепочке нейронов. Вместе с тем многие физиологи и молекулярные биологи видят основу КП и в некоторых изменениях клеточной мембраны. *Долговременная память* (ДП) — второй этап формирования следа памяти, который переводит его в устойчивое состояние. Процесс перехода из КП в ДП называют *процессом консолидации памяти*. Согласно концепции временной организации памяти след памяти, прошедший консолидацию и попавший на хранение в ДП, не подвергается разрушающему действию амнестических агентов, которые обычно стирают КП. Энграмма в ДП в отличие от следа КП устойчива, время ее хранения не ограничено, так же как и объем информации, сохраняемой в ДП. В качестве механизма ДП рассматривают устойчивые изменения нейронов на клеточном, молекулярном и синаптическом уровнях.

Сравнивая функции кратковременной и долговременной памяти, можно сказать, что в кратковременной памяти мы «живем», а в долговременной памяти храним знания, придающие смысл, значение нашему непосредственному существованию. Обращение к прошлому опыту, который необходим, чтобы понять настоящее, — это функция долговременной памяти.

Некоторые исследователи, анализируя временную организацию памяти, не ограничиваются разделением ее на кратковременную и долговременную фазы. Из состава КП выделяют в самостоятельную форму эхоическую, иконическую или так называемую *сенсорную память* с более коротким периодом удержания информации в виде сенсорных следов, оставленных только что действующим стимулом. Емкость *иконического хранения* — около 9 элементов при удержании следа от зрительного стимула 250 мс. *Эхоическое хранилище* удерживает след звукового стимула около 12 с (Солсо Л.Р., 1996). Сенсорное хранилище выполняет важную функцию, так как дает возможность отбирать из него для дальнейшей обработки и сохранения только существенную информацию.

Сама идея о двойственном строении памяти родилась в конце XIX в., когда Уильям Джеймс в своей книге «Принципы психологии» (Principles of Psychology) разделил память на *первичную* и *вторичную*. Он исходил из опыта самонаблюдения о том, что одни вещи запоминаются на короткое время, другие — надолго. Его пер-

вичная (или преходящая) память во многом сходна с тем, что сегодня принято называть КП, и никогда не покидает сознания. Вторичную, или постоянную, память он представлял темным хранилищем информации, для извлечения которой требуется прикладывать усилия. Различие между первичной и вторичной памятью, введенное Уильямом Джеймсом, стало предвестником современных теорий двойственной памяти.

Основные экспериментальные факты и клинические наблюдения, подтверждающие двойственную природу памяти, — разделение ее на кратковременную и долговременную, связаны с явлением ретроградной амнезии. *Ретроградная амнезия*¹ состоит в выпадении памяти на события, предшествующие действию амнестического агента (электрошоку, травме головного мозга, введению фармакологических препаратов и др.). Люди, страдающие амнезией, вызванной травмой головного мозга, обычно не могут вспомнить события, непосредственно ей предшествующие, тогда как воспоминания о событиях более ранних у них сохраняются.

Результаты опытов с животными по научению также ухудшаются, если сразу за ним следует электроконвульсивный ток. Учитывая эти факты, а также данные клинических наблюдений, Л. Вейскранц (L. Weiskrantz) — нейропсихолог из Оксфордского университета (Великобритания) — предположил, что электрошок вызывает амнезию за счет нарушения процессов перевода информации из кратковременной (переходной) памяти в постоянную, т.е. процесса консолидации. След памяти под влиянием амнестического агента разрушается, если он до этого не успел консолидироваться или консолидировался частично, и эти разрушения необратимы. Процесс консолидации начинается на стадии КП и продолжается в долговременной памяти. Чем больше интервал времени от момента завершения обучения до момента предъявления амнестического агента, тем слабее его разрушающее действие на память.

Считают, что вывод о нарушении процесса консолидации как причине амнезии подкрепляется и тем фактом, что сразу после травмы (через 30 с) человек еще помнит все события, ей предшествующие, но если его опросить через 3–5 или 5–20 мин, пострадавший уже не может вспомнить все обстоятельства происшествия. У такого пациента с ретроградной амнезией, который демонстрирует неповрежденную КП, процесс консолидации протекает с нарушениями, поэтому следы в ДП формируются с трудом.

¹ Помимо ретроградной амнезии, существует антероградная в виде нарушения памяти на события, произошедшие после воздействия амнестического агента.

Однако появившиеся новые факты потребовали уточнения структуры временной организации памяти. В качестве основного метода при изучении памяти обычно используют искусственное воздействие на один из этапов становления энграммы, результаты которого тестируются по времени возникновения ретроградной амнезии после обучения. Р. Марк (Mark R., 1979), а также М. Гиббс и К. Нг (Gibbs M., Ng K., 1980) расширили арсенал применяемых амнестических агентов. Они стали воздействовать на метаболические процессы в мозге с помощью внутримозгового введения различных фармакологических веществ, ингибиторов синтеза белков. В результате было установлено, что ретроградная амнезия может развиваться через разное время после обучения и что момент ее появления зависит от того, какой фармакологический препарат был использован. Это позволило им наряду с признанием КП и ДП выделить промежуточную (лабильную) память, метаболические процессы которой отличны от соответствующих процессов в КП и ДП.

Обобщая результаты своих исследований по выработке у цыплят зрительной дифференцировки между зернами и галькой того же размера, Р. Марк (Mark R., 1979) пришел к следующему выводу о времени сохранения следа в каждом хранилище памяти. След в КП угасает уже через 10 мин после обучения. В *промежуточной памяти* он хранится до 30 мин. В долговременную память энграмма попадает через 45 мин и хранится неопределенно долго. Для каждой из выделенных систем памяти существуют химически различные ингибиторы синтеза белков, специфически блокирующие разные стадии формирования следа памяти.

Однако сегодня изучение взаимоотношений биохимических процессов, развивающихся при обучении, с динамикой формирования следа памяти позволяет утверждать, что количество фаз фиксации энграммы зависит и определяется специфичностью применяемых амнестических воздействий (Греченко Т.Н., 1997).

6.1.3. Концепция активной памяти

Концепция временной организации памяти, оперирующая понятиями «кратковременная», «долговременная память» и «консолидация», в настоящее время подвергается серьезной критике. На ее уязвимость указывает отсутствие согласия исследователей, касающегося времени удержания энграммы в кратковременной и долговременной памяти. По мнению одних авторов, след в кратковременной памяти хранится в течение нескольких секунд, а в

долговременной — от нескольких секунд до нескольких лет. По мнению других, след в КП может сохраняться до нескольких часов, а в ДП — от нескольких часов до нескольких дней, после чего информация переходит на вечное хранение.

В концепцию временной организации памяти не укладываются факты спонтанного восстановления памяти после ретроградной амнезии. В клинической практике хорошо известны случаи спонтанного восстановления временно утраченной памяти. На грани XIX и XX вв. Т. Рибо (1839—1916) в своей работе «Память в ее нормальном и болезненном состоянии» (СПб., 1894) анализирует описанное клиницистами явление *периодических амнезий*. Он приводит случай с больной, которая, проснувшись от длительного сна, забыла все, что она знала и чему училась, включая навыки читать, писать, считать, узнавать предметы и окружающие лица. Она вынуждена была учиться всему заново. Через несколько месяцев она вторично впала в такой же глубокий сон и после пробуждения стала такой, какой была до первого сна. Но она полностью не помнила того, что с ней случилось в промежутке между двумя приступами сна. В приведенном случае Т. Рибо усматривает две памяти, не связанные друг с другом, и возможность восстановления памяти после амнезии.

Факты спонтанного восстановления памяти после амнезии, вызванной электрошоком, многократно получены в опытах на животных. У крыс применение электрошока после выработки у них навыка побежки в Т-образном лабиринте вызывало ретроградную амнезию, которая наступала на 4-й день после обучения. Но уже на 30-й, 60-й и 90-й день память на выработанный навык постепенно и полностью восстанавливалась. Спонтанное восстановление памяти может быть ускорено с помощью «напоминания» обстановки, условий, в которых вырабатывался навык. Факты восстановления памяти говорят о том, что ни один из амнестических агентов не может полностью, физически разрушить однажды появившуюся энграмму.

Другая группа фактов, которые не может объяснить концепция временной организации памяти, — это возможность наблюдать ретроградную амнезию в отношении «старых» энграмм, уже прошедших период консолидации и хранящихся в ДП. Это явление описано для следов «старой» памяти, которая повторно была активирована, например, с помощью экспозиции установки, на которой ранее производилось обучение.

Учитывая рассмотренные выше факты, можно утверждать, что действие амнестических агентов не сопровождается физическим уничтожением следов памяти, а степень их уязвимости интерфе-

ренции определяется не формой или механизмом сохранения информации на разных временных этапах формирования энграммы, а состоянием, в котором находится след памяти во время действия амнестического фактора. Это означает следующее: положение о том, что энграмма после обучения последовательно проходит через серию временных интервалов, во время которых осуществляется ее фиксация, лишено прямых доказательств. Более того, имеются все основания полагать, что фиксация следа памяти происходит во время обучения, а причина ретроградной амнезии в нарушении *механизма воспроизведения (считывания) энграммы*. Противоречия, с которыми сталкиваются теории временной организации памяти, снимаются в *теории активной памяти*, развиваемой Т.Н. Греченко (1997), подчеркивающей роль функционального состояния в фиксации и воспроизведении энграммы.

Факт зависимости памяти от состояния мозга хорошо известен. Их взаимосвязь отражена в законе Йеркса — Додсона об отношениях между эффективностью фиксации и извлечения следа памяти, с одной стороны, и функциональным состоянием мозга — с другой. Куполообразная кривая, описывающая их отношения, указывает на существование *оптимального функционального состояния* для фиксации и извлечения следа памяти (см. главу «Педагогическая психофизиология»). Сохранение следа памяти в нервной системе еще не гарантирует его воспроизведение и использование в поведении. Для этого необходимо участие модулирующей системы мозга, которая реактивировала бы эти следы памяти. Это правило распространяется как на врожденные формы поведения, так и на приобретенные навыки, двигательные стереотипы, условные рефлексы и т.п. Поэтому всякое нарушение неспецифической системы сопровождается дезорганизацией поведения или невозможностью его исполнения. Зависимость реализации программы врожденного поведения от состояния мозга убедительно продемонстрировано в опытах на крысах с повреждением части модулирующей системы — восходящих ДА-ергических путей, произведенным на уровне латеральных отделов гипоталамуса. Такие животные неспособны к пищевому, половому и материнскому поведению. Однако последствия данного повреждения могут быть ослаблены, если крыс дополнительно простимулировать с помощью болевого или холодового раздражения.

Положение о решающей роли неспецифической системы мозга в процессах фиксации и воспроизведения следа памяти легло в основу гипотезы «одного следа и двух процессов», предложенной Дж.Л. Мак-Го и П.Е. Гоулдом (McGough J.L., Gold P.E., 1976). Они обратили внимание на то, что при обучении развиваются два про-

цесса: формирование собственно энграммы («чистого следа») и ее неспецифическое обеспечение активирующей системой мозга. След памяти приобретает устойчивость лишь тогда, когда неспецифическая активация достигает оптимальных значений, что и обеспечивает высокую эффективность обучения и хранения следа. По гипотезе этих авторов след в КП — это след, неполностью обеспеченный неспецифической, модулирующей активацией, так как ее действие либо ослаблено, либо заблокировано. В данной теории, так же как и в теории активной памяти, формирование энграммы и возможность ее использования в поведении находятся в зависимости от состояния структур мозга, причастных к фиксации и извлечению информации.

Согласно *теории активной памяти* деление памяти на кратковременную и долговременную в общепринятом смысле неправомерно, так как вся память является постоянной и долговременной. Т.Н. Греченко вводит понятие *состояния энграммы*, которое определяет степень ее готовности к воспроизведению. Только след памяти, находящийся в активном состоянии, доступен для реализации в поведении. Энграммы, недоступные для использования, находятся в латентном, или неактивном, состоянии. Активность энграммы представлена в электрической активности нейронов. *Активная память* — совокупность активированных «старых» и «новых» энграмм. Повторная активация энграммы может происходить как спонтанно, так и под влиянием различных внутренних и внешних факторов. То, что принято называть кратковременной памятью, с позиции концепции активной памяти является актуализированной, активной частью памяти, в которой доминирует вновь приобретенный опыт. С этих позиций законы, сформулированные исследователями для кратковременной памяти (быстрое угасание следа, подверженность разрушению под влиянием самых разнообразных факторов, ограниченность объема хранения), действуют и в отношении «новой» части активной памяти. Содержание активной памяти может определяться не только вновь приобретенными следами памяти («новой частью» активной памяти), но и знаниями, приобретенными ранее и переведенными из латентного состояния в активную форму.

На основании результатов изучения нейронной активности префронтальной коры у животных во время обучения и воспроизведения выработанных рефлексов, а также данных, полученных при обследовании человека методами томографических срезов мозга (ПЭТ, МРТ и др.), актуализацию следов памяти связывают с функцией префронтальной коры мозга. Полагают, что информация, хранящаяся в теменной (система «Где») и височной коре (система

«Что»), считывается на нейроны префронтальной коры, которая выполняет роль кратковременного буфера для оперативного использования во время когнитивной и исполнительской деятельности (см. раздел «Рабочая память»).

6.1.4. Декларативная и процедурная память

Деление памяти по временной шкале не охватывает всех ее форм. В 70-х годах среди разработчиков искусственного интеллекта стали различать процедурную и декларативную память, исходя из того, что можно провести различие между памятью на действие и на его название.

Под *декларативной, или эксплицитной, памятью* понимают запоминание объектов, событий, эпизодов. Это память на лица, места событий, предметы. Декларативная память часто основана на ассоциации одновременно действующих раздражителей. *Процедурная, или имплицитная, память* — это память на действия. Она представлена моторными навыками, перцептуальными стратегиями, классическими условными и инструментальными рефлексам.

Рассматриваемые системы памяти неодинаково связаны с сознанием. Декларативная память является сознательной, так как предполагает осведомленность субъекта об объекте или событии, образы которых извлекаются из памяти, тогда как использование недеklarативной, процедурной памяти в поведении может осуществляться без осознания этого факта. Декларативную и процедурную память различает и скорость их формирования. Эксплицитное обучение происходит быстро, иногда после первого «урока», когда информация о некотором разовом событии, произошедшем в определенное время и в определенном месте, запечатлевается сразу и навсегда. Именно с помощью декларативной памяти мы различаем знакомые и незнакомые события. Напротив, имплицитное обучение протекает медленно и требует повторения ассоциируемых и часто последовательно действующих раздражителей, как в случае выработки условного рефлекса. Процедурная память позволяет хранить информацию о причинно-следственных отношениях между событиями.

След в декларативной памяти может храниться годами, тогда как процедурная память при неупотреблении и без поддержки соответствующим подкреплением склонна к угасанию. В филогенезе декларативная память появляется позже процедурной (условнорефлекторной).

Впервые декларативную память в 30-е годы стал исследовать известный грузинский физиолог Иван Соломонович Бериташви-

ли (Беритов)¹. В его концепции нервно-психической деятельности декларативная память, которую он называл *образной памятью*, занимает центральное место. Он показал принципиальное различие между образной (декларативной) памятью и условнорефлекторной (процедурной), исследовав становление обеих систем памяти в филогенезе.

И.С. Бериташвили подчеркивал, что образ жизненно важного объекта возникает сразу уже в результате его единичного восприятия, и с каждым новым восприятием он совершенствуется. Образ создается всегда в определенной обстановке и настолько связывается с ней, что при своем воспроизведении всегда проецируется в определенное место этой обстановки. За каждым воспроизведением образа предмета (его представлением) следует стремительное передвижение животного в сторону данного места, если объект был жизненно полезен, или же, наоборот, стремительный уход от этого места, если объект был вредным, угрожающим. В этом проявляется направляющее или регулирующее действие образа жизненно важного объекта в поведении.

Для изучения образной памяти И.С. Бериташвили разработал специальную форму эксперимента. Обычно животному, например собаке, показывали пищу и на ее глазах прятали за одну из ширм, находящихся в лаборатории. Затем следовал период задержки, в течение которого животное ожидало, пока не будет открыт доступ к ширмам и оно сможет найти спрятанную пищу. Затем опыт повторяли, но пищу прятали в другое место.

И.С. Бериташвили выделяет *краткосрочную* и *долгосрочную образную память*, которые различаются временем хранения и условиями формирования следа памяти. Краткосрочный след в образной памяти возникает после показа значимого объекта, долгосрочный след — после показа и частичного подкрепления, когда животное может попробовать немного пищи, которую затем на его глазах прячут за какой-либо предмет. Так, курица помнит место, куда спрятали миску с кормом, в течение 10 мин, если это происходило на ее глазах. И когда дверку клетки открывали не позднее чем через 10 мин, она безошибочно направлялась к спрятанному корму (краткосрочная образная память). Если же курице дать поклевать часть корма за одной из ширмочек, затем отнести ее в виварий, то она будет помнить это место кормления до 5 дней.

¹ См.: Беритов И.С. Основные формы нервной и психической деятельности. Тбилиси: Сахелгами, 1947; Бериташвили И.С. Память позвоночных животных, ее характеристики и происхождение. Тбилиси, 1968; Механизмы деятельности головного мозга: Сб. трудов, посвященный 90-летию со дня рождения И.С. Бериташвили/Под ред. Т.Н. Ониани. Тбилиси, 1975.

Вновь попав в экспериментальную комнату, она сразу направляется к ширме, за которой ее кормили (долгосрочная образная память). След образной памяти можно усилить, если сделать восприятие пищи более комплексным, например демонстрацию пищи дополнить звуком миски, из которой обычно ест животное. Это удлиняет время сохранения следа в образной памяти.

Исследовав филогенетическое развитие образной памяти от рыб до обезьян, И.С. Бериташвили показал, что на низших ступенях развития выявляется лишь краткосрочная образная память. Так, рыбы обладают только краткосрочной образной памятью, они помнят местоположение корма в течение не более 8–10 с. Долгосрочная образная память впервые в филогенетическом ряду появляется у птиц. Среди низших млекопитающих (кролики) краткосрочная память на новое местонахождение пищи после ее однократного зрительного восприятия сохраняется 15–20 мин. Комплексное восприятие пищи формирует долгосрочную память, которая проявляется через много дней. У высших животных (кошки, собаки) краткосрочная образная память удлиняется до нескольких десятков минут, а долгосрочная — может сохраняться неделями и месяцами. У обезьян (павианы) краткосрочная и долгосрочная образная память намного лучше, чем у кошек и собак. И.С. Бериташвили экспериментально доказал, что время сохранения следов в долгосрочной образной памяти обычно превышает время сохранения условнорефлекторной памяти. На основе опытов с экстирпацией у животных коры головного мозга И.С. Бериташвили пришел к заключению, что мозговым субстратом образной памяти является неокортекс, так как с его удалением образная память у кошек и собак полностью исчезает.

В психологию сами термины декларативной и процедурной памяти были введены в 80-х годах Л. Сквайром и Н. Коеном (Squire L., 1983; Cohen N., 1984). Их заключение о двух типах памяти основывалось на результатах изучения пациентов с амнезией. Пациенты с корсаковским синдромом, у которых наблюдается явление антероградной амнезии, а также пациенты, получавшие конвульсивные электрошоковые воздействия, могут, как и здоровые люди, приобретать и сохранять (в течение по крайней мере 3 мес.) навык зеркального чтения, но они не в состоянии вспомнить слова, которые только что прочитали.

О двух типах памяти — декларативной и процедурной — свидетельствуют и клинические наблюдения над памятью пациентов с локальными поражениями мозга. Во многих случаях антероградной амнезии (ухудшение памяти на события, возникающие после травмирующего фактора) потеря памяти и способности к обуче-

нию была неполной. Из всех больных с амнезией нейропсихологами лучше всего изучен канадец, известный среди специалистов под инициалами Х.М., который перенес нейрохирургическую операцию на мозге по поводу эпилепсии. В 1953 г. в возрасте 27 лет ему удалили с двух сторон передние $2/3$ гиппокампа, миндалину и медиальную часть височных долей обеих полушарий. Удаление упомянутых частей мозга имело катастрофические последствия для больного: он помнил свое имя, нормально пользовался речью со своим обычным словарным запасом, коэффициент интеллекта остался на прежнем уровне. Он помнил все, что происходило задолго до операции, лишь частично утратив память на события, непосредственно предшествующие операции. Но он полностью потерял способность включать новую информацию в долговременную память. При этом преимущественно страдала не процедурная, а декларативная память. Нормально общаясь с сотрудниками больницы, Х.М. был не в состоянии их запомнить, хотя видел их ежедневно. Однако, хотя Х.М. и потерял способность запоминать новые события и факты, он хорошо справлялся с формированием новых навыков. Но, обучаясь и совершенствуя свои действия, он не осознавал, как это происходит, и не отдавал себе отчета в том, что он повторяет упражнения, которые уже делал раньше. Из этих результатов неизбежно следует вывод, что процедурная память и декларативная память являются разными формами и обеспечиваются разными структурами мозга.

Наиболее разработанная нейрональная модель организации двух типов памяти принадлежит М. Мишкину (Mishkin M., 1982; Mishkin M. et al., 1984). Один класс памяти он назвал *памятью на узнавание* (recognition memory), требующей высокого уровня организации многих ассоциативных областей коры. Другой класс — *памятью привычек* (habit memory), базирующейся на ассоциативной связи стимул—реакция. Обе системы памяти рассматриваются как независимые друг от друга. По своему содержанию память на узнавание и память привычек полностью соответствуют декларативной и процедурной памяти.

Для изучения у обезьян памяти на узнавание М. Мишкин разработал следующую форму опыта. Сначала обезьяне показывают определенный объект, который размещен в центре доски, закрывающей кормушку с пищей. Затем животному предоставляется возможность удалить объект и получить доступ к пище. 10 с спустя животному предъявляют тот же объект, но вместе с новым. Чтобы получить пищу во второй раз, обезьяна должна удалить новый предмет и игнорировать знакомый. Трудность задания варьировалась изменением времени задержки между предъявлением объек-

тов для запоминания и опознания, а также с помощью увеличения числа объектов, которые одновременно нужно было удерживать в памяти. Автор установил, что обезьяны легко выучиваются выполнять это задание, требующее удерживать в памяти одновременно образы нескольких разных объектов. И в течение дня они могут демонстрировать это многократно.

Обе системы памяти обеспечиваются разными структурами мозга. В качестве мозгового субстрата декларативной памяти любого содержания многие исследователи рассматривают медиальные части височных долей (*medial temporal lobe* — MTL), включающих гиппокампальную формацию, энториальную, парагиппокампальную кору, и структуры таламуса, расположенные по средней линии. Экспериментальное разрушение MTL у обезьян и грызунов воспроизводит диссоциацию форм памяти, наблюдавшуюся у пациентов, в виде избирательного нарушения декларативной памяти. М. Мишкин исследовал влияние раздельного разрушения передней височной коры, задней височной коры, амигдаларного комплекса и гиппокампальной формации у обезьян на сохранность декларативной памяти и способность к ее формированию. По его данным, память на узнавание наиболее сильно страдала при удалении передней височной коры и в меньшей степени при разрушении задней височной коры. Разрушения гиппокампа и амигдаларного комплекса ее почти не нарушали.

Процедурная память требует участия других структур. В зависимости от вида процедурной памяти вовлекаются различные сенсорные и моторные системы мозга, обеспечивающие специфичность выполняемых действий и навыков.

Некоторые исследователи в составе декларативной памяти выделяют *эпизодическую* и *семантическую память*. Такое деление долговременной памяти было предложено в 70-х годах канадским психологом Э. Тульвингом. Под эпизодической памятью он понимал память на датированные во времени эпизоды и события из индивидуальной жизни человека, а под семантической — знание вещей, которые не зависят от нашего личного опыта. Это память на слова, понятия, правила и абстрактные идеи; она необходима, чтобы пользоваться языком.

6.1.5. Рабочая память

Рабочая память — это временно актуализированная система следов памяти, которая оперативно используется во время выполнения различных когнитивных действий (перцептивных, мыслительных и др.) и реализации целенаправленного поведения.

Рабочая (реже употребляется «оперативная») память (РП) позволяет обрабатывать информацию «на линии» (on-line) во время мыслительной и исполнительской деятельности. Термин «рабочая память» был введен, чтобы избежать путаницы с КП, которая относится к кратковременному сохранению следов сенсорных стимулов, оставшихся после их восприятия. Термин «рабочая память» применяется исключительно для следов, извлеченных из памяти.

Удобной экспериментальной моделью для изучения РП стали опыты с формированием отсроченного инструментального рефлекса. Они позволили тестировать способность животного управлять своим поведением, ориентируясь на представления об экспериментальной среде, сохраняя их в РП.

На рис. 24 (слева) показано принципиальное различие опыта для изучения рабочей (оперативной) памяти от опыта с выработкой обычного инструментального рефлекса (справа). При изучении РП обезьяне на короткое время предъявляют кусочек пищи, но получить его животное может только после некоторого периода отсрочки. В это время экспериментатор на виду у обезьяны может поменять место пищи и затем прикрыть оба места коробками. По завершении периода отсрочки в несколько секунд животное получает сигнал, что может взять пищу. Правильная реакция — безошибочный выбор коробки, прикрывающей кусочек пищи, — указывает, что в кратковременной памяти обезьяны сохранился зрительный образ пищи и места ее нахождения. При выработке обычного инструментального рефлекса коробка, прикрывающая пищу помечена, например, крестом, и свое место она меняет вместе с пищей. В таком опыте после периода отсрочки обезьяна должна запомнить ассоциацию «пища — крест» и всякий раз выбирать «крест» независимо от его местоположения.

П. Голдман-Ракич (1992) исследовала участие нейронов префронтальной коры в рабочей памяти обезьяны при выработке глазодвижительного инструментального рефлекса — появления отставленной саккады на зрительную фигуру, предъявляемую в определенном участке зрительного поля. Обезьяна обучалась фиксировать взор на кресте в центре телевизионного экрана. Затем в одном из 8 участков экрана на короткое время появлялся зрительный стимул (квадрат). В конце отсрочки (3–6 с) центральный крест отключали, что служило сигналом к необходимости перевести взор на ту часть экрана, где перед отсрочкой появлялся целевой зрительный раздражитель — квадрат. Правильный ответ подкреплялся глотком виноградного сока.

В префронтальной коре были обнаружены нейроны, которые переходили в активное состояние и генерировали ПД с удвоенной

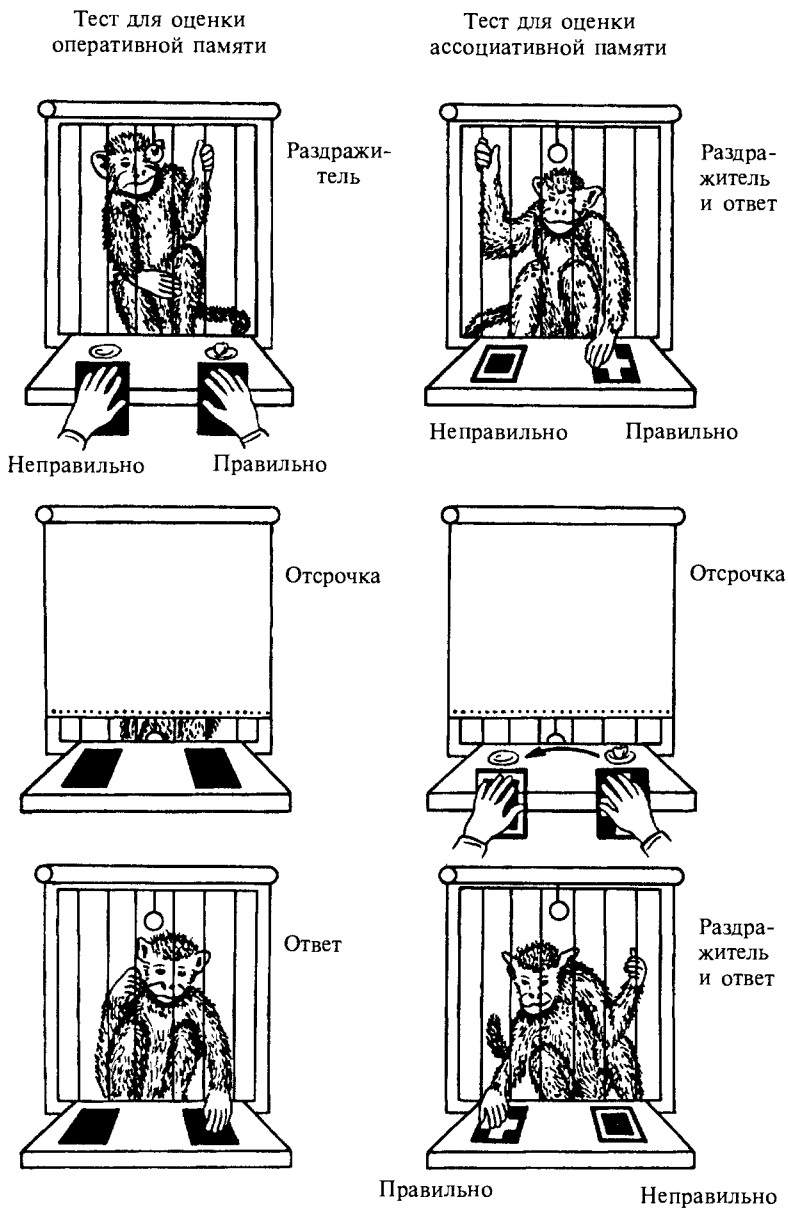


Рис. 24. Две модели опытов с отсроченными реакциями для изучения оперативной (рабочей) памяти и инструментального отставленного рефлекса на пищевом подкреплении (по П.С. Goldman-Rakic, 1992).

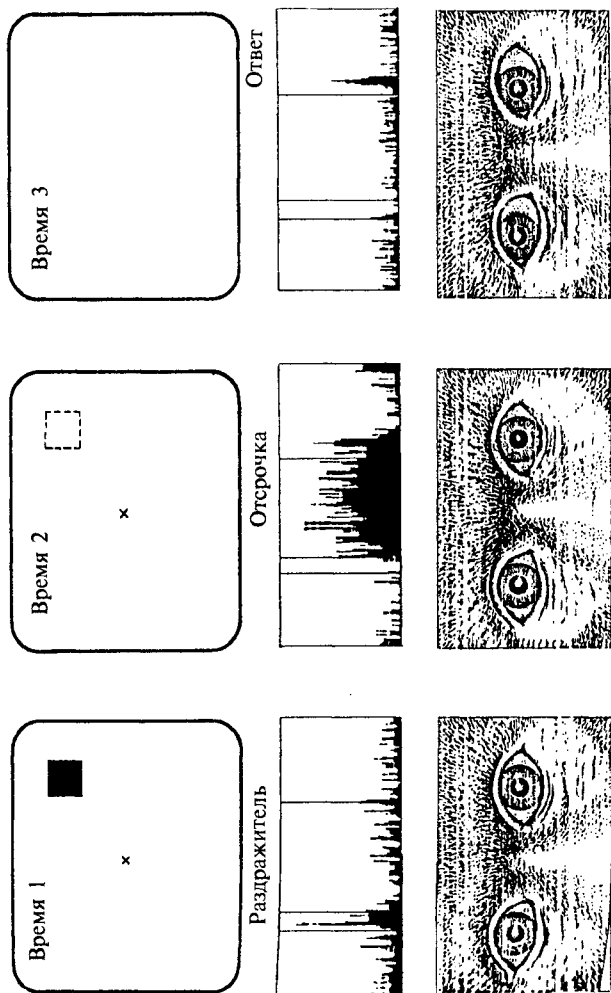


Рис. 25. Реакции трех типов нейронов префронтальной коры макаки резуса, реагирующих в разные фазы опыта: во время фиксации взора на точке экрана, когда рядом вспыхивает и исчезает целевой стимул (квадрат), место появления которого обезьяна должна запомнить (время 1); период отсрочки (несколько секунд), в течение которой нужно удерживать в оперативной памяти образ и место целевого объекта (время 2); в момент, когда фиксационная точка исчезает и обезьяна переводит взгляд туда, где ранее появлялась цель (время 3). Виден длительный разряд нейронов, хранящих след от целевого стимула в течение периода отсрочки (в центре). Появление цели в начале опыта и подготовка к двигательной реакции глаз активируют две другие группы нейронов (по П.С. Голдман-Ракич, 1992).

частотой сразу после того, как из периферического поля зрения животного исчезала цель (квадрат), имеющая для него особую значимость (рис. 25). Такой нейрон пребывал в активном состоянии только в течение всего периода отсрочки — в интервале от момента исчезновения цели до начала перевода глаз на место, где ранее был виден квадрат. В зависимости от места целевого стимула на экране во время отсрочки активируются разные нейроны. Нейроны, сохраняющие информацию о пространственном положении цели, получили название *нейронов памяти*. Их совокупность образует ядро системы пространственной рабочей памяти. Если в период отсрочки работа нейрона памяти нарушалась, это вело к появлению ошибочной глазодвигательной реакции. Кроме рассмотренных нейронов, была выделена группа клеток, которая пространственно-селективно реагировала на появление и исчезновение целевого стимула. Третья группа нейронов возбуждалась перед началом и во время саккады. Они представляют класс командных нейронов префронтальной коры, управляющих движением глаз через переднее двухолмие. Их реакция прерывает активность нейронов памяти, сохраняющих информацию о месте целевого стимула во время задержки.

Нейроны памяти префронтальной коры пространственно селективны. Разная локализация объекта, место которого нужно помнить во время задержки, активирует различные группы нейронов. Нейроны памяти префронтальной коры организованы в колонки. Каждая колонка специализируется на запоминании определенного участка зрительного поля, если там появился значимый объект. П. Голдман-Ракич (Goldman-Rakic P., 1996) обращает внимание на большое сходство модульной организации префронтальной коры, обрабатывающей зрительно-пространственную информацию, и первичной зрительной коры, где выявлены нейроны со специфической чувствительностью к различной ориентации стимула. Колонки префронтальной коры с разной пространственной ориентацией обнаруживают оппонентные отношения: возбужденная колонка одного типа тормозит активность колонок других типов через систему тормозных интернейронов.

Опыты показывают, что обезьяна может удерживать в рабочей памяти не только информацию о месте нахождения объекта, но и образ самого объекта. В эксперименте, который получил название «зрительный поиск», обезьяне дают возможность рассматривать несколько фигур, одновременно демонстрируемых на экране. При этом экспериментатор подкрепляет соком те саккады, которые переводят взор на одну из фигур (например, квадрат). В результате тренировки животное научается выбирать из нескольких фигур ту,

которая поощряется, фиксируя ее взглядом. Из этого следует, что образ целевого объекта находится в активной форме и используется в поведении для получения пищи.

У человека рабочая память может быть исследована с помощью вызванных потенциалов. Операция опознания стимула требует актуализации образа стимула и его сравнения с тем, что воспринимается. В префронтальной коре человека Р. Наатанен (Näätänen R.) выявил *процессную негативность (ПН)*, которая возникает на релевантный стимул (ее получают процедурой вычитания: ВП на релевантный стимул минус ВП на индифферентный стимул). ПН рассматривается как показатель опознания целевого стимула. Эти данные подтверждают причастность префронтальной коры к операции считывания нужной информации из места постоянного хранения и ее сравнения с действующим стимулом.

Рассматривая химическую архитектуру префронтальной коры, П. Голдман-Ракич (Goldman-Rakic P., 1996) приходит к заключению, что главный модулятор префронтальной коры — ДА-ергическая система. ДА-модуляция нейронов РП осуществляется через особый тип дофаминовых рецепторов — D1R, локализованных на дистантных дендритах и шипиках пирамидных нейронов и на интернейронах префронтальной коры. Характерное для шизофрении нарушение РП сочетается с уменьшением в префронтальной коре плотности рецепторов D1R. Существует оптимальный уровень ДА-модуляции для успешной когнитивной деятельности. Больше и меньше содержание ДА относительно оптимального значения ухудшает рабочую память. Флуктуациями высвобождения ДА и его захвата ДА-ергическими рецепторами можно объяснять флуктуации когнитивной деятельности.

Актуализация различного рода информации в режиме РП предполагает участие разных отделов префронтальной коры. Непространственная зрительная РП (на лица, объекты) использует нижнюю часть префронтальной коры. Пространственная зрительная рабочая память, используемая при игре в шахматы, во время ориентирования по карте, запоминания места, где находится объект, ландшафта, картин, а также при удержании в памяти местоположения целевого стимула в опытах с временной задержкой у человека и обезьяны, обеспечивается дорзолатеральной префронтальной корой.

Методом ПЭТ показано, что задание на ориентацию по карте вызывало большее увеличение локального мозгового кровотока в медиодорзолатеральной фронтальной коре и головке хвостатого ядра (ХЯ) левого полушария по сравнению с контрольным заданием, когда использовали идентичные стимулы и моторные реакции, но без необходимости удерживать текущую информацию в

памяти. Трудное задание на планирование от легкого отличалось лишь большей активностью, но только в головке ХЯ и таламусе. Параллельная активация префронтальной коры и базальных ганглиев (хвостатого ядра) во время выполнения задания на ориентацию позволяет предполагать, что в РП воспроизводятся не только репрезентации самих объектов, их местонахождение, но и моторные акты, которые должны быть оперативно реализованы в поведении. Семантическое кодирование и воспроизведение, так же как и другие вербальные процессы, связаны с активацией инсулярной и/или передней префронтальной области.

В онтогенезе префронтальная кора у человека созревает к 8 мес. Дети, не достигшие этого возраста, ведут себя так же, как и обезьяны с поврежденной префронтальной корой. Они вырабатывают условнорефлекторную реакцию, не обращая внимания на изменение места пищевого подкрепления. Способность к выполнению теста с отсроченным ответом у детенышей обезьян возникает в возрасте 2–4 мес. В этот период в префронтальной коре интенсивно образуются новые синаптические контакты.

Префронтальная кора тесно взаимодействует с основным хранилищем информации. По результатам исследований с применением ПЭТ энграммы памяти находятся рядом с сенсорными системами. Воспоминание об определенных событиях активирует те же зоны экстрастриарной коры (височной и теменной), которые ответственны за восприятие объектов, однако при этом увеличение метаболической активности охватывает более широкую зону. Информация о событиях и объектах хранится в блоках в непосредственной близости с параллельно работающими системами «Что» и «Где».

В процессе программирования поведения и двигательных актов информация, хранящаяся в теменной и нижневисочной коре, считывается на нейроны префронтальной коры через их прямые связи.

Следы памяти системы «Где» переписываются на нейроны префронтальной коры в виде константного пространства париетальной коры. На это указывают пространственно-селективные характеристики всех трех групп нейронов префронтальной коры. Их реакция избирательно зависит от локализации стимула и саккады во внешнем пространстве. Следы памяти системы «Что», локализованной в нижневисочной коре и реагирующей на сложные изображения (гностические единицы), также переписываются на префронтальную кору. Нейроны нижневисочной коры характеризуются константностью в отношении комплексов признаков и поэтому узнают, например, лицо в разных ракурсах.

Косвенное подтверждение обмена информацией между теменной и префронтальной корой содержится в результатах опытов,

полученных А.С. Батуевым на обезьянах, у которых вырабатывались пищевые инструментальные отсроченные двигательные реакции. Исследователь обнаружил одновременную активацию «нейронов памяти» в лобной и теменной коре. Они реагировали, изменяя частоту или паттерн активности, только в период отсрочки (от 5 до 20 с) между условным сигналом (вспышкой света) и двигательной реакцией — нажимом на рычаг, который открывал кормушку с пищей. У обезьяны вырабатывались дифференцировка условных сигналов по месту вспышки света (слева — справа) и правильный выбор рычага для нажима.

Между префронтальной корой и височно-теменными областями неокортекса существуют не только прямые, но и обратные связи. Наличие обратных связей из префронтальной коры в теменную и нижневисочную подтверждается появлением в них ответов на электрическую стимуляцию префронтальной коры.

Совместная активация префронтальной и теменной коры показана с помощью автордиографического метода (с введением 2-дезоксиглюкозы). После выполнения теста на запоминание места нахождения фигуры и выполнения отсроченного ответа у обученной обезьяны уровень метаболической активности в префронтальной коре и структурах, с которыми она связана, — гиппокампе, нижней части теменной коры и таламусе — увеличен. При выполнении обычного инструментального рефлекса без необходимости в течение некоторого времени удерживать в памяти целевой стимул метаболическая активность этих структур заметно слабее.

Только наличием обратных связей от префронтальной коры к теменной и височной можно объяснить результаты опытов со «зрительным поиском», когда обезьяна научается выделять с помощью глазодвигательной реакции (саккады) определенную фигуру на экране. Это означает, что образ целевого стимула в результате тренировки животного приобретает более четкие очертания, т.е. происходит подчеркивание, усиление признаков стимула. Это возможно только в том случае, если нейроны памяти префронтальной коры в зависимости от результатов подкрепления корректируют следы памяти в височной и теменной коре. Перезапись информации через обратные связи из префронтальной коры автоматически функционирует постоянно, обеспечивая приобретение и непрерывную коррекцию наших знаний.

Существование обратных связей от префронтальной коры к основным хранилищам памяти позволяет по-новому взглянуть на механизм ретроградной амнезии. Амнестические агенты действуют на актуализированные энграммы, когда они используются в режиме рабочей памяти. Это касается как старых следов, активиро-

ванных для оперативного использования, так и новых, только что приобретенных. В результате нарушения работы нейронов памяти префронтальной коры вносится искажение в содержание информации, которая перезаписывается через обратные связи для длительного хранения, что приводит к избирательной потере той памяти, которая предварительно была активирована.

Один из вопросов, который продолжает волновать психологов и психофизиологов, — почему мы, как правило, не помним или очень быстро забываем свои сновидения? Частичный ответ на этот вопрос дают недавние исследования метаболической активности структур мозга методом ПЭТ в цикле бодрствование—сон. Во время парадоксального сна выявлена сильная инактивация префронтальной (дорзолатеральной и орбитальной) коры — структуры, ответственной за рабочую память. Одновременно мощная активация охватывает лимбическую систему (особенно миндалину) и часть ассоциативной зрительной и слуховой коры. Во время парадоксального сна параллельно инактивации префронтальной коры отмечена редукция высвобождения норадреналина и серотонина (из синего пятна и ядер шва) — медиаторов, ответственных за обучение на отрицательном и положительном подкреплении (Hobson J.E., Stickgold R., Pace-Schott E.F., 1998). Новые комбинации образов, которыми так насыщены сновидения, вследствие блокады норадренергической и серотонинергической систем не получают подкрепления и из-за инактивации механизма рабочей памяти не переписываются на место постоянного хранения.

6.2. МНОЖЕСТВЕННОСТЬ СИСТЕМ ПАМЯТИ

Современные исследования мозга, выполненные методом ПЭТ и функциональной МРТ, свидетельствуют, что актуализация следов памяти требует одновременной активации многих структур мозга, каждая из которых выполняет специфическую функцию по отношению к процессам памяти. Процессы памяти связывают с фронтальной, височной и париетальной корой, мозжечком, базальными ганглиями, миндалиной, гиппокампом, неспецифической системой мозга.

Процесс формирования следа памяти характеризуется перемещением локусов активности по структурам мозга. Вновь формируемая энграмма в отличие от старого следа памяти представлена в мозге более широкой зоной активации.

Актуализация следа памяти предполагает обязательное появление активации в префронтальной коре, которая в режиме рабочей памяти обеспечивает считывание информации из основного

хранилища памяти — височной и теменной коры — и интеграцию ее на нейронах префронтальной коры. На пространственную локализацию активации влияет специфика информации, содержащейся в энграмме, которая выбирается в соответствии с решаемой задачей в системе целенаправленного поведения.

Высказана гипотеза о том, что след памяти через разное время после обучения реализуется разными по своему составу нейронными ансамблями (Греченко Т.Н., 1997). Как показало изучение динамики ассоциативного обучения у изолированных нейронов, более чем у 80% нейронов наблюдается отсроченное обучение. Эффект обучения проявляется через 5–40 мин после завершения процедуры обучения. Непосредственное или отсроченное обучение каждого нейрона привязано к определенному моменту времени и является устойчивой индивидуальной характеристикой нейрона при конкретном типе обучения. «Плавание» энграммы по структурам мозга (нейронным ансамблям) рассматривается как принцип организации памяти.

6.2.1. Мозжечок и процедурная память

Мозжечок относится к многофункциональным структурам мозга. Среди его функций — сохранение равновесия, поддержание позы, регуляция и перераспределение мышечного тонуса, тонкая координация произвольных движений. В последние годы выявлена его способность одновременно с корой формировать все виды классических условных рефлексов. Благодаря связям клеток Пуркинье мозжечка со всеми сенсорными системами через мшистые, а затем через параллельные волокна, а также с нижней оливой, откуда поступают сигналы о всех совершаемых безусловных рефлексах, *клетки Пуркинье представляют уникальную основу для конвергенции условного и безусловного сигналов.*

Зачем в мозжечке параллельно неокортексу формируются условные рефлексы? Какую новую функцию по сравнению с корой берет на себя мозжечок? Предполагают, что мозжечок контролирует точность выполнения движений во времени, так как только мозжечок обладает способностью в любой момент времени заблокировать любую двигательную реакцию или, наоборот, дать ей возможность реализоваться. При поражении мозжечка клиницисты описывают явление *дисметрии — плохое выполнение точных движений.*

Причастность мозжечка к выработке классических условных рефлексов доказывается опытами с отключением холодом и разрушением его структур. Временное охлаждение моторных нейронов во время обучения блокирует выполнение условного и безус-

ловного рефлексов, но не нарушает сам процесс обучения. С восстановлением функций моторных нейронов можно обнаружить, что процедура обучения в этих условиях завершилась выработкой условного рефлекса, т.е. для процесса обучения исполнение условной и безусловной реакций необязательно. Если же во время выработки условного рефлекса холодом отключить кору и ядра мозжечка, обучение будет невозможным. Частичным разрушением ядер моста, откуда берут начало мшистые волокна, несущие афферентную информацию к клеткам Пуркинье, можно вызвать выпадение условных рефлексов на специфическую модальность. Замена условного сигнала электрической стимуляцией ядер моста приводит к более быстрому формированию условного рефлекса. Разрушение нижней оливы препятствует формированию условных рефлексов в мозжечке. Новые доказательства роли мозжечка в выработке классического условного рефлекса получены на мышах-мутантах, у которых через 2–4 недели после рождения происходит полная дегенерация коры мозжечка. Такие мыши способны лишь к частичному имплицитному обучению за счет ядерных структур мозжечка.

Значительный прогресс в изучении нейронных взаимодействий в мозжечке при выработке классических условных рефлексов был достигнут в работах Рихарда Томпсона и его коллег, доказавших, что условный мигательный рефлекс формируется не только в коре, но параллельно и в локальной зоне мозжечка. В качестве условного сигнала они использовали световой или звуковой раздражитель, а безусловным рефлексом служило мигание на обдувание воздухом роговицы кролика.

Основными клеточными элементами коры мозжечка являются клетки Пуркинье. Их дендриты восходят к поверхностным слоям, а аксоны идут к нейронам ядер мозжечка (рис. 26). Кроме клеток Пуркинье, в коре мозжечка имеются зернистые (или клетки-зерна) и корзинчатые клетки. Афферентная информация поступает в мозжечок к зернистым клеткам от *мшистых волокон* (аксонов нейронов моста). Клетки-зерна посылают *параллельные волокна* к дендритам каждой клетки Пуркинье, образуя на них множество синапсов. Параллельно клетки-зерна образуют синапсы и на корзинчатых клетках (интернейронах), оканчивающихся тормозными синапсами на some клетки Пуркинье. Активация клеток Пуркинье создает торможение у нейронов ядер мозжечка посредством ГАМК-тормозного медиатора и как следствие — торможение нейронов красного ядра, управляющих двигательными рефлексам. На дендриты клеток Пуркинье конвергируют не только параллельные волокна зернистых клеток, но и *лазящие (или ползующие)* волок-

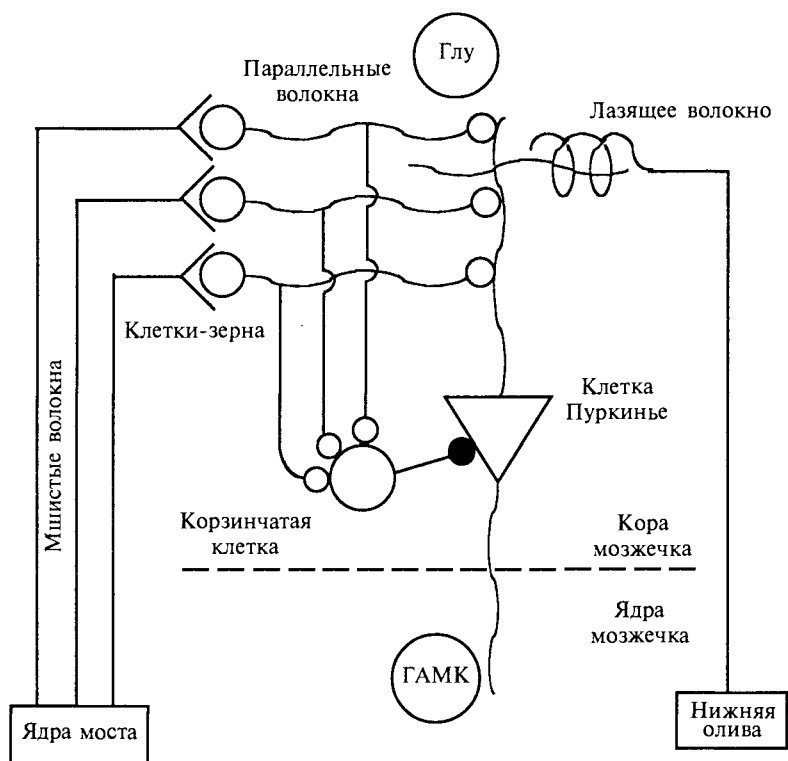


Рис. 26. Схема нейронной сети в мозжечке, обеспечивающей функционирование условного мигательного рефлекса.

на — аксоны нейронов нижней оливы. Имеется около 15 млн клеток Пуркинье. Каждая из них имеет возбуждающие синаптические контакты только с одним лазящим волокном и много тысяч синапсов — от параллельных волокон.

Таким образом, на дендритах каждой клетки Пуркинье сходятся два потока влияний: от самых разных афферентов (параллельные волокна) и от нижней оливы через одно лазящее волокно.

Сигнал, формирующийся в нижней оливе от безусловного рефлекса, т.е. сигнал от подкрепления, передается лазящему волокну, которое осуществляет селективный выбор определенной клетки Пуркинье, действуя по принципу: одно лазящее волокно — одна клетка Пуркинье. Условный раздражитель представлен на клетках Пуркинье возбужденным параллельным волокном. Подобная конвергенция волокон имеет место и на нейронах ядер мозжечка.

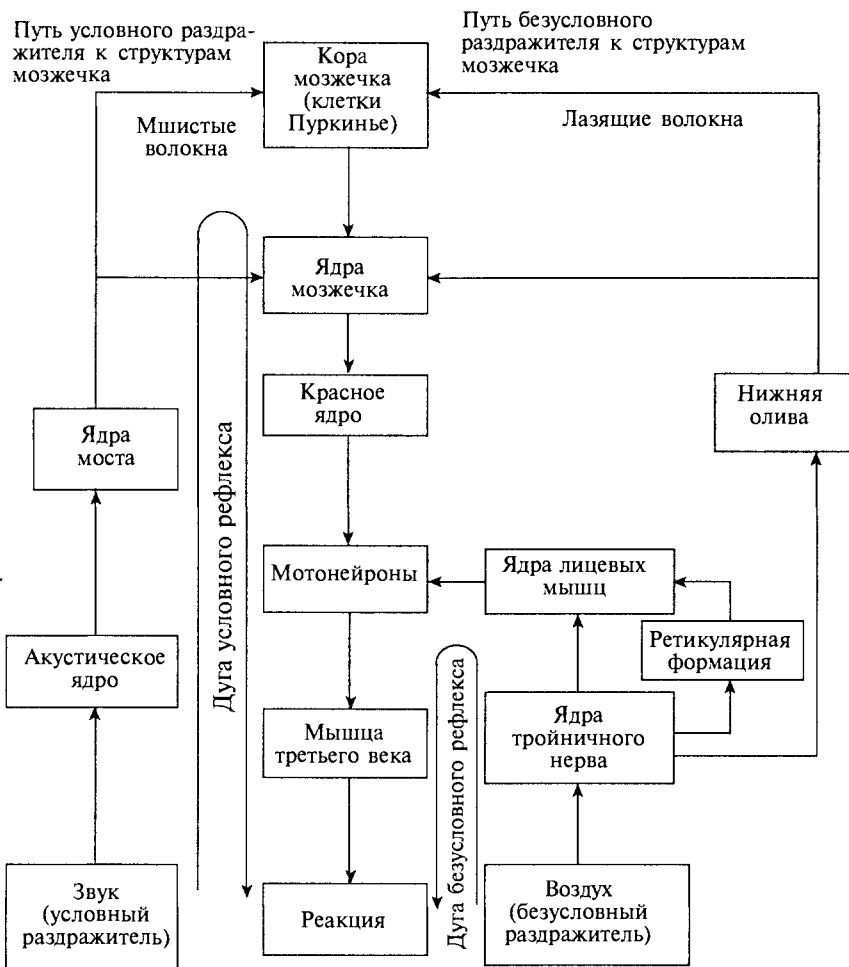


Рис. 27. Схема взаимодействия мозжечка и структур мозга, причастных к выработке условного мигательного рефлекса.

Обдувание воздухом роговицы возбуждает ядра тройничного нерва и VI и VII пары ядер лицевых мышц. Сигнал достигает мотонейронов, управляющих движением мышц века, и вызывает мигательную реакцию. От ядер тройничного нерва к ядрам лицевых мышц идет дополнительный путь через РФ, а также путь к мозжечку через нижнюю оливу (рис. 27). Нейроны мозжечка имеют только один выход — пучок аксонов клеток Пуркинье.

Установлено, что клетки Пуркинье характеризуются тонической спонтанной активностью. Ее увеличение означает усиление их тормозных влияний на нейроны ядер мозжечка и красное ядро. Оно уменьшается со снижением активности клеток Пуркинье. Тем самым создаются условия для активации моторных центров и появления двигательной реакции.

При выработке условного рефлекса в мозжечке возникает избыточное торможение определенных клеток Пуркинье по принципу «торможение торможения», в результате чего из-под тормозного контроля высвобождается определенный безусловный рефлекс.

Плохое выполнение точных движений у пациентов с дисфункцией мозжечка сочетается с дефектом в когнитивной сфере. У них нарушены последовательность и согласованное исполнение когнитивных операций, из-за этого страдают генерация идей, формулирование гипотез. Таким образом, можно говорить не только о двигательной, но и о *когнитивной дисметрии*, возникающей в результате нарушений функций мозжечка. Мозжечок работает в единой системе с фронтальной корой и таламусом. Префронтальная кора, мозжечок и таламус, по данным ПЭТ, активируются одновременно. Это объясняют тем, что функция префронтальной коры, которая задает программу действий, дополняется функцией мозжечка, который контролирует точное ее исполнение во времени. Возможно, что дезорганизация мышления у шизофреников связана не только с нарушением рабочей памяти, но и с дисфункцией циркуляции процессов в *системе префронтальная кора—таламус—мозжечок*. По данным, полученным с помощью ПЭТ, у таких пациентов уровень кровотока в этих структурах по сравнению с нормой снижен.

6.2.2. Миндалины и эмоциональная память

В 1937 г. чикагские исследователи Г. Клювер и П. Бьюси опубликовали результаты опытов с удалением у обезьян обеих височных долей вместе с миндалиной и гиппокампом. После операции у обезьян наблюдалось странное поведение. У них пропала всякая агрессивность, в том числе та, которая необходима для самозащиты и поддержания своего статуса во взаимоотношениях с другими особями. Дикие и агрессивные обезьяны после такой операции становились спокойными и доверчивыми. При этом они стали менее осторожными, их сексуальная активность повысилась и стала неупорядоченной. Оперированные животные без разбору исследовали все объекты, даже опасные, забирая их в рот (психическая слепота). Кроме того, обезьяны утратили страх, перестали бояться

змей, хотя перед операцией при виде их приходили в ужас. Они как будто перестали отличать хорошую пищу от плохой, пригодного полового партнера от непригодного, опасные предметы и сигналы от безопасных. Подобный комплекс нарушений наблюдался и у больных с повреждением височных долей мозга. Он получил название «синдром Клювера — Бьюси».

Позже было доказано, что исчезновение эмоций страха прежде всего связано с нарушением функций миндалины и ее связей с нижневисочной корой, где локализованы гностические единицы, реагирующие на эмоциональную экспрессию. Связь миндалины с отрицательными эмоциями и особенно со страхом в 50-х годах получила подтверждение в опытах нейропсихолога из Оксфорда Л. Вейскранца, который производил избирательное разрушение миндалины у обезьян.

Миндалина у человека — сложное комплексное образование, включающее несколько групп ядер, расположенных в глубине височной доли и имеющих многочисленные связи со многими структурами мозга. Наиболее часто в миндалине выделяют *дорзо-медиальную (или центральное ядро)* и *базолатеральную части (или латеральное ядро)* (рис. 28). Центральное ядро представляет выход миндалины к исполнительным механизмам. Электрическая стимуляция миндалины вызывает у животного эмоцию страха и оборонительные поведенческие реакции. Критической структурой для получения подобного эффекта у собак является центральное ядро (Fonberg E., 1986). Его электрическая стимуляция вызывает вегетативные и двигательные проявления страха. Аксоны нейронов центрального ядра после бифуркации достигают латерального гипоталамуса и центрального серого вещества. Гипоталамус выполняет функцию интеграции вегетативных, соматических и гуморальных механизмов. Электрическое раздражение малых участков гипоталамуса вызывает у животного различные типы поведенческих реакций (реакции страха, агрессии, бегства, пищевые, половые, терморегуляционные реакции). Присутствие соматического, вегетативного и гуморального компонентов в составе каждой поведенческой реакции достигается за счет того, что латеральный гипоталамус (ЛГ) — структура с плохо дифференцированными ядрами — имеет эфферентные связи с вегетативными и соматическими ядрами ствола и спинного мозга. Латеральный гипоталамус регулирует гуморальные процессы через медиальный гипоталамус (МГ) — структуру с хорошо дифференцированными ядрами, с которыми он имеет двусторонние связи. Именно МГ служит промежуточным звеном между нервной и эндокринной системами.

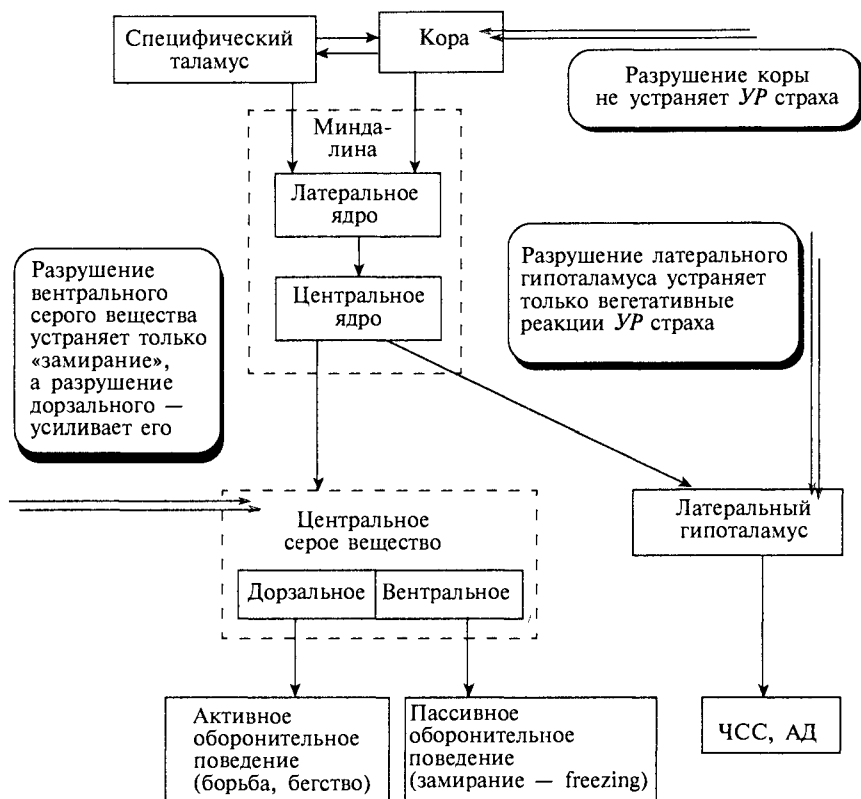


Рис. 28. Схема связей миндалины с другими структурами мозга, определяющая возникновение пассивного и активного оборонительного поведения.

Миндалина ответственна не только за безусловные, но и за условнорефлекторные реакции страха. Отмечено возрастание активности ее нейронов под влиянием сочетания условного сигнала с безусловным раздражением, вызывающим страх. При этом ее нейроны не реагировали на изолированное предъявление условного или безусловного стимула, а также на их случайное чередование. Удаление или разрушение миндалины устраняет ранее выработанные условные рефлексы страха и делает невозможным выработку новых.

Миндалина получает сигналы от всех сенсорных систем. Более сложные поступают от коры, более простые — от специфического таламуса, двухолмия (верхнего и нижнего). По кортикофугальным путям к ней также приходят сигналы от нижневисочной коры, где

находятся нейроны, избирательно реагирующие на лица определенных людей и на различные паттерны эмоциональной лицевой экспрессии. Все сенсорные сигналы разных модальностей и разного уровня сложности приходят в латеральное ядро миндалины. Оно является сенсорным интерфейсом по отношению к центральному ядру.

В основе формирования условного рефлекса страха лежат пластические изменения синапсов афферентного входа к латеральному ядру миндалины и синапсов на нейронах центрального ядра, запускающих вегетативные и двигательные реакции страха. Первое звено пластичности обеспечивает *сенсорную специфичность*, второе — *моторную специфичность* условного рефлекса страха.

Миндалина причастна к формированию не только процедурной эмоциональной памяти, но и декларативной. Она играет критическую роль в эмоциональном и социальном поведении высших млекопитающих, так как принимает участие в декодировании эмоциональных сигналов, посылаемых другими особями, что позволяет строить поведение в соответствии с их смыслом. После двустороннего удаления миндалины у приматов нарушается социальное внутригрупповое поведение, так как животные не могут дать социальную оценку сигналам, главным образом поступающим через зрительный, слуховой и обонятельные каналы и свидетельствующим об эмоциях и намерениях партнеров, которая так необходима для группового поведения. Оперированные животные также не могут связать эту информацию с их собственными эмоциональными состояниями, определяющими их внутригрупповые симпатии и антипатии. Поведенческие расстройства, вызванные удалением миндалин, связаны с нарушением двусторонней передачи информации между височными долями и гипоталамусом, которая у интактного животного опосредована миндалиной.

В опытах на животных доказано, что миндалина вовлекается в процесс лицевого восприятия, в ней выявлены нейроны, так же как и в нижневисочной коре, реагирующие на определенные лица независимо от их ракурса и ориентации, как и на паттерны лицевой экспрессии эмоций.

Разрушение миндалины у человека нарушает понимание эмоциональных сигналов, исходящих от других людей. Анализ клинического случая с частичным билатеральным разрушением миндалевидного комплекса (пациентка D.R. в возрасте 51 года перенесла операцию) показал, что больная плохо распознает паттерны лицевой эмоциональной экспрессии. Если же одно и то же лицо выражало разные эмоции, у больной возникали трудности при идентификации лица человека. Кроме того, после операции у нее ухудшилась память на новые лица, она не могла интерпретировать

направление взгляда, интонацию речи (Young A.W. et al., 1996; Scott S.K. et al., 1997). Таким образом, разрушение миндалины создает проблему чтения эмоциональных сигналов, важных для социальной коммуникации. Исследователи полагают, что у больной отсутствуют знания о том, какие паттерны эмоциональных сигналов с какими эмоциями связаны, т.е. у нее нарушены условнорефлекторные связи между сложными сенсорными стимулами и эмоциональными состояниями, которые могут быть индуцированы соответствующим безусловным рефлексом. Из-за разрушения миндалины страдает эмоциональная память — не функционируют и не образуются связи сенсорных сигналов с определенными эмоциональными состояниями.

При этом особенно сильно нарушается распознавание лицевой экспрессии отрицательных эмоций и прежде всего страха. Измерение методом ПЭТ метаболической активности миндалины у человека, когда он рассматривал фотографии лиц, переживающих счастье или страх, выявило *избирательную активацию левой миндалины только при восприятии негативной эмоции — страха*. С возрастанием интенсивности отрицательной эмоции уровень метаболической активности нейронов увеличивался. Реакция при восприятии «счастливого лица» была противоположной. Активность миндалины подавлялась, и чем сильнее лицо человека выражало эмоцию счастья, тем ниже был уровень метаболической активности в миндалине.

Как формируется декларативная эмоциональная память? Предполагают, что сенсорный сигнал от внешнего мира, поступающий из височных областей коры, и сигналы о состоянии внутренней среды, определяемые гипоталамусом, конвергируют на нейронах миндалины, изменяя их синаптические связи. Это обеспечивает формирование стабильных и длительно сохраняющихся следов эмоциональной памяти.

Миндалина обеспечивает быстрое и прочное запечатление в памяти эмоциональных событий часто после одноразового обучения. По данным Р.Н. Кругликова, удаление миндалины у животного особенно сильно нарушает однократное обучение (пассивное избегание) на отрицательном подкреплении, вызывающем оборонительную реакцию и эмоцию страха. Эффект эмоционального запоминания положительно коррелирует с активностью миндалины. Измерение расхода глюкозы методом ПЭТ во время свободного воспроизведения содержания авersiveвных клипов через 3 недели после запоминания показало, что существует линейная зависимость ($r = 0,93$) между активностью глюкозы в миндалине и числом клипов, сохранившихся в памяти испытуемого. Эта зависимость

характеризует только память на отрицательные эмоции, она не проявляется при воспроизведении эмоционально нейтральных клипов. Эмоциональная память зависит от силы НА-ергических модулирующих влияний. Инъекция в миндалину НА, воздействие электрошоком, увеличивающее также выброс НА, улучшают долговременную эмоциональную память крысы. Прием по поводу ишемической болезни сердца наиболее распространенных лекарств, блокирующих симпатическую систему (пропранолола), приводит к снижению метаболической активности миндалины, необходимой для формирования эмоциональной памяти. Такие больные демонстрируют избирательное нарушение памяти, связанной с эмоциональными эпизодами, при сохранности памяти на нейтральные, неэмоциональные события.

6.2.3. Функции гиппокампа в процессах памяти

Гиппокамп — древний отдел мозга. Он тесно связан с височными долями. У приматов гиппокамп прижат к миндалине в височной доле. Гиппокамп имеет мощные входные и выходные связи с перегородкой (*septum*) в виде толстого пучка волокон (свода). Мощный вход в гиппокамп представлен волокнами из энториальной коры, куда поступают сенсорные сигналы от нейронов-детекторов и гностических единиц. Волокна энториальной коры достигают гиппокампа либо прямо, либо через зубчатую фасцию, оказывающую тормозное влияние на его нейроны. Другой вход в гиппокамп берет начало в поясной извилине — одной из структур лимбической системы.

По мере изучения гиппокампа менялось представление о его функциях. Сначала он рассматривался как кора обонятельного мозга. Затем широко распространилась точка зрения, что гиппокамп ответствен за формирование долговременной памяти. Первые свидетельства о связи гиппокампа с памятью были получены при нейрохирургических операциях на мозге.

В последнее время получены новые данные о причастности гиппокампа к процессам памяти. Они касаются *способности гиппокампа различать комплексные раздражители*. Оказалось, что удаление гиппокампа лишает животное способности обнаруживать общие элементы в различных стимульных комплексах. Крысы, лишённые гиппокампа, по сравнению с интактным животным быстрее и легче вырабатывают дифференцировки на комплексы в виде последовательности запахов, различающихся лишь одним компонентом. Известно, что интактное животное, чтобы научиться различать комплексы стимулов, должно пройти через стадию, когда стимулы,

имеющие общий элемент, смешиваются. Это различие объясняется тем, что у оперированных животных происходит слияние (фузия) всех компонентов последовательности в единый комплекс, что облегчает различение самих комплексов, но не позволяет выявлять отдельные их составляющие. Полагают, что у интактного животного гиппокамп осуществляет *диффузию элементов комплекса*. Это свойство гиппокампа позволяет ему оживлять все следы ДП (как ранние, так и более поздние) и работать с большим их набором, что делает память обученного животного более гибкой. Удаление гиппокампа делает реакции животного стереотипными. На новые раздражители оно реагирует, как на старые. Оперированное животное трудно переучивается. *Функция гиппокампа — оживлять следы памяти — тесно связана с его способностью инициировать ориентировочные реакции.*

Огромный объем экспериментальных фактов накоплен в отношении связи гиппокампа с ориентировочным рефлексом. В вентральном гиппокампе *найлены «нейроны новизны»* двух типов: с возбуждающими и тормозными реакциями (Виноградова О.С., 1975). Они обнаруживают все свойства ориентировочного рефлекса — при повторении одного и того же стимула их реакция угасает, она может быть расторможена экстрараздражителем или длительной паузой в применении стимула либо изменением его параметров.

Причастность гиппокампа к реакции новизны получила подтверждение и в поведенческих опытах с регистрацией *гиппокампального тета-ритма*. У крыс во время приноживания, исследования обстановки тета-ритм усиливается, и исчезает параллельно с ослаблением ориентировочного рефлекса или ориентировочно-исследовательского поведения.

По данным О.С. Виноградовой, пластичные перестройки в гиппокампе при привыкании локализованы на синапсах, образуемыми мшистыми волокнами зубчатой фасции на пирамидах гиппокампа в СА3 и СА4. Механизм привыкания можно отключить с помощью введения в зубчатую фасцию кролика соответствующих антител, предварительно выработанных у другого животного. Антитела блокируют функцию мшистых волокон, что и приводит к исчезновению привыкания у нейронов гиппокампа.

Как возникает гиппокампальный тета-ритм? Сенсорный сигнал достигает нейронов гиппокампа в СА1 и СА2 через энторинальную кору, а затем через зубчатую фасцию и нейронов СА3 и СА4. Гиппокамп связан двусторонними связями с перегородкой (септумом). Реакция гиппокампа активирует латеральный септум и через него ретикулярную формацию (РФ), которая в свою очередь стимулирует медиальный септум, иницирующий генерацию

тета-ритма. Появление гиппокампального тета-ритма связано с появлением реакций у нейронов новизны. С повторением стимула развивается привыкание за счет подключения тормозной функции зубчатой фасции, куда, так же как и в гиппокамп, приходит сенсорный сигнал из энториальной коры.

Привыкание в гиппокампе специфично по отношению к повторяющему стимулу. Это обусловлено специфичностью процесса долговременной потенциации и долговременной депрессии, которая также развивается на нейронах гиппокампа (см. раздел «Научение»).

Хорошо известен эффект растормаживания ранее приобретенных условных связей под влиянием действия экстрараздражителя. Его связывают с возникновением ориентировочного рефлекса. Полагают, что во время ориентировочной реакции гиппокамп актуализирует следы памяти, что позволяет ее гибко использовать в поведении.

По-видимому, гиппокамп непричастен к формированию ни декларативной, ни процедурной памяти, а только к манипуляции следами памяти. Гиппокамп, скорее, менеджер долговременной памяти (Соколов Е.Н., 1997).

6.3. НАУЧЕНИЕ

Понятия «память» и «научение» психологи и нейробиологи традиционно относят к поведенческим категориям. Они применимы для характеристики целостного организма. Память и научение — неотделимые процессы. Научение обеспечивает постоянное пополнение и изменение наших знаний, а также приобретение новых навыков, умений. В отличие от научения процессы памяти ответственны не только за усвоение (фиксацию), но и за сохранение и воспроизведение (извлечение) информации. В самом широком смысле слова научение можно определить как приспособительное изменение поведения, обусловленное прошлым опытом. Память необходима для научения, так как она представляет собой механизм, с помощью которого накапливается прошлый опыт, который может стать источником адаптивных изменений поведения.

Научение — совокупность процессов, обеспечивающих приобретение индивидуальной (фенотипической) памяти, вызывающей приспособительную модификацию поведения.

Научение требует определенного времени, условий и реализуется с помощью нейрофизиологических механизмов разного уровня (межклеточного, внутриклеточного, молекулярного).

6.3.1. Виды научения

Существует много разновидностей научения. Они могут быть разделены на несколько групп. Наиболее часто выделяют *простое научение*, к которому относят привыкание, сенситизацию, *ассоциативное научение*, включающее выработку классического условного рефлекса, инструментального (или оперантного) рефлекса, одномоментное обучение (на аверсивном подкреплении), и *сложное научение* (импринтинг, латентное обучение, обучение на основе подражания, когнитивное обучение: формирование декларативной памяти).

Привыкание как простейшая форма научения выражается в ослаблении поведенческой реакции при повторных предъявлениях стимула. От утомления и истощения привыкание отличается тем, что реакцию вновь можно вызвать простым изменением стимула.

Э. Кэндел и его сотрудники исследовали привыкание оборонительной реакции у аплизии. Защитная реакция морского моллюска в виде втягивания сифона и жабры вызывалась тактильным раздражением этих органов струей холодной воды. Многократное применение такой стимуляции уменьшало величину рефлекторной реакции втягивания. Эффект ослабления реакции мог быть кратковременным, но при достаточно большом числе повторений снижение реактивности оборонительной реакции могло сохраняться в течение нескольких недель (долговременное привыкание).

Ярким примером поведенческого привыкания является *угасание безусловного ориентировочного рефлекса* (или его отдельных компонентов). С повторением стимула теряется новизна, что и приводит к привыканию. Привыкание в системе ориентировочного рефлекса получило название *негативного научения*, состоящего в том, что стимул по мере его повторения теряет способность вызывать ту реакцию, которую он ранее вызывал. Привыкание или угасание ориентировочного рефлекса связывают с формированием «нервной модели стимула» — его многомерной энграммы, которая и тормозит систему активации ориентировочного рефлекса (см. главу «Внимание»).

Сенситизация — другая простейшая форма научения, выражающаяся в усилении рефлекторной реакции под влиянием сильного или повреждающего постороннего стимула. Сенситизация — это не просто противоположность привыкания. Она является результатом активации модулирующей системы мозга, возникшей на сильный побочный раздражитель. Усиление рефлекса вызвано изменением функционального состояния организма.

6.3.2. Нейронные феномены пластичности

Пластичность — фундаментальное свойство клетки, которое проявляется в относительно устойчивых модификациях реакций нейрона и во внутриклеточных его преобразованиях, обеспечивающих изменение эффективности и направленности межнейронных связей.

Свойство пластичности нейрона лежит в основе процессов научения и памяти целостного организма, проявляющихся на поведенческом уровне. Выделяют несколько основных феноменов пластичности: привыкание, сенситизацию, клеточные аналоги ассоциативного обучения, явления долговременной потенциации и долговременной депрессии, пластичность пейсмекерного механизма клетки.

Привыкание нейрона выражается в постепенном ослаблении его реакции на повторяющийся раздражитель. Восстановление реакции происходит в результате изменения стимула или применения нового, а также после прекращения привычной стимуляции. Время восстановления реакции (секунды — недели) зависит от стимуляции и изучаемого объекта.

Сенситизация нейрона — временное усиление его реакции или появление ее на ранее неэффективный стимул, возникающее в результате какого-либо сильного воздействия (например, электрического тока). Время ее сохранения — от нескольких секунд до дней и недель. Сенситизацию связывают с активацией модулирующих нейронов, вызываемой сильным биологически значимым воздействием.

Долговременная потенциация (long-term-potential, LTP) впервые описана для нейронов гиппокампа. В 1973 г. Т. Блис и Т. Лемо, работая в лаборатории П. Андерсена в Осло (Норвегия), впервые показали, что нейроны гиппокампа обладают выраженными пластическими свойствами, нужными для обучения. Применяв высокочастотную электрическую стимуляцию, чтобы вызвать короткую серию ПД в пресинаптическом нейроне, они получили эффект усиления ответов постсинаптического нейрона на последующие одиночные импульсы, приходящие от пресинаптической клетки. Эффект мог сохраняться в течение часов—недель. Они назвали такое усиление синаптической проводимости *долговременной потенциацией*, предположив, что постсинаптическая клетка выделяет *ретроградный мессенджер*, который способен проникать через мембрану пресинаптической клетки. Этим мессенджером, возможно, является окись азота, которая определяет пресинаптическое облегчение у гиппокампальных нейронов млекопитающих.

Долговременная потенциация (ДВП) в гиппокампе удовлетворяет выдвинутому Д. Хеббом критерию обучения — совпадению

пресинаптической и постсинаптической активности нейрона. Этот принцип был сформулирован Д. Хеббом в 1949 г. в книге «Организация поведения» в качестве условия, необходимого для образования новых нейронных ансамблей в процессе обучения.

В опытах на срезах гиппокампа П. Андерсен и его сотрудники (Andersen P. et al., 1977) показали, что долговременная потенциация обусловлена усиленным выделением медиатора из пресинаптических окончаний. С помощью электронного микроскопа была подтверждена связь долговременной потенциации с увеличением шипиков на дендритах нейронов гиппокампа и изменением структур синапсов.

Позже ДВП была обнаружена в других структурах мозга — миндалине, мозжечке. ДВП относится к определенному синаптическому контакту. Она выявлена у идентифицированного синапса в простой нервной системе моллюска.

Долговременную потенциацию (ДВП) можно обнаружить по увеличению амплитуды и крутизны ВПСП, повышению вероятности генерации ПД, а также по увеличению числа спайков на один тестирующий стимул. Долговременная потенциация часто используется как удобная модель для изучения механизмов научения.

Долговременная депрессия (long-term-depression, LTD) состоит в длительном снижении проводимости через синапс. Сравнительно недавно долговременная депрессия (ДВД) обнаружена в коре мозжечка у клеток Пуркинье. Ее можно вызвать совместной низкочастотной стимуляцией (1–4 Гц) двух входов к клеткам Пуркинье: афферентного входа через параллельные волокна к ее дендритам и входа от лазающих волокон из нижней оливы, посылающей сигналы о совершаемых двигательных рефлексах.

Сигнал от лазающего волокна увеличивает приток ионов Ca^{2+} к клеткам Пуркинье. Это вызывает в нейроне каскад преобразований, где главная роль принадлежит процессам фосфорилирования-дефосфорилирования. Предполагают, что ДВД возникает вследствие того, что ионы Ca^{2+} активируют белок фосфатазу, который обеспечивает дефосфорилирование рецепторов на дендритах клеток Пуркинье, снижая тем самым их синаптическую проводимость. Не исключается возможность и второго механизма торможения клеток Пуркинье через долговременную потенциацию тормозного входа к ним от корзинчатых интернейронов. ДВД возникает только на тех синапсах параллельных волокон к клеткам Пуркинье, возбуждение которых во времени совпадает с сигналом, приходящим из нижней оливы.

Таким образом, долговременная депрессия в клетках Пуркинье — тот механизм пластических изменений в нейроне, благодаря которому в мозжечке формируются условные рефлексy.

Клеточные аналоги ассоциативного обучения можно получить во многих структурах мозга. Так, 40% нейронов гиппокампа способны к обучению (Котляр Б.И., 1986). Процедура формирования условного рефлекса у нейрона требует, чтобы к нему последовательно, с небольшой задержкой приходили сигналы от условного и безусловного стимулов. Условным стимулом может быть любое сенсорное или электрическое раздражение, которое вызывает лишь подпороговую реакцию (ВПСП). Безусловный раздражитель должен вызывать у нейрона спайковые разряды (ПД). Под влиянием сочетания «индифферентного» раздражителя с безусловным нейрон, способный к ассоциативному обучению, начинает отвечать на условный стимул реакцией, которая ранее возникала только на безусловное раздражение.

У отдельного нейрона можно выработать не только классический условный рефлекс, но и инструментальный. Впервые это показали исследователи из Мичигана Джеймс и Мариана Олдс в 1961 г., а затем и другие исследователи. В опытах Э. Фетца и М.Э. Бейкер (Fetz E., Baker M., 1973) с помощью вживленных электродов регистрировали активность нейронов в двигательной коре у бодрствующей обезьяны. Когда частота ПД случайно превышала некоторый уровень, шкала прибора перед обезьяной освещалась и животное получало положительное подкрепление — несколько капель фруктового сока. В результате такой процедуры активность нейрона возрастала до того уровня, который подкреплялся. С отменной подкрепления частота ПД возвращалась к исходному, фоновому значению (угасание инструментального рефлекса). Параллельная регистрация ЭМГ и механограммы мышцы задней стопы показала, что возрастание частоты спайков нейрона двигательной коры, вызванное обучением, несколько опережает начало электрической и механической активности мышцы. Это позволило утверждать, что инструментальный условный рефлекс был выработан у нейрона, который и запускал двигательную реакцию, а не наоборот.

Многие исследования были посвящены формированию аналогов условного рефлекса на различных модельных системах: срезах мозга, изолированной нервной системе моллюска, синаптически связанных нейронах. Особенно впечатляющими оказались результаты изучения клеточных механизмов пластичности на полностью изолированной соме нейрона. Этот препарат впервые был получен у аплизии и применен Р. Баумгартеном с соавторами (Baumgarten R.I. et al., 1971).

На виноградной улитке ассоциативное обучение у полностью изолированного нейрона было исследовано Т.Н. Греченко (1979). Соме нейрона, изолированную от отростков, получают при помо-

щи обработки ганглиев виноградной улитки протеомитическим ферментом — трипсином с последующим выдерживанием в термостате при температуре 37–38°C в течение 15–20 мин. После такой процедуры нейроны лишаются отростков. Изолированный нейрон может состоять только из сомы или из сомы с культей аксона. Он сохраняет присущую ему фоновую активность, тип хемочувствительности.

В качестве условного стимула (УС) использовались микроаппликация медиаторов (ацетилхолина или серотонина) или прямая деполяризация током через внутриклеточный электрод. Все условные стимулы вызывали лишь ВПСП и были подпороговыми для ПД. В качестве безусловного стимула (БС) применялся раздражитель большой силы, который вызывал устойчивую генерацию ПД. Интервал времени между УС и БС 5–500 мс, интервал между парами стимулов — от 40 с до 3 мин. Через 10–15 сочетаний условный стимул начинал вызывать реакцию, характерную для БС. Условный ответ у разных нейронов сохранялся в течение 5–40 мин. Дополнительное обучение увеличивало время сохранения следового эффекта. Неподкрепление вело к постепенному угасанию условной реакции. 80% нейронов (из 503) продемонстрировали феномен отсроченного обучения. Условный ответ после прекращения процедуры обучения появлялся не сразу, а спустя некоторое время. Интервал от момента прекращения обучения до достижения максимального следового эффекта для разных нейронов составлял от 1–3 до 60 мин и более (Греченко Т.Н., Соколов Е.Н., 1987).

Был выявлен локальный характер обучения на одном нейроне. Условные и безусловные раздражители действуют через отдельные локусы мембраны, и условный ответ формируется только между теми участками мембраны, к которым направлены УС и БС. Поэтому на одном изолированном нейроне можно выработать параллельно несколько различных условных рефлексов, включая дифференцировку, а также получить их селективное угасание. Эти результаты невозможно объяснить механизмом пресинаптической пластичности: полностью изолированные нейроны лишены каких-либо контактов с другими нейронами. Они указывают на роль постсинаптического и, вероятно, молекулярных механизмов в становлении следов памяти.

6.3.3. Пластичность пейсмекерного механизма

Особый вид пластичности обнаруживают пейсмекерные нейроны, способные к генерации эндогенного ритма.

Пейсмекеры (водители ритма) представляют собой источники активности мозга. Различают пейсмекеры в виде нейронной сети и

в виде отдельных нейронов, способных генерировать ритмическую спайковую активность.

Самый простой сетевой пейсмейкер — это по крайней мере два нейрона, соединенных обратной положительной связью. Такая система обеспечивает *межклеточную реверберацию сигнала* (его многократное отражение). Реверберация реализуется через нервную сеть, так как сигнал выходит за пределы мембраны нейрона, где он первично возник. Воздействуя на один из нейронов сетевого пейсмейкера, можно управлять его работой, включая или выключая реверберацию сигнала.

Другой тип пейсмейкера состоит из одного нейрона, в котором *возникает внутриклеточная реверберация* импульса. Ее появление обусловлено двусторонним электротоническим распространением ПД вдоль аксона к его окончанию и в обратном направлении к соме. Достигая аксонного холмика, он вызывает генерацию нового ПД. Так возникает серия импульсов за счет челночного движения ПД. Но так как при распространении ПД вдоль аксона он активирует ионные каналы Ca^{2+} , то в результате увеличения притока ионов кальция внутрь клетки открываются кальций-зависимые К-каналы. Ионы К выходят в экстраклеточное пространство, и возникает волна гиперполяризации, которая ограничивает длительность ПД и ВПСП. Если заблокировать калиевые каналы, то клетка перейдет в режим реверберации. Таким образом, Ca^{2+} -зависимые К-каналы представляют собой звено, через которое можно включать и выключать режим внутриклеточной реверберации возбуждения.

Третий тип пейсмейкера — это нейрон, в сому которого встроен генератор ритмической активности. Такие нейроны получили название *пейсмейкерных нейронов*. Потенциалы, которые они генерируют (синусоидальные колебания на частоте около 0,1–10 Гц), относятся к эндогенным и могут быть выявлены у полностью изолированной сомы (Греченко Т.Н., Соколов Е.Н., 1987). Пейсмейкерные потенциалы модулируют уровень мембранного потенциала. В отсутствие внешнего источника возбуждения синусоидальные эндогенные потенциалы периодически достигают порога генерации ПД, что и определяет появление у них ритмических спайковых разрядов. Предполагают, что пейсмейкерная активность таких нейронов связана с колебаниями электрогенного активного транспорта ионов. Активный транспорт восстанавливает нарушенный после генерации ПД градиент ионов Na и K, имеющийся по обе стороны мембраны, и тем самым предохраняет нейрон от перевозбуждения. Пейсмейкерная активность такого нейрона отражает ритм открывания и закрывания Ca^{2+} -каналов, которые взаимодействуют с Ca^{2+} -зависимыми К-каналами.

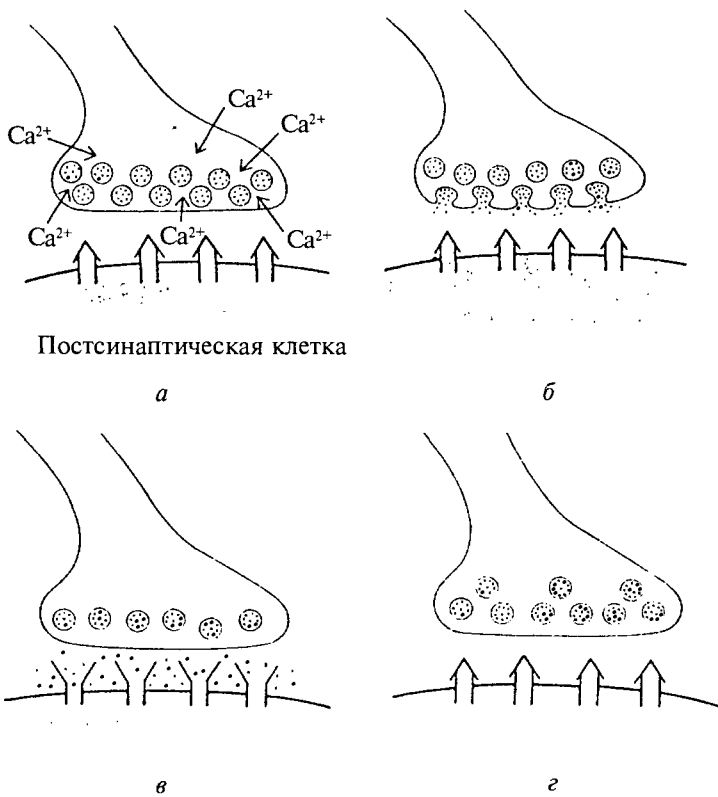
К факторам, запускающим генерацию эндогенного ритма, относятся синаптические и гуморальные влияния, действие пептидов, диффузное внесинаптическое влияние медиаторов. Они включают и выключают режим пейсмекерной активности. Управление пейсмекерной активностью экстраклеточными факторами обеспечивается взаимодействием локуса генерации эндогенного ритма с хемовозбудимой и электровозбудимой мембраной. Показана зависимость ритмической активности нейронного пейсмекера от уровня деполяризации нейрона. При слабой деполяризации основной вклад в генерацию эндогенных потенциалов вносят низкопороговые Ca^{2+} -каналы, при высоких значениях деполяризации — высокопороговые. С заменой низкопороговых Ca^{2+} -каналов на высокопороговые частота эндогенного ритма возрастает.

Пейсмекерные нейроны используются для управления реакциями организма. С их помощью реализуются генетические программы (например, локомоции). Благодаря их зависимости от синаптических влияний они могут обеспечивать более гибкое применение генетических программ в адаптивном поведении.

Пейсмекерный механизм обладает пластичностью, которая выражается в том, что ответ нейрона меняется по мере повторения действия одиночных раздражителей. В том случае, если ответ пейсмекерного нейрона слабеет от применения к применению, этот процесс по аналогии с угасанием поведенческой реакции называют привыканием. Кроме привыкания, имеет место обратный процесс возрастания реакции нейрона от применения к применению. Его называют *фасилитацией*. *Пластические реакции у пейсмекерного нейрона могут обеспечиваться изменением как возбудимости пейсмекерного механизма, так и эффективности синаптической передачи*. Пластические свойства пейсмекерного механизма существенно расширяют адаптационные возможности организма в манипуляции генетическими программами поведения.

6.4. РОЛЬ ИОННЫХ ПРОЦЕССОВ И ВНУТРИКЛЕТОЧНЫХ ВЕЩЕСТВ В ПЛАСТИЧНОСТИ НЕЙРОНОВ

Для того чтобы понять, что происходит в нейроне во время привыкания или сенситизации, а также ассоциативного обучения, следует рассмотреть ионный механизм нормальной передачи сигнала через химический синапс от одного нейрона к другому. Во время генерации ПД ионы натрия и кальция входят в клетку, а ионы калия выходят из нее. Калиевый ток из клетки создает волну гиперполяризации, которая обрывает ПД и ВПСП. ПД распространяется от сомы вдоль аксона с помощью потенциал-зависимых



Постсинаптическая клетка

Рис. 29. Важнейшие события, происходящие в химическом синапсе после прибытия импульса в окончание аксона.

a — потенциал действия открывает каналы для входа Ca^{2+} в пресинаптическое окончание; *б* — синаптические пузырьки сливаются с пресинаптической мембраной, высвобождая при этом медиатор; *в* — медиатор связывается с белками постсинаптической мембраны, изменяя их конформацию; *г* — после удаления медиатора из щели постсинаптические белки возвращаются в исходное состояние (по Б. Альбертсу и др., 1994).

натриевых каналов, которые открываются и закрываются по мере движения нервного импульса. Когда ПД достигает окончания аксона, под его влиянием открываются потенциал-зависимые кальциевые каналы, находящиеся в мембране окончания аксона. Ионы Ca^{2+} входят в аксон, в результате чего в синаптическую щель выбрасываются кванты медиатора. На рис. 29 представлено конечное звено высвобождения медиатора в синаптическую щель. Синаптическая передача осуществляется с помощью высвобождения ме-

диатора, которое невозможно без притока ионов кальция из внеклеточной среды. Если удалить ионы кальция из экстраклеточного пространства, то прибывший к окончанию аксона ПД не высвобождает медиатор и передачи сигнала не происходит. Если же искусственно увеличить содержание ионов кальция в аксоне (ввести через пипетку), это вызовет высвобождение медиатора даже в отсутствие электрического импульса (результаты получены на синапсе между гигантскими нейронами кальмара). Чем выше концентрация ионов кальция в окончании аксона, тем выше скорость выделения медиатора.

Особая функция ионов кальция в передаче сигнала объясняется тем, что он в пресинаптическом нейроне запускает цепочку биохимических процессов, которая увеличивает число активированных Ca^{2+} -каналов. Это создает эффект усиления выброса медиатора из пресинаптического окончания. Последовательность биохимических событий, развертывающихся в пресинаптическом нейроне после входа в него ионов Ca^{2+} , выглядит следующим образом. В нейроне для ионов Ca^{2+} существует *внутренний рецептор* — кальмодулин. Это специфический белок, с которым кальций образует комплекс. Возникнув, последний активирует фермент аденилатциклазу. С ее помощью из АТФ синтезируется циклический аденозинмонофосфат (цАМФ), активирующий протеинкиназы. Протеинкиназа А фосфорилирует белки потенциал-независимых кальциевых каналов в результате присоединения к ним фосфатной группы. Это открывает дополнительное число Ca^{2+} -каналов. В клетку входит еще большее количество ионов кальция, что дополнительно увеличивает выход медиатора из нейрона. Ионы кальция, как и цАМФ, выполняют роль посредников в выбросе медиатора из пресинаптической мембраны. Работа клеточного аппарата, обеспечивающего преобразование ПД в выход медиатора и тем самым передачу сигнала через химический синапс от нейрона к нейрону, представлена на рис. 30 (вход I).

Этот же аппарат клетки, обеспечивающий передачу сигнала от нейрона к нейрону, используется и для длительных изменений синаптической проводимости, связанных с обучением: привыканием, сенситизацией, а также с ассоциативным обучением, главным образом на начальном его этапе. Критическая роль в этих процессах принадлежит *модулирующим нейронам*. Они имеют свой вход к этому клеточному аппарату — вход II (см. рис. 30). У моллюсков это серотонинергические нейроны. Внутриклеточной мишенью для серотонина, так же как для комплекса кальций+кальмодулин, является аденилатциклаза, за счет которой из аденозинтрифосфата (АТФ) — универсального источника энергии для биохимичес-

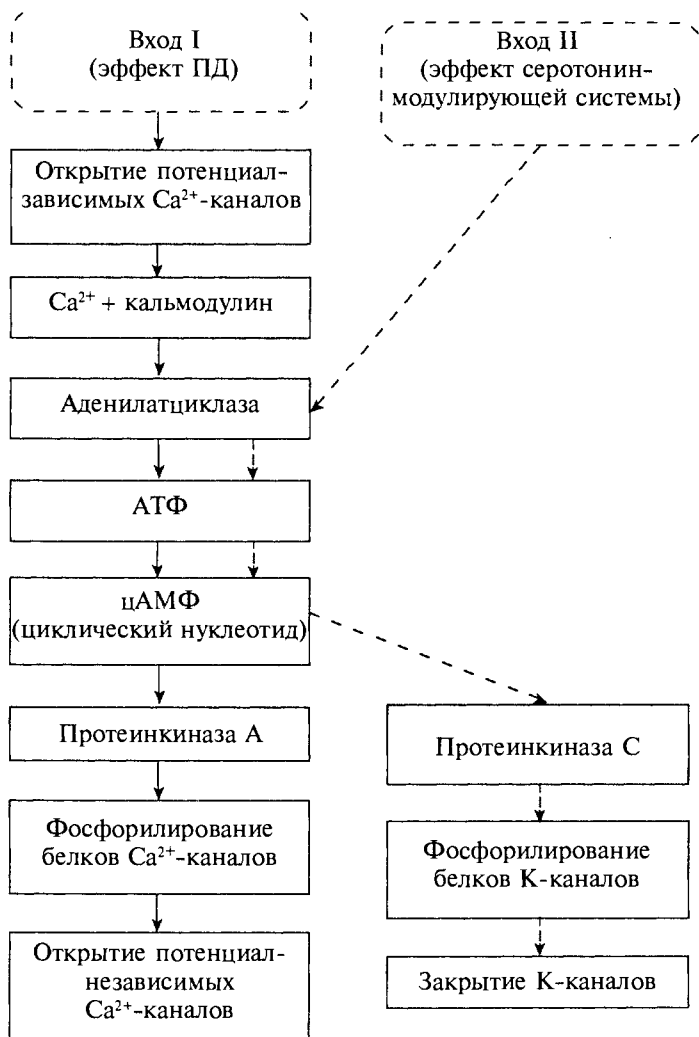


Рис. 30. Основные этапы фосфорилирования Ca^{2+} - и K^+ -каналов, обеспечивающего кратковременное изменение проводимости синапса.

ких процессов синтезируется циклический аденозинмонофосфат (цАМФ). За счет двойного действия на аденилатциклазу Ca^{2+} и серотонина возрастает образование цАМФ. Активированные киназы фосфорилируют белки ионных каналов. Киназа А взаимодействует с белками кальциевых каналов и открывает их для входа ионов кальция. Киназа С фосфорилирует белки калиевых каналов, вызывая

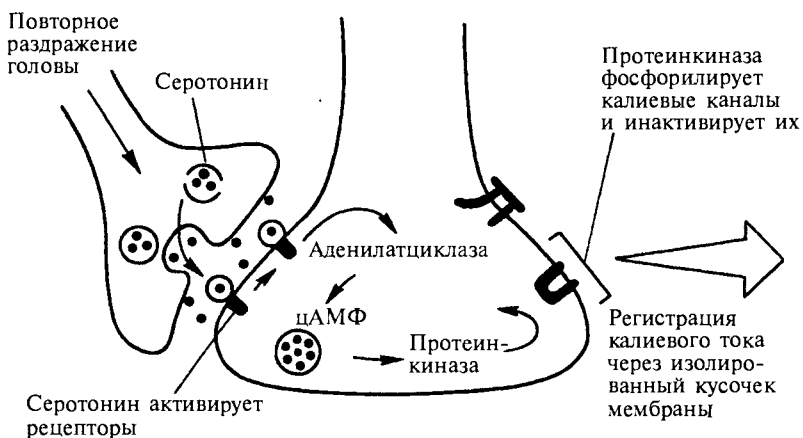


Рис. 31. Зависимое от активности пресинаптическое облегчение у аплизии (по Э. Кэнделу и Р. Хокинсу, 1992).

их закрытие. Это уменьшает калиевый ток из нейрона и калиевую гиперполяризацию, следующую за ПД и ВПСР, что приводит к удлинению ПД. На рис. 31 показана цепочка реакций, приводящих к инактивации К-каналов, вызываемой возбуждением модулирующих нейронов. Продление ПД удерживает потенциал-зависимые Ca^{2+} -каналы в открытом состоянии, что увеличивает в нейроне содержание свободного кальция и выброс медиатора. *Фосфорилирование калиевых каналов (S-каналов) рассматривается как одна из форм кратковременной памяти, которая ограничена временем жизни белка, образующего S-каналы, и легко стирается при воздействии фосфопротеинфосфатаз (дефосфорилирующих S-каналы).*

События, разворачивающиеся на постсинаптическом нейроне у млекопитающих в ситуации обучения, связаны с особой группой рецепторов, медиатором для которой служит глутамат. Среди них различают NMDA-рецепторы (они селективно активируются синтетическим аналогом глутамата N-метил-D-аспаратом) и не-NMDA-рецепторы. Каналы, связанные с NMDA-рецепторами, имеют двойные ворота, открывающиеся при выполнении двух условий: мембрана должна быть сильно деполяризована, а к рецептору должен присоединиться медиатор глутамат (рис. 32). Каналы, связанные с NMDA-рецепторами, находясь в открытом состоянии, пропускают очень большой поток ионов Ca^{2+} . Эта их отличительная особенность очень важна для механизма памяти. Не-NMDA-рецепторы, реагируя на глутамат, сразу открывают кальциевые ионные каналы

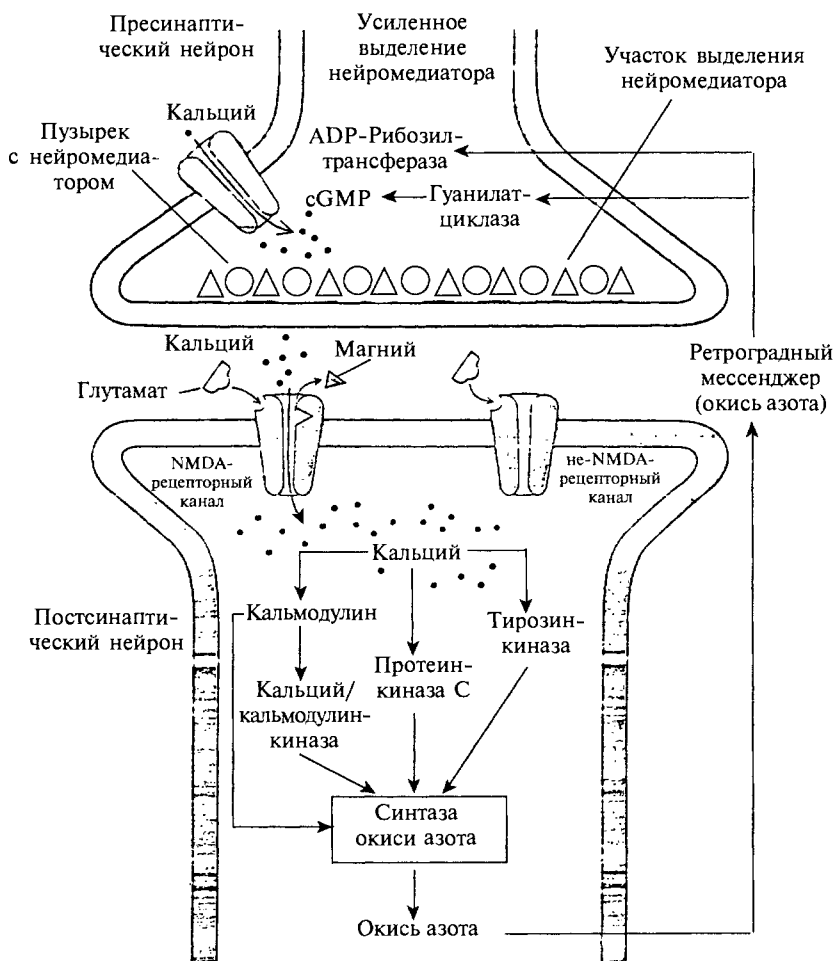
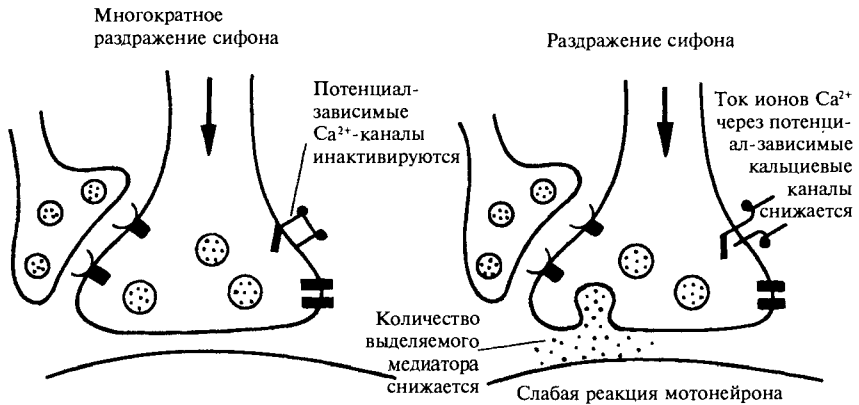


Рис. 32. Внутриклеточные процессы в постсинаптическом нейроне гиппокампа, реагирующего на глутамат (по Э. Кэнделу, Р. Хокинсу, 1992).

без дополнительных условий и Ca^{2+} входит в нейрон. Это создает уровень деполяризации нейрона, который необходим для реакции NMDA-рецепторов. Деполяризация нейрона снимает блокаду с NMDA-каналов, которая осуществляется внеклеточным магнием (Mg). Изменения на постсинаптической мембране с участием NMDA- и не-NMDA-рецепторов наиболее хорошо изучены у нейронов гиппокампа на модели долговременной потенциации. Пока-

Привыкание

а



б

Сенситизация

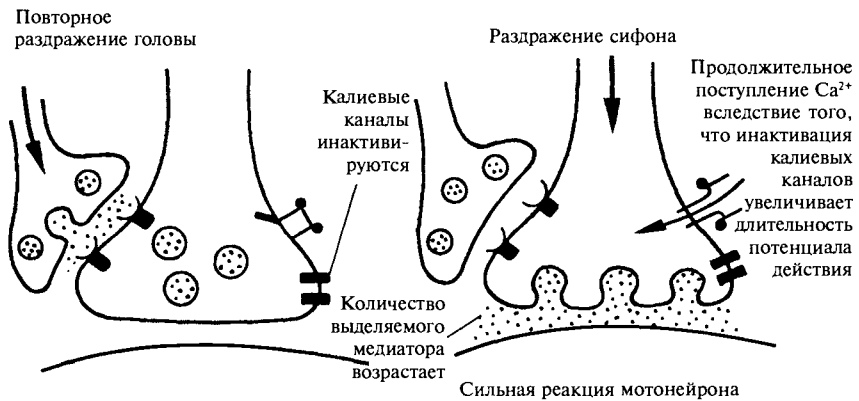


Рис. 33. Механизм передачи сигнала от сенсорного нейрона к моторному, участвующего во втягивании жабры у аплизии при привыкании (а) и синситизации (б) (по Б. Альбертсу и др., 1994).

зано, что *NMDA*-рецепторы играют ключевую роль в долговременной потенциации. Если такие каналы селективно блокировать с помощью специального ингибитора, то долговременная потенциация не происходит, хотя синаптическая передача не нарушается. При этом животное теряет способность к тому виду научения, который связан с гиппокампом. Искусственно регулируя внутриклеточный

уровень ионов Ca^{2+} , можно усилить потенциацию или предотвратить ее. Ионы Ca^{2+} , войдя в постсинаптическую клетку, соединяются с кальмодулином и в конечном счете активируют зависимые от него киназы. Предполагается, что киназы стимулируют синтез ретроградного мессенджера, который проникает в пресинаптический нейрон и там дополнительно усиливает выброс из него медиатора глутамата.

Ионные процессы при сенситизации и привыкании в системе сенсорный нейрон — моторный нейрон, отвечающей за исполнение рефлекса втягивания жабры у аплизии (по результатам опытов Э. Кэндела), схематически представлены на рис. 33. При сенситизации, которую можно вызвать у моллюска ударами по голове, активируются модулирующие нейроны. Они образуют на пресинаптических окончаниях сенсорного нейрона синапсы, выделяющие серотонин. Серотонин через аденилатциклазу, с которой он взаимодействует, приводит к инактивации калиевых каналов, что создает условия для удлинения ПД у сенсорного нейрона. В результате сенсорный нейрон может выделять больше нейромедиатора в синаптическую щель, чем обычно. Аналогичный эффект сенситизации у этих же нейронов можно получить, прикладывая серотонин непосредственно к их мембране.

При привыкании повторяющееся возбуждение сенсорных клеток (на раздражение сифона) изменяет белки ионных каналов таким образом, что приток Ca^{2+} в клетку падает за счет инактивации кальциевых каналов и количество высвобождаемого медиатора в синаптическую щель уменьшается.

Рассмотренные выше привыкание и сенситизация — очень простые формы научения. При ассоциативном научении процессы, происходящие в нервных клетках, значительно более сложны. Однако нейронные механизмы пластичности и связанные с ними ионные процессы, определяющие сенситизацию и привыкание, используются и в системе ассоциативного обучения. Так, события, развертывающиеся в нейроне во время сенситизации, могут быть обнаружены на начальном этапе ассоциативного обучения нейрона.

Отличительной особенностью ассоциативного обучения является наличие подкрепления, в роли которого может выступать сильное безусловное раздражение. Формирование ассоциации у нейронов предполагает наличие конвергенции подкрепляющего раздражителя и будущего условного сигнала. Механизмы условного рефлекса детально были изучены на нейронах моллюсков. Особенно следует отметить вклад, который внесли работы Э. Кэндела и его коллег, выполненные на морском моллюске аплизии. У моллюска имеется простой безусловный оборонительный рефлекс в

виде втягивания жабры, служащей органом дыхания, в ответ на раздражение его тела с противоположной стороны от жабры (сифона — мясистого отростка). Рефлекс вызывается возбуждением сенсорных нейронов сифона, которые прямо контактируют с мотонейронами жабры, а также с рядом интернейронов, образующих синапсы на тех же мотонейронах. Кроме того, рефлекс может быть вызван раздражением и других частей тела, в частности «хвоста», электрическая стимуляция которого и была использована в качестве безусловного раздражителя при выработке условного рефлекса. Установив, что у моллюска можно выработать условный оборонительный рефлекс — втягивание жабры — на слабое тактильное раздражение сифона, подкрепляемое электрическим ударом по «хвосту», авторы исследовали связи между сенсорными нейронами сифона и их клетками-мишенями — мотонейронами и интернейронами. Было обнаружено, что после выработки условного рефлекса слабая стимуляция сенсорных нейронов, связанных с сифоном, одновременно начинает вызывать возбуждающие синаптические потенциалы как в интернейронах, так и в моторных, что и определяет появление условнорефлекторного втягивания жабры.

Э. Кэндел и Р. Хокинс (1992) так описывают результаты своих исследований по выработке условного оборонительного рефлекса у аплизии. Безусловный раздражитель — электрический удар по «хвосту» — активирует модулирующие нейроны, выделяющие серотонин. Таким образом, безусловный раздражитель представлен в сенсорном нейроне опосредованно через модулирующие нейроны. Условный раздражитель на сенсорном нейроне представлен их собственной активностью. Пунктом их конвергенции в сенсорном нейроне является аденилатциклаза, активация которой через два входа создает эффект, аналогичный сенситизации. Повышение проводимости через синапс в пресинаптическом нейроне, возникающее при ассоциативном обучении за счет совпадения активирующих влияний, поступающих через разные входы, требует от них соблюдения определенных временных отношений. Условный сигнал должен опережать действие безусловного на некоторый критический интервал времени. Это правило временных отношений условного и безусловного раздражителей было сформулировано И.П. Павловым. Для условного рефлекса втягивания жабры время опережения условным сигналом безусловного составляет около 0,5 с. Модулирующие нейроны, активированные болевым раздражением «хвоста» и действующие как усилители, вызывают большее пресинаптическое облегчение сенсорных нейронов, если последние незадолго до этого находились в активном состоянии. Стимуляция же одних модулирующих нейронов вызывает меньшее синапти-

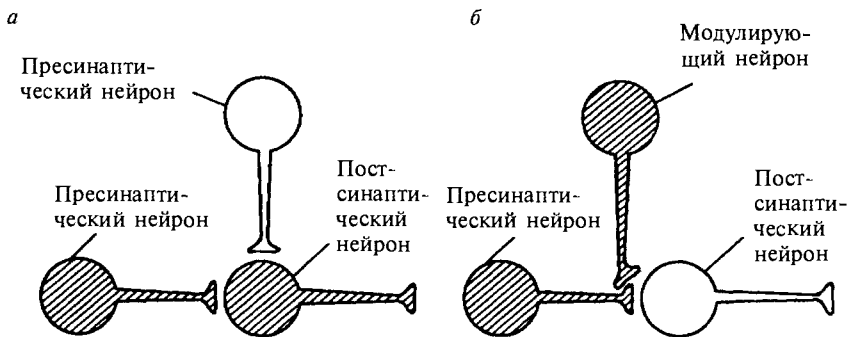


Рис. 34. Два принципа обучения: пре-постсинаптическое совпадение — синапс Хебба (а) и обучение, зависимое от модулирующего нейрона, — пре-модулирующее совпадение, или зависимое от активности облегчение (б) (по Э. Кэнделу, Р. Хокинсу, 1992).

ческое облегчение. Поэтому необходимо опережение безусловного раздражителя активацией пресинаптического нейрона, которая представляет действие условного раздражителя.

Это свойство пресинаптического облегчения, зависящее от вклада модулирующих нейронов, в 1963 г. Л. Тауц и Э. Кэндел назвали обучением, зависящим от активности (рис. 34), и стали его рассматривать как новый принцип обучения. Поэтому к первому принципу обучения, предложенному в 1949 г. Д. Хеббом, добавился второй. Принцип Д. Хебба утверждает необходимость совпадения активности пресинаптического и постсинаптического нейронов как условие усиления связи между ними (*пре-постсинаптическое совпадение*). Он получил название «синапс Хебба». Согласно второму принципу для усиления связи между нейронами активность постсинаптической клетки не нужна, если одновременно с пресинаптической клеткой активирован третий нейрон — модулирующий (*пре-модулирующее совпадение*).

Суть обучения, зависящего от активности, составляет одновременная активация фермента аденилатциклазы ионами Ca^{2+} , входящими в нейрон во время генерации ПД, и серотином от модулирующих нейронов.

Появление пресинаптического облегчения в составе ассоциативного обучения за счет участия модулирующих нейронов доказано при формировании условного оборонительного рефлекса у виноградной улитки. В системе оборонительного рефлекса улитки модулирующие нейроны представлены пулом серотонинергических

клеток педаального ганглия. Их модулирующее влияние широко распространяется в том числе и на пресинаптические окончания сенсорных нейронов на командном нейроне оборонительного рефлекса. Избирательная блокада модулирующих нейронов препятствует выработке условного рефлекса. Сопровождение условного сигнала ударом тока активирует модулирующие нейроны, которые запускают механизм пресинаптического облегчения.

Неясно, как далеко можно экстраполировать данные, полученные на моллюсках. Таков ли клеточный механизм фиксации следов памяти и у других животных? Э. Кэндел и Р. Хокинс полагают, что при обучении у моллюска и у млекопитающих действуют сходные механизмы, использующие модулирующее вещество, вызывающее зависимое от активности усиленное выделение нейромедиатора из пресинаптического нейрона. По их мнению, долговременная потенция в гиппокампе как одна из форм обучения млекопитающих требует участия специального гипотетического модулирующего вещества.

6.5. ДОЛГОВРЕМЕННАЯ ПОТЕНЦИАЦИЯ И ДОЛГОВРЕМЕННАЯ ДЕПРЕССИЯ КАК ВЫРАЖЕНИЕ ПЛАСТИЧНОСТИ В БИДИРЕКЦИОННОМ СИНАПСЕ

После того как в мозжечке было открыто явление долговременной депрессии (ДВД) и ее удалось связать с механизмом выработки мигательного условного рефлекса, интерес к изучению ДВД резко возрос. ДВД в мозжечке выявлена в отношении возбудительной передачи и развивается на синапсах параллельных волокон — сенсорного пути к клеткам Пуркинье. Для ее появления требуется сочетание стимуляции параллельных волокон, представляющих условный сигнал, со стимуляцией лазающих волокон, проводящих сигнал от безусловного раздражителя к клеткам Пуркинье. ДВД сегодня выявлена не только в мозжечке, но и в новой коре, гиппокампе, таламусе и др.

Какой эффект появится: ДВД или ДВП — зависит от того, какова частота стимуляции путей к пресинаптическому нейрону и каков уровень поляризации мембраны постсинаптического нейрона. В коре и гиппокампе высокочастотная стимуляция обычно вызывает ДВП, низкочастотная — ДВД. В мозжечке, наоборот, высокочастотная совместная стимуляция параллельных и лазающих волокон приводит к развитию ДВД.

Оказалось, что ДВД и ДВП более тесно связаны между собой, нежели представляли раньше. Оба явления могут быть воспроизведены на одном и том же синапсе (рис. 35). Синапс, в котором

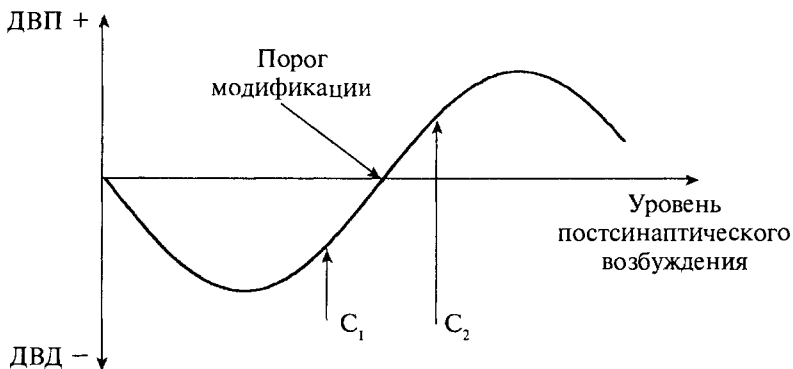


Рис. 35. Зависимость появления долговременной потенциации (ДВП) и долговременной депрессии (ДВД) в бидирекционном синапсе от порога модификации и уровня постсинаптического возбуждения.

можно при определенных условиях получить ДВП или ДВД, получил название *бидирекционного*. Он принципиально отличен от синапса Хебба, требующего пре-постсинаптического совпадения. Ему не нужно подкрепления в виде активации постсинаптического нейрона. Так, ДВД можно получить ритмической стимуляцией, когда мембрана постсинаптического нейрона гиперполяризована.

Полагают, что пластические изменения у такого бидирекционного синапса в виде появления ДВП и ДВД обусловлены действием ритмической стимуляции на особый тип рецепторов, возбуждение которых открывает каналы для впуска в клетку мощного потока ионов кальция. Такими свойствами обладают рецепторы NMDA. Их активация аналогична действию безусловного раздражителя. Высококачественная стимуляция, вызывающая ДВП, действует непосредственно через NMDA-рецепторы. Хотя не исключается, что высококачественный раздражитель может открывать и потенциал-зависимые кальциевые каналы. А это означает возможное подключение и постсинаптического нейрона, т.е. участие подкрепления полностью не исключается.

Для объяснения свойств *бидирекционного синапса* вводится понятие «порог модификации». Он соответствует определенной комбинации уровня постсинаптического возбуждения и частоты стимуляции, при которой не возникает ни ДВП, ни ДВД. *Порог модификации* — это некая критическая точка, в которой происходит переход от ДВП к ДВД. Только уход от порога модификации определяет появление ДВД или ДВП. Порог модификации — скользя-

шая величина, он может сдвигаться как в одну, так и в другую сторону в зависимости от состояния постсинаптического нейрона. Его скольжение получило название «пластичности синаптической пластичности» или «метапластичности».

В качестве возможных механизмов «метапластичности» рассматривают кальций-зависимые изменения активности внутриклеточных веществ. В их роли выступают протеинкиназы, вызывающие фосфорилирование белков, и протеинфосфотазы, инициирующие обратный процесс — дефосфорилирование. *Баланс между фосфорилированием и дефосфорилированием определяет появление ДВП или ДВД.* При малой интенсивности постсинаптического возбуждения преобладает активность фосфотазы, что приводит к дефосфорилированию. При сильном возбуждении доминирует процесс фосфорилирования.

В некоторых случаях ДВД можно было получить только после предварительно вызванной ДВП. Такая ДВД была названа *депо-тенциацией*. Недавно были выявлены ДВП и ДВД тормозной передачи в неокортексе и в мозжечке. ДВП и ДВД противоположно действуют в отношении возбуждательных и тормозных входов. Так, увеличение концентрации Ca^{2+} в нейронах коры вызывает ДВП возбуждательного входа и ДВД тормозного, и наоборот. В мозжечке увеличение содержания ионов Ca^{2+} в нейронах ведет к ДВД возбуждательного входа и ДВП тормозного.

6.6. МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ПЛАСТИЧНОСТИ

Повышенный интерес к изучению молекулярных механизмов памяти в 50–60-х годах был вызван работами известного шведского нейрохимика Х. Хидена, изучавшего роль рибонуклеиновой кислоты (РНК) в процессах памяти и положившего начало исследованию кодирования приобретаемого навыка последовательностью нуклеотидов РНК. Он изучал содержание РНК и белков в нейронах вестибулярной системы у обученных крыс и кроликов. Крыс тренировали взбираться по наклонно натянутой проволоке, к концу которой прикреплялась приманка. Кролики вращались в устройстве, напоминавшим детскую карусель. Оказалось, что освоение животными нового поведения сопровождалось ростом синтеза РНК и белков. Предполагалось, что последующий синтез белка на матрице «обученной» РНК сохраняет приобретенную информацию («запоминающие белки»). Гипотеза Х. Хидена о роли РНК в кодировании памяти была критически переоценена самим автором и не получила подтверждения опытами других исследователей. В серии работ, выполненных многими авторами,

была установлена связь обучения с ростом синтеза ядерной и цитоплазматической РНК во многих структурах мозга. Его блокада с помощью рибонуклеазы, вводимой разными способами (в структуры мозга, на его поверхность или внутрибрюшинно), у крыс и кроликов приводила к исчезновению ранее выработанных условных рефлексов и затрудняла обучение новым навыкам. Однако до сих пор не доказана биохимическая специфичность белков, синтезируемых в процессе запоминания. Поэтому роль РНК и белков в механизмах памяти исчерпывается их участием в восстановительных процессах клеток, вовлеченных в активное функционирование. Позднее, в 70-х годах, исследователи пришли к выводу о том, что сохранение приобретенной информации связано не с РНК, а с ДНК.

Существенный вклад в понимание молекулярных механизмов памяти внесли Франсуа Жакоб и Жак Моно, которые во Франции в 1961 г. впервые опубликовали результаты своих исследований белкового синтеза у бактерий. Они описали сложную структуру генетического контроля со специальным механизмом, обеспечивающим адаптацию организма к воздействиям внешней среды. За эту работу, признанную теперь классической, они были удостоены впоследствии Нобелевской премии. Обычно бактерия использует в качестве источника углерода фруктозу или сахарозу. Но если ее перенести на среду, содержащую сахар лактозу, которую нужно предварительно расщепить, чтобы получить углерод, то часть молекул лактозы, проникая в клетку, запускает специальный механизм, который изменяет репрессор — белок, подавляющий транскрипцию ДНК в РНК. Это делает возможным синтез фермента, необходимого для расщепления лактозы. Действие репрессора можно устранить с помощью других белков или гормонов. Таким образом, помимо *структурных генов*, хранящих информацию об организме, они выделили особые *регуляторные белки*, которые, присоединяясь к ДНК или отделяясь от нее, контролируют *экспрессию генов*.

Существует много моделей, объясняющих связь памяти с генетическими структурами нейрона. Большинство из них утверждает наличие единого процесса экспрессии генов, стимулируемого обучением. Она ведет к синтезу многих классов белков — рибосомных, синаптических структурных белков аксонных окончаний, энзимов (ферментов) для синтеза мембранных липидов.

Двухфазная модель синтеза белков как основа долговременной памяти впервые была предложена Э. Глассманом (Glassman E., 1969). Опираясь на результаты опытов других исследователей, показавших, что ингибитор синтеза белка у золотой рыбки одно-

временно вызывает блокаду синтеза РНК и дефицит памяти, он описал цепь молекулярных событий, определяющих долговременное хранение информации, как последовательность: белок-1 — РНК — белок-2. Э. Глассман предположил, что белок-1, синтезируемый во время обучения, является активатором для специфических генов, которые на следующем шаге кодируют РНК, определяющую синтез белка-2. Последний причастен к консолидации памяти. В результате синаптические связи, которые появляются между нейронами в процессе обучения, превращаются в постоянные.

Идеи Э. Глассмана получили подтверждение в серии работ Х. Мэттиаса и его коллег (Matthies H. et al., 1989), обративших внимание на наличие *двух волн активации синтеза белков* после обучения крыс различению стимулов. Первая волна белкового синтеза начиналась непосредственно после тренировки, в то время как вторая появлялась 6–8 ч спустя. Был сделан вывод, что *две стадии формирования долговременной памяти требуют разных белков: регуляторных и эффекторных* соответственно.

Экспериментальные доказательства двух фаз активации синтеза РНК и белков при обучении крыс получены с помощью радиоактивных методов. Регулярное измерение включенных в РНК и белки меченых предшественников в разные сроки после обучения обнаружило отставленные во времени два пика активации *транскрипции и трансляции*. При обучении крыс активному избеганию содержание радиоактивных РНК и белка возрастает в течение первого часа после сеанса обучения и вторично на 6–10-м часу.

А. Барзилаи (Bargilai A. et al., 1989) с коллегами из лаборатории Э. Кэндела описали две волны активации синтеза белка у сенсорных нейронов морского моллюска аплизии, когда долговременное синаптическое облегчение создавалось (в течение более 24 ч) аппликацией серотонина в течение 1,5 ч или 2-часовой аппликацией аналога цАМФ. Активация синтеза белка измерялась по включению радиоактивного ^{35}S -метионина. Появление первой волны активации синтеза белка наблюдалось через час после подведения серотонина, ко 2-му часу она исчезала. На 3-м часу возникала вторая волна активации синтеза белка, более выраженная и протяженная во времени.

Анализ состава синтезируемых белков с помощью гель-электрофореза показал, что на первой фазе активации под влиянием серотонина и цАМФ создаются одни и те же 15 белков. Их активация кратковременна (от 1 до 3 ч) и наступает через 15–30 мин после начала воздействия. Вторая волна появляется через 3 ч после начала воздействия и длится около 5 ч; она включает синтез четырех новых белков, а через 24 ч — синтез еще двух.

Одна из популярных сегодня молекулярных моделей памяти представляет процесс формирования памяти следующим образом. Внешнее воздействие (изменение экстраклеточной среды) вызывает в геноме нейрона каскадную реакцию, в которой выделяются две фазы активации синтеза белков и РНК. Первая фаза активации соответствует индукции специфических регуляторных генов из класса «непосредственно ранних генов». Продукты ранних генов индуцируют экспрессию «поздних» генов — морфорегуляторных генов. Они определяют вторую фазу активации синтеза РНК и белков, что ведет к росту и/или изменению клеточных связей в мозге.

«Ранние гены» впервые были обнаружены при изучении влияния фактора роста на нейроны в культуре ткани. По своим свойствам они напоминали «непосредственно ранние гены» бактериофагов и эукариотических ДНК вирусов. Поэтому по аналогии с вирусными генами эти быстро активирующиеся клеточные гены были названы «генами первичного ответа», «генами раннего ответа», «генами компетентности». Одним из первых ранних генов, который был идентифицирован и клонирован, стал ген *c-fos*. Предполагается, что он контролирует клеточный рост и пролиферацию. К настоящему времени клонировано уже около 100 ранних генов. Продукты большинства ранних генов представляют собой регуляторные белки. Ранние гены контролируют транскрипцию поздних генов, являющихся для них мишенями. Они влияют на регуляторные элементы поздних генов в их промоторных областях, которые служат рецепторами для продуктов ранних генов.

Механизм долговременной памяти с учетом двухкаскадной реакции экспрессии генов представлен на рис. 36. Показаны волны экспрессии ранних генов (РГ) и поздних генов (ПГ). ДП формируется после экспрессии поздних генов.

В ряде работ специально проверялась связь первой волны активации синтеза РНК и белков с экспрессией ранних генов. Индукция ранних генов (*c-fos*, *c-jun*), контролируемая с помощью введения радиоактивных предшественников РНК, была обнаружена в неокортексе мышей через 15 мин уже после одного опыта с обучением пассивному избеганию. Сходный эффект был зафиксирован через 30 мин после сеанса обучения крыс активному избеганию электрического тока (запрыгиванием на полочку): синтез мРНК возрастал вследствие индукции раннего гена *c-fos*, но не *c-myc*. Изменение наблюдали в коре, гиппокампе и мозжечке (Анохин К.В., 1997).

Экспрессия ранних генов возникает на ранней стадии обучения и с автоматизацией навыка исчезает (Анохин К.В., 1997). Чем труднее идет обучение, тем сильнее выражена их экспрессия. Хуже

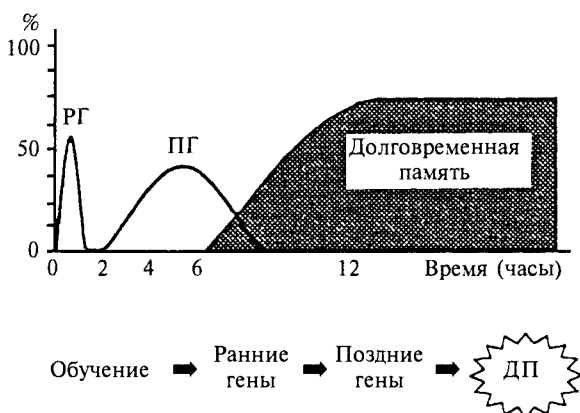


Рис. 36. Две волны экспрессии генов, определяющих появление долговременной памяти (ДП).

Экспрессии ранних (РГ) и поздних (ПГ) генов. На абсциссе — время после обучения; на ординате — эффективность процессов, определяющих долговременную память (по К.В. Анохину, 1997).

обучающиеся мыши (неуспешная группа) отличались в 1,8 раза большей экспрессией гена *c-fos* по сравнению с успешной группой. Экспрессия ранних генов *c-fos* и *c-jun* стимулировалась не только ситуацией обучения, но и помещением животного в новую, сенсорно-обогащенную среду, а также отменой ожидаемого отрицательного подкрепления.

Удобным объектом для изучения механизмов памяти всегда был гиппокамп. На нем легко можно смоделировать процесс обучения, создавая в нем электрической стимуляцией эпилептический очаг активности. С помощью измерения синтеза РНК радиологическими методами было установлено, что эпилептическая активность увеличивает экспрессию ранних генов в пирамидных клетках гиппокампа и зубчатой фасции. Кроме того, в этих же структурах гиппокампа наблюдается экспрессия двух других генов. Один кодирует синтез протеинкиназы А, ответственной за фосфорилирование белков. Экспрессия другого гена вызывает синтез рецепторов NMDA, медиатором для которых служит глутамат. Известно, что через эти рецепторы в клетку входит особенно много ионов Ca^{2+} , поэтому они непосредственно участвуют в процессе обучения.

Сильное влияние на представление о молекулярных механизмах памяти оказали работы Э. Кэндела и его коллег (Goelet P. et al., 1986; Kandel E. et al., 1987). Его теория каскада молекулярных реакций при обучении предполагает три уровня памяти. *Кратковремен-*

ная память, которая длится от нескольких минут до нескольких часов, обусловлена ковалентной модификацией белков, не достигших состояния возбуждения. *Промежуточная память*, охватывающая несколько часов, обусловлена фосфорилированием белков. *Долговременная память*, длящаяся более чем один день, зависит уже от индукции новых генов через вторичных посредников и регуляторов транскрипции. Авторы предположили, что *ранние эффекторныe гены* ответственны за синтез белков, которые сохраняют память в течение дней. Память, сохраняемая в течение недель и месяцев, поддерживается другими — *поздними эффекторными генами*, которые включаются ранними регуляторными генами.

На основе накопленных за последние годы сведений об экспрессии генов при обучении некоторые исследователи приходят к выводу о том, что память использует тот же генетический аппарат, который связан с онтогенетическим развитием организма, с регуляцией роста и дифференциацией его клеток. Подчеркивается *общность молекулярного каскада экспрессии генов при обучении и развитии*. Оба процесса реагируют на изменения экстраклеточной среды. На стадии развития организма новые экстраклеточные сигналы ведут к инициации экспрессии генов, обеспечивающей клеточную дифференцировку и консолидацию генетически запрограммированных функциональных систем.

При обучении комбинация экстраклеточных сигналов вызывает реэкспрессию генов, бывших активными на стадии созревания и онтогенетического развития организма.

На рис. 37 показано сходство основных этапов процессов экспрессии генов при развитии и обучении. Экстраклеточные сигналы активируют вторичные мессенджеры, которые высвобождают каталитические субъединицы протеинкиназ. Протеинкиназа транспортируется в ядро клетки и там через транскрипционные факторы действует на ранние гены (с-*fos* и с-*jun*), вызывая их экспрессию. Последние кодируют транскрипционные факторы для поздних генов — белки: FOS и JUN. Эти белки и вызывают экспрессию поздних генов, которая определяет синтез различных структурных белков и молекул, необходимых для синаптического роста.

Рассмотренные клеточные и молекулярные механизмы обучения не касаются проблемы специфичности этого процесса. Однако при обучении синаптическое облегчение проведения сигнала возникает селективно, т.е. на отдельных синапсах. Для объяснения этого явления Т.Н. Греченко и Е.Н. Соколов (1987) предположили, что вся мембрана нейрона проецируется на геном. Продукты реакций отдельных локусов мембраны, вызванные экстраклеточным сигналом в виде белка-регулятора (БР), стимулируют экспрессию или

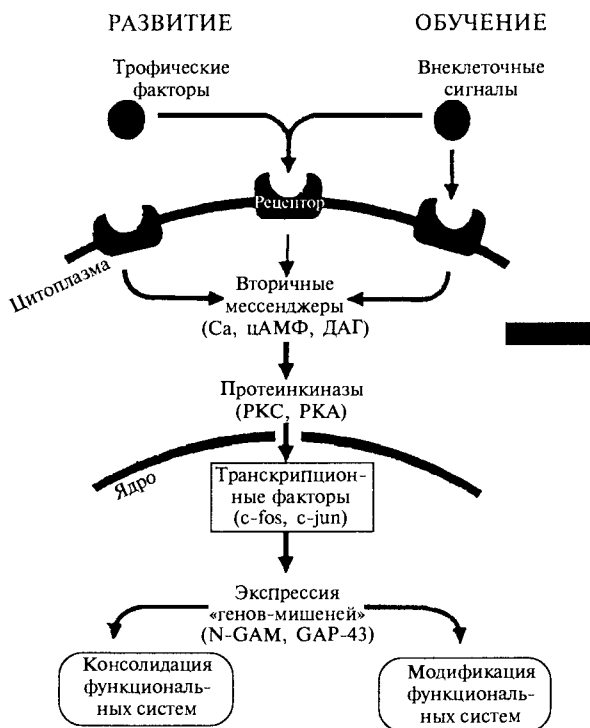


Рис. 37. Общность молекулярных каскадов экспрессии генов, обеспечивающей долговременное хранение информации при обучении и развитии. В процессе развития новые экстраклеточные сигналы ведут к инициации экспрессии генов, определяющей клеточную дифференциацию и консолидацию генетически запрограммированных функциональных систем. При обучении новые комбинации экстраклеточных сигналов вызывают реэкспрессию генов, бывших активными в развитии. Это приводит к модификации функциональных систем и ее сохранению в долговременной памяти (по К.В. Анохину, 1997).

репрессию генома. Это достигается тем, что БР транспортируется в ядро к генам с помощью специального транслокационного белка (ТЛБ), который содержит метку активированного участка мембраны. После экспрессии генов (гена, кодирующего белок соответствующего рецептора, и гена, ответственного за белок-метку) и синтеза соответствующих белков с помощью мРНК белок вместе с ТЛБ транспортируется к тому участку мембраны, который был закодирован белком-меткой. Эта схема предполагает, что механизм

экспрессии генов используется избирательно для изменения проводимости через селективные синапсы.

Большие возможности для выяснения молекулярных механизмов памяти открывает изучение собственно модификаций генома, вызываемых обучением. Исследование изменений ДНК под влиянием обучения в значительной степени тормозилось общепринятым представлением о «неприкосновенности» ДНК и ее причастности только к хранению генетической (врожденной) информации. В течение многих лет в молекулярной генетике господствовала идея о постоянстве генома. Однако в процессе жизнедеятельности клетки молекулы ДНК не остаются неизменными: отдельные участки ДНК умножаются, выпадают, перемещаются и модифицируются. Изменилось представление молекулярных биологов и о процессах транскрипции и трансляции. Мнение о том, что считывание генетической информации с ДНК всегда идет только в одном направлении: ДНК→РНК→белок, подверглось критике.

В 70-х годах Д. Балтимор (Baltimore D.) и Х. Темин и С. Мицутани (Temin H., Mizutani S.) одновременно в одном и том же журнале «Nature» опубликовали данные о существовании фермента — обратной транскриптазы (или ревертазы), который способствует синтезу ДНК на основе информации, содержащейся в РНК. Так было открыто явление *обратной транскрипции* — *передача информации в обратном направлении, от РНК к ДНК*.

Изучение активности процесса обратной транскрипции при выработке у крыс пищедобывательного двигательного рефлекса в зависимости от их способности к обучению показало, что у быстро обучающихся животных активность обратной транскрипции в гиппокампе, которая измерялась по РНК-зависимому синтезу ДНК, в два раза выше по сравнению с медленно обучающимися животными (Р.И. Салганик и др., 1981). Группы животных составлялись селекционным методом. В одной наследственно закреплялась способность к быстрому обучению, другая формировалась из «неспособных» крыс, медленно обучающихся животных.

Открытие обратной транскрипции (получение ДНК с копий РНК) позволяет предполагать, что существует процесс интеграции новых ДНК в геном, что может обеспечивать усиленный синтез клеточных структур, необходимых для сохранения новых связей между нейронами.

Экспериментальные доказательства модификации генома при обучении получены Н.А. Тушмаловой и ее сотрудниками (1973, 1993). Возрастание функциональной активности генома при обучении оценивалось двумя методами: по степени метилирования ДНК мозга и избирательной индукции синтеза ДНК. Метилирова-

ние относится к обратимой модификации ДНК, т.е. не передаваемой по наследству. Изменение степени метилирования ДНК исследовалось у крыс под влиянием выработки трех групп условных рефлексов: пищевых, пищедобывательных (чтобы получить пищу, крыса нажимала на полочку-педаль) и оборонительных — при электрокожном подкреплении. Измерения производились в коре, гиппокампе и мозжечке. Контролем служили животные, получавшие условные и безусловные раздражители в случайном порядке, и животные, не участвующие в опытах с обучением. Исследователи обнаружили увеличение степени метилирования ДНК при выработке и угасании условных рефлексов. Максимальное увеличение метилирования соответствует ранним стадиям обучения, с закреплением условного рефлекса оно возвращается к исходному уровню. Сильнее оно представлено в гиппокампе, чем в коре, и в нейронах, чем в глии.

Повышение степени метилирования в процессе обучения свидетельствует об ускорении транскрипции, так как метилирование (присоединение метильных групп CH_3) рассматривается как «метка» отрезков ДНК, с которых осуществляется транскрипция. Метилирование — один из молекулярных механизмов экспрессии генома.

Модификация генома под влиянием обучения была продемонстрирована также по показателю индукции синтеза ДНК. Синтез носил строго избирательный характер, он затрагивал главным образом последовательности ДНК, повторенные в геноме от 10 до 20 раз (ДНК умеренных или средних повторов) (Тушмалова Н.А., 1993; Ашапкин В.В. и др., 1983). Существует гипотеза, что на умеренных повторах ДНК идет активный синтез РНК и что повторы расположены перед геномом и являются сигналами, регулируемыми транскрипцию. Н.А. Тушмалова предполагает, что избирательно индуцированный на определенных фрагментах синтез ДНК ответствен за активное накопление информации на ранней стадии обучения.

Анализ нуклеидного состава вновь синтезированной ДНК в неокортексе крысы, однако, показал, что индуцированная обучением ДНК существенно не отличается от суммарной. Поэтому индукция синтеза ДНК, наблюдаемая при обучении, по-видимому, связана с экспрессией генов, определяющих усиление процессов репарации ДНК. Продемонстрировано увеличение синтеза ДНК в коре головного мозга крысы под влиянием психотропного препарата (пирацетама), который применяется в клинике для лечения больных, страдающих нарушением памяти.

Недостаток многих гипотез о молекулярных механизмах памяти состоит в том, что авторы не учитывают наличие в клетках

эукариотов не одного, а многих типов ДНК. В ядре клетки имеется ядерная ДНК, включающая генетическую ДНК, сателлитная ДНК и ДНК ядерной оболочки. В платоплазме выделяют цитоплазматическую (свободно плавающую) ДНК и ДНК клеточных органелл, среди них ДНК митохондрий (Тушмалова Н.А., 1990). Из всех типов ДНК наиболее изучена ядерная, генетическая ДНК.

По гипотезе Н.А. Тушмаловой, функция хранения генетической информации закреплена за стабильной (высокомолекулярной) ядерной ДНК. Кодирование же приобретенной информации выполняется лабильной (низкомолекулярной) сателлитной ДНК ядра, которую характеризует непрочная связь с белком. Кроме того, для сателлитной ДНК как кандидата на хранение приобретенной памяти характерно высокое содержание метилированных групп, число которых особенно возрастает с обучением.

В своей гипотезе о параллельном кодировании врожденной и приобретенной памяти на разных типах ДНК (стабильной и лабильной) Н.А. Тушмалова основывается на сходстве некоторых биохимических реакций в онто- и филогенезе; экспериментальных данных о химической гетерогенности ДНК; существовании обратной связи в триаде ДНК — РНК — белок (обратной транскрипции).

Успешность обучения во многом зависит от сохранности операций, совершаемых на клеточном уровне, которые кодируются в генетической ДНК. Генетические исследования на плодовой мушке *Drosophila* показали зависимость их обучения от синтеза аденилатциклазы. Обнаружены моногенные мутанты *Drosophila*, у которых нарушено обучение. Оно тестировалось по выработке условного оборонительного рефлекса избегания специфического запаха после его подкрепления ударом тока. У одного такого мутанта имелся *дефектный ген — rutabaga, кодирующий аденилатциклазу, зависимость от комплекса кальция с кальмодулином*. В результате такой мутации аденилатциклаза утратила способность активироваться комплексом кальция с кальмодулином. У *Drosophila* аденилатциклазой богаты особые отделы мозга (грибовидные тела), имеющие важное значение для некоторых типов ассоциативного обучения. У молодых мушек в грибовидном теле быстро растет число новых нейронов, что связывают с накоплением опыта в процессе обучения. Хирургическое разрушение грибовидного тела у древесных муравьев нарушает основы их «социального поведения». Другой мутант *Drosophila — dunce («тупицы»)* обучается, но обладает поразительно короткой памятью в несколько десятков секунд. Оказалось, что мутация затронула у него фосфодиэстеразу, расщепляющую цАМФ, что приводило к увеличению содержания этого вещества. Видимо,

слишком большие и слишком малые концентрации цАМФ препятствуют закреплению следов памяти. У всех мутантов с нарушением ассоциативного обучения нарушен и процесс сенситизации. Очевидно, что существует большое сходство механизмов пластичности у *Drosophila* и у моллюска, они одинаково используют нейромедиатор, выполняющий модулирующую функцию, и фосфорилирование белков для получения более стойкого эффекта.

Способность мясной мухи и *Drosophila* к обучению наследуется, что доказывается опытами со скрещиванием. Для выведения особей, способных и неспособных к обучению, для скрещивания соответственно отбирали из быстро и медленно обучающихся. Отбор способных мух к выработке условного рефлекса на сладком подкреплении (втягивание хоботком сладкой воды) показал, что только к 24-му поколению прекращается рост кривой эффективности выработки условного рефлекса по мере выведения все более способных к обучению особей. В связи с тем что процесс роста эффективности обучения идет медленно — только к 24-му поколению, — говорят не об одном, а о многих генах, определяющих обучаемость. В то же время формирование пластичности по типу сенситизации у мясной мухи определяется одним геном. Кривая эффективности обучения выходит на плато уже через одно поколение.

Таким образом, успешность обучения зависит от сохранности набора генов, опосредующих обучение, а ген сенситизации — один из участников генетического пула, управляющего обучением.

Все биохимические и молекулярные преобразования, вызываемые обучением, в конечном счете ведут к синаптической реорганизации — увеличению размеров, количества активно работающих синапсов. Существуют две гипотезы относительно изменений синаптических контактов под влиянием обучения: функциональная и структурная. Согласно функциональной теории обучение не изменяет число синапсов. Оно остается постоянным, но при этом увеличивается отношение активных синапсов к пассивным. По структурной гипотезе обучение стимулирует образование новых контактов между нейронами, которые не берутся из резерва, а создаются заново.

Основные модификации, наблюдаемые в процессе обучения на клеточном уровне и ведущие к структурным преобразованиям контактов между нейронами, по результатам исследования С. Роуза (1995) отражены на рис. 38. Изучая обучение у цыплят (избегание клевания горькой бусинки), он выделил несколько уровней преобразований в клетке, которые сохраняются в течение разных отрезков времени — на разных этапах жизни энграммы.

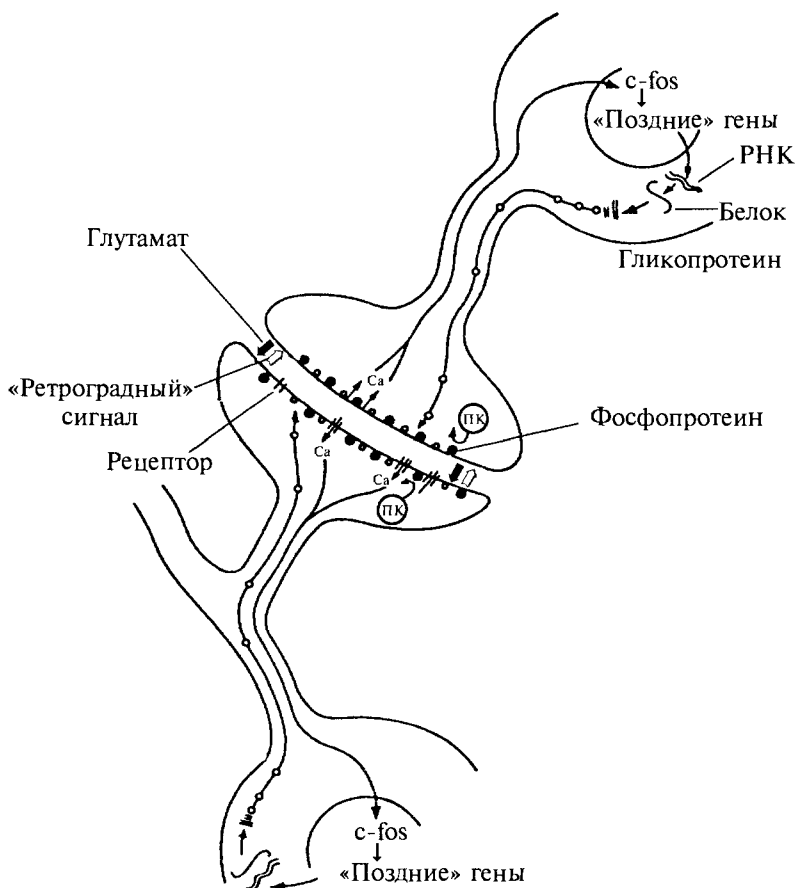


Рис. 38. Основные молекулярные и структурные модификации нейрона, возникающие в процессе обучения.

Показан каскад биохимических реакций в синапсе и ядре в процессе формирования памяти (по С. Роузу, 1995).

В течение секунд и минут сохраняются изменения, вызываемые стимулом в NMDA-рецепторах, отвечающих на глутамат, а также в мускариновых рецепторах, чувствительных к АХ. Сохранение следового эффекта в течение минут или часов определяется действием киназ, которые фосфорилируют пресинаптические белки ионных каналов, а также последующей экспрессией ранних генов (c-fos, c-jun). Время сохранения памяти от 1 до 6 ч связывают с синтезом новых белков — гликопротеинов в результате экспрес-

сии поздних генов. Глюкопротеины создают структурные изменения, встраиваясь в пресинаптические и постсинаптические участки мембран. Период 12–24 ч связан с образованием дополнительных шипиков, увеличением их диаметра и площади постсинаптических уплотнений, которые выявляются с помощью электронного микроскопа. Постсинаптические уплотнения образованы плотно пригнанными рецепторами.

Глава 7

ЭМОЦИИ

7.1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ ЭМОЦИЙ

Обычно эмоцию определяют как особый вид психических процессов, которые выражают переживание человеком его отношения к окружающему миру и самому себе. Особенность эмоций состоит в том, что они в зависимости от потребностей субъекта непосредственно оценивают значимость действующих на индивид объектов и ситуаций. Эмоции выполняют функции связи между действительностью и потребностями.

Однако, как отмечает П.В. Симонов (1997), несмотря на успехи, достигнутые в изучении мозговых механизмов психических процессов, в настоящее время не существует единой общепринятой научной теории эмоций. Нет также точных данных о том, в каких центрах и каким образом эти эмоции возникают и каков их нервный субстрат.

По классификации эмоциональных явлений А.Н. Леонтьева выделяется три вида эмоциональных процессов: аффекты, собственно эмоции и чувства.

Аффекты — это сильные и относительно кратковременные эмоциональные переживания, сопровождающиеся резко выраженными двигательными и висцеральными проявлениями. У человека аффекты вызываются как биологически значимыми факторами, затрагивающими его физическое существование, так и социальными, например мнением руководителя, его отрицательной оценкой, принятыми санкциями. Отличительной особенностью аффектов является то, что они возникают в ответ на уже фактически наступившую ситуацию.

Собственно эмоции в отличие от аффектов представляют собой более длительно текущее состояние, иногда лишь слабо проявля-

ющееся во внешнем поведении. Они выражают оценочное личностное отношение к складывающейся или возможной ситуации, поэтому способны в отличие от аффектов превосходить ситуации и события, которые реально еще не наступили. Собственно эмоции возникают на основе представлений о пережитых или воображаемых ситуациях.

Третий вид эмоциональных процессов — это так называемые *предметные чувства*. Они возникают как специфическое обобщение эмоций и связаны с представлением или идеей о некотором объекте, конкретном или отвлеченном (например, чувство любви к человеку, к родине, чувство ненависти к врагу и т.д.). Предметные чувства выражают устойчивые эмоциональные отношения.

По П.В. Симонову (1981), чувства — это эмоции, которые возникают на базе социальных и духовных потребностей. Учитывая роль вероятности удовлетворения потребности в происхождении эмоций, он рассматривает тревогу как реакцию на низкую вероятность избегания нежелательного воздействия. В отличие от тревоги фрустрация — это реакция на низкую вероятность достижения желаемой цели.

Особое место среди эмоциональных явлений занимают так называемые *общие ощущения*. Так, П. Милнер считает, что, хотя и принято отличать эмоции (гнев, страх, радость и т.п.) от так называемых общих ощущений (голод, жажда и т.д.), тем не менее в них обнаруживается много общего и их разделение достаточно условно. Одна из причин, по которой их различают, — разная степень связи субъективных переживаний с возбуждением рецепторов. Так, переживание жары, боли субъективно связывается с возбуждением определенных рецепторов (температурных, болевых). На этом основании подобные состояния обычно и обозначают как ощущения. Состояние же страха, гнева трудно связать с возбуждением каких-либо рецепторных поверхностей, поэтому их относят к эмоциям. Другая причина, по которой эмоции противопоставляются общим ощущениям, состоит в нерегулярном их появлении. Эмоции часто возникают спонтанно и зависят от случайных внешних факторов, тогда как голод, жажда, половое влечение следуют с определенными интервалами.

В настоящее время внимание исследователей привлекает еще одна категория эмоциональных явлений — *настроение*. Что такое настроение? У настроения нет специфического целевого объекта, как у эмоций, так же как и каких-либо специфических реакций. Следовательно, оно менее специфично, чем эмоция. К тому же субъективные переживания, связанные с настроением, по сравнению с эмоциями менее интенсивны.

Исследователи, ориентированные на когнитивную теорию эмоций, понимают настроение как некоторое состояние чувствования, возникающее в результате автоматически протекающих когнитивных процессов, о которых мы не осведомлены. Поэтому мы часто не осознаем, что находимся под впечатлением определенного настроения. Таким образом, настроение действует как контекст, подспудно трансформируя наши реакции на события.

По определению А.Изена (Isen A.), *настроение — это течение или поток гедонически ориентированных идей, мыслей и образов, извлекаемых из памяти. Их объединяет общий гедонический тон (положительный или отрицательный).*

К. Прибрам (Pribram K.) подчеркивает оценочную функцию настроения, рассматривая его как некий мониторинг окружающих жизненных обстоятельств. Функция настроения — информировать об общем состоянии и потребностях индивида. Настроение стимулирует субъекта к поведению, которое улучшило бы его гедонический тон. Поэтому одна из функций настроения — это его способность к саморегуляции.

Многочисленные экспериментальные данные говорят о том, что настроение — результат действия как реальных, так и воображаемых событий или информации, извлекаемой из эмоциональной памяти. Клинические исследования указывают на ключевую роль гормональных и биохимических факторов в генезе настроения.

Когда настроение достигает некоторого порога, оно привлекает внимание. Попав в фокус внимания, оно становится осознанным и может быть объяснено, включая его причины. Это может послужить толчком к трансформации настроения в эмоцию. Настроение, как осознаваемое, так и неосознанное, влияет на аффективные и когнитивные процессы, а также на поведение. Более сильное влияние оказывает осознанное настроение. При этом интенсивность аффекта зависит от уровня внимания, которое будет уделено настроению.

Одно и то же явление одновременно может вызывать как эмоцию, так и настроение, которые могут сосуществовать, влияя друг на друга. Если какая-либо эмоциональная реакция развивается во времени стремительно, то созданное ею настроение может сохраняться часами, днями и неделями.

Действия человека небеспристрастны. Поэтому эмоция как субъективное переживание присутствует в составе каждой деятельности, каждого рефлекса (Соколов Е.Н., Данилова Н.Н., 1975). В структуре поведения, как в функциональной системе, эмоции принадлежит ключевая роль. Выделяют *ведущие* и *ситуативные* эмоции (Вильюнас В.К., 1986). Они связаны с разными фазами поведе-

ния. Ведущие эмоции сигнализируют человеку о неудовлетворенности его потребностей и побуждают к поиску целевого объекта, стимулируя определенное поведение. Побудительной силой обладает и эмоциональная память об успешных действиях в прошлом, направленных на удовлетворение аналогичной потребности. Положительные эмоции, связанные с удовлетворением потребностей, включаются в акцептор результатов действия. С их помощью цель и средства удовлетворения потребности конкретизируются (Судаков К.В., 1997). В структуре поведенческого акта формирование акцептора результатов действия (цели) и эфферентного синтеза (предполагаемых способов действия) опосредовано содержанием ведущих эмоций. Ситуативные эмоции, возникающие в результате оценок отдельных этапов или поведения в целом, побуждают субъекта действовать либо в прежнем направлении, либо менять поведение, его тактику, способы достижения цели.

7.2. ФУНКЦИИ ЭМОЦИЙ

Исследователи, отвечая на вопрос о том, какую роль играют эмоции в жизнедеятельности живых существ, выделяют несколько регуляторных функций эмоций: отражательную (оценочную), побуждающую, подкрепляющую, переключательную, коммуникативную.

Отражательная функция эмоций выражается в обобщенной оценке событий. Эмоции охватывают весь организм и представляют почти мгновенную и интегральную оценку поведения в целом, что позволяет определить полезность и вредность воздействующих на человека факторов еще до того, как будет определена локализация вредного воздействия. Примером может служить поведение человека, получившего травму конечности. Ориентируясь на боль, он немедленно находит такое положение, которое уменьшает болевые ощущения.

Эмоция как особое внутреннее состояние и субъективное переживание выполняет функцию оценки обстоятельств ситуации на основе возникшей потребности и интуитивного представления о возможностях ее удовлетворения. Эмоциональная оценка отличается от осознанных когнитивных оценочных операций ума, она выполняется на чувственном уровне. В самом деле, мы никогда не оцениваем истинную пищевую потребность в количестве белков, жиров, углеводов, витаминов, солей и т.д. Возникновения чувства голода уже достаточно.

Оценочная, или отражательная, функция эмоции непосредственно связана с ее *побуждающей функцией*. Согласно Оксфорд-

скому словарю английского языка, слово «эмоция» произошло от французского глагола «mouvoir», означающего «приводить в движение». Его начали употреблять в XVII в., говоря о чувствах (радость, желание, боль и т.д.) в отличие от мыслей. С.Л. Рубинштейн отмечал, что эмоция уже в себе самой включает влечение, желание, стремление, направленное к предмету или от него. Эмоция выявляет зону поиска, где будет найдено решение задачи, удовлетворение потребности. Эмоциональное переживание содержит образ предмета удовлетворения потребности и свое пристрастное отношение к нему, что и побуждает человека к действию. Два класса эмоций — ведущие и ситуативные, или производные (Вилюнас В.К., 1986), — несут функцию побуждения. *Ведущее эмоциональное переживание*, направленное на предмет — цель поведения, удовлетворяющего потребность, инициирует само адаптивное поведение. *Ситуативные эмоциональные переживания*, возникающие в результате оценок результатов отдельных этапов поведения, также побуждают субъект действовать в прежнем направлении или менять тактику поведения и само поведение, средства достижения цели.

Анализируя ситуативные эмоции у человека, В.К. Вилюнас (1986) выделяет *класс эмоций успеха—неуспеха* с тремя подгруппами: 1) констатируемый успех—неуспех; 2) предвосхищающий успех—неуспех; 3) обобщенный успех—неуспех. Эмоции, констатирующие успех—неуспех, отвечают за смену проб в поведении, обобщенная эмоция успеха—неуспеха возникает в результате оценки деятельности в целом. Предвосхищающие эмоции успеха—неуспеха формируются на основе констатирующих в результате ассоциации их с деталями ситуации. При повторном столкновении с ситуацией эти эмоции позволяют предвосхищать, предвидеть события и побуждают субъекта действовать в определенном направлении.

Предвосхищающие эмоции успешно изучались в составе мыслительной деятельности при решении творческих задач (шахматных). Эмоции предвосхищения связаны с появлением переживания догадки, идеи решения, которая еще не вербализована.

П.В. Симонов (1987) выделяет у эмоций *подкрепляющую функцию*. Известно, что эмоции принимают самое непосредственное участие в процессах обучения и памяти. Значимые события, вызывающие эмоциональные реакции, быстрее и надолго запечатлеваются в памяти. Так, у сытой кошки нельзя выработать условные пищевые рефлексы. Для успешного обучения необходимо наличие мотивационного возбуждения, в данном случае отражающегося в чувстве голода. Однако соединения индифферентного раздражителя с голодовым возбуждением еще недостаточно для выработки условных пищевых рефлексов. Требуется третий компонент — воз-

действие фактора, способного удовлетворить существующую потребность, т.е. пищи. В опытах Т.Н. Ониани, который сочетал внешний стимул с электрическим раздражением лимбических структур мозга, вызывающим у сытой кошки потребность в еде, удалось выработать только условную реакцию избегания и страха. А условные пищедобывательные рефлексы не формировались. Главная причина в том, что электрическая стимуляция лимбической структуры, использованная в качестве подкрепления, не содержала награды — удовлетворения потребности.

Не удается также выработать условнорефлекторный поиск пищи, если сочетать индифферентные обстановочные сигналы с состоянием, вызываемым пищевой депривацией. У такого животного на обстановку эксперимента вырабатывается не поисковое пищевое поведение, а реакция страха и избегания, т.е. индифферентный стимул связывается с реакцией избегания, которой животное реагирует на ситуацию длительного голодания, так как эта реакция уменьшает страх.

Таким образом, реальным подкреплением для выработки условного рефлекса (классического и инструментального) является *награда*. Наградой голодному животному может быть пища. Само болевое раздражение не является наградой, ее дает лишь освобождение, избегание наказания. Получение награды ассоциируется с возникновением положительных эмоций. Поэтому «только интеграция голодового возбуждения с возбуждением от фактора, способного удовлетворить данную потребность, т.е. механизм, генерирующий положительную эмоцию, обеспечивает выработку условного рефлекса» (Симонов П.В., 1987. С. 79).

Подкрепляющая функция эмоций наиболее успешно была исследована на экспериментальной модели «*эмоционального резонанса*», предложенной П.В. Симоновым. Было обнаружено, что эмоциональные состояния животных, подвергнутых воздействию электрокожного раздражения, влияют на эмоциональные реакции других животных. Эта модель воспроизводит типичную для социальных взаимоотношений ситуацию распространения отрицательных эмоциональных состояний в сообществе и позволяет изучать функции эмоций в наиболее чистом виде без непосредственного действия болевых раздражителей. В опытах Л.А. Преображенской, в которых собака-жертва подвергалась наказанию электрическим током на глазах у собаки-наблюдателя, у последней возрастала частота сердцебиения и увеличивалась синхронизация гиппокампального тета-ритма. Эти реакции указывают на появление у животного состояния негативного эмоционального напряжения. В таких условиях собака-наблюдатель способна выработать избегатель-

ный инструментальный рефлекс (в виде подъема лапы), прекращающий подачу тока собаке-жертве. При этом у нее снижается ЧСС и устраняется гиппокампальный тета-ритм, что означает исчезновение отрицательного эмоционального состояния. Следовательно, наградой, на которой и вырабатывается данная инструментальная реакция, является избавление от отрицательного эмоционального напряжения.

Переключательная функция эмоций состоит в том, что они часто побуждают человека к изменению своего поведения.

В естественных условиях поведение человека и животных определяется многими потребностями разного уровня. Их взаимодействие выражается в конкуренции мотивов, которые проявляются в эмоциональных переживаниях. Оценки через эмоциональные переживания обладают побуждающей силой и могут определять выбор поведения. Как было показано ранее на примере интеллектуальных эмоций, «эмоциональное предчувствие решения задачи» побуждает к завершению действий в выбранной зоне поиска, а «предчувствие противоречия» — к изменению этой зоны. По существу, эмоции успеха—неуспеха обладают способностью побуждать человека к переключению от одних действий к другим.

Переключательная функция эмоций наиболее ярко обнаруживается в экстремальных ситуациях, когда возникает борьба между естественным для человека инстинктом самосохранения и социальной потребностью следовать определенной этической норме. Конфликт потребностей переживается в форме борьбы между страхом и чувством долга, страхом и стыдом. Исход зависит от силы побуждений, от личностных установок субъекта.

Важной функцией эмоций является *коммуникативная функция*. Мимика, жесты, позы, выразительные вздохи, изменение интонации являются «языком человеческих чувств» и позволяют человеку передавать свои переживания другим людям, информировать их о своем отношении к явлениям, объектам и т.д.

Большую роль в изучении экспрессивных движений сыграла опубликованная в 1872 г. работа Ч. Дарвина «Выражение эмоций у человека и животного». Сравнивая проявление эмоций у человека и у домашних животных, он пришел к заключению, что движения мышц, при помощи которых человек выражает свои эмоции (радость и печаль, гнев и страх, интерес и отвращение, стыд и презрение), произошли от аналогичных двигательных актов наших предков. Согласно Ч. Дарвину полярные эмоции выражаются противоположными движениями.

Современные исследователи согласны с Ч. Дарвином в том, что экспрессивные движения и особенно мимика выполняют важ-

ную адаптивную функцию. В ходе эволюции мимические сигналы развились в систему, позволяющую передавать информацию о состоянии и «намерениях» индивида. Так, выражение испуга сигнализирует об опасности и о намерении индивида спастись бегством, тогда как эмоция гнева воспринимается как выражение намерения вступить в борьбу. С помощью «языка чувств» регулируются социальные отношения у животных. Например, сигналы угрозы, исходящие от вожака, повышают бдительность или вызывают поведение «подчинения» у других особей.

Существуют генетически заданные универсальные комплексы поведенческих реакций, с помощью которых выражаются основные фундаментальные эмоции.

7.3. ЧТО ВЫЗЫВАЕТ ЭМОЦИИ?

7.3.1. Когнитивные процессы в генезе эмоций

С развитием когнитивной психологии многие современные теории фокусируют внимание на когнитивных процессах как основном механизме появления эмоций. Существенное влияние на развитие когнитивной теории эмоций оказали опыты С. Шехтера (Shachter S., 1964). В них впервые было продемонстрировано, что увеличение активации организма, хотя и является необходимым условием развития эмоции, определяет лишь интенсивность эмоции, тогда как ее специфика зависит от ситуации, осознания ее смысла и значения.

Теория когнитивной активации С. Шехтера основана на исследованиях, в которых с помощью фармакологических веществ манипулировали состоянием испытуемых, поднимая их возбуждение, о чем они и не догадывались. Затем экспериментаторы создавали обстановку непринужденного веселья или, наоборот, напряженности. В первом случае люди чувствовали себя счастливыми и раскованными, во втором — их охватывало чувство гнева. Таким образом было показано, что содержанием эмоции, ее качеством можно управлять, если побудить испытуемого приписывать тем или другим нейтральным стимулам либо обстоятельствам роль источника своего возбуждения. По мнению С. Шехтера, эмоциональные состояния — продукт взаимодействия двух факторов: активации (arousal) и заключения субъекта о причинах его возбуждения. Для эмоции необходимы два компонента: активация организма (как неспецифическая эмоциональность) и осознание ее наличия и причин появления на основе анализа ситуации, в которой она проявилась.

Последующая эмпирическая проверка теории С. Шехтера пошла по пути повторения его экспериментов с манипулированием уровня активации различными веществами и помещением субъекта в ситуации с разным контекстом. На выяснение роли когнитивных процессов в возникновении эмоций были направлены и другие опыты, в которых проверялась возможность ослабления возникших естественным путем отрицательных переживаний (страх, тревога), если приписать их причину нейтральным стимулам, например постоянно действующему шуму. Положительный результат доказывал бы решающую роль когнитивных процессов (интерпретации, заключения и т.п.) в модуляции эмоциональных переживаний. Однако результаты оказались противоречивыми. Не во всех случаях приписывание причины эмоционального состояния нейтральному фактору приводило к снижению интенсивности переживаний.

Этот прием не действовал в отношении лиц с высокой личностной тревожностью, а также находящихся в состоянии стресса. Попытка применить данный метод в клинической практике также не дала положительных результатов. Не удалось снизить ни тревожность, ни другие негативные эмоциональные состояния. Предполагают, что причина этих неудач — сильная сконцентрированность внимания больных на истинных причинах их болезненного состояния.

Возможно, что эти данные не отрицают теории С. Шехтера, согласно которой для получения эффекта приписывания причин возбуждения нейтральным стимулам необходимо, чтобы субъект находился в состоянии неопределенности по отношению источника активации и чтобы у него имелась возможность информационного поиска ее причин. Результаты действительно показывают, что феномен приписывания может возникать только в новых условиях и при среднем уровне негативных аффектов (Leventhal H., Tomarken A., 1986).

Однако возможно и альтернативное объяснение влияния факта приписывания: ослабление негативных эмоций может быть связано с уменьшением неопределенности из-за получения более точной информации о симптомах активации и ее причинах (Calvert-Voyanowsky Y., Leventhal H., 1975). Такая интерпретация хорошо согласуется с потребностно-информационной теорией эмоций П.В. Симонова, связывающей появление отрицательных эмоций с дефицитом имеющейся информации о способах и средствах удовлетворения актуальной потребности, что определяет низкую вероятность достижения цели. За счет дополнительной информации у субъекта возрастает вероятность удовлетворения потребности, что усиливает положительные эмоции и минимизирует отрицательные.

Суммируя, можно сказать, что когнитивный механизм генерации и изменения эмоций для своего проявления требует определенных условий. Его действия легче обнаружить в новой ситуации и при среднем уровне активации нервной системы. Повышенная личностная тревожность и патологически доминирующие отрицательные эмоции блокируют действие этого механизма.

Многие исследователи, несмотря на неубедительность экспериментальных данных, продолжают преувеличивать значение когнитивного механизма в возникновении эмоций. Известный теоретик эмоций Р. Лазарус продолжает придерживаться мнения, что «когнитивное опосредование — необходимое условие для эмоций» (Lazarus R. S., 1991. P. 356). Он полагает, что даже эмоции, вызванные фармакологическими веществами или целиком зависящие от подкорковых структур мозга, опосредованы когнитивными операциями. С его точки зрения, самый простой акт восприятия может осмысливаться, сопровождаться когнитивной оценкой, которая и генерирует эмоцию.

В другом варианте когнитивной теории эмоций (Ortony A. et al., 1988) эмоция рассматривается как функция контекста, создаваемого субъектом. Авторы теории подчеркивают, что только язык и самоотчет (вербальный фактор) имеют отношение к механизму генерации эмоциональных переживаний. При этом поведенческие и физиологические проявления эмоций рассматриваются как сопровождение или следствие эмоциональных состояний. С точки зрения когнитивно ориентированных исследователей, нейрофизиологический механизм, имеющий отношение к эмоциям, способен обеспечивать не эмоции, а лишь условия для них (Frijda N.H., 1986). Хотя и не все исследователи придерживаются такой крайней точки зрения о первичности когнитивных процессов в эмоциональных явлениях, тем не менее многие специалисты в области эмоций в своих работах концентрируются на когнитивных механизмах.

Вместе с тем если не сводить все процессы обработки информации к когнитивным, понимая под ними осознанный уровень анализа, приводящий к заключению, а разделять их на автоматические и контролируемые, связывая с актом осознания лишь последние, то некоторые информационные процессы, порождающие эмоции, по своей природе могут быть и некогнитивными (Izard C., 1993).

Между когнитивными и эмоциональными процессами существуют не только прямые, но и обратные отношения. Когнитивная деятельность может быть не только источником эмоций, но и сама зависеть от эмоционального состояния субъекта. Эмоции влияют на селективность нашего внимания к сенсорным сигналам, на эффективность и стратегию исполнительной деятельности. Зависи-

мость когнитивных процессов от эмоции нашла отражение в мнении о том, что в радости мы видим мир через розовые очки, а в страхе смотрим на него через суженный канал зрения. Тесные связи между аффективными и когнитивными процессами выражаются и в том, что чувственное переживание служит маркером для считывания информации о событиях из памяти, где она хранится вместе с эмоциональным переживанием, сопровождавшим данное событие в момент его возникновения.

7.3.2. Биологически и социально значимые стимулы как источник эмоций

Способность когнитивных процессов вызывать эмоции существенно возрастает, когда они касаются значимых для индивида событий, т.е. тех, которые являются предметом желаний или, наоборот, представляют опасность. Иными словами, сами когнитивные процессы стимулируются аффектом, создаваемым биологически или социально значимыми воздействиями (или их отсутствием), и только вторично они вносят свой дополнительный вклад в развитие и содержание эмоций, часто радикально изменяя их.

Существует большой круг эмоциональных явлений, возникающих в составе безусловных рефлексов. Биологически значимые стимулы являются источником различных эмоциональных переживаний. Это отчетливо демонстрируют реакции новорожденных. Ощущение сладости сопровождается выражением интереса. Попадание в рот чего-либо горького вызывает реакцию отвращения. Другим простым примером эмоции в составе безусловного рефлекса является переживание боли. В исследованиях на животных показано, что между аверсивной стимуляцией (в частности, болевой), гневом и агрессией существуют внутренние связи. Когда животные содержатся вместе и подвергаются наказанию, они часто начинают драться. И. Беркович (Berkowitz I., 1990) исследовал отношения боль—гнев—агрессия у человека, используя воздействие холодной воды, высокой температуры и противных запахов. Он подтвердил, что боль, а также неприятная стимуляция могут быть достаточной причиной, чтобы вызвать эмоцию гнева и агрессии.

Многие эмоции не требуют участия коры и осознанных процессов обработки информации. Дж. ЛеДокс (LeDoux J.E., 1989) исследовал подкорковый путь для условнорефлекторной реакции страха у крыс с удаленной зрительной и слуховой корой. Он показал, что реакция страха может реализоваться с помощью подкорковых структур таламуса и миндалины.

Отношения эмоциональных и когнитивных процессов можно описать следующим образом. Мы сначала чувствуем, а только затем узнаем и понимаем то, что мы переживаем. Чувство в определенном смысле определяет то, что мы знаем, так как оно задает направление, в котором развивается мыслительная деятельность. При этом сами когнитивные, оценочные операции, которые влияют на эмоции, реализуются в мозге, который уже эмоционален и не является аффективно-нейтральным. По существу, чисто когнитивной детерминанты эмоций вообще не существует. *Эмоция на значимый стимул — это единство аффективно-когнитивных процессов.*

7.3.3. Потребностно-информационные факторы возникновения эмоций

К некогнитивным факторам, вызывающим эмоции, П.В. Си-монов относит потребность и оценку возможности (вероятности) ее удовлетворения, которую субъект совершает произвольно и часто неосознанно.

Им разработана *потребностно-информационная теория эмоций*, согласно которой правило возникновения эмоций выражается в следующей структурной формуле:

$$\mathcal{E} = [\text{П}, (\text{Ин} - \text{Ис}), \dots],$$

где \mathcal{E} — эмоция, ее степень, качество и знак; П — сила и качество актуальной потребности; (Ин — Ис) — оценка вероятности удовлетворения потребности на основе врожденного и онтогенетического опыта; Ин — информация о средствах и времени, прагматически необходимых для удовлетворения потребности; Ис — информация о существующих средствах и времени, которыми реально располагает субъект в данной ситуации.

Согласно информационной теории эмоций положительные эмоции возникают в ситуации избытка прагматической информации по сравнению с ранее существующим прогнозом (при «мгновенном срезе») или в ситуации возрастания вероятности достижения цели (если генез эмоций рассматривать в его динамике). Отрицательные эмоции представляют реакцию на дефицит информации или на падение вероятности достижения цели в процессе деятельности субъекта. Многообразие эмоций согласно концепции определяется многообразием потребностей. Эмоций столько сколько потребностей. У человека витальные потребности (голод, жажда и др.) дополнены социальными и идеальными потребностями. Среди последних выделяют идеологические потребности — производные от социальных и идеальных. Объединение витальных с соци-

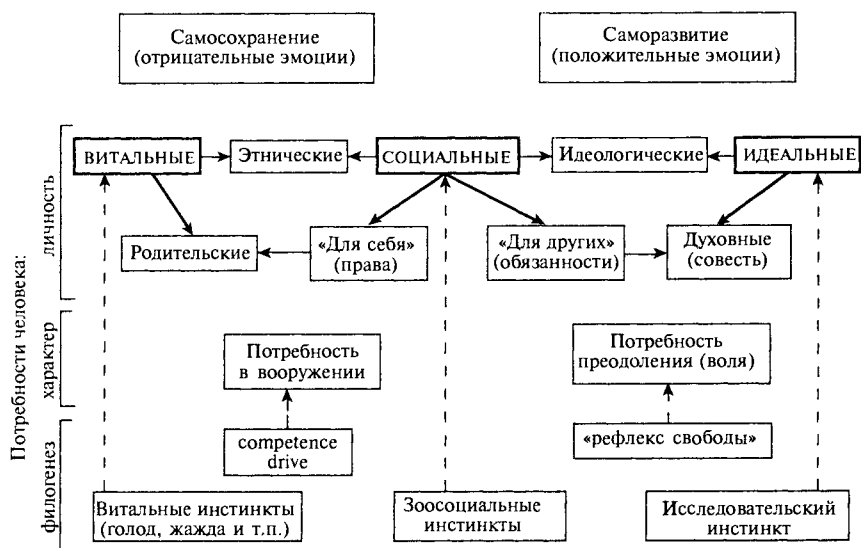


Рис. 39. Классификация основных потребностей человека (по П.В. Симону, 1997).

альными потребностями создает этнические потребности, которые также могут быть источником эмоций. Социальные потребности вместе с потребностью для других формируют духовные потребности (совесть). Классификация потребностей по П.В. Симону показана на рис. 39.

В 1984 г. американские исследователи Д. Прайс и Дж. Баррелл (Price D., Barrell Y., 1984) провели психологические исследования с целью проверки потребностно-информационной теории эмоций. Для этого они предложили испытуемым мысленно представить событие, которое у них было связано с эмоциональными переживаниями. Затем на специальных шкалах испытуемый отмечал силу эмоционального переживания, предполагаемую вероятность достижения цели и силу желания разрешить проблему, которая вызвала эмоции. Количественная обработка полученных данных подтвердила зависимость трех переменных: эмоции, силы потребности и вероятности ее удовлетворения. Исследователи назвали эту зависимость общим законом человеческих эмоций.

В 1988 г. канадский психолог Ж. Годфруа (1992) воспроизвел зависимость эмоции от количества информации, выразив это следующим образом: «Эмоция = Необходимая информация – Имеющаяся информация» (С. 259) .

П. В. Симонов полагает, что функция прогнозирования вероятности удовлетворения потребности (вероятности подкрепления) поделена между двумя информационными структурами мозга — фронтальными отделами новой коры и гиппокампом. Фронтальная кора ориентирует поведение на высоковероятные события в отличие от гиппокампа, реагирующего на сигналы маловероятных событий. Известно, что чем выше у интактного животного вероятность подкрепления, тем быстрее вырабатывается условный рефлекс. После разрушения фронтальной коры формирование пищевого условного рефлекса при низкой вероятности подкрепления заметно ускоряется по сравнению с интактным животным. Этот результат объясняют тем, что после разрушения одного из двух блоков информационной системы, состоящей из фронтальной коры и гиппокампа, мозг перестает дифференцировать высоко- и низковероятные события. Поэтому сигналы, подкрепляемые с разной вероятностью, становятся одинаково эффективными.

Гиппокамп выделяет низковероятные события, обеспечивает выработку условного рефлекса на низковероятном подкреплении условного сигнала. Крысы после удаления гиппокампа неспособны вырабатывать условные рефлексы при низковероятном подкреплении (в 25 и 30% случаев). Хотя при подкреплении пищей в 100 и 50% случаев гиппокампэктомизированные крысы и отстают от интактных, но все же с задачей справляются. Следует сказать, что необходимость различать высокую и низкую вероятность подкрепления всегда является трудной задачей даже для интактного животного и требует много времени.

Для проверки функции гиппокампа, состоящей в выделении низковероятных событий, исследователи использовали экспериментальную модель Э. А. Асратяна в виде выработки условнорефлекторного переключения разнородных условных рефлексов, когда один и тот же сигнал (звук) утром подкреплялся пищей с высокой вероятностью и болевым раздражителем с малой вероятностью, а вечером отношения менялись на противоположные. В течение 10 дней интактная крыса безуспешно пыталась выработать условнорефлекторное переключение. Однако после двустороннего удаления гиппокампа у нее сформировалось устойчивое условнорефлекторное переключение и она реагировала на один и тот же стимул утром пищевым, а вечером оборонительным рефлексом в соответствии с тем, какое подкрепление наиболее часто применялось. Хирургическая операция не только облегчала выработку рефлексов, но и устраняла признаки эмоционального напряжения (по показателю частоты сердечных сокращений), которое обычно наблюдается в таких опытах. Результаты этих исследований объясня-

ют тем, что оперированные животные не измеряют (игнорируют) низковероятные события (подкрепление), что упрощает их задачу. Крысы ориентируются лишь на высоковероятное подкрепление пищей утром и высоковероятное наказание вечером.

7.4. ЛИЦЕВАЯ ЭКСПРЕССИЯ И ЭМОЦИИ

7.4.1. Лицевая экспрессия как средство невербального общения

Люди обычно обмениваются многими невербальными сигналами, используя интонацию голоса, лицевую экспрессию, контакты глазами, жесты. С помощью этих средств передается важная информация. Сходным образом обмениваются информацией с сородичами животные в стае, используя выразительные движения, особые звуки. Ч. Дарвин (1872) был первым, кто предположил, что лицевая экспрессия играет особенно важную роль в кооперации, объединении членов сообщества, так как позволяет сообщать об эмоциях и намерениях действовать. Наиболее важным каналом эмоционального, невербального общения является зрительный, через который принимается информация, содержащаяся в выразительных жестах и экспрессивных реакциях лица. То, что лицо — наиболее важный источник информации в процессе общения, подтверждается исследованиями, выполненными психофизическими методами. Для сравнения возможностей зрительного и слухового невербальных каналов в передаче информации об эмоциях У. Хелл, А. Керрес и К. Шерер (Hells U., Karras A., Scherer K.R., 1988) применили факторный анализ к результатам ранжирования видеок кадров (лица человека, изображающего улыбку или эмоцию гнева), а также к записям человеческого голоса, переживающего те же эмоции (рис. 40). Для обеих модальностей суммарно авторы получили двухфакторное решение: 45% информации об эмоциях передается зрительными сигналами и 17,6% — слуховыми.

Роль мимики по сравнению с позой, жестом, с фило- и онтогенетическим развитием возрастает. У птиц, в частности у домашних цыплят, положение головы несет важную информацию о социальном статусе особи. В ряду позвоночных лицевая мускулатура претерпевает изменения от полного отсутствия у низших животных до хорошо развитой системы лицевых мышц у приматов и становится предельно дифференцированной у человека. У макаки резуса наиболее важным компонентом в передаче информации является пантомимика, в частности поза, у человекообразной обезьяны мимика становится более независимой от позы и локомо-

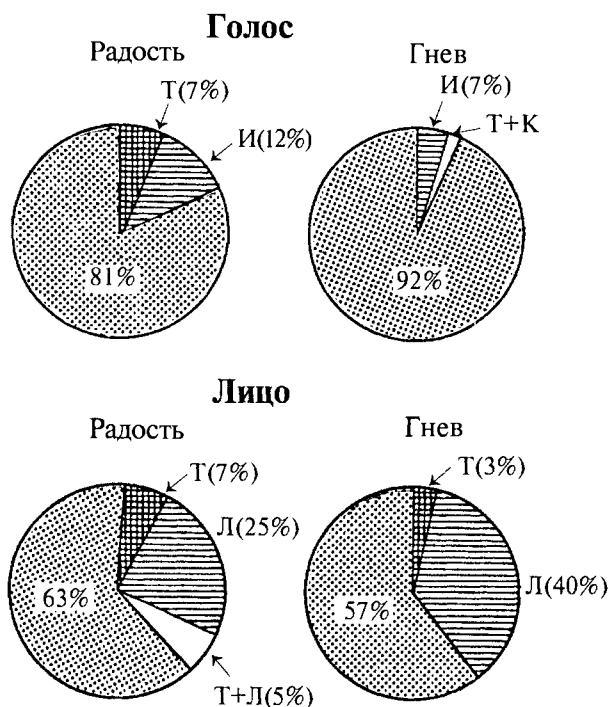


Рис. 40. Собственные веса факторов, полученных на основе субъективного ранжирования кадров отдельно для записи голоса человека, переживающего радость и гнев, и отдельно для видеозаписей лица человека, выражающего эмоцию радости и гнева, которые сопровождалось текстом, произносимым без интонации и эмоций. Факторизация только зрительных кадров выделяет два фактора: лицевой экспрессии и текста. При факторизации кадров с голосом получено три фактора: интонации, текста и качества голоса (с текстом). Видно, что через зрительный канал суммарно передается больше информации (о гневе и радости), чем через слуховой канал (по Hells U. et al., 1988).

Л — лицо; Т — текст; И — интонация; Т+Л — текст и лицо; Т+К — текст и качество голоса.

ции. Исследователями выделены различные выразительные двигательные комплексы у макаки резуса, которые используются для демонстрации угрозы, беспокойства, подчинения, испуга, миролюбия и важны для создания иерархии социального доминирования. У человека экспрессивные реакции лица приобретают самостоятельное значение в передаче эмоциональных сигналов. В социальном поведении взаимодействие лиц играет огромную роль. У специалистов оно получило даже специальное название — «по-

ведение лицо к лицу». «Лицо — это центр передачи и приема социальных сигналов, которые являются решающими для развития индивида» (Изард К., 1980. С. 72).

В ходе эволюции мимические реакции развивались из движений — намерений, относящихся к подготовительной фазе деятельности (подготовка к нападению или, наоборот, к защите). Это предопределило одну из функций лицевой экспрессии — стать средством невербального общения, способом передачи информации о намерениях и состояниях человека, которые должны привлечь внимание другого субъекта.

Кросскультурные исследования распознавания лицевой экспрессии показали, что основные эмоции (гнев, страх, счастье, удивление, печаль, отвращение) одинаково проявляются и узнаются в обществах с различной культурой и традициями. Даже в условиях, затрудняющих наблюдение, например на большом удалении, проявляется универсальность механизма распознавания эмоций. Это доказывает, что лицевая экспрессия основных эмоций обеспечивается врожденными нейронными программами. Процент совпадения оценок лицевых эмоциональных паттернов у лиц разных национальностей — около 80%, несколько меньше он у японцев (65%).

Генетическая обусловленность реакций лицевых мышц, выражающих эмоциональные переживания, подтверждается ранним созреванием их двигательных комплексов. Все мышцы лица, необходимые для выражения эмоций, формируются у плода уже к 15–18-й неделе жизни. А к 20-й неделе у эмбриона можно наблюдать мимические реакции. К моменту рождения ребенка механизм лицевой экспрессии уже полностью сформирован и может быть использован в общении. На врожденный характер мимики указывает и ее сходство у слепого и зрячего младенцев. Но с возрастом у слепорожденного ребенка реактивность лицевых мышц угасает.

Лицо человека и даже его схематическое изображение — значимый стимул для новорожденного. Об этом можно судить по длительности его фиксации глазами, по частоте обращения внимания на него, по появлению вегетативного компонента ориентировочного рефлекса (снижению ЧСС). Ребенок предпочитает рассматривание человеческого лица любому другому стимулу (шахматной доске, изображению различных животных).

7.4.2. Методы измерения лицевой экспрессии

Для распознавания и измерения лицевой экспрессии используют два основных метода: идентификацию одной из основных эмоций по выражению лица человека и регистрацию электриче-

ской активности мышц лица, по паттерну которых судят о той или другой эмоции.

Техника идентификации эмоций по выражению лица (Facial Affect Scoring Technique — FAST) разработана в 70-х годах в Калифорнийском университете Паулом Экманом и его коллегами. FAST имеет атлас фотоэталонов лицевой экспрессии для каждой из 6 эмоций: гнева, страха, печали, отвращения, удивления, радости — в статической форме. Фотоэталон для каждой эмоции представлен тремя фотографиями для трех уровней лица: для бровей—лба; глаз—век и нижней части лица. Кроме того, представлены варианты с учетом разной ориентации головы и направления взгляда. При пользовании FAST испытуемый ищет сходство эмоции с одним из фотоэталонов. Он действует подобно свидетелю, принимающему участие в составлении фоторобота преступника.

Второй метод оценки эмоций разработан П. Экманом совместно с У. Фризенем (Ekman P., Friesen W.V., 1978). Он получил название «система кодирования активности лицевых мышц» (Facial Action Coding System — FACS). Метод основан на детальном изучении анатомии лицевых мышц. В системе FACS выделена 41 двигательная единица, из которых составлено 24 паттерна реакций отдельных мышц лица и 20 паттернов, отражающих работу групп мышц, например вовлеченных в кусание губ. Каждая единица имеет свой номер и описана не только в статических, но и в динамических показателях. В системе также зафиксировано время начала и конца активности каждой мышцы. Схема стандартного отведения электрической активности основных мышц лица показана на рис. 41.

П. Экману принадлежит *нейрокультурная теория эмоций*, которая учитывает как врожденный характер лицевой экспрессии, так и влияние культурных и национальных традиций на выражение и распознавание эмоций. Модель предполагает, что экспрессивные проявления шести основных (базисных) эмоций — счастья, гнева, страха, печали, удивления, отвращения — универсальны и не зависят от культуры. Все люди одинаково используют мышцы своего лица при переживании указанных основных эмоций. Каждая из них связана с определенной, фиксированной в генетической памяти программой движений лицевых мышц. П. Экман и У. Фризен установили, что американцы и японцы во время просмотра фильма стрессового содержания одинаково выражают свои эмоции, если возле них нет соотечественников, и по-разному — в их присутствии. Наличие социального контроля включает действие принятых в соответствующем обществе правил проявления эмоций. Японцы более сильно маскируют свои негативные эмоциональные переживания, демонстрируя более позитивное отноше-

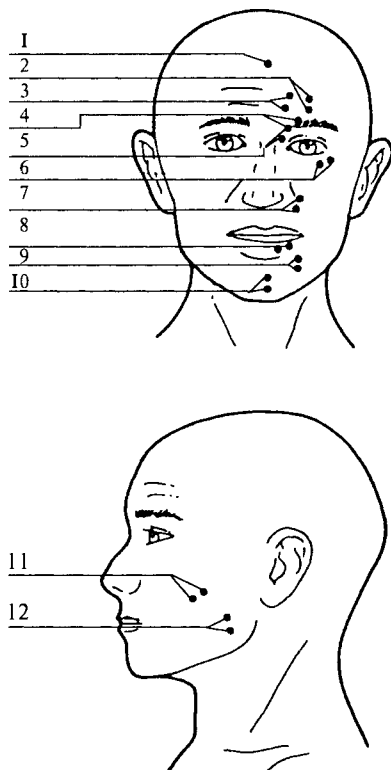


Рис. 41. Расположение электродов для записи активности основной мимической мускулатуры.

1 — Ground; 2 — Lateral Frontalis; 3 — Medial Frontalis; 4 — Corrugator Supercilii; 5 — Depressor Supercilii/Procerus; 6 — Orbicularis Oculi (Pars Orbital); 7 — Levator Labii Superioris; 8 — Orbicularis Oris Inferior; 9 — Depressor Anguli Oris; 10 — Mentalis; 11 — Zygomaticus Major; 12 — Masseter.

ние к событиям, чем это имеет место на самом деле. Существование механизма социального контроля доказывают так называемые *кратковременные выражения лица*, которые можно увидеть с помощью киносъемки. Во время неприятного интервью киносъемка выявила реальные и неконтролируемые эмоциональные реакции субъекта на стрессовую ситуацию. Они длятся в течение $1/8 - 1/5$ с, а затем сменяются выражениями лица в соответствии с нормами, принятыми в той социальной среде, к которой принадлежит субъект. В социальной ситуации человек демонстрирует свою экспрессию, следуя правилам среды, определяющим — кто и какую эмоцию,

кому и когда может показывать. Эти правила требуют усиления или ослабления, нейтрализации или маскировки определенных эмоциональных реакций.

7.4.3. Корреляция активности лицевых мышц и эмоций

П. Экман и У. Фризен исследовали связь активности мышц лица с различными эмоциями, когда испытуемые просматривали фильмы приятного (щенок, играющий цветком, горилла в зоопарке, океан) и неприятного (травматический инцидент в цеху) содержания. После просмотра каждого фильма испытуемые должны были ранжировать свои эмоции по 9 шкалам (счастья, гнева, страха и др.). Была обнаружена положительная корреляция переживания «счастья» только с активностью большой скуловой мышцы (*m. zygomaticus major*). Чем сильнее активность этой мышцы, тем выше уровень субъективной оценки переживаемого «счастья» при просмотре приятного фильма. При этом активность других мышц лица и даже тех, которые принимают участие в улыбке, не коррелировала с ощущением «счастья». Авторы пришли к выводу, что по активности большой скуловой мышцы можно предсказывать появление положительного эмоционального переживания. Чем выше была ее активность, тем о более интенсивном позитивном переживании сообщал человек.

П. Экман и У. Фризен попытались найти паттерн двигательных реакций лица, соответствующий искренней улыбке. Они исходили из идеи, впервые высказанной Даченом (*Duchenn*), а затем и Дарвиным о том, что улыбка радости морфологически должна отличаться от других типов улыбок: социальной, политической, маскирующей. Исследовав активность мышц лица во время различных улыбок, они установили, что искреннее выражение счастья, радости сочетается с комбинированной активацией двух мышц: большой скуловой мышцы и круговой мышцы глаза (*m. orbicularis oculi*), которая с трудом подчиняется волевому контролю. Исследователи подтвердили, что большинство людей действительно неспособно произвольно сокращать круговую мышцу глаз и что во время позитивных переживаний обязательно активируются большая скуловая мышца, поднимающая уголки губ кверху, к скулам, и наружная часть круговой мышцы глаза, которая поднимает щеку и собирает кожу вовнутрь глазной впадины. Они назвали улыбку искренней радости *улыбкой Дачена* (*Duchene Smile*). Только улыбка Дачена положительно коррелирует с субъективным отчетом о переживании счастья и ростом ЭЭГ-активации в левой фронтальной коре (признак появления положительной эмоции). 10-месячный младе-

нец часто реагирует улыбкой Дачена на приближение матери и реже на приближение незнакомца. У взрослых юмор вызывает улыбку Дачена. После успешного курса психотерапии у пациентов усиливается улыбка Дачена, но не другие типы улыбок. У взрослого человека при просмотре забавного фильма искренняя улыбка появляется чаще, чем другие типы улыбок (социальная, политическая, маскирующая).

Лица, у которых обычно обнаруживается малая активность большой скуловой мышцы, как правило, сообщают о меньших переживаниях счастья по сравнению с теми, у кого активность этой мышцы усилена. Применение системы FACS показало, что во время отрицательных эмоций (гнев, страх, отвращение, печаль) активируется около 41% всех мышц лица. Субъекты, демонстрирующие низкую активность мышц лица во время просмотра фильма с эпизодом, в котором рабочий получает увечье в цеху, характеризуются более низкими рангами отрицательных переживаний по сравнению с теми, у кого лицевая экспрессия более выражена. При этом лица, ареактивные (по ЭМГ) в отношении отрицательных эмоциональных стимулов, во время просмотра «фильма ужаса» имеют тенденцию к усилению активности тех мышц, которые связаны с переживанием «счастья» или нейтральных состояний. Кроме того, выделены три мышцы, активирующиеся при отвращении: одна поднимает центральную часть верхней губы, другая поднимает и напрягает крылья носа, а третья усугубляет носогубную складку. Их активность хорошо коррелирует с переживанием отвращения.

В работах Г. Швартца (Schwartz G.E.) и его коллег из Йельского университета штата Коннектикут была изучена связь депрессии с особенностями активности лицевых мышц. У больных отмечены ослабление паттернов ЭМГ-активности (по *m.zygomaticus*), которые связаны с эмоцией «счастья», а также усиление активности мышц, реагирующих на переживание «печали». По наблюдению авторов, эффективное лечение таких больных (медикаментозными средствами или с применением плацебо) сопровождается общей нормализацией мышечной активности лица. Отмечено также усиление активности мышц, возбуждающихся при переживании «счастья». Установление связи депрессии с активностью лицевых мышц чрезвычайно важно для выявления в нормальной популяции групп риска — лиц, склонных к развитию депрессии.

Женщины в целом показывают более интенсивную лицевую экспрессию по сравнению с мужчинами. При этом у них мышца нахмуривания более активирована как во время представления эмоциональных ситуаций с отрицательным знаком, так и в со-

стоянии покоя. Эти результаты согласуются с тем фактом, что женщины составляют основной контингент пациентов с депрессией.

Знак эмоционального переживания можно контролировать по соотношению активности двух мышц: большой скуловой и мышц нахмуривания (*m.corrugator*), так как активность скуловой мышцы положительно коррелирует с интенсивностью переживания «счастья», а мышцы нахмуривания — с состоянием «печали».

По паттерну трех лицевых мышц: *m.zygomaticus* (Z), *m.corrugator* (C) и жевательной мышцы — *m.masseter* (M) можно дифференцировать 4 эмоции (печаль, гнев, радость, страх). Схематично эти паттерны реакций можно представить следующим образом: печаль (Z↓, C↑), гнев (Z↓, C↑, M↑), страх (Z↓, C↓), радость (Z↑, C↓, M↑). Таким образом, все отрицательные эмоции сочетаются с подавлением активности большой скуловой мышцы и ее усилением во время радости. Активность мышцы нахмуривания возрастает во время гнева и печали и падает при страхе и радости. Жевательная мышца активизируется во время гнева и радости и не реагирует во время печали и страха.

Как уже отмечалось, лицевая экспрессия зависит от социального контроля, определяемого принятыми нормами поведения. Он снижает корреляцию эмоций с лицевыми реакциями. Требование в опыте контролировать мимику также влияет на соотношение субъективных оценок эмоций и выраженности лицевой экспрессии. Их корреляция падает. В исследовании Р. Краута (Kraut R.E., 1982) испытуемые оценивали качество 12 запахов. В одной серии — сразу после вдыхания воздуха, содержащего тот или другой аромат; в другой серии испытуемый должен был сообщать экспериментатору об отношении к запаху, изменяя свою позу. Усилия испытуемого сообщить информацию о запахах увеличивают эмоциональные лицевые реакции на обонятельные стимулы. Однако при этом субъективные оценки возрастают непропорционально увеличению мышечных реакций лица (на 1/15 от изменений лицевой экспрессии). Важно то, что корреляция субъективных оценок и лицевой экспрессии на запахи, когда не требовалось передавать дополнительную информацию, была намного выше (0,5 и 0,43 против 0,1 и 0,16 для приятных и неприятных запахов соответственно).

7.4.4. Теория обратной лицевой связи как одного из механизмов эмоций

Впервые мысль о роли мимических реакций в генезе эмоций более 100 лет назад была высказана Ч. Дарвином (1872). Он подчеркивал регулирующую функцию выразительного поведения лица,

усиливающего или ослабляющего эмоцию: свободное выражение эмоций с помощью внешних реакций усиливает субъективное переживание, подавление же внешних эмоциональных проявлений смягчает его. Эта идея положила начало гипотезе о роли обратных связей в развитии эмоций. Однако в дальнейшем ее проверка пошла не по пути изучения вклада мимических движений в развитие эмоций. Вниманием исследователей завладела мысль, высказанная У. Джеймсом (W. James), о роли висцеральных сигналов в происхождении эмоций. Он считал, что эмоция — это осознание ощущений, создаваемых сердцебиением и прерывистым и быстрым дыханием. В то же время он полагал, что эмоция зависит также и от телесных изменений в виде напряжения мускулатуры, которое меняется с настроением, причем эта разница ощущается и отражается в эмоции. Однако представление У. Джеймса о роли лицевых реакций в развитии эмоций долгое время не получало развития. Скорее всего это произошло из-за объединения позиций У. Джеймса и К. Ланге (Lange K.). Ланге же утверждал, что основу эмоций образуют только вазомоторные изменения во внутренних органах и железах. Все другие проявления эмоций, включая моторный и субъективный компоненты, возникают вторично. Постепенно в теории эмоций Джеймса — Ланге понятие телесных изменений было сужено до висцеральных реакций, иннервируемых автономной нервной системой. Серьезной критике эта теория была подвергнута физиологом У. Кэнноном (Cannon W.B.), который в серии опытов на животных с денервацией внутренних органов показал, что висцеральные процессы не играют ведущей роли в развитии эмоций.

Особое значение обратной связи от мимических мышц в возникновении эмоций придавал Сильвин Томкинс (Tomkins S.S., 1980), который считал, что эмоция — это в основном мимические реакции. Проприоцептивная обратная связь от лицевых мышц трансформируется в осознанную форму, порождая эмоциональное переживание. Аргументируя свою теорию, он подчеркивает, что мышечная система лица более тонко дифференцирована, чем висцеральная, а скорость ее реакций сопоставима со скоростью возникновения эмоций. Непроизвольные реакции лица очень устойчивы к угасанию.

Вслед за С. Томкинсом гипотеза лицевой обратной связи получила разработку в трудах Э. Геллгорна (Gellgorn E.) и К. Изарда (1980). В теории эмоций К. Изарда мимические комплексы играют центральную роль, определяя специфику эмоций. В составе эмоции он выделяет три компонента: активность мозга и центральной нервной системы; активность поперечнополосатой мускулатуры,

системы мимической и пантомимической экспрессии и обратной связи от нее в мозг (лицо — мозг); субъективное переживание. По К. Изарду, обратная связь от лица актуальна для нашей осведомленности об эмоциях. Однако эта осведомленность — не столько о проприоцептивных и кожных импульсах, создаваемых улыбкой или нахмуриванием, сколько о переживаемой радости или гневе, т.е. мышечный паттерн воспринимается как сигнал определенного эмоционального состояния.

Объясняя механизм влияния лицевой экспрессии на эмоциональные переживания, Р. Заянц (Zajonc R.) в модифицированном варианте возродил сосудистую теорию эмоционального выражения (Vascular Theory of Emotional Efference), предложенную в начале XX в. И. Уэйнбаумом (Waynbaum I.).

И. Уэйнбаум отметил тесное взаимодействие между лицевыми мышцами и мозговым кровотоком и предположил, что мышцы лица регулируют кровоток, противоположно воздействуя на вены и артерии, усиливая приток крови в мозг или ее отток. Изменения кровотока сопровождаются сменой субъективных переживаний. И. Уэйнбаум не был согласен с Ч. Дарвином, что функция мимики — сообщать другим о своем эмоциональном состоянии. Он полагал, что коммуникативная функция эмоций является вторичной.

Р. Заянц в отличие от И. Уэйнбаума утверждает, что мышцы лица не могут регулировать артериальный кровоток, но могут влиять на отток венозной крови. В одном из экспериментов Р. Заянц с коллегами (Adelmann P.K., Zajonc R.B., 1989) вдвухли в ноздри обследуемых холодный (19°) и теплый (32°) воздух, наполненный каким-либо ароматом, и просили оценивать степень его приятности. Некоторые стимулы были нейтральными, не содержали запаха. Оказалось, что холодный воздух без запаха всегда оценивается как неприятный, а теплый без запаха, наоборот, — как приятный. Результаты были оценены как подтверждение тому, что знак эмоции (гедонический тон) зависит от температуры мозга. Изменение температуры мозга, вызываемое через кровоток, достигнув гипоталамуса, меняет нейрохимию мозга за счет высвобождения или синтеза температурно-зависимых пептидов и нейротрансмиттеров. Лицевые мышцы через кровоток влияют на температуру мозга и изменение эмоционального переживания. Сосудистую теорию эмоций подтверждают данные о связи знака эмоций с температурой лба.

В пользу висцеральной теории эмоций говорит и наличие систематической корреляции между изменениями температуры крови и гедонического тона в зависимости от произносимых фонем. Авторы объясняют эти данные тем, что произнесение различных фонем требует активации различных лицевых мышц и сопровож-

дается разным охлаждением венозной крови. На основе анализа литературных данных и собственных опытов Р. Заянц приходит к выводу, что в некоторых ситуациях эфферентные сигналы от лицевых мышц могут модулировать или даже инициировать субъективные эмоциональные переживания. Поэтому, с его точки зрения, следует учитывать роль лицевых мышц в генезе эмоциональных переживаний.

Чтобы проверить гипотезу об обратной лицевой связи, многие исследователи применили манипулирование экспрессивными реакциями и смотрели, как это отражается на эмоциях. Для подтверждения гипотезы нужно было увидеть, что увеличение экспрессивных движений усиливает эмоции, и наоборот. Было использовано два метода манипуляции. Один из них получил название *мышца за мышцей*, когда испытуемый по команде изменял напряжение отдельных мышц лица. Другой метод — *минимизации и усиления* — применялся более часто: испытуемый должен был усиливать или ослаблять естественно возникшие экспрессивные реакции во время какого-либо эмоционального переживания, вызываемого представлением эмоциональной ситуации, просмотром эмоционально воздействующих фильмов, слайдов.

Результаты, полученные прямым методом манипуляции мышечного напряжения, оказались противоречивыми, а ожидаемые эффекты, если они и обнаруживались, были слабыми и наблюдались только в некоторых группах испытуемых. Сходные данные были получены и методом минимизации и усиления. Неопределенность результатов с манипуляцией лицевой экспрессии противники теории обратной лицевой связи рассматривали как серьезный довод против этой теории. Суммируя данные, можно прийти к выводу, что модуляция экспрессии может изменять субъективные состояния, хотя эффект выражен слабо и непропорционален изменениям в лицевых экспрессивных реакциях.

7.4.5. Кодирование и декодирование лицевой экспрессии

Некоторые аспекты социального поведения человека обеспечиваются биологическими программами. В частности, способность человека передавать эмоциональные сигналы и принимать их имеет биологическую природу. Процесс посылки эмоциональной информации при общении начинается с мотивационно-эмоционального состояния, которое трансформируется в соответствующее выражение лица. Это осуществляется с помощью *специального кодирующего механизма*, существование которого доказывается соответствием паттернов активности лицевых мышц определенным

эмоциям, хотя первичный паттерн лицевой экспрессии корректируется «правилами поведения», которые были усвоены субъектом в результате обучения, стимулируемого культурными и национальными традициями.

С эволюционной точки зрения внешняя экспрессия эмоций не была бы полезной, если бы члены общества (группы) не могли декодировать эти сигналы и, следовательно, адекватно реагировать на них. Это означает, что лицо, принимающее сигналы (реципиент), должно быть подготовлено к их восприятию, т.е. иметь *специальный механизм для их декодирования*. При этом демонстрация гнева должна легко ассоциироваться с аверсивными явлениями и их следствиями — возникновением эмоции страха. Наоборот, положительная экспрессия, например выражение счастья на лице человека, должна вызывать положительные эмоциональные реакции.

Механизм декодирования экспрессивной информации должен уметь дифференцировать паттерны лицевой экспрессии, а также идентифицировать их как сигналы определенных эмоциональных состояний. Биологическая природа этого механизма проявляется во врожденной боязни человека большого открытого пространства или змей и в той легкости, с которой он вырабатывает условные рефлексы на отрицательном подкреплении, когда в качестве условных сигналов используются аверсивные стимулы, вызывающие негативные эмоции. Для объяснения этих явлений М. Селигмен (Seligman M.) в 70-х годах ввел термин «биологическая преготовность», полагая, что индивиды готовы отвечать соответствующей адекватной эмоциональной реакцией на ситуации и стимулы, которые могут иметь высокую биологическую цену.

Механизм декодирования эмоциональной экспрессии специально был исследован У. Димбергом (Dimberg U., 1988) из Университета в Уппсале (Швеция), установившим, что лицевая экспрессия в зависимости от знака эмоции по-разному влияет на эмоциональное состояние и условнорефлекторные реакции страха партнеров. При этом эмоциональная экспрессия может воздействовать на уровне подсознания, когда человек не отдает себе отчета о событии и факте его воздействия. В своих опытах У. Димберг демонстрировал студентам фотографии со «счастливыми» и «гневными» лицами. Он нашел, что оба типа стимулов нельзя дифференцировать по вегетативным реакциям, которые одинаково вызывали снижение ЧСС и увеличение кожной проводимости. Но при этом рассматривание счастливых лиц сопровождалось большей активацией скуловой мышцы при тенденции к снижению активности у мышцы нахмуривания. Лицо, выражающее гнев, вызывало противоположный паттерн активности у тех же мышц.

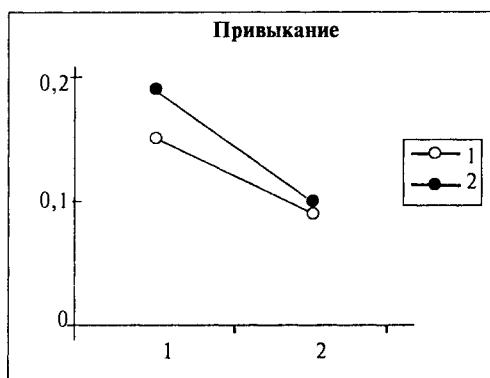
Паттерны реакций мышц лица, связанные с эмоциями, возникают не только на социальные сигналы, но и на эмоциональные ситуации в целом. Стимулы, вызывающие страх (изображение змеи), активируют мышцу нахмуривания, а картины нейтрального содержания усиливают активность большой скуловой мышцы. Подтвердив результаты, полученные параллельно другими исследователями о корреляции между лицевой экспрессией и переживанием эмоций, У. Димберг исследовал влияние специфики условного сигнала на выработку условнорефлекторной реакции страха, измеряемой по величине кожного сопротивления. В своих опытах он вырабатывал у человека две условные оборонительные вегетативные реакции. В одном случае условным сигналом было лицо с выражением счастья, в другом — лицо, выражающее гнев. В обоих случаях подкреплением служил ток средней силы, приложенный к пальцу, и реакция на него состояла в увеличении кожной проводимости. Перед выработкой условных рефлексов проводилась серия опытов с привыканием к условным стимулам: фотографии с лицами предъявлялись до тех пор, пока они не теряли способность вызывать ориентировочный рефлекс в виде роста кожной проводимости. Признаком выработки условного рефлекса считали появление вегетативной реакции на условный стимул. Условнорефлекторное повышение проводимости кожи было больше и реакция не угасала дольше, если в роли условного сигнала выступала фотография лица с выражением гнева, а не счастья.

Оборонительная условнорефлекторная реакция усиливалась, если в условном сигнале увеличивали число аверсивных признаков. Например, у лица с выражением гнева изменяли направление взгляда так, чтобы он был направлен прямо на субъекта, а не в сторону. С помощью усиления аверсивных признаков в лице можно задержать угасание ранее выработанной условной оборонительной реакции. Чтобы получить этот эффект, У. Димберг сначала вырабатывал условную оборонительную вегетативную реакцию на предъявление лица с выражением счастья, подкрепляемую током. Затем исследовал процесс его угасания, подменяя условный сигнал на лицо того же человека, но с выражением эмоции гнева. Это задерживало процесс угасания оборонительной реакции по сравнению с условиями, когда подмены не было. При обратной подмене условного сигнала («гнева» на «счастье») угасание оборонительной вегетативной реакции, резко ускорялось, т.е. созерцание счастливого лица успокаивало человека и убыстряло темп угасания оборонительного рефлекса.

У. Димберг доказал, что влияние лицевой экспрессии на величину условной вегетативной оборонительной реакции осуществ-

ляется автоматически и не зависит от процессов сознания. Чтобы выяснить, контролируется ли влияние лицевой экспрессии когнитивными процессами, он провел серию опытов с обратной маскировкой. Выработывалась дифференцировка: лицо с выражением гнева подкреплялось током, а с выражением счастья — нет. Опыт включал три фазы: привыкание, обучение (формирование условного вегетативного рефлекса — изменение кожной проводимости) и его угасание. Обратную маскировку применяли только на стадии угасания выработанного условного рефлекса, силу которого оценивали по величине кожной проводимости. На стадии угасания условный сигнал (выражение гнева) экспонировали в течение 30 мс, затем заменяли лицом с выражением нейтрального состояния, которое демонстрировали также в течение 30 мс. Такая процедура не позволяла опознать первый стимул, испытуемый сообщал о появлении только второго. Маскировку применяли к обоим стимулам: «гневному лицу», подкрепляемому током, и «счастливому» — дифференцировочному сигналу, не подкрепляемому током. Главный результат — величина условного оборотительного вегетативного рефлекса на применение стимула «гнева» при его обратной маскировке была больше по сравнению с условнорефлекторным ответом, возникающим на дифференцировочный стимул «счастья», который также маскировался. Таким образом, хотя человек не осознавал предъявление условного сигнала «гнева», поведенчески он реагировал адекватно, отвечая на этот стимул большей величиной аверсивной реакции. Это означает, что лицевая экспрессия может вызывать эмоциональные эффекты, которые влияют на исполнительное поведение. При этом воздействие протекает как автоматический процесс на неосознаваемом уровне (рис. 42).

Лицевые паттерны особенно сильно действуют на людей, проявляющих социальный страх. Субъекты, отобранные по признаку боязни публичных выступлений, более бурно вегетативно реагируют даже на фотографию лица с нейтральным состоянием по сравнению с изображением неодушевленных предметов (грибы). При этом они переживают и оценивают свое восприятие нейтральных лиц как негативное. Испытуемые с высоким социальным страхом оценивают фотографию лица с выражением гнева как значительно более эмоционально-отрицательное, а лицо с выражением счастья — как менее положительное по сравнению с испытуемыми с низким социальным страхом. Другими словами, они усиливают признаки отрицательных и ослабляют признаки положительных эмоций на лице человека. Таким образом, восприятие лицевой экспрессии — это не просто восприятие некоторого



Пробы: 1 — «Счастье»; 2 — «Гнев»



Пробы: 1 — «Счастье» — «Нейтральное лицо»;
2 — «Гнев» — «Нейтральное лицо»

Рис. 42. Схематическое изображение основных результатов опытов Димберга с обратной маскировкой, в которых исследовалась зависимость величины условного оборонительного рефлекса от знака лицевой экспрессии, использованной в качестве условного сигнала. По абсциссе — предъявление фотографий: вверху при привыкании, внизу при угасании условного рефлекса при маскировке. По ординате — величина кожной проводимости. Фотографии лица человека с выражением гнева — черные кружочки, с выражением счастья — светлые кружочки. Величина условного рефлекса больше в том случае, когда в качестве условного сигнала оборонительного рефлекса применялось лицо с выражением отрицательной эмоции. При обратной маскировке эффект воздействия лицевой экспрессии на оборонительный рефлекс не осознавался.

зрительного паттерна, а восприятие значимого сигнала, влияющего на состояние и поведение партнера, как это выявилось по отношению к условнорефлекторной реакции страха.

Реакция человека на лицевую экспрессию партнера включает элемент воспроизведения его мимики, что выражается в произвольном изменении активности мышц лица, зависящем от получаемой эмоциональной информации. Этот процесс подобен «эмоциональному заражению, или резонансу». Лицевые мышцы как бы имитируют, воспроизводят эмоцию, выраженную на лице партнера. Явление «эмоционального резонанса» было описано П.В. Симоновым применительно к вегетативным реакциям. Сопереживание с собакой-жертвой, выражающееся в появлении отрицательных эмоциональных реакций (рост ЧСС и усиление в ЭЭГ тета-ритма), побуждает собаку-наблюдателя вырабатывать инструментальный условный рефлекс, прекращающий подачу тока собаке-жертве.

Для распознавания и идентификации паттернов лицевых движений человек использует два канала. Один канал — зрительный. Он производит опознание лицевой экспрессии с помощью гностических нейронов нижневисочной коры, избирательно реагирующих на эмоциональное выражение лиц. Другой канал оценивает паттерн собственной лицевой экспрессии, созвучный эмоции партнера. С этих позиций обратная лицевая связь не только выполняет функцию модуляции собственной эмоции, но и облегчает декодирование эмоциональной мимики партнера.

7.5. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА И ЭМОЦИИ

Имеются многочисленные доказательства того, что восприятие эмоциональных сигналов находится под контролем правого полушария. Правосторонние корковые разрушения делают невозможным декодирование эмоционального настроения собеседника, нарушают распознавание лицевой экспрессии эмоций. Разрушения в правом полушарии (но не в левом) сопровождаются потерей способности выразить или передать свое переживание интонацией голоса.

Правое полушарие более тесно, чем левое, связано с вегетативными и телесными реакциями. Из клинической практики известно, что пациенты более осведомлены о нарушениях и отклонениях в реакциях на левой стороне тела. Человеку обычно легче постукивать синхронно в такт с сердечными ударами левой рукой.

Одно время казалось, что исключительно правое полушарие ответственно за обработку эмоциональных стимулов. Это дало основание рассматривать левое полушарие как «неэмоциональную

структуру» (Tucker D.M., 1981). Однако более поздние исследования показали, что оба полушария вносят свой вклад в эмоциональные переживания. Наиболее вероятной представляется точка зрения, согласно которой правое полушарие в большей степени связано с негативными эмоциями. Это заключение в значительной степени основано на клинических наблюдениях. При ослабленной функции левого полушария больные беспокойны, пессимистически настроены, часто плачут. При снижении активности правого полушария возникает беспричинная эйфория, индифферентное настроение или частый смех.

Т.А. Доброхотова и Н.Н. Брагина установили, что больные с поражениями левого полушария тревожны, озабочены. Правостороннее поражение сочетается с легкомыслием, беспечностью. Эмоциональные состояния благодушия, безответственности, беспечности, возникающие под влиянием алкоголя, связывают с его преимущественным воздействием на правое полушарие мозга.

По данным В.Л. Деглина, временное выключение левого полушария электросудорожным ударом тока вызывает сдвиг в эмоциональной сфере «правополушарного» человека в сторону отрицательных эмоций. Настроение ухудшается, он пессимистически оценивает свое положение, жалуется на плохое самочувствие. Выключение таким же способом правого полушария вызывает противоположный эффект — улучшение эмоционального состояния. В.Л. Деглин считает, что положительные эмоциональные состояния коррелируют с усилением альфа-активности в левом полушарии, а отрицательные эмоциональные состояния — с усилением альфа-активности в правом и усилением дельта-колебаний в левом полушарии.

Демонстрация фильмов разного содержания с помощью контактных линз отдельно в правое или в левое поле зрения показала, что правое полушарие быстрее реагирует на слайды с выражением печали, а левое — на слайды радостного содержания. При этом правое полушарие быстрее опознает эмоционально выразительные лица независимо от качества эмоции.

Распознавание мимики в большей степени связано с функцией правого полушария. Оно ухудшается при его поражении. Повреждение височной доли, особенно справа, нарушает опознавание эмоциональной интонации речи. При выключении левого полушария независимо от характера эмоции улучшается распознавание эмоциональной окраски голоса.

Большинство исследователей склонны объяснять эмоциональную асимметрию полушарий головного мозга как вторичную эмоциональную специализацию (Симонов П.В., 1987). Согласно

Л.Р. Зенкову, выключение левого полушария делает ситуацию непонятной, невербализуемой и, следовательно, эмоционально-отрицательной. При выключении правого полушария ситуация оценивается как простая, ясная, понятная, что вызывает преобладание положительных эмоций. Следовательно, нарушение информационных процессов после отключения одного из полушарий вторично сказывается на эмоциогенных механизмах.

По данным последних публикаций, локальные мозговые поражения, вызывающие изменения в эмоциональной сфере, находят во фронтальных областях коры. Это неудивительно, так как между фронтальной корой и лимбической системой существуют реципрокные отношения. По мнению Р. Давидсона и его коллег, именно фронтальные полюса регулируют аффективные переживания. Регистрация ЭЭГ у пациентов с депрессией выявляет особый тип функциональной асимметрии, характерный для этих больных: у них фокус активации находится во фронтальной и центральной областях правого полушария.

По результатам исследований Р. Давидсона примерно 50% самооценок состояния «счастья» определяется доминированием активности во фронтальных областях левого полушария. У 10-месячных младенцев восприятие лица человека с выражением счастья сочеталось с большей ЭЭГ-активацией в левом полушарии (Davidson R.J., Fox N.A., 1982). В другом исследовании новорожденным давали пробовать сладкий сироп или раствор лимонной кислоты. Проглатывание сладкой жидкости вызывало интерес на лице ребенка и ЭЭГ-активацию в левой фронтальной коре. Grimace отвращения и активация в правой фронтальной коре были реакциями на кислый сок.

Асимметрия ЭЭГ-активации исследована у 10-месячных младенцев в зависимости от типа улыбки. Анализировались улыбки на приближение матери и другого человека. На мать ребенок реагировал улыбкой, при которой активировались большая скуловая мышца и круговая мышца глаза (улыбка Дачена). На приближение незнакомца ребенок также улыбался, однако круговая мышца глаза не реагировала, активация возникала только в *m.zygomatikus*. Первый тип улыбки (искренний) коррелировал с относительно большей активацией в левой фронтальной коре, второй тип улыбки — с активацией правой фронтальной коры (Davidson R.J., Fox N.A., 1982).

Н. Фокс и Р. Дэвидсон предложили модель, объясняющую знак эмоций в зависимости от межполушарных отношений. Согласно их концепции левая и правая фронтальная кора — анатомический субстрат соответственно для выражения тенденции «приближения» (approach) и «отказа» (withdrawal). Противостояние этих двух тен-

денций и определяет знак эмоции. Доминирование тенденции «приближения» сочетается с активацией левой фронтальной коры и появлением положительных эмоций. Р. Дэвидсон и В. Геллер (Davidson R.J., Heller W.) полагают, что знак эмоций зависит от соотношения активности левой (ЛФК) и правой (ПФК) фронтальной коры. Это правило В. Геллер (Heller W., 1993) представила в виде двух неравенств:

ЛФК > ПФК = положительные эмоции

ПФК > ЛФК = отрицательные эмоции

Комментируя эти данные, П.В. Симонов (1997) отмечает, что в соответствии с потребностно-информационной теорией эмоций можно связать ПФК с прагматической информацией, приобретенной ранее и хранящейся в памяти, а ЛФК — с информацией, только что поступившей. Когда доминирует активность левого фронтального неокортекса, субъект располагает только новой информацией, которая не сопоставляется с ранее приобретенной. Поэтому никаких проблем не возникает и все эмоции имеют положительный знак. При доминировании активности правого фронтального неокортекса субъект располагает прежними знаниями, но понимает, что не может учитывать новую информацию, и поэтому страдает.

7.6. ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ И ЭМОЦИИ

Индивидуальные различия, связанные с особенностями функциональной асимметрии мозга, а также со свойствами темперамента, являются одним из факторов, определяющих специфику и силу эмоционального переживания. К измерениям темперамента, наиболее тесно связанным с эмоциями, относятся тревожность, сила — слабость процессов возбуждения, экстраверсия — интроверсия, импульсивность, эмоциональность.

Экстраверты имеют более низкий порог в отношении социальных стимулов с положительным знаком и поэтому более часто реагируют эмоциями радости и интереса. Они более чувствительны к награде, а интроверты — к наказанию. Измерение локального кровотока в мозге у интровертов в отличие от экстравертов выявило усиление кровотока в височных областях. Это различие объясняют более сильными связями коры интровертов с лимбической системой (миндалиной) — структурой, ответственной за реакции страха. Известно, что разрушение миндалины или височной коры уменьшает эмоциональные реакции страха и стимулирует ориентировочно-исследовательское поведение, в норме подавляемое оборонительными реакциями.

Лица с высокой личностной тревожностью предпочитают более часто реагировать даже на нейтральные стимулы беспокойством, тревожностью, страхом. Повышенная тревожность субъекта коррелирует с высокой ЧСС и подавлением сосудистых и дыхательных ритмических модуляций RR-интервала в сердечном ритме, т.е. с вегетативным паттерном, указывающим на преобладание симпатической регуляции, обычно наблюдаемой во время стресса (Данилова Н.Н. и др., 1995).

Показано существование генетической предрасположенности к социальному страху, в частности проявляющемуся в боязни аудитории. Дж. Каган (Kagan J., 1989), ориентируясь на поведенческие характеристики, различает *заторможенный* и *расторможенный типы темперамента*. Дети с расторможенным типом поведения отличаются устойчивой социальностью, говорливостью, спонтанно возникающими эмоциями. Дети с заторможенным темпераментом пугливы, застенчивы, ведут себя тихо. Их отличает *низкий порог страха на новизну в социальном окружении*. Устойчивость комплекса этих поведенческих характеристик в одном исследовании была прослежена до возраста 21 мес., в другом до 7,5 лет. У сильно заторможенных детей обнаружено более высокое по сравнению с нормальными детьми содержание в крови кортизола — гормона стресса и негативных эмоциональных реакций. Уровень кортизола выше нормального сохранялся у них даже во сне.

Изучение реакций младенцев на боль и социальную изоляцию выявило устойчивые индивидуальные различия в выраженности отрицательных эмоций — боли, гнева, печали. Индивидуальные особенности эмоциональных реакций сохранялись в течение всего периода наблюдения до 4-месячного возраста.

На основании изучения поведения обезьян исследователи пришли к выводу, что степень готовности животного отвечать страхом на внешние стимулы генетически запрограммирована. Животные различаются *порогами активации системы страха*. Лабораторные животные в отличие от своих диких сородичей не обнаруживают страха при виде змеи, однако быстро обучаются реагировать страхом, глядя на других обезьян. Но среди них встречаются обезьяны, которых невозможно научить пугаться при виде змеи.

Эмоциональное общение в значительной степени зависит от индивидуальной способности передавать и принимать эмоциональные сигналы собеседника через мимику, позу, жесты, интонацию речи, т.е. от индивидуальных проявлений механизма кодирования и декодирования эмоций. П. Салавей и Дж. Майер (Salovey P., Mayer J.D., 1990) в своей *социально ориентированной концепции эмоционального ума* (emotional intelligence) настаивают на необхо-

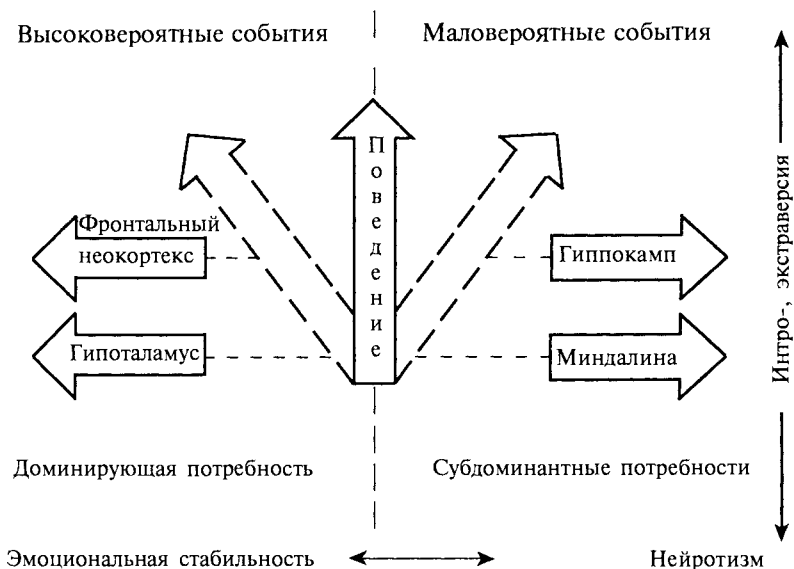


Рис. 43. Схема зависимости параметров экстраверсии/интроверсии и нейротизма от индивидуальных особенностей взаимодействия четырех мозговых структур (по П.В. Симонову, 1987).

димости выделять индивидуальные различия, которые проявляются в совокупности таких свойств, как способность к эмоциональной экспрессии, эмоциональной перцепции и к сопереживанию (эмпатии). Важность этих качеств ума для делового общения отразилась в правиле, которому следуют многие руководители, — принимать на работу по коэффициенту интеллекта (IQ), а повышать в должности по эмоциональному коэффициенту (EQ), характеризующему способность человека к эмоциональному общению.

Наиболее удачная попытка интегрировать многочисленные факты, свидетельствующие о влиянии разных свойств индивидуальности на эмоциональную сферу человека, предпринята П.В. Симоновым в его концепции о системе четырех мозговых структур (Симонов П.В., Ершов П.М., 1984). Согласно этой теории индивидуальные особенности взаимодействия лобной коры, гиппокампа, гипоталамуса и миндалины образуют основу не только для типов, выделенных Гиппократом — Павловым, но и для свойств экстраверсии/интроверсии и нейротизма — основных измерений темперамента в концепции Г. Айзенка и его последователей. Система четырех структур также объясняет индивидуальное предпочтение реагировать более часто определенной эмоцией (рис. 43).

По мнению П.В. Симонова, преобладание у субъекта функций лобной коры и гипоталамуса будет определять частую актуализацию потребностей и целеустремленное поведение, направленное на ее удовлетворение. При этом субъект будет игнорировать все, что отвлекает его от намеченной цели. Эти особенности поведения характерны для *холерического темперамента* — сильного и возбудимого типа, по И.П. Павлову. Интересы холерика постоянны, устойчивы, и он упорен в достижении цели.

Функциональное преобладание системы гиппокамп — миндалина означает готовность реагировать на широкий круг сигналов, в том числе и на малозначимые. При затруднении выделить доминирующий мотив (миндалины) поведение такого субъекта отличается нерешительностью, бесконечными колебаниями при его повышенной чувствительности к стимулам и склонности переоценивать важность событий. Данная характеристика совпадает с описанием *меланхолика* — слабого типа, по И.П. Павлову.

Преобладание системы гипоталамус — гиппокамп создает сочетание доминирующей потребности с генерализованными реакциями на сигналы маловероятных событий и невыясненного назначения. Такая картина соответствует типичному *сангвинику* — сильному, уравновешенному, подвижному типу.

Доминирование системы миндалины — лобная кора определяет хорошо сбалансированные потребности без особого выделения одной из них. Субъект с подобными свойствами игнорирует многие события и реагирует только на высокозначимые сигналы. Такое поведение характерно для *флегматика* — сильного, уравновешенного и инертного типа.

В модели четырех структур их отношение к экстраверсии и интроверсии описывается следующим образом. Преобладание функций информационных структур — лобной коры и гиппокампа — определяет преимущественную ориентацию субъекта на внешнюю среду и его зависимость от происходящих в ней событий. Такие черты характерны для *экстраверта*. Преобладание мотивационных систем — гипоталамуса и миндалины — создает интроверта с его устойчивостью внутренних мотивов, установок и их малой зависимостью от внешних влияний. Интроверт малообщителен, застенчив, стремится к порядку.

Таким образом, по концепции четырех структур каждый тип нервной системы связан с определенной группой эмоций. Согласно этой модели поведение холерика целенаправлено на удовлетворение устойчивой доминирующей потребности. Оно обладает чертами преодоления, борьбы, поэтому доминирующими эмоциями являются гнев, ярость, агрессивность. Поведение меланхолика от-

личается нерешительностью и тяготеет к обороне. Эмоции страха, неуверенности, растерянности — наиболее типичны для него. Чаще других положительные эмоции испытывает сангвиник (сильный, подвижный тип). Его отличают любознательность, открытость, интерес к событиям. Флегматик также тяготеет к положительным эмоциям, так как его внутренний мир хорошо устроен, потребности сбалансированы, а система контроля развита.

Изменения поведения, наступающие в результате одновременного повреждения передних отделов коры и гиппокампа, совпадают с усилением *интровертированности* субъекта. Разрушение фронтальной коры и части ядер гипоталамуса сопоставимо со сдвигом от эмоциональной стабильности к *нейротизму*.

Исследователи все чаще и чаще выделяют *особенности функционирования модулирующей системы мозга в качестве природной детерминанты индивидуальности*. Измерения индивидуальности, ориентированные на модулирующую систему мозга, основаны на предположении, что существуют более или менее стабильные индивидуальные различия в уровне активации (arousal). Некоторые индивиды постоянно находятся в состоянии высокой активированности, в то время как для других характерен постоянно низкий уровень активации. Это привело к выделению такого понятия, как *индивидуальный уровень активации*. Под ним обычно понимают тот уровень неспецифической активации и функционального состояния, который наиболее часто наблюдается у данного конкретного индивида во время бодрствования.

В работах М. Закермана индивидуальный уровень активации исследовался как тенденция человека к поиску или избеганию новых, сложных и интенсивных переживаний, а также как стремление к физическому и социальному риску. Эта тенденция получила название *поиск ощущений* (sensation seeking — SS). М. Закерман подчеркивает, что SS содержит в себе нечто, имеющее отношение к свойству активированности, которое проявляет себя в ответах на стимулы умеренной и большой интенсивности. Чтобы измерить индивидуальную потребность в стимуляции и активности, М.Закерман разработал специальный опросник, который позволяет оценивать тенденцию к «поиску ощущений». Пятая версия теста М. Закермана включает общую шкалу и четыре субшкалы, входящие в состав общей шкалы: 4 субшкалы были выделены на основе факторного анализа. Среди них:

- *Фактор TAS* (Thrill and Adventure Seeking) — поиска нервного волнения и авантурных приключений — отражает стремление человека к опасным видам спорта, различным видам физической активности с риском для жизни;

• *Фактор ES* (Experience Seeking) — стремления к разнообразным впечатлениям, которые связаны с путешествиями, музыкой, искусством, общением с друзьями;

• *Фактор DIS* (Disinhibition) — расторможенности, характеризующий поиски социальной и гедонической стимуляции с помощью вечеринок, через сексуальное разнообразие, потребление алкоголя, участие в играх;

• *Фактор BS* (Boredom Susceptibility) — чувствительности к скуке — отражает индивидуальную неустойчивость к однообразным и шаблонным ситуациям и людям, а также нетерпеливость, когда не удается избежать таких ситуаций;

• *Фактор G* (General) — представляет суммарную оценку по 4 факторам (субшкалам), или шкалу поиска ощущений в целом (Sensation Seeking Scale — SSS).

В ряде работ показатели SS исследовались одновременно с различными компонентами ориентировочного рефлекса в виде изменения кожного сопротивления и частоты сердечных сокращений (ЧСС). Наиболее интересные результаты получены в отношении ЧСС, которая позволяет дифференцировать ориентировочный рефлекс от оборонительного. При ориентировочном рефлексе наблюдается снижение ЧСС сразу после стимула в течение нескольких секунд, тогда как появление оборонительного рефлекса выражается в кратковременном фазическом росте ЧСС. Было установлено, что лица с низким уровнем SS на звук высокой интенсивности отвечают появлением оборонительных реакций в виде фазического учащения ЧСС. Субъекты с высоким уровнем SS на ту же интенсивность звука реагируют по ориентировочному типу — кратковременным снижением ЧСС. Получены данные о том, что различные факторы SS по-разному связаны с ориентировочным и оборонительным рефлексом. Общий (генеральный) фактор — G и TAS-фактор коррелируют с ориентировочным ответом на новизну, а DIS-фактор различно связан с ориентировочными и оборонительными реакциями на интенсивную стимуляцию.

Согласно М. Закерману индивидуальный уровень SS имеет свои биохимические механизмы. Величина SS отрицательно коррелирует с содержанием в мозге фермента моноаминоксидазы (MAO), а также эндорфинов (эндогенных морфоподобных пептидов) и уровнем половых гормонов.

Лица с высокой величиной по шкале SSS имеют низкий уровень MAO, а у субъектов со слабо выраженным стремлением к поиску ощущений и переживаний уровень MAO в нейронах велик.

Сходные результаты получены и на обезьянах. Особи с высоким содержанием MAO больше времени проводят в одиночестве,

тогда как обезьяны с низким содержанием МАО социально более активны, чаще демонстрируют агрессивное, сексуальное и игровое поведение.

Нейронный фермент МАО содержится в митохондриях нейронов. Первичная функция МАО — подавление нейромедиаторов: норадреналина, дофамина, серотонина внутри нейрона. Если содержание МАО в нейронах по каким-либо причинам оказывается уменьшенным, это сочетается со снижением биохимического контроля за уровнем нейротрансмиттеров. В результате возрастает уровень содержания в мозге катехоламинов (НА, ДА) и серотонина. Вещества, снижающие содержание МАО, часто используются в клинике как средство против депрессии, которую связывают с дефицитом катехоламинов и серотонина.

Чтобы обосновать положение о существовании относительно стабильных индивидуальных различий в уровне активации, Дж. Грей (1964) ввел понятие *активированность* (arousability). У индивидов, отличающихся высокой активированностью, стимул вызывает в нервной системе более высокий уровень активации (arousal), чем у субъектов с низкой активированностью.

Свойство активированности, по данным Э.А. Голубевой (1993) и ее сотрудников, может быть измерено с помощью ряда биоэлектрических показателей. *Один из главных показателей высокой индивидуальной активированности — появление высоких гармоник в реакции усвоения при применении световых мельканий низкой частоты.*

Я. Стреляу (Strelay J., 1994) рассматривает свойство активированности как общую составляющую многих измерений темперамента, которые выделяются с позиций самых разных концепций темперамента. К ним относятся свойства экстраверсии — интроверсии, нейротизм — стабильность, эмоциональность, сила процессов возбуждения, реактивность, тревожность, импульсивность, усиление — редукция, заторможенность — расторможенность и тенденция приближения — отказа. Я. Стреляу анализирует эти качества по их отношению к высокому или низкому уровню активации, по их связи со свойством активированности.

По мнению Я. Стреляу, свойством высокой активированности обладают интроверты, нейротики, высокоэмоциональные индивиды, избегающие поиска дополнительных ощущений, со слабой нервной системой, высокореактивные и высокотревожные субъекты, низкоимпульсивные, «усилители» (аугменторы), по А. Петри (Petrie A.), редукторы, по М. Буксбауму (Buchsbaum M.S.), с заторможенным темпераментом и тенденцией к отказу от взаимодействия. Лица, обладающие подобными чертами темперамента, чаще испытывают отрицательные эмоции, тревожность, страх.

Индивиды с противоположными свойствами темперамента, измеренными по рассмотренным выше шкалам, характеризуются низкой активированностью, и соответственно их эмоции отличаются положительным гедоническим тоном.

С концепцией активации связаны индивидуальные различия, определяемые природным соотношением ориентировочного и оборонительного рефлексов. От баланса этих двух рефлексов зависят знак и особенности эмоциональных переживаний индивида.

Между этими рефлексами существуют реципрокные отношения. Это проявляется прежде всего в противоположных изменениях их вегетативных компонентов. Впервые противоположный тип связи ориентировочного и оборонительного рефлексов с ЧСС был описан Ф. Грэм (Gracham F.K., 1979). Фазический ориентировочный рефлекс представлен урежением ЧСС в течение нескольких секунд после вызвавшего его стимула. Во время оборонительного рефлекса ЧСС возрастает. Противоположно реагируют и сосуды головы: они сужаются при оборонительном рефлексе и расширяются при ориентировочном (Соколов Е.Н., 1958). С появлением ориентировочного рефлекса оборонительный подавляется.

Сильный раздражитель, примененный впервые, обычно вызывает не оборонительную, а ориентировочную реакцию, состоящую, как было указано выше, в расширении сосудов головы и сужении сосудов пальца. Однако, если этот сильный раздражитель повторяется несколько раз, ориентировочная реакция сменяется оборонительной и раздражитель начинает вызывать оборонительную реакцию — содружественное сужение сосудов руки и головы, причем эта реакция долго не угасает при повторении. Оборонительный рефлекс может быть заторможен новым необычным раздражителем. Так, если электрическое раздражение вызывает содружественное сужение сосудов руки и головы (оборонительную реакцию), новый раздражитель — звонок вызывает типичную ориентировочную реакцию. Если после звонка нанести прежнее электрокожное раздражение, то сосуды реагируют не по оборонительному, а по ориентировочному типу. По мере повторения болевого стимула вновь наблюдается возврат к оборонительной реакции.

Реципрокные отношения двух рефлексов проявляются и в торможении оборонительного поведения исследовательским. В классических экспериментах Н.Ю. Вайтониса (см.: Соколов Е.Н., 1958) крысы преодолевали находящуюся под током проволоку, стремясь исследовать лежащее за ней пространство. Б. Зигфрид и др. (Siegfried B. et al.) показали, что перемещение крыс в новую для них обстановку приводит к аналгезии, измеряемой повышением порога болевой реакции на тепловой раздражитель.

Отношения ориентировочного и оборонительного рефлексов были исследованы как взаимоотношение фокусированного внимания и эмоций. На взрослых испытуемых было установлено, что самоотчет человека о способности управлять своим вниманием связан реципрочно с негативными эмоциями.

М. Познер с коллегами (Posner M.I., Rothbart M.K., Thomas-Thrapp L., 1997) исследовали у младенцев в возрасте от 3–4 до 6 мес. способность внимания тормозить, блокировать состояние дистресса. Дистресс создавали с помощью сильного света и громких звуков. Затем ребенку предъявляли разные интересные объекты (зрительные и слуховые). Отвлечение внимания на них сопровождалось прерыванием негативного эмоционального состояния, которое, однако, с удалением объекта или с привыканием к нему вновь восстанавливалось. Авторы установили, что сам факт удаления объекта внимания не является причиной дистресса, который восстанавливается только в том случае, если ранее уже присутствовал.

С. Мальцман (Maltzman S.) приходит к заключению, что абсолютная и относительная новизна раздражителя активирует гипоталамико-адреналовую систему. Одним из компонентов ориентировочной реакции на новизну является активация бета-эндорфинов (одного из эндогенных морфинов, вырабатываемых в ЦНС позвоночных и оказывающих анальгезирующий эффект путем связывания с опиатными рецепторами).

Связь ориентировочного рефлекса с высвобождением эндорфинов объясняет и подкрепляющую функцию ориентировочного рефлекса. Рассмотрение выброса нейропептидов в качестве одного из компонентов ориентировочной реакции открывает новую страницу в изучении тех положительных эмоциональных реакций, которые связаны с ориентировочно-исследовательским поведением.

В опытах Р. Батлера и Г. Харлоу (Butler R.A., Harlow H.F.) (см.: Соколов Е.Н., 1958) была убедительно показана возможность выработки тонких звуковых дифференцировок с использованием в качестве подкрепления ориентировочной реакции. Положительным подкреплением правильной реакции обезьяны на звук служила возможность открывать окно и наблюдать за тем, что происходит в лаборатории. Включение эндорфинов в систему компонентов, образующих ориентировочную реакцию, позволяет объяснить стремление к новизне, проявляющееся в активном поиске новых раздражителей. Нахождение нового раздражителя, приводя к выделению эндорфинов, образует звено «самоподкрепления» ориентировочной реакции.

Ориентировочная реакция включает ряд компонентов: движение глаз, депрессию альфа-ритма, замедление сердечного ритма,

сосудистые изменения, кожногальваническую реакцию и, наконец, выброс эндорфинов. Вместе с тем величина этих реакций и скорость их угасания у разных лиц различны. Можно предположить, что в зависимости от степени участия эндорфинного компонента положительный подкрепляющий эффект новизны может быть различным. Слабая индивидуальная реактивность эндорфинного компонента снижает самоподкрепляющий эффект ориентировочно-исследовательской деятельности.

Представляется, что важным параметром, определяющим положительное отношение к учебному процессу и творчеству, является именно эндорфинный компонент ориентировочного рефлекса, который тормозит негативные эмоции.

Существование различных типов активации и связанных с ними эмоциональных субъективных переживаний, вызываемых ориентировочным и оборонительным рефлексом, согласуется с представлением о гетерогенности модулирующей системы мозга. Выделение нескольких subsystemов модуляции позволяет связывать ориентировочный рефлекс с функциями информационных систем мозга. Оборонительный же рефлекс выражает преимущественно активацию лимбической системы мозга. При пассивной форме оборонительного рефлекса основной вклад в реакцию вносит миндалина. При этом доминирующими эмоциями становятся тревожность, страх. Активная форма оборонительного рефлекса проявляется в эмоции гнева, агрессии, что, согласно модели «четырёх структур» П.В. Симонова, определяется функциями фронтальной коры и гипоталамуса.

7.7. НЕЙРОАНАТОМИЯ ЭМОЦИЙ

Наиболее убедительные данные о нейроанатомии эмоций получены в отношении тех мозговых структур, которые определяют знак эмоций. Опыты на животных с электрической стимуляцией и разрушением мозга, а затем и с самостимуляцией мозговых структур показали существование двух типов центров, возбуждение которых вызывает эмоции с противоположным знаком (приятные и неприятные). Впервые об этом заговорили в 1954 г. на Международном физиологическом конгрессе в Монреале (Канада). П. Милнер (P. Milner) и Дж. Олдс (J. Olds) продемонстрировали эффект самораздражения у крыс. Вживив электроды в медиальный переднемозговой пучок в области латерального гипоталамуса, они поместили крысу в ящик, где находился рычаг, при нажиме на который в мозг крысы посылался удар тока. Перемещаясь в клетке, крыса случайно задевала рычаг, производя таким образом само-

раздражение этого участка мозга. Со временем крыса все больше времени проводила у рычага и все чаще производила нажимы на него, создавая постоянное самораздражение, когда частота нажима на рычаг достигала до 7 тысяч за один час.

Стимуляция зон самораздражения вызывает положительные эмоциональные реакции и служит более сильным подкреплением, чем даже пищевое. На основе этого подкрепления легко вырабатываются прочные условные рефлексy.

Однако, существуют и другие центры, раздражение которых вызывает реакцию избегания. Так, крыса с вживленными в эту область электродами после нажима на рычаг избегает находиться рядом с ним. Эти зоны расположены в перивентрикулярных отделах промежуточного и среднего мозга. Области мозга, раздражение которых ведет к подкреплению или избеганию, получили соответственно название *центров удовольствия и неудовольствия*.

Центры неудовольствия найдены в центральном сером веществе, и в гипоталамусе. Структурой мозга, критически связанной со страхом, является миндалина (см. главу «Память»). По мнению П.В. Симонова, вместе с гипоталамусом миндалина образует мотивационно-эмоциональную систему, так как одной из ее функций является выбор доминирующей мотивации. В концепции американского невропатолога Дж. Пейпеца (J. Papez) о мозговом субстрате эмоций подчеркивается роль поясной извилины. Изучая эмоциональные расстройства у больных с поражением гиппокампа и поясной извилины, он выдвинул гипотезу о существовании единой системы, объединяющей ряд структур мозга и образующей мозговую субстрат для эмоций. Эта система представляет замкнутую цепь и включает: гипоталамус — передневентральное ядро таламуса — поясную извилину — гиппокамп — мамиллярные ядра гипоталамуса. Она получила название *круга Пейпеца*. Позднее П. МакЛин (P. McLean) в 1952 г., учитывая, что поясная извилина как бы окаймляет основание переднего мозга, предложил называть ее и связанные с ней другие структуры мозга лимбической системой (limbus — край). Источником возбуждения в этой системе является гипоталамус. Сигналы от него следуют в средний мозг и нижележащие отделы для инициации вегетативных и моторных эмоциональных реакций. Одновременно нейроны гипоталамуса через коллатерали посылают сигналы в передневентральное ядро в таламусе. По этому пути возбуждение передается к поясной извилине коры больших полушарий.

Поясная извилина, по Дж. Пейпецу, является субстратом осознанных эмоциональных переживаний и имеет специальные входы для эмоциональных сигналов, подобно тому как зрительная кора

имеет входы для зрительных сигналов. Далее сигнал из поясной извилины через гиппокамп вновь достигает гипоталамуса в области его мамиллярных тел. Так нервная цепь замыкается. Путь от поясной извилины связывает субъективные переживания, возникающие на уровне коры, с сигналами, выходящими из гипоталамуса для висцерального и моторного выражения эмоций.

Однако сегодня гипотеза Дж. Пейпеца приходит в противоречие со многими фактами. Под сомнением оказалась роль гиппокампа и таламуса в возникновении эмоций. У человека стимуляция гиппокампа электрическим током не сопровождается появлением эмоций (страха, гнева и т.п.). Субъективно пациенты испытывают лишь спутанность сознания. П.В. Симонов (1987) относит гиппокамп к «информационному», а не эмоциональному образованию.

Из всех структур круга Пейпеца наиболее тесную связь с эмоциональным поведением обнаруживают гипоталамус и поясная извилина. Кроме того, оказалось, что и многие другие структуры мозга, не входящие в состав круга Пейпеца, обладают сильным влиянием на эмоциональное поведение. Среди них особую роль играют лобная и височная кора головного мозга, а также миндалина.

Поражение лобных долей приводит к глубоким нарушениям эмоциональной сферы человека. Преимущественно развиваются два синдрома: эмоциональная тупость и растормаживание примитивных эмоций и влечений. При этом в первую очередь страдают высшие эмоции, связанные с деятельностью, социальными отношениями, творчеством. Билатеральное удаление у обезьян височных полюсов ведет к подавлению их агрессивности и страха. Эффект сходен с разрушением миндалины. Передняя лимбическая кора контролирует эмоциональные интонации, выразительность речи у человека и звуковых сигналов у обезьяны. После двустороннего кровоизлияния в этой зоне речь пациента становится эмоционально невыразительной.

Согласно современным данным поясная извилина имеет двусторонние связи со многими подкорковыми структурами (перегородкой, верхними буграми четверохолмия, синим пятном и др.), а также с различными областями коры в лобных, теменных и височных долях. Ее связи, по-видимому, более обширны, чем у какого-либо другого отдела мозга. Г. Шеперд (1987) предполагает, что поясная извилина выполняет функцию высшего координатора различных систем мозга, вовлекаемых в организацию эмоций.

В составе эмоции принято выделять собственно эмоциональное, субъективное переживание и его соматическое и висцеральное выражение с их самостоятельными механизмами. Диссоциа-

ция эмоционального переживания и его выражения в двигательных и вегетативных реакциях обнаружена при некоторых поражениях ствола мозга. Она выступает в так называемых псевдоэффектах: интенсивные мимические и вегетативные реакции, характерные для плача или смеха, могут протекать без соответствующих субъективных ощущений.

Таким образом, эмоция — сложное образование, предполагающее интеграцию соматических, вегетативных и субъективных компонентов. Нейронные сети, представляющие эмоции, распределены по многим структурам мозга. О них еще мало что известно. Наиболее полная информация получена о структурах, определяющих знак эмоций.

Центры самораздражения, активность которых связывают с появлением положительных эмоций, содержат ДА-ергические нейроны. Эффективность самораздражения соответствует плотности ДА-ергической инервации. К ДА-ергическим структурам относится *медиальный переднемозговой пучок*, связывающий гипоталамус и лимбическую систему с лобными долями. ДА-ергические нейроны содержатся также в *вентральной тегментальной области* покрышки (ВТО), *прилегающем ядре* (п.ассумбенса). Через ВТО и прилегающее ядро инициируются и реализуются основные биологические мотивации (нападение, поедание пищи и др.).

Черная субстанция и хвостатое ядро (ХЯ) также относятся к ДА-ергической системе. Но они в большей степени обеспечивают реализацию приобретенных форм поведения и причастны к выработке условных рефлексов на положительном подкреплении. В черной субстанции обезьян обнаружены нейроны, реагирующие на пищевое подкрепление соком, а после выработки условного пищевого рефлекса — и на его условные сигналы. Они составили 25% от всех обследованных нейронов этой структуры. Кроме того, эти же нейроны отвечают на новые, неожиданные раздражители. С упрочением условного пищевого рефлекса их реакция на пищевое подкрепление ослабевает, но сохраняется на условный сигнал пищи. Связь активации данной группы нейронов с подкреплением наиболее явно видна при отставлении подкрепления, когда сок подается через 500 мс после реакции животного. Нейроны активировались в момент предъявления пищевого подкрепления, но только после правильно выполненной реакции. В случае неправильных ответов, которые не подкреплялись, отвечали противоположной реакцией — торможением активности в то время, когда обычно давалось подкрепление.

Таким образом, *на нейронах черной субстанции сходятся активирующие влияния, совпадающие с действием пищевого подкрепления*

или его условного сигнала, и тормозные влияния, которые соответствуют отмене, отсутствию пищевого подкрепления.

В отличие от нейронов префронтальной коры, которые разряжаются в течение всего времени отставления, ДА-ергические нейроны черной субстанции своими фазическими реакциями выделяют основные сигналы, связанные с пищевым подкреплением. В то же время они получают информацию и об отсутствии ожидаемого подкрепления, что проявляется в подавлении их активности.

ДА-ергические структуры мозга обладают повышенной чувствительностью к естественным и искусственным опиатам. Это указывает на сложный биохимический механизм центров положительного подкрепления, использующих как медиаторную, так и пептидергическую регуляцию. Так, микроинъекция морфина в ВТО облегчает самостимуляцию мозга, а введение опиатных антагонистов нарушает самовведение героина. Выработанная реакция самостимуляции нарушается и при повреждении ВТО, сопровождающемся снижением уровня ДА. Снижение содержания ДА в п.ассумбентис или повреждение каиновой кислотой его клеток-мишеней для ДА-ергических терминалей нарушает самовведение кокаина.

Эффект положительного подкрепления, возникающий при активации п.ассумбентис, обусловлен совместным действием на его нейронах ДА-ергических терминалей от клеток ВТО и опиатного входа. Взаимодействие опиатов с моноаминами на уровне клетки создает качественно новый эффект (Сахаров Д.А., 1992). Опиоиды открыты и у беспозвоночных. У виноградной улитки ритмическое открывание и закрывание дыхальца определяется совместным действием ДА и энкефалина. Совместное действие энкефалина и другого медиатора — серотонина — не только обуславливает появление у клетки ритмической активности, но и синхронизацию ее в ансамбле соседних нейронов. *Почти все жизненно важные функции организма находятся под контролем опиоидных пептидов* (Сахаров Д.А., 1992).

П.В. Симонов и его коллеги, исследуя механизм самораздражения латерального гипоталамуса и латеральной преоптической области крысы, выделили два типа нейронов, противоположно связанных с мотивацией и положительными эмоциями. «Мотивационные» нейроны проявляли максимум активности при стимуляции зон самораздражения силой тока, вызывающей мотивационное поведение, и тормозили свою активность со снижением уровня естественной пищевой и водной мотивации. «Подкрепляющие» нейроны достигали максимума активности при стимуляции силой тока, вызывающей самораздражение. Они также возбуждались при естественном насыщении животного. Авторы полагают, что *«подкрепляющие» нейроны в центрах самораздражения латерального*

гипоталамуса и преоптической латеральной области представляют систему «истинной» награды со свойственной ей положительной эмоцией, которая позволяет вырабатывать активные формы условных инструментальных рефлексов, когда животное полностью предотвращает действие болевого раздражителя (рефлекс избегания).

П.В. Симонов (1997), рассматривая формирование инструментальных оборонительных рефлексов, различает разные формы награды — в виде ослабления наказания и получения собственно положительного подкрепления, когда активируются центры награды и вовлекается механизм положительных эмоций. Чтобы сформировать инструментальный рефлекс избегания, в результате которого крыса перестает получать наказание током, в качестве подкрепления требуется только награда. Данная форма инструментального рефлекса сочетается с активностью позитивно-подкрепляющих нейронов латерального гипоталамуса, тогда как для выработки классического оборонительного рефлекса или реакции избегания достаточно отмены отрицательного подкрепления. Их осуществление сопровождается усилением активности мотивационных нейронов и подавлением импульсаций — подкрепляющих.

При высокой пищевой мотивации активируются нейроны латерального гипоталамуса, а при насыщении — вентромедиального. В латеральном гипоталамусе выявлены *глюкозочувствительные нейроны*, которые в ответ на электрофоретическое подведение к ним глюкозы пропорционально дозе тормозят свою активность без изменения сопротивления мембраны. В вентромедиальном гипоталамусе найдены *глюкозорцептивные нейроны*. На глюкозу они реагируют противоположно — в соответствии с величиной дозы увеличивают частоту разрядов.

Глюкозочувствительные нейроны латерального гипоталамуса у обезьяны реагируют учащением спайков на вид и запах пищи, на вид шприца с глюкозой, на скорлупу ореха. Их активность модулируется пищевой мотивацией. Только у голодной обезьяны эти нейроны реагируют на пищевые стимулы или их сигналы. Введение глюкозы снижает их активность. По данным Е. Ролса (E. Rolls), сначала возникает реакция нейронов, реагирующих на вид пищи (через 15–200 мс), а затем включаются нейроны, отвечающие на прием пищи (300 мс). Обнаружены нейроны, отвечающие либо на вид пищи, либо на вид воды.

Глюкозочувствительные нейроны вовлекаются в процесс пищедобывательного поведения. У обезьян их активность резко возрастает за 2–0,8 с перед нажимом на рычаг для получения пищи и подавляется во время движения и следующего за ним подкрепления. Эти нейроны одновременно чувствительны к НА и опиатам.

В латеральном гипоталамусе, кроме того, имеются *глюкозочувствительные нейроны*. Они также активируются во время пищедобывательного поведения, однако их реакции совпадают с движениями, а не предшествуют им. Эти нейроны принимают участие в реализации движений и, кроме того, распознают ключевые экстероцептивные стимулы. Они чувствительны к ДА. Предполагают, что глюкозочувствительные нейроны интегрируют внешнюю информацию, тогда как глюкозочувствительные участвуют в интеграции внутренней информации и подкрепления.

Животные, как и человек, имеют тенденцию принимать стимуляторы (кокаин, амфетамин) и опиаты (героин, морфин). Действие этих веществ можно сравнить с действием электрического раздражения на центры положительного подкрепления. Наркотики действуют не только на центры награды, стимулируя их. Параллельно они тормозят центры отрицательного подкрепления (наказания). Поведенчески частично это проявляется в изменении структуры защитных реакций: усиливается роль активно-оборонительного поведения и подавляется пассивная форма защиты, снимаются страх, тревожность. При прекращении введения наркотика возникает отрицательное состояние, которое также стимулирует применение наркотика, чтобы снять это состояние.

Состояние *эйфории*, вызываемое наркотиком, является той положительной эмоцией, которая работает как сильное положительное подкрепление и обеспечивает быстрое формирование устойчивых условных связей данного состояния с различными внешними стимулами, обстановкой и др. Наркотическая эйфория подобна эффекту, вызываемому активацией ДА-ергических центров положительного подкрепления. Ее привлекательность определяется не только ее положительным гедоническим тоном, но и тем, что человек переживает подъем умственной и физической активности, его работоспособность повышается, он мыслит ясно и четко.

Необходимым условием для формирования активной формы поведения — инструментального рефлекса — является наличие положительной эмоции в качестве подкрепления. Связь наркотика с положительной эмоцией объясняет механизм инициации поведения «поиска наркотика». Однажды испытав положительный эффект от приема наркотика или электрического раздражения мозга, животное образует ассоциации с сигналами, которые сопутствуют приему наркотика. Так, крысы ищут место, которое ассоциировано с введением наркотика или раздражением положительного центра. Крысы, не имеющие опыта введения опиатов, легко начинают осуществлять его самовведение аналогично тому, как это происходит при самораздражении мозга.

Стимулы, сочетаемые с действием морфина, сами могут вызывать ряд реакций, присущих наркотику как безусловному раздражителю. Таким образом, условные раздражители (привычная обстановка) могут привести к активации наркотического состояния и при возвращении к прежней обстановке восстановить потребность в наркотиках.

Применение наркотиков и электрическая стимуляция системы положительного подкрепления характеризуются *эффектом «разогрева»*. После подачи электрического стимула возникает стремление усилить самораздражение. А прием однократной дозы наркотика сопровождается увеличением его самовведения у крысы.

Эффект самораздражения мозга обнаружен и у улитки. Поведение моллюска изучали при его свободном перемещении по шару, погруженному в воду. При касании улиткой стержня, связанного с электродом, замыкалась цепь подачи тока на определенную группу нервных клеток. Когда стержень не подключен к току, улитка время от времени с некоторой фиксированной частотой касается стержня. В случае если касание стержня замыкает цепь и ток подается на группу клеток оборонительного поведения париетального ганглия, после одного-двух касаний улитка, оставаясь активной, избегает стержня и частота касания падает до нуля.

Если ток пропускается через клетки мезоцеребрума, связанные с половым поведением, улитка начинает касаться стержня все чаще и чаще. Одновременно раздражение клеток мезоцеребрума подавляет ответ в клетках оборонительного поведения, что указывает на реципрокные отношения между центром полового «удовольствия» и центром «неудовольствия».

Использование в качестве положительного подкрепления прямого раздражения нейронов полового поведения увеличивает вероятность появления подкрепляемой реакции. Так, сочетая спонтанное закрытие дыхальца с раздражением мезоцеребральных клеток, можно увеличить длительность закрытого состояния дыхальца. Сочетание открытия дыхальца с раздражением тех же клеток приводило к увеличению времени пребывания его в открытом состоянии. Раздражение нейронов, запускающих оборонительное поведение, может использоваться в качестве отрицательного подкрепления.

7.8. МНОГОМЕРНАЯ И ДИСКРЕТНАЯ МОДЕЛИ ЭМОЦИЙ

Существует два принципиально разных подхода к изучению организации эмоций. С позиций *дискретной модели* эмоциональная сфера состоит из определенного числа первичных, базисных или фундаментальных эмоций. Комбинация первичных эмоций созда-

ет эмоции второго порядка. Статус первичных эмоций обычно приписывают гневу, страху, печали, счастью и др. Сторонники такого подхода ориентированы на изучение внутренней организации отдельных эмоций, а не на их взаимоотношения.

В *многомерной модели* в центре внимания — многомерное пространство эмоций, образованное ограниченным числом переменных, например описывающих негативность — позитивность, силу — слабость, активность — пассивность. Данная модель ориентирована на изучение сходства и различий между эмоциями.

Среди исследователей, разделяющих дискретную теорию эмоций, нет согласия в отношении числа и содержания *фундаментальных эмоций*.

П. Экман с сотрудниками (Ekman P.) на основе изучения лицевой экспрессии выделяют 6 первичных эмоций: гнев, страх, отвращение, удивление, печаль и радость. Р. Плутчек (Plutchik R.) рассматривает 8 базисных эмоций: одобрение, гнев, ожидание, отвращение, радость, страх, печаль, удивление. Большую популярность получила классификация 10 основных эмоций К. Изарда (1980). Он выделяет гнев, презрение, отвращение, дистресс (горе — страдание), страх, вину, интерес, радость, стыд, удивление. Существуют и более простые классификации. Дж. Панксеп (Panksep J.) различает лишь 5 основных эмоций: страх—тревога, ярость—гнев, паника—горе, ожидание—исследование, радость—игра.

Дж. Грей (Gray J.) рассматривает три основные эмоции: ярость—ужас, тревогу и радость. По мнению Р. Мауера (Mayer R.), следует говорить вообще только о двух первичных эмоциях — удовольствии и боли.

Вопрос о том, сколько существует эмоций, может быть обращен лишь к сторонникам дискретных теорий эмоций, так как с позиции многомерной модели существует великое множество эмоций — столько, сколько точек может быть размещено в многомерном пространстве. Для дискретной модели вопрос о составе фундаментальных эмоций является критическим. Но ответ зависит от того, какие показатели, какие реакции были использованы при изучении эмоций (вегетативные, биохимические, ЭМГ лица и др.). Для лицевой экспрессии трудно выделить более 10 паттернов активации мимической мускулатуры, а по вегетативным показателям удастся описать еще меньше комплексов реакций, связанных с эмоциями.

Для многомерной модели более значимым является вопрос о том, сколько существует базовых измерений, определяющих мерность эмоционального пространства.

Адекватным методом для многомерной модели является метод многомерного шкалирования (ММШ), или факторного анализа.

ММШ сначала был опробован для изучения опознания эмоций другого человека по внешним экспрессивным реакциям лица. Первоначально процедура шкалирования применялась для оценки внешних выражений эмоций только по отдельным, заранее заданным шкалам. С развитием методов многомерных статистик в качестве исходных данных стали использовать субъективные оценки о различии или сходстве лиц, выражающих различные эмоциональные переживания. Это позволило определить и интерпретировать минимально допустимое число шкал (факторов), на которые ориентируется субъект при вынесении суждения о различии, и тем самым приблизиться к пониманию декодирующего механизма эмоций. В многомерном пространстве лицевой экспрессии каждая эмоция представлена точкой со своими координатами или вектором, компоненты которого соответствуют вкладам основных осей (шкал) пространства.

К первым работам этого направления можно отнести исследования Р. Вудворта (Woodworth R.S.) и Г. Шлосберга (Schlosberg H.). Р. Вудортс предложил первую классификацию мимических выражений эмоций с помощью шестичленной линейной шкалы: любовь, счастье, веселье; удивление; страх, страдание; гнев, решимость; отвращение; презрение.

Г. Шлосберг, приложив вудвортскую классификацию к анализу фотографий людей с различными выражениями лица, обратил внимание на частое смещение наиболее удаленных групп внешних выражений эмоций и предложил трансформировать указанную линейную шкалу в двухмерную поверхность в виде круга с двумя осями: удовольствие — неудовольствие и принятие — отталкивание. Позже под влиянием активационной теории Д. Линдсли (D. Lindsley) Г. Шлосберг добавил третье измерение: сон — напряжение, что привело к созданию трехмерного пространства, подтвердив тем самым три измерения эмоций, предложенные В. Вундтом в 1896 г.: удовольствие — неудовольствие, расслабление — напряжение, спокойствие — возбуждение.

Однако в работах П. Абельсона и В. Сермат (Abelson P., Sermat W.), а также Р. Шепарда (Chapard R.) с применением ММШ, когда испытуемые по 9-балльной системе оценивали степень различия между всеми возможными сочетаниями попарно 13 фотографий, были приведены доводы в пользу двухмерного решения. Была выделена шкала знаков эмоций (удовольствие — неудовольствие) и шкала активации (сон — бодрствование). На эти два фактора приходится примерно 75% от общего веса всех факторов. Сходные результаты были получены и при применении других наборов фотографий. В более поздних работах некоторые исследо-

ватели выделили новые измерения, такие, как контроль — импульсивность, внимание — невнимание, уверенность — неуверенность, которые предлагались в качестве третьей шкалы или взамен шкалы активации.

В экспериментах Дж. Рассела и М. Баллока (Russal J., Bullok M.) с ранжированием лицевой экспрессии по фотографиям участвовали дети 2, 3, 4 и 5 лет, а также студенты. Для испытуемых каждой возрастной группы было получено двухмерное пространство, образованное двумя ортогональными осями: знаков и уровня активации. Эмоции, изображенные на фотографиях, представлены точками, которые образовывали фигуру, близкую по форме кругу. Сходство эмоциональных пространств взрослых и детей в возрасте, когда еще отсутствуют дифференцированные понятия о различных эмоциях, указывает, что структура пространства опосредована восприятием эмоций, а не семантическими связями, формирующимися в процессе овладения языком. Третья ось со значительно меньшим весом как у детей 4 лет, так и у взрослых была интерпретирована как шкала уверенность — смущение.

ММШ был применен Д. Ченом (Chan D.) для изучения этнических особенностей опознания внешних выражений эмоций по экспрессии лица. Его испытуемые — китайцы — должны были оценивать степень субъективного сходства попарно предъявляемых черно-белых фотографий человека с европейскими чертами лица, выражающего различные эмоции, взятых из книги К. Изарда. Было выделено два базисных фактора. Первый фактор, интерпретированный как «содержание эмоции», включал несколько характеристик эмоций — по шкале удовольствие — неудовольствие, расслабление — напряжение и в меньшей степени внимание — отторжение. Второй базисный фактор получил название «стиль проявления эмоции», один полюс которого представлен естественными экспрессивными реакциями лица, другой — сдерживанием эмоций. По мнению исследователя, данный фактор отражает трудности, с которыми сталкиваются китайцы при интерпретации выражений таких эмоций, как интерес, возбуждение и отвращение, так как им несвойственно открыто проявлять эти чувства.

Внимание многих исследователей было привлечено к проблеме соотношения многомерных пространств внешних выражений эмоций и терминов, обозначающих эмоциональные состояния.

Следует выделить серию работ, выполненных Дж. Расселом и его коллегами. Применяя ММШ к субъективным оценкам сходства эмоций, представленных вербально, он *получил двухмерную круговую модель* эмоционального опыта (Circumplex Model of Affect). В его пространственной модели эмоции располагаются по кругу в

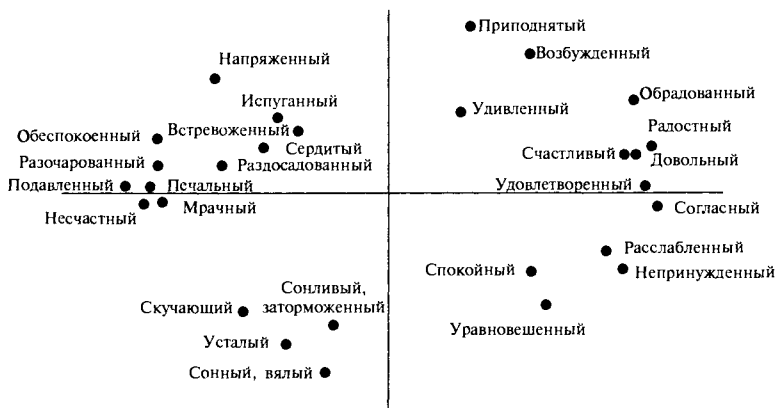


Рис. 44. Двухмерное семантическое пространство эмоций Дж. Рассела (по М. Аргайлу, 1990).

следующей последовательности: удовольствие (0°), возбуждение (45°), активация (90°), дистресс (135°), неудовольствие (180°), депрессия (225°), сонливость (270°), релаксация (315°). Такая же структура семантического эмоционального пространства была им получена с помощью метода главных компонент на основе самооценок текущего эмоционального состояния у 345 испытуемых и одномерного шкалирования эмоциональных категорий по двум шкалам: удовольствие — неудовольствие и уровень активации (arousal). На рис. 44 показано двухмерное пространство терминов, характеризующих человека, переживающего различные эмоции.

Позже данная модель получила подтверждение в обширном кросс-культурном исследовании Дж. Рассела и др. (Russel J. et al.) для английского, греческого, польского и эстонского языков. Сходство семантического эмоционального пространства и эмоционального пространства лицевой экспрессии автор модели объясняет наличием тесных связей между эмоциональными переживаниями и их категоризацией. Каждый аффект имеет свою когнитивную составляющую в виде взаимосвязанной системы категорий. Поэтому одни и те же категории используются как при оценке своего переживания, так и при суждении об эмоциональном состоянии другого человека.

Важным свойством семантических пространств для терминов, обозначающих физические характеристики стимулов, является их изоморфность перцептивным пространствам, построенным для того же класса стимулов. Известно, что структура семантического пространства цветowych терминов повторяет структуру пространства

цветовых стимулов и тоже образует гиперсферу в четырехмерном пространстве (см. главу «Восприятие»).

Изоморфизм перцептивного и семантического пространства свидетельствует о единстве принципов кодирования информации на перцептивном и семантическом уровнях. Совместное пространство, построенное для цветовых названий и реально воспринимаемых цветов, тоже является четырехмерной сферой и допускает интерпретацию осей аналогично цветовому перцептивному пространству (Вартанов А.В., Соколов Е.Н., 1995). Единое пространство, где цветовые стимулы и их названия располагаются близко друг к другу, указывает на тесную связь перцептивного и семантического уровня обработки информации. Это дает основание предполагать, что по семантическому пространству, построенному для названий стимулов определенного класса, можно судить о физиологических механизмах их перцепции, о детекторной системе, выделяющей данный тип стимулов.

С этих позиций структура семантического пространства терминов, обозначающих различные эмоции человека, также должна соответствовать структуре перцептивной системы, детектирующей реальные эмоциональные состояния. Для изучения структуры эмоционального анализатора ММШ был применен к матрицам субъективных различий в отношении терминов, обозначающих как эмоциональные, так и неэмоциональные состояния (Данилова Н.Н. и др., 1990). Испытуемые определяли степень субъективного различия попарно предъявляемых 15 эмоциональных терминов: спокойствие, печаль, горе, волевое усилие, страх, ужас, отчаяние, восторг, гнев, радость, отвращение, тревога, растерянность, уверенность, тоска.

Групповые семантические эмоциональные пространства для разных выборок взрослых испытуемых (по 30–40 человек каждая) представляют трехмерные сферы с вариативностью радиуса около 10%. Коэффициент корреляции трехмерной модели с матрицами исходных различий превосходит 0,9.

Первая ось такого пространства интерпретируется как шкала знаков. Две другие оси группового пространства связаны с разными типами активации. Вторая ось наиболее часто представлена «эмоциональной активацией» (ЭА), на одном полюсе которой состояние «спокойствие», на другом — наиболее интенсивные эмоции как с отрицательным, так и с положительным знаком (отвращение, гнев, а также восторг, радость и др.). Третья ось интерпретируется как шкала «неэмоциональной активации» (НЭА) или «готовности к действию». Состояния «уверенность» — «растерянность» образуют ее полюса (Данилова Н.Н. и др., 1990). Данная ось

представляет активацию, вклад которой положительно коррелирует с эффективностью деятельности.

На существование двух базисных факторов активации указывал и Р. Тейер (Thayer R.E.). В его опытах испытуемые ранжировали по четырехбалльной системе собственные переживания в соответствии с предложенным списком прилагательных, характеризующих различные состояния человека в диапазоне от напряженного бодрствования до спокойствия. Все состояния с ярко выраженными эмоциями намеренно исключались. Методом факторного анализа было выделено два генеральных фактора, характеризующих функциональное состояние. Фактор I был интерпретирован как «общая активация — дезактивация, переходящая в сон», или как шкала переживаний от бодрствования до сна. На одном его полюсе — ощущение мощи, энергии, живости, на другом — чувство сонливости, усталости. Фактор II («высокая активация — общая дезактивация») представлял шкалу переживаний от напряженности до спокойствия. Измерение субъективной активации по I фактору (по шкале бодрствования) хорошо коррелировало с параметрами температуры тела в цикле сон — бодрствование. Физические упражнения увеличивали значения субъективной активации по этому фактору. Усиление тревожности сопровождалось ростом субъективной активации по II фактору и уменьшением по I фактору. Были выявлены реципрокные изменения двух типов активаций по отношению к циркадному ритму.

Две подсистемы активации методом семантического дифференциала выделены В.И. Викторовым, исследовавшим их взаимоотношение с успешностью обучения в вузе. Фактор А, представлявший континуум состояний от спокойствия до волевого усилия, связан с успешностью обучения куполообразной зависимостью. Фактор Р, соответствовавший шкале переживаний от печали до радости, и эффективность обучения коррелировали отрицательно.

Две подсистемы активации можно видеть и в семантическом пространстве «аффективных значений» Ч. Осгуда. Ведущие факторы пространства, полученные методом семантического дифференциала, интерпретированы им как оценка (1), сила (потенция) (2) и активность (3). Фактор активности Ч. Осгуда соответствует шкале эмоциональности (II фактору) Р. Тейера, а фактор силы — шкале бодрствования (I фактору). Фактор оценки представляет шкалу приятных — неприятных переживаний (шкалу знаков). Существенной особенностью пространства аффективных значений Ч. Осгуда является его независимость от культуры, возраста, уровня интеллектуального развития, языка. Это указывает на то, что пространство аффективных значений, по-видимому, отражает не

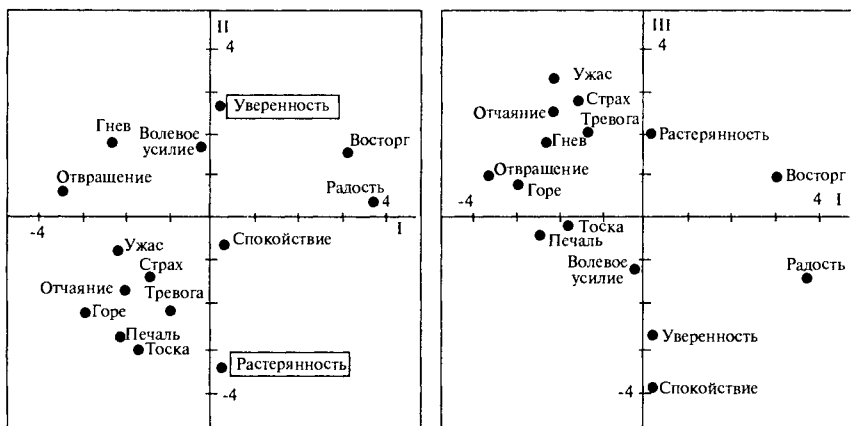


Рис. 45. Групповое семантическое пространство эмоций у лиц с высокими значениями экстраверсии и силы процесса возбуждения.

I — шкала знаков; II — шкала неэмоциональной активации; III — шкала эмоциональной активации.

когнитивные процессы, а некоторые общие физиологические закономерности работы мозга, имеющие отношение к механизмам регуляции эмоций и функциональных состояний человека.

На структуру семантического эмоционального пространства влияют индивидуальные различия. Экстраверсия/интроверсия и сила процессов возбуждения определяют соотношение весов осей ЭА и НЭА. У лиц с высокими значениями экстраверсии (по Айзенку) и сильными процессами возбуждения (по Стреляу) шкала НЭА имеет больший вес, чем ЭА. Из рис. 45 видно, что у данной группы субъектов к полюсу шкалы НЭА — «уверенность» — сдвинуты эмоции, характеризующие активные формы поведения, — гнев, отвращение, а также волевое усилие, восторг. У противоположного полюса — «растерянность» — расположены эмоции, связанные с поведением более низкого энергетического уровня (тоска, горе, страх).

У лиц с низким значением экстраверсии (интровертов по Айзенку) и одновременно со слабой нервной системой (низкими значениями силы процесса возбуждения по Стреляу) соотношение весов двух шкал активации меняется на противоположный (рис. 46). На втором месте после оси знаков (левый полюс — отрицательные эмоции, правый — положительные) находится шкала ЭА. На одном ее полюсе — «спокойствие», на другом — «гнев», «восторг». Третья шкала представлена НЭА с полюсами «растерянность» — «уверенность». Отрицательные эмоции с признаками пас-

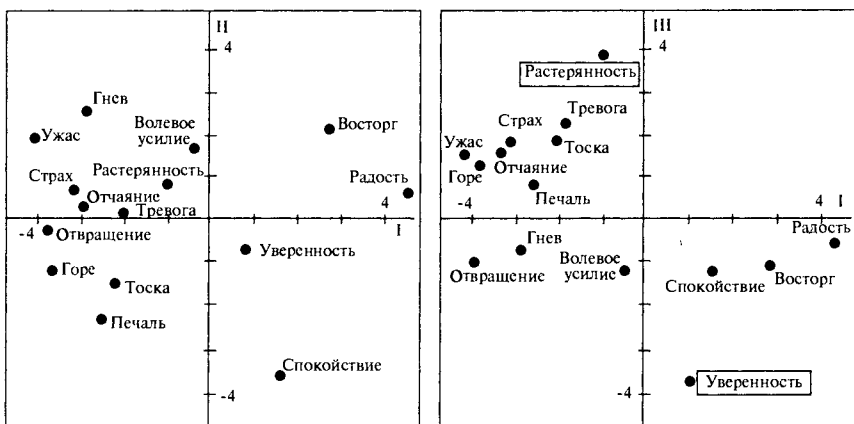


Рис. 46. Групповое семантическое эмоциональное пространство у лиц с низкими значениями экстраверсии и слабыми процессами возбуждения. I — шкала знаков; II — шкала эмоциональной активации; III — шкала неэмоциональной активации.

сивности сдвинуты к полюсу «растерянность». Эмоциональные состояния, тяготеющие к полюсу «уверенность», — это волевое усилие, а также эмоции, связанные с активными формами поведения, — отвращение, гнев.

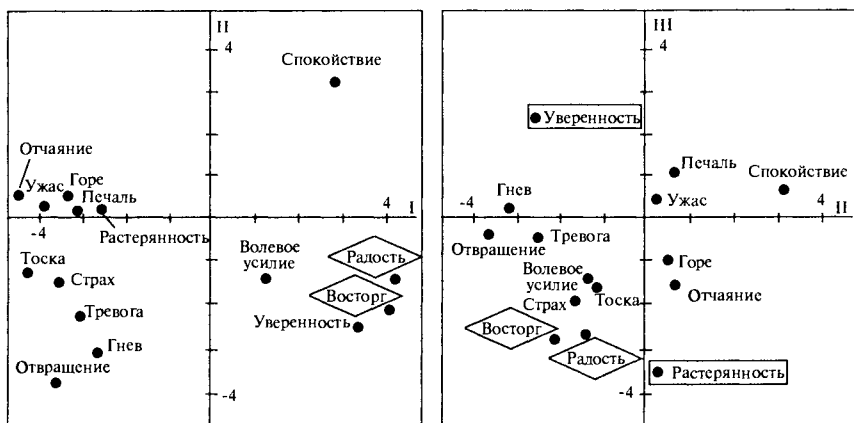
Фактором, влияющим на структуру семантического пространства эмоций, является реальное состояние человека, на фоне которого выполняется процедура ранжирования терминов, обозначающих эмоции. Зависимость семантического эмоционального пространства от функционального состояния человека продемонстрирована в опытах, в которых сравнивались результаты ранжирования названий эмоций в спокойном темпе и в режиме дефицита времени, когда интервал на вынесение суждения о различии сокращался до 4 с.

Режим дефицита времени вызывал сокращение среднего времени двигательной реакции и менял состояние человека, что проявлялось в росте ЧСС и редукации дыхательной модуляции — снижении уровня парасимпатических влияний, а в некоторых случаях и в усилении вклада метаболических модуляций в спектре мощности ритмограммы СР. С изменением функционального состояния происходила трансформация структуры семантического эмоционального пространства. Выделено два эффекта: увеличение мерности пространства с появлением дополнительных шкал, которые вытесняли базовые шкалы, и изменение соотношения положи-

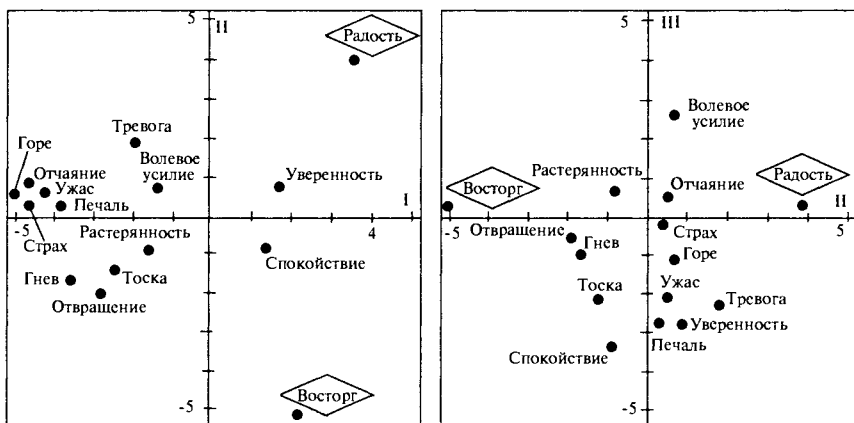
тельных и отрицательных эмоций по их проекции на шкалу знаков. При коэффициенте корреляции матрицы исходных различий с выбранной многомерной моделью, равном 0,9, мерность пространства у разных испытуемых увеличивалась с 3 до 4 или 5. Дополнительные шкалы представляли более дифференцированные оценки положительных или отрицательных эмоций. Наиболее часто возникла шкала стенических и астенических отрицательных эмоций (гнев — горе, печаль), шкалы с полюсами отвращение — отчаяние, волевое усилие — спокойствие. Кроме того, можно было наблюдать появление шкалы с полюсами восторг — радость, по видимому, характеризующей игровое состояние субъекта. Перераспределение приоритетов шкал распространялось и на три основные, базовые шкалы. Особенно чувствительны к изменению состояния шкалы, связанные с активацией: ЭА и НЭА. Соотношение их вкладов у разных субъектов могло меняться как в одну, так и в другую сторону. Рост психической напряженности изменял величину проекций положительных и отрицательных эмоций на шкалу знаков, что указывает на изменение гедонического тона, на усиление положительных или отрицательных эмоций.

На рис. 47 показано преобразование индивидуального семантического пространства эмоций у исп. М.С., вызванное режимом работы с дефицитом времени и сопровождавшееся ростом симпатической активации: увеличением ЧСС и редукцией дыхательной (парасимпатической) модуляции сердечного ритма. При ранжировании в спокойном темпе (I серия) семантическое пространство эмоций трехмерно. Первая ось пространства — ось знаков (отчаяние, ужас, тоска — радость, восторг). Вторая по значимости ось представлена ЭА (спокойствие — отвращение) с преобладанием отрицательных эмоций над положительными. Третья ось — НЭА с полюсами уверенность — растерянность. Выполнение задания в дефиците времени (II серия) увеличивает мерность пространства с 3 до 4. Первая ось сохраняет свою интерпретацию как ось знаков при расширении зоны проекций положительных эмоциональных состояний, которые смещаются влево, вытесняя отрицательные эмоции. Вторая ось представлена новой шкалой, дополнительно характеризующей положительные эмоции, с полюсами радость — восторг. Дополнительной шкалой представлена и третья ось (шкала уровня волевого усилия), на одном полюсе которой — волевое усилие, на другом — спокойствие с уверенностью.

У тех субъектов, которые реагировали на работу с дефицитом времени большим напряжением, на что указывало увеличение ЧСС, а также отключение парасимпатического контроля (редукция дыхательной аритмии) и усиление метаболической модуляции сер-



a



b

Рис. 47. Изменение индивидуального семантического пространства эмоций под влиянием работы в режиме дефицита времени.

a — спокойный темп (I серия); б — режим дефицита времени (II серия)
(по Н.Н. Даниловой и др., 1990).

дечного ритма, возникал другой тип преобразования семантического эмоционального пространства. За счет сужения зоны положительных состояний увеличивалась зона проекции отрицательных эмоций на шкалу знаков. Оси ЭА и НЭА, выявлявшиеся в спокойном состоянии, вытеснялись дополнительными шкалами, характеризующими различные аспекты отрицательных эмоциональных переживаний: шкалой отрицательных стенических — астенических

ких эмоций (печаль, горе — гнев, страх), шкалой, полюса которой представлены эмоциями отвращения и отчаяния.

Таким образом, изменение функционального состояния вызывает трансформацию семантического эмоционального пространства. Выделено два типа его преобразований, связанных с изменением гедонического тона в противоположных направлениях. С увеличением зоны проекции положительных эмоций на шкалу знаков увеличивается вклад шкалы НЭА и появляются дополнительные шкалы, характеризующие различные аспекты положительных эмоций (шкала радости — восторга). Противоположный тип изменений выражается в усилении отрицательного эмоционального тона — расширении зоны проекции отрицательных эмоций на шкалу знаков, в предпочтении шкалы ЭА, а не НЭА и использовании дополнительных шкал, характеризующих различные аспекты отрицательных эмоций.

Факт преобразования семантического пространства эмоций вследствие изменения функционального состояния согласуется с данными М. Мандела (Mandal M.K., 1987) о влиянии реактивной депрессии на пространство лицевой экспрессии эмоций. Двухфакторное пространство больных, так же как и лиц контрольной группы, содержало шкалу знаков эмоций и шкалу уровня активации. Однако пациентов отличала относительно большая зона проекции отрицательных эмоций на шкалу знаков, а также то, что полюс отрицательных эмоций представлен эмоцией печали. Автор объясняет особенности эмоционального пространства лиц с реактивной депрессией их установкой в жизни на негативные переживания, что обуславливает их способность более тонко дифференцировать отрицательные эмоции.

Детекторная теория эмоций предполагает, что возникновение специфической эмоции связано с избирательным возбуждением нейрона — детектора специфической эмоции, подобно тому как это имеет место при восприятии цвета. В роли преддетекторов, определяющих размерность пространства эмоций, выступают нейроны, реагирующие на разные комбинации биологически активных веществ. Изменения в соотношении биологически активных веществ (медиаторов, гормонов, пептидов), представляющих на биохимическом уровне различные эмоции, ведут к перераспределению активности преддетекторов и смещению фокуса возбуждения с одного детектора эмоций на другой.

Детекторы эмоций связаны с группами элементов образной и семантической памяти. Группа элементов семантической памяти имеет элемент, выполняющий функцию символа этой группы. Символ связан с командными нейронами речевой системы. Последние

возбуждают органы артикуляции и обеспечивают называние аффективного стимула. Между перцептивным и семантическим уровнями обработки информации существуют двусторонние связи. С одной стороны, возбуждение на перцептивном детекторном экране актуализирует соответствующее возбуждение на мнемическом и семантическом экранах. С другой стороны, при процедуре ранжирования терминов, обозначающих различные эмоции, их названия стимулируют образную эмоциональную память и активируют соответствующие группы ее элементов (векторы возбуждения). При предъявлении другого названия возбуждается другой ансамбль элементов декларативной памяти, образующий другой вектор возбуждения. Разность их векторов возбуждения и определяет семантическое различие стимулов — названий эмоций.

Изменения в функциональном состоянии избирательно влияют на актуализированные следы образной памяти. Благодаря механизму взаимодействия между мнемической и семантической системами временные изменения в образной памяти переносятся на семантический уровень, что вносит соответствующие изменения в семантические различия.

Выявленный принцип изоморфизма между семантическими и перцептивными пространствами цвета, а также зависимость структуры семантического пространства эмоций от реального состояния человека позволяют рассматривать его шкалы в качестве основных характеристик *предетекторов эмоционального анализатора*. *Эмоциональный анализатор* по аналогии с цветовым должен обладать сравнительно небольшим количеством предетекторов, реагирующих на основные биохимические переменные и их комбинации.

Какие мозговые системы могли бы быть связаны с функцией предетекторов эмоционального анализатора? Чтобы ответить на этот вопрос, следует обратиться к тем концептуальным моделям эмоций, которые, рассматривая происхождение эмоций, ориентированы на малое число мозговых систем.

Оригинальная концепция эмоций принадлежит Дж. Грею (Gray J.A.) — ученику Г. Айзенка. Дж. Грей — известный психофизиолог, длительное время руководивший лабораторией на факультете психологии в Оксфордском университете (Великобритания). В настоящее время он возглавляет отделение психологии Института психиатрии в Лондоне, заменив на этом посту Г. Айзенка.

По теории Дж. Грея, следует выделять три мозговые системы, определяющие появление трех основных групп эмоций: тревожности, радости — счастья и ужаса — гнева. Система мозговых структур, имеющих отношение к генерации тревожности, получила название *системы поведенческого торможения* (Behaviour Inhibition

System, или BIS). Стимулы, на которые она отвечает, — это условные сигналы наказания или сигналы отмены положительного подкрепления. К ним же относятся стимулы, содержащие «новизну». Аверсивные безусловные раздражители, вызывающие боль, ее не возбуждают. Ее активность блокируется антитревожными веществами (бензодиазепинами, барбитуратами, алкоголем). Морфин, снижающий боль, на нее не влияет.

Главная структура BIS — *септогиппокампальная система* (септум, энториальная кора, зубчатая извилина, субикулярная область и гиппокамп). По мнению Дж. Грея, субикулярная область выполняет функцию *компаратора*. В компараторе вырабатывается предсказание наиболее вероятного события, которое там же сопоставляется с реальным событием. Если предсказание оправдывается, поведение или реакции повторяются. Если же прогноз не подтверждается, текущее поведение прерывается (тормозится) с тем, чтобы устранить возникшие трудности. Компаратор субикулярной области получает все сигналы из внешнего мира (картину мира) через энториальную кору, которая связана с сенсорными входами через ассоциативные области коры. Предсказание в субикулум поступает через круг Пейпеца, включающий поясную извилину, переднее вентральное ядро таламуса (n.AV), сосцевидные тела. Исследования, выполненные методом ПЭТ, подтвердили корреляцию панических расстройств с активацией субикулума и энториальной коры.

Вторая система — *система борьбы и бегства* (fight — flight), по мнению автора концепции, скорее связана с эмоциями ярости и/или ужаса, хотя убедительные доказательства этому пока отсутствуют. Она реагирует на безусловные аверсивные раздражители. Ее активность блокируется анальгетиками (морфином), на антитревожные вещества она не реагирует. Результаты опытов с электрической стимуляцией и разрушением мозга указывают на три структуры, которые входят в состав системы борьбы и бегства: миндалина, медиальный гипоталамус и центральное серое вещество (central gray).

Третья система — *система приближающего поведения* (Behaviour Approach System, или BAS). Она обеспечивает поведение приближения к целевому объекту. Адекватными для нее стимулами являются условные сигналы награды (пищи, воды и др.). Главные мозговые структуры BAS: базальные ганглии (дорзальный и вентральный стриатум и паллидум); ДА-ергические волокна, исходящие из черной субстанции и ядер A10; ядра таламуса; неокортекс — моторная, сенсорная и префронтальная кора.

Согласно Дж. Грею, хвостатое ядро (ХЯ) дорзального стриатума кодирует шаги двигательной программы, а прилегающее ядро

(n. accumbens) вентрального стриатума реагирует на сигналы из миндалины, связанные с положительным подкреплением, которые запускают поведение приближения. На прилегающее ядро приходят также сигналы из субикулума (компаратора). В случае когда предсказание оправдывается, прилегающее ядро также запускает поведение приближения, но уже на сигнал не из миндалины, а из субикулума. Систему BAS часто называют *системой двигательного программирования*. При положительном подкреплении и на условный сигнал награды в n. accumbens наблюдается высвобождение ДА. Эмоции, возникающие при активации BAS, связаны с приятным предвидением, надеждой, переживанием подъема, счастья. Согласно концепции Дж. Грея, положительные эмоции имеют ДА-ергическую природу.

Индивидуальные особенности эмоциональной сферы человека зависят от баланса трех эмоциональных систем. Повышенная индивидуальная активированность системы BIS предопределяет индивидуальную склонность человека к тревожности. Доминирование функций системы борьбы/бегства отражает склонность к агрессии или активному защитному поведению. От вклада, который вносит система BAS в эмоциональные переживания, зависят степень выраженности позитивных эмоций, уровень гедонического тона, склонность человека отвечать более часто положительными или, наоборот, отрицательными эмоциями.

В своей теории эмоций П. Хенри (Henry P., 1986), объясняя происхождение положительных и отрицательных эмоций, выделяет две ортогональные системы активации. Он рассматривает два типа паттернов вегетативных реакций, которые сочетаются с активной или пассивной формами оборонительного поведения, и связывает их оба с функцией миндалины. Электрическая стимуляция ее центрального ядра вызывает реакцию гнева. Поведенчески это проявляется в позе готовности животного к атаке (уши настороженно торчат). На стимуляцию базолатерального ядра миндалины возникает реакция страха: кошка втягивает голову, шипит, уши прижаты.

Эмоции гнева соответствует комплекс следующих вегетативных и гуморальных реакций: интенсивное увеличение содержания НА, рост ЧСС и артериального давления. Параллельно увеличивается уровень мужского полового гормона — тестостерона. Уровень кортикостероидов, выделяемых корой надпочечников, существенно не меняется.

Комплекс реакций, характерных для страха, иной. Увеличение АД, ЧСС и НА менее выражено. Выброс адреналина заметно преобладает над выбросом НА. Несколько увеличивается уровень кортизола в крови (показателя активности коры надпочечников).

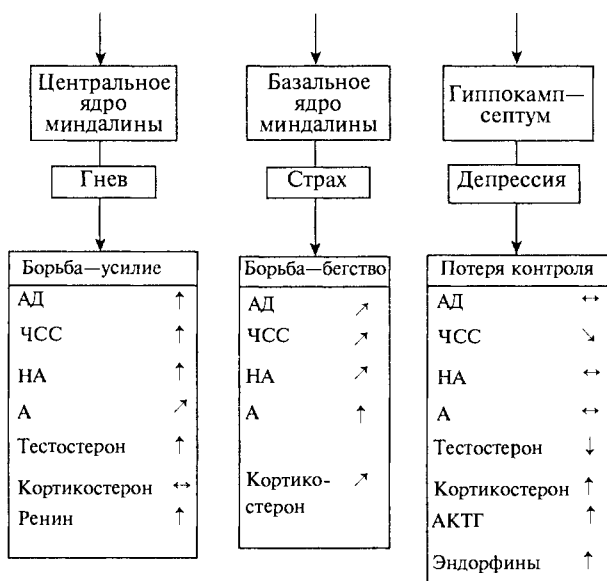


Рис. 48. Три типа паттернов вегетативных и гуморальных реакций, связанных с тремя отрицательными эмоциями: гневом, страхом и депрессией (по Р. Хенри, 1986). Эмоции различаются уровнем потери контроля над ситуацией. Гнев рассматривается как реакция сопротивления ограничению свободы действия. Страх — реакция на реальную угрозу потерять контроль. Депрессия — состояние беспомощности, поведенческого торможения как следствие сильного дистресса, который не преодолен. Первые две эмоции связаны с функцией миндалины. Депрессия же отражает потерю контролирующей функции системы гиппокамп — септум.

В качестве особого типа отрицательных эмоций П. Хенри рассматривает депрессию, которая характеризуется беспомощностью, потерей контроля и отказом от усилий, направленных на преодоление стресса, и общим поведенческим торможением. Причину состояния депрессии он видит в активации системы гипофиз — кора надпочечников. Высвобождаемый гипофизом адренокортикотропный гормон (АКТГ) стимулирует выброс кортикостероидов (в том числе кортизола). Механизм секреции кортизола включает следующие этапы: стрессовый фактор заставляет гипоталамические центры секретировать кортиколиберин, который в свою очередь воздействует на гипофиз, заставляя его вырабатывать кортикотропин. Последний переносится кровью к надпочечникам и стимулирует у них секрецию кортизола. В норме этот процесс прерывается, как только избыток кортизола фиксируется рецепто-

рами глюкокортикоидов в мозге. У больных депрессией кортиколиберин вырабатывается с избытком, так как процесс его подавления нарушен. Для депрессии характерно высвобождение эндорфинов, которые действуют подобно морфину, подавляющему боль. Показатели симпатической активности (АД, НА, адреналин, ЧСС) свидетельствуют о брадикардии. Типы нейроэндокринных реакций, связанных с тремя отрицательными эмоциями, показаны на рис. 48.

Предполагают, что система гипофиз — кора надпочечников находится под контролем гиппокампа, предохраняющего ее от чрезмерной активации, так как после удаления гиппокампа мыши в условиях социальной конкуренции показывают рост кортикостерона.

По мнению П. Хенри, для эмоций гнева и страха имеется общий противоположный полюс — положительная эмоция в виде переживания *состояния безмятежности*, релаксации, которое сочетается со снижением активности мозгового вещества надпочечников (НА, А), падением АД и ЧСС. У животных состояние безмятежности выражается в поведении ухаживания за собой (вылизывании) и другими особями.

Противоположность состояния депрессии и беспомощности образует *состояние приподнятости* с чувством контроля ситуации и ощущением поддержки со стороны социальных партнеров. На вегетативном и эндокринном уровне этому состоянию соответствует снижение уровня АКТГ, кортизола, а также выполняющих защитную функцию эндорфинов. У мужчин растет уровень полового гормона тестостерона, у женщин также вероятен рост половых гормонов эстрогена и прогестерона. Паттерны вегетативных и эндокринных реакций во время состояния безмятежности и подъема настроения показаны на рис. 49.

Социальная поддержка уменьшает уровень кортикоидов. У американских солдат во Вьетнаме, когда они оказывали взаимную поддержку друг другу, исследователи отмечали значительно менее высокие уровни кортикоидов. Выигрыш в спорте, если он переживается победителем как возрастание его статуса, сопровождается подъемом уровня тестостерона.

Таким образом, согласно мнению П. Хенри, существуют две биполярные системы: 1) борьба/бегство — безмятежность и 2) депрессия — приподнятое настроение. Все эмоции определяются комбинациями вкладов этих двух независимо функционирующих систем. Существуют многочисленные доказательства независимости активации системы гипоталамус — гипофиз — кора надпочечников от адренергической системы. Вместе с тем это не исключает их параллельное изменение, как у пациентов с депрессией, у кото-

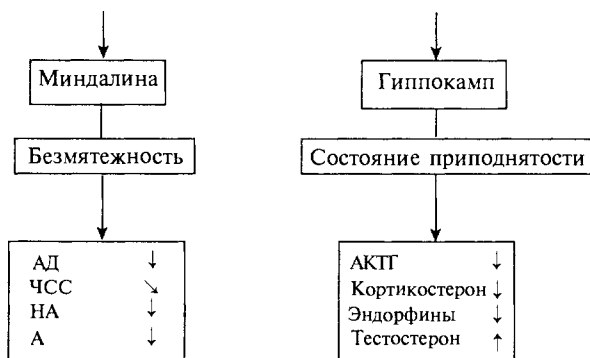


Рис. 49. Вегетативные и гуморальные параметры двух эмоциональных состояний: безмятежности — состояния, противоположного гневу и страху, а также состояния приподнятости, противоположного полюсу депрессии.

рых одновременно с увеличением уровня кортикостероидов в плазме растет содержание НА и А. На рис. 50 представлена связь эмоциональных переживаний с активацией двух систем: ось катехоламинов (миндалина — симпатическая нервная система — мозговое вещество надпочечников) и ось кортизола (гипофиз — кора надпочечников). За пределами зоны нормальных эмоциональных состояний возникают коронарные и другие нарушения. Высокие значения кортизола стимулируют отклонения в иммунной системе. Увеличение содержания катехоламинов — условие для развития гипертонии. По шкале катехоламинов эмоциональные состояния меняются от высокого уровня бдительности — напряжения в составе эмоции гнева или страха до спокойствия, релаксации. По шкале кортизола эмоциональные переживания меняются от приподнятого настроения (при малых значениях кортизола) до состояния депрессии.

Агрессия сочетается с высоким содержанием НА и высоким уровнем тестостерона в плазме. Бегство, вызванное угрозой, страхом потерять контроль, связано с высоким содержанием адреналина. Полной потере контроля над ситуацией и поведением соответствует высокий уровень кортизола и эндорфинов и низкий уровень тестостерона, что переживается как депрессия.

Нарушения в функционировании холинергической системы (АХ-системы) ведут к психозу с преимущественным поражением интеллектуальных (информационных) процессов. Предполагается, что холинергическая система обеспечивает преимущественно ин-

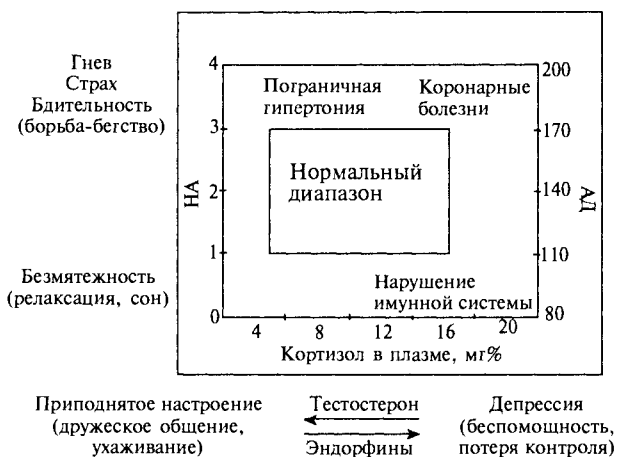


Рис. 50. Взаимодействие двух мозговых систем, регулирующих поведение борьбы/бегства и поведенческое торможение. На ординате представлена шкала активации системы: миндалина — симпатическая нервная система — мозговое вещество надпочечников, регулирующая уровень НА и А и оборонительное поведение от борьбы/бегства до релаксации и сна. Она отвечает на активацию синего пятна ростом НА (А) в плазме и увеличением кровяного давления (АД). На абсциссе — шкала активации системы: гипофиз — кора надпочечников, регулирующая уровень кортизола, тестостерона и эндорфинов. Увеличение ее активации приводит к депрессии, для которой характерны высокий уровень кортизола и эндорфина, снижение содержания тестостерона (по Р. Henry, 1986).

формационные компоненты поведения. Холинолитики — вещества, снижающие уровень активности холинергической системы, ухудшают выполнение пицедобывательного поведения, нарушают совершенство и точность двигательных рефлексов избегания.

Уровень серотонина также влияет на эмоции, с ростом его концентрации в мозге настроение у человека поднимается, а его истощение вызывает состояние депрессии. Результаты исследования мозга больных, покончивших с собой в состоянии депрессии, показали, что он обеднен как норадреналином, так и серотонином, причем дефицит норадреналина проявляется депрессией тоски, а недостаток серотонина — депрессией тревоги.

Изучение биохимической природы различных эмоций создает далеко не полный портрет эмоциональной сферы. Тем не менее можно выделить отдельные комплексы медиаторов, гормонов, пептидов и связать их с основными шкалами семантического пространства эмоций, рассматриваемыми в качестве преддетекторов эмоционального анализатора.

Возможно, что положительный полюс шкалы знаков определяется преобладанием ДА, а другие катехоламины, и прежде всего НА и А, характеризуют отрицательные эмоции.

Высоким значениям по шкале ЭА соответствуют высокий уровень как ДА, так и НА и А. Если катехоламины между собой недостаточно сбалансированы, то шкала эмоциональной активации, вносящая вклад и в положительные и в отрицательные эмоции, замещается одной из частных шкал, более дифференцированно характеризующей эмоции одного знака. В качестве примера можно привести шкалу «радость» — «восторг», представляющую удовольствие, получаемое от игровой ситуации. Можно ожидать, что основу данного эмоционального переживания составляет увеличение выброса ДА, опиатов и АХ.

Введение антагонистов мускариновых рецепторов, чувствительных к АХ, и агонистов никотиновых рецепторов подавляет игру. Через агонисты и антагонисты ДА-ергических рецепторов можно манипулировать игрой, так как ДА инициирует игру. Опиаты в низких дозах, воздействующие на ДА-ергические клетки ВТО (вентрально-теgmentальной области покрышки), усиливают игровое поведение. Так, введение в ВТО морфина стимулирует моторную активность крыс во время социальной игры, когда они принимают различные позы.

Высокие значения шкалы НЭА, совпадающие с переживанием «уверенности», определяются высоким уровнем тестостерона и низким — кортизола и эндорфинов при среднем уровне содержания НА, А и серотонина, а также умеренным количеством ДА и опиатов. Установлено, что самцы крыс без тестостерона не проявляют должных усилий, направленных на принятие решения. Переживание успеха, достигаемого в деятельности благодаря умениям и компетентности, сопровождается увеличением уровня тестостерона у самцов млекопитающих, включая человека. Имеются данные о том, что у женщин, так же как и у мужчин, тестостерон лежит в основе их эмоциональной устойчивости, которая приходит с достижением профессионального и общественного статуса.

В основе депрессии, которую можно связать с состоянием растерянности, т.е. с противоположным полюсом шкалы НЭА, лежит максимальный уровень кортизола и эндорфинов, малое содержание тестостерона и недостаток катехоламинов (НА, ДА и серотонина). Положительный эффект электрошоковой терапии, в 80% случаев устраняющей депрессию у пациентов, связан с усилением синтеза и ростом содержания НА в мозге. Вещества, которые улучшают настроение (ингибиторы MAO), увеличивают содержание НА и ДА в нервных окончаниях.

УПРАВЛЕНИЕ ДВИЖЕНИЕМ И ВЕГЕТАТИВНЫМИ РЕАКЦИЯМИ

8.1. СТРУКТУРА ДВИГАТЕЛЬНОГО АКТА

Взаимодействие человека и животных с окружающей средой осуществляется через целенаправленную деятельность или поведение. Двигательный акт как элемент поведения воспроизводит основные звенья его структуры. Ведущим системообразующим фактором целенаправленного поведения, так же как и отдельного двигательного акта, является полезный для жизнедеятельности организма приспособительный результат.

Следует различать такие понятия, как «двигательный акт» и «элементарное движение». Двигательный акт реализуется с помощью моторной программы, а в простейшем случае через возбуждение командного нейрона, управляющего согласованной работой группы мотонейронов и соответствующих мышечных единиц. Элементарное движение представлено сокращением/расслаблением мышечных единиц, вызываемых стимуляцией мотонейрона. Одна и та же двигательная программа может быть выполнена с помощью разного набора элементарных движений мышц. Например, левой или правой рукой.

С позиции принципа системного квантования процессов жизнедеятельности двигательный акт может быть соотнесен с отдельным квантом поведения. Это наиболее очевидно при иерархическом квантовании, когда удовлетворение ведущей потребности значительно отставлено во времени и для достижения конечного результата необходимо выполнить ряд предварительных действий. Например, при конструировании человеком определенного изделия, когда для создания конечного продукта необходимо решить ряд промежуточных задач со своими конкретными результатами (Судаков К.В., 1997).

Наиболее совершенная модель структуры поведения изложена в концепции функциональных систем П.К. Анохина. Определяя *функциональную систему* как динамическую, саморегулирующуюся организацию, избирательно объединяющую структуры и процессы на основе нервных и гуморальных механизмов регуляции для достижения полезных системе и организму в целом приспособительных результатов, П.К. Анохин распространил содержание этого понятия на структуру любого целенаправленного поведения

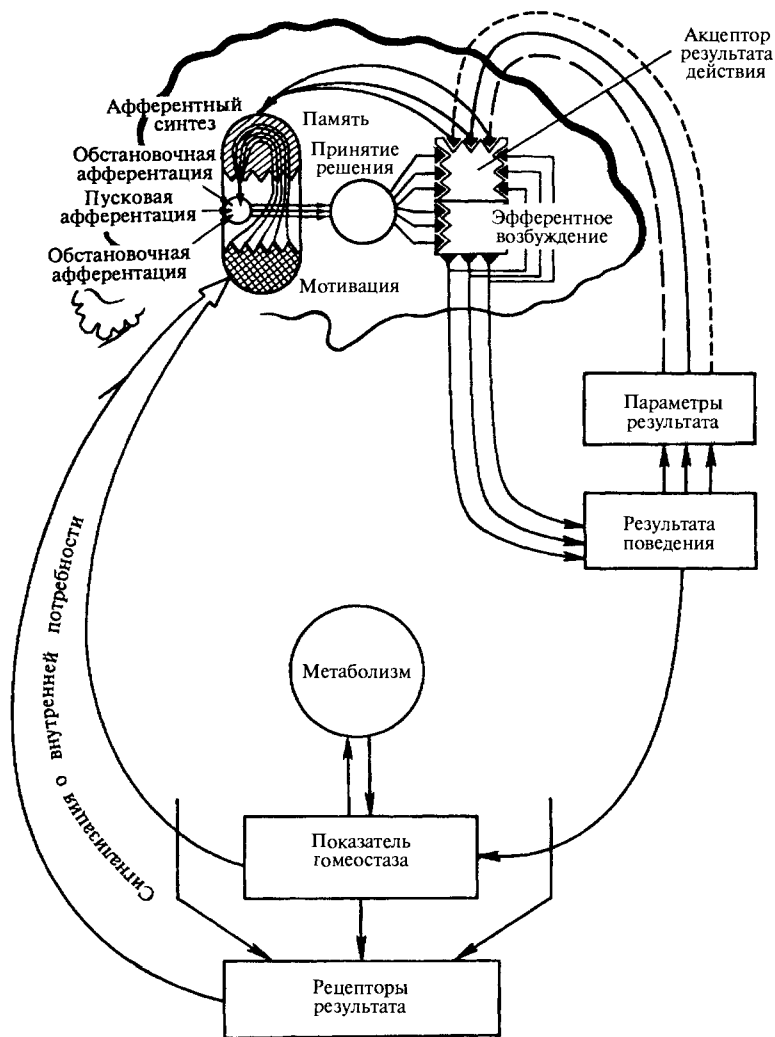


Рис. 51. Функциональная система, включающая гомеостатические и поведенческие (когнитивные) звенья саморегуляции (по К.В. Судакову, 1990).

(Анохин П.К., 1968). С этих позиций может быть рассмотрена и структура отдельного двигательного акта.

Центральная архитектура функциональных систем, определяющих целенаправленные поведенческие акты различной степени сложности, складывается из следующих последовательно сменяю-

щих друг друга стадий: афферентный синтез, принятие решения, акцептор результатов действия, эфферентный синтез, формирование действия и, наконец, оценка достигнутого результата (рис. 51).

Поведенческий акт любой степени сложности начинается со стадии *афферентного синтеза*. Возбуждение, вызванное внешним стимулом, действует не изолированно. Оно непременно вступает во взаимодействие с другими афферентными возбуждениями, имеющими иной функциональный смысл. Мозг непрерывно обрабатывает все сигналы, поступающие по многочисленным сенсорным каналам. И только в результате синтеза этих афферентных возбуждений создаются условия для реализации определенного целенаправленного поведения. Содержание афферентного синтеза определяется влиянием нескольких факторов: мотивационного возбуждения, памяти, обстановочной и пусковой афферентации.

Мотивационное возбуждение появляется вследствие той или другой витальной, социальной или идеальной потребности. Специфика мотивационного возбуждения определяется особенностями, типом вызвавшей его потребности. Оно — необходимый компонент любого поведения. Важность мотивационного возбуждения для афферентного синтеза вытекает уже из того, что условный сигнал теряет способность вызывать ранее выработанное пищеводобывательное поведение (например, побегу собаки к кормушке для получения пищи), если животное уже хорошо накормлено и, следовательно, у него отсутствует мотивационное пищевое возбуждение.

Роль мотивационного возбуждения в формировании афферентного синтеза определяется тем, что любая поступающая информация соотносится с доминирующим в данный момент мотивационным возбуждением, которое действует как фильтр, отбирающий наиболее нужное для данной мотивационной установки.

Нейрофизиологической основой мотивационного возбуждения является избирательная активация различных нервных структур, создаваемая прежде всего лимбической и ретикулярной системами мозга. На уровне коры мотивационное возбуждение представлено специфическим паттерном возбуждения.

Хотя мотивационное возбуждение является очень важным компонентом афферентного синтеза, оно не единственный его компонент. Внешние стимулы с их разным функциональным смыслом по отношению к данному, конкретному организму также вносят свой вклад в афферентный синтез. Выделяют два класса стимулов с функциями *пусковой* и *обстановочной афферентации*.

Условные и безусловные раздражители, ключевые стимулы (вид ястреба — хищника для птиц, вызывающего поведение бегства,

и др.) служат толчком к развертыванию определенного поведения или отдельного поведенческого акта. Этим стимулам присуща пусковая функция. Картина возбуждения, создаваемая биологически значимыми стимулами в сенсорных системах, и есть пусковая афферентация. Однако способность пусковых стимулов инициировать поведение не является абсолютной. Она зависит от той обстановки и условий, в которых они действуют.

Зависимость формирования условного рефлекса от обстановки опыта была описана уже И.П. Павловым. Неожиданное изменение обстановки может разрушать ранее выработанный условный рефлекс. Однако обстановочная афферентация, хотя и влияет на появление и интенсивность условнорефлекторной реакции, сама неспособна вызывать эти реакции.

Влияние обстановочной афферентии на условный рефлекс наиболее отчетливо выступило при изучении явления *динамического стереотипа*. В этих опытах животное тренировали для выполнения в определенном порядке серии различных условных рефлексов. После длительной тренировки оказалось, что любой случайный условный раздражитель может воспроизвести все специфические эффекты, характерные для каждого раздражителя в системе двигательного стереотипа. Для этого лишь необходимо, чтобы он следовал в заученной временной последовательности. Таким образом, решающее значение при вызове условных рефлексов в системе динамического стереотипа приобретает порядок их выполнения. Следовательно, обстановочная афферентация включает не только возбуждение от стационарной обстановки, но и ту последовательность афферентных возбуждений, которая ассоциируется с этой обстановкой. Обстановочная афферентация создает скрытое возбуждение, которое может быть выявлено, как только подействует пусковой раздражитель. Физиологический смысл пусковой афферентации состоит в том, что, выявляя скрытое возбуждение, создаваемое обстановочной афферентацией, она приурочивает его к определенным моментам времени, наиболее целесообразным с точки зрения самого поведения.

Решающее влияние обстановочной афферентации на условнорефлекторный ответ было показано в опытах И.И. Лаптева — сотрудника П.К. Анохина. В его экспериментах звонок утром подкреплялся едой, и тот же звонок вечером сопровождался ударом электрического тока. В результате было выработано два разных условных рефлекса: утром — слюноотделительная реакция, вечером — оборонительный рефлекс. Животное научилось дифференцировать два комплекса раздражителей, различающихся только временным компонентом.

Афферентный синтез включает также использование *аппарата памяти*. Очевидно, что функциональная роль пусковых и обстановочных стимулов уже обусловлена прошлым опытом животного. Это и видовая память, и индивидуальная, приобретенная в результате обучения. На стадии афферентного синтеза из памяти извлекаются именно те фрагменты прошлого опыта, которые полезны, нужны для будущего поведения.

Таким образом, на основе взаимодействия мотивационного, обстановочного возбуждения и механизмов памяти формируется готовность к определенному поведению. Но для того чтобы она трансформировалась в целенаправленное поведение, необходимо воздействие пусковых стимулов. Пусковая афферентация — последний компонент афферентного синтеза.

Процессы афферентного синтеза, охватывающие мотивационное возбуждение, пусковую и обстановочную афферентацию, аппарат памяти, реализуются с помощью специального *модулирующего механизма*, обеспечивающего необходимый для этого тонус коры больших полушарий и других структур мозга. Этот механизм регулирует и распределяет активирующие и инактивирующие влияния, исходящие из лимбической и ретикулярной систем мозга. Поведенческим выражением роста уровня активации в нервной системе является возникновение ориентировочно-исследовательских реакций и поисковой активности животного.

Стадия афферентного синтеза сменяется *стадией принятия решения*, которая определяет тип и направленность поведения. Принятие решения реализуется через формирование *аппарата акцептора результатов действия*. Этот аппарат программирует результаты будущих событий. В нем актуализирована врожденная и индивидуальная память животного и человека в отношении свойств внешних объектов, способных удовлетворить возникшую потребность, а также способов действия, направленных на достижение или избегание целевого объекта. Нередко в этом аппарате запрограммированы все варианты поиска во внешней среде соответствующих раздражителей.

Представление об акцепторе результатов действия как о предвидении будущих результатов легло в основу концепции об опережающем отражении действительности, которая позволила на психофизиологическом уровне подойти к изучению проблемы цели. Ожидаемые результаты, формируемые в акцепторе результатов действия, выполняют функцию целевого объекта для поведения и двигательного акта.

До того как целенаправленное поведение начнет осуществляться, развивается еще одна стадия поведенческого акта — *стадия*

программирования действия, или эфферентного синтеза. На этом этапе осуществляется интеграция соматических и вегетативных возбуждений. Для данной стадии характерно, что действие уже сформировано, но еще не претворено в жизнь.

Следующая стадия — *реальное выполнение программы действия* под влиянием эфферентного возбуждения, достигающего исполнительных механизмов.

Благодаря аппарату акцептора результатов действия и эфферентному синтезу, организм имеет возможность сравнить ожидаемые результаты с поступающей афферентной информацией о реальных результатах и параметрах совершаемого действия. Именно результаты сравнения определяют последующее построение поведения: оно либо корректируется, либо прекращается, как в случае достижения конечного результата. И тогда поведенческий акт (действие) завершается *последней санкционирующей стадией* — *удовлетворением потребности*.

Таким образом, определяющим моментом функциональных систем, формирующих разнообразные формы поведения животных и человека, является не само действие, а полезный для системы и организма в целом результат поведения. Инициативная роль в формировании целенаправленного поведения принадлежит исходным потребностям и соответствующим им мотивациям, которые мобилизуют генетически детерминированные или индивидуально приобретенные программы поведения (Судаков К.В., 1990).

Намерение выполнить определенное движение проявляется в ЭЭГ в виде *потенциала готовности*. Этот потенциал отражает антиципацию (предвидение) будущих событий. Впервые явление антиципации в лабораторных условиях было изучено И.П. Павловым в виде рефлекса на время, когда у собаки слюноотделение заранее нарастало к привычному моменту приема пищи.

Чтобы выявить потенциал готовности, антиципацию, связанную с движением, испытуемому дают инструкцию: регулярно, через постоянный промежуток времени, воспроизводить какое-либо движение. В этих условиях началу движения предшествует медленная негативная волна, которая и представляет *потенциал готовности*. Возникая за 800 мс до начала движения, потенциал готовности за 90 мс перед выполнением движения сменяется быстрым потенциалом, связанным с посылкой управляющей команды. Потенциал готовности развивается биполярно в премоторной коре и отражает формирование замысла движения. *Быстрый потенциал* возникает в контралатеральном полушарии и отражает работу нейронов моторной коры.

Потенциал готовности часто трудно отделить от *волны ожидания*

ния. Последнюю легко обнаружить в потенциалах мозга в ситуации, когда один стимул служит сигналом к появлению второго, значимого раздражителя. На интервале между предупреждающим и императивным стимулами в лобных и центральных отделах коры развивается медленно нарастающая негативность, которая достигает пика к моменту нанесения второго, императивного стимула.

Эта медленная негативная волна впервые была обнаружена Греем Уолтером (1966) — известным английским физиологом из Берденовского неврологического института в Бристоле. Он дал ей название «*волна ожидания*», или «*волна Е*». Сегодня чаще используют термин «*условное негативное отклонение*». Волна ожидания, которую можно записать, используя усилитель постоянного тока или переменного с большой (5–8 с) постоянной времени, связана с ожиданием сенсорной информации (рис. 52).

В управлении двигательным поведением различают *стратегию* и *тактику*. Стратегию движения определяет конкретная мотивация (биологическая, социальная и др.). Именно на ее основе определяется цель поведения, т.е. то, что должно быть достигнуто. В структуре поведенческого акта цель закодирована в акцепторе результатов действия. В отношении двигательного акта это выглядит как формирование двигательной задачи, того, что следует делать. Под тактикой понимают конкретный план действий, т.е. то, как будет достигнута цель поведения, с помощью каких двигательных ресурсов и способов действия. Тактическое планирование движения непосредственно представлено в блоке программ. При построении двигательной программы учитывают множество факторов, в том числе общую стратегию, пространственно-временные характеристики среды, сигнальную значимость ее стимулов, прошлый жизненный опыт.

8.2. ДВА ПРИНЦИПА ПОСТРОЕНИЯ ДВИЖЕНИЯ

Управление двигательными актами строится на двух основных принципах — *принципе сенсорных коррекций* текущего движения по цепи обратной связи и *принципе прямого программного управления*. Последний особенно важен для тех случаев, когда имеются быстрые изменения в системе, ограничивающие возможность сенсорных коррекций.

Накоплено множество экспериментальных фактов, подтверждающих реальное существование двух механизмов управления движением: посредством *центральных моторных программ* и с помощью *обратной афферентации*, которая используется для непрерывного контроля и коррекции выполняемого движения. Для многих

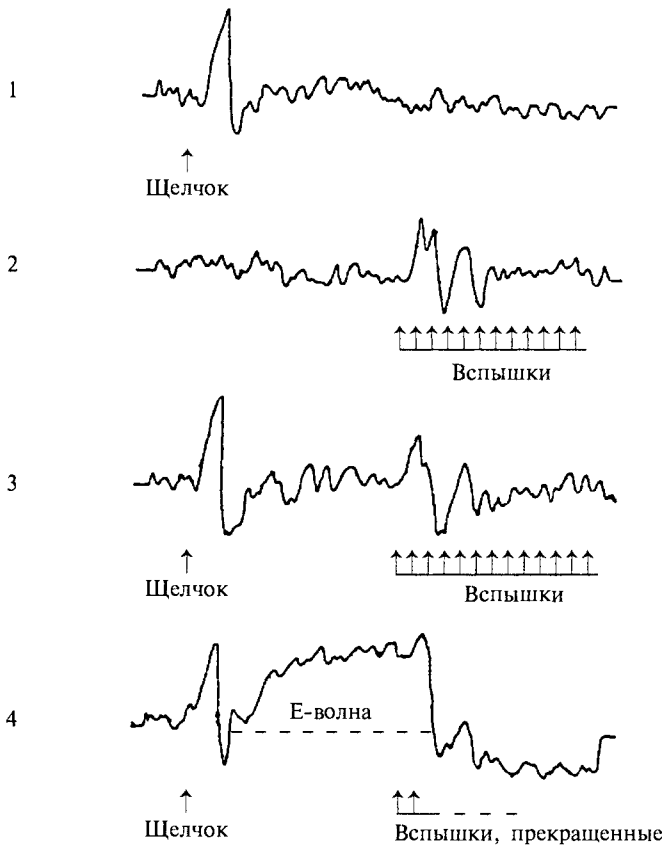


Рис. 52. Волна ожидания при отведении ЭЭГ от вертекса.

1 и 2 — реакции на изолированное действие щелчка и вспышек света; 3 — на комбинированное действие обоих стимулов, следующих один за другим; 4 — E-волна (ожидания), когда испытуемый должен был нажимать на кнопку при появлении вспышек света и тем самым их прерывать. Интервал между щелчком (предупреждающим стимулом) и вспышками (императивным стимулом) фиксирован. Видна медленная негативность (отклонение вверх), предшествующая появлению императивного стимула (по Г. Уолтеру, 1966).

видов движения управление может осуществляться одновременно двумя механизмами при разном их соотношении для движений, различающихся сложностью и уровнем организации

Существуют два типа *командных нейронов*. Одни из них лишь запускают ту или другую двигательную программу, но не участвуют в ее дальнейшем осуществлении. Это *нейроны-триггеры*. Приме-

ром такого нейрона является маутнеровская клетка рыбы. Командные нейроны другого типа получили название *воротных нейронов*. Они поддерживают или видоизменяют двигательные программы, лишь будучи постоянно возбужденными. Такие нейроны обычно управляют позными или ритмическими движениями. В качестве примера можно привести нейрон генератора локомоторного ритма у таракана.

На принципиальную роль афферентации в регуляции движения и поведения в целом указывали Н.А. Бернштейн (1966) и П.К. Анохин (1968). Сенсорные раздражения не только могут запускать движение, но и выполнять корректирующую функцию. Обратная афферентация, сигнализирующая о результатах действия, сопоставляется с программой движений и служит уточнению координат цели и траектории движения.

Значение афферентных систем для контроля за мотонейронами спинного мозга впервые было показано английским физиологом Ч. Шеррингтоном. Он указал на существование сенсорных обратных связей, которые регулируют активность мотонейрона. Им введен термин *«проприоцепция»* для обозначения сенсорных входов, которые возбуждаются во время движения. Ч. Шеррингтон считал, что главная функция проприоцепторов — давать информацию о собственных движениях организма. Выделено два типа проприоцепторов: рецепторов растяжения, активирующихся при растяжении мышц, и рецепторов напряжения, чувствительных к силе сокращения мышц.

На основе опытов с условными рефлексам И.П. Павлов установил, что моторная кора получает сенсорные проекции от рецепторов мышечной и суставной чувствительности. В 1909 г. он ввел понятие *«двигательный анализатор»*, выполняющий функцию восприятия сигналов от тела. Позже это понятие было расширено: в него были включены сенсорные и ассоциативные зоны коры, которые проецируются на моторную кору. В результате моторная кора стала рассматриваться как центральный аппарат построения движения.

Принципиальная невозможность реализации особенно произвольного движения с помощью одних только эфферентных импульсов была показана Н.А. Бернштейном. Он писал, что «...двигательный эффект центрального импульса не может быть предreshen в центре, а решается целиком на периферии... решающую роль для осуществления управления движением должна играть афферентация» (1966. С. 214). Согласно Н.А. Бернштейну, изменения в мышце, возникающие при движении, возбуждают чувствительные окончания проприоцепторов, а эти проприоцептивные сиг-

налы, достигая моторных центров, вносят изменения в эффекторный поток, т.е. в физиологическое состояние мышцы. Таким образом, перед нами «...не рефлекторная дуга, а другая форма взаимоотношений между афферентным и эффекторным процессами, характерная для всех координационных процессов, — рефлекторное кольцо» (1966. С. 91). *Рефлекторное кольцо* представляет собой фундаментальную форму течения двигательного нервного процесса.

Значение афферентации для осуществления движения становится очевидным при некоторых неврологических нарушениях, получивших название «апраксий». Под ними понимают нарушения произвольных движений и действий, совершаемых с предметами. При *кинестетической апраксии* нарушается проприоцептивная кинестетическая афферентация. Патология возникает в задних отделах коркового ядра двигательного анализатора (в полях 1, 2 и частично 4). У такого больного движения становятся недифференцированными, плохо управляемыми, страдает письмо. При этом остается сохранной внешняя пространственная организация движения. Дефекты движения, возникающие из-за нарушений проприоцептивной афферентации, частично могут быть компенсированы за счет усиления зрительного контроля. При *пространственной апраксии* поражение захватывает теменно-затылочные отделы коры на границе полей 19 и 39, нарушается зрительно-пространственная афферентация движений. Больные не могут выполнять пространственно-ориентированных движений (застелить постель, одеться). Усиление зрительного контроля не улучшает выполнение произвольных движений и действий, совершаемых с предметами.

До недавнего времени мало что было известно о процессах формирования и построения новых моторных программ. Однако благодаря изучению нейронной активности коры больших полушарий и других структур мозга у высших животных, а также клиническим данным, полученным при наблюдении за человеком, сложилось мнение, что ведущая роль в построении новых моторных программ принадлежит лобным отделам коры больших полушарий (префронтальной коре). Поражение в префронтальной коре может привести вообще к распаду произвольной регуляции движений. Этот дефект особенно выражен, когда требуется менять программы движений. Передние отделы коры для построения новых моторных программ используют весь видовой и накопленный в течение жизни индивидуальный опыт. При этом, по-видимому, происходит выбор отдельных фрагментов из хранящихся в памяти программ (как для врожденных форм поведения, так и приобретенных двигательных автоматизмов) для их последующей интеграции в новую моторную программу.

Роль передних отделов коры больших полушарий в программировании движения руки обезьяны изучалась А.С. Батуевым. Им было обнаружено три группы нейронов, последовательно вовлекаемых в процесс осуществления условнорефлекторного двигательного навыка. Все три популяции нейронов были зарегистрированы в теменной и особенно в лобной коре.

Первая группа клеток реагировала только на условный сигнал и при этом по-разному на зажигание лампы слева и справа, т.е. эти нейроны реагировали на пространственные свойства условного раздражителя. Они были отнесены автором к сенсорным нейронам с пространственной селективностью. Вторая группа нейронов активировалась только в период отсрочки, обнаруживая селективность к условному сигналу слева и справа. Третья группа нейронов, обладавших также свойством пространственной селективности, отвечала лишь после открытия экрана, т.е. в пусковой период программы.

Исследователи предполагают, что *сенсорные нейроны* (первая группа) передают информацию второй группе нейронов, принадлежащей кратковременной памяти, которые возбуждаются в течение всего периода отсрочки, сохраняя тем самым полученную информацию. Третья группа нейронов — *нейроны моторных программ*, вероятно, получают информацию от *нейронов памяти* и запускают хорошо отработанную двигательную реакцию нажатия на правый или левый рычаг. Таким образом, нейроны передних отделов коры мозга принимают непосредственное участие в построении сложного двигательного акта, отвечающего требованиям пространственно-временных характеристик среды. А.С. Батуев говорит о *последовательном эстафетном вовлечении различных популяций клеток в процесс программирования нового двигательного акта* (Батуев А.С., 1991).

Программирующая функция префронтальной коры исследовалась также П. Гольдман-Ракич и ее коллегами на модели выработки отставленного инструментального глазо-двигательного рефлекса у обезьяны. В этих опытах, так же как и в опытах С.А. Батуева, процедура отставленного ответа позволяла оценивать способность животного реагировать на те или иные ситуации, опираясь на представления о внешней среде, сохраняющиеся в рабочей памяти.

П. Гольдман-Ракич и ее коллеги рассматривают префронтальную кору как посредника между памятью и действием. В разных ее участках в режиме рабочей памяти кодируется информация о местоположении объектов, их признаках (цвете, размере, форме), а у людей — семантические и математические знания. Исследователи полагают, что префронтальная кора извлекает информацию из

долговременной памяти, гиппокамп же осуществляет консолидацию новых ассоциаций, которые так нужны для корректировки поведения с учетом недавно произошедших событий (см. раздел «Рабочая память»).

Существует и другое объяснение взаимосвязи обеих структур. Гиппокамп, так же как и префронтальная кора, причастен, к извлечению информации из долговременной памяти, которая ему необходима для сопоставления с текущими стимулами, чтобы вынести вердикт о новизне или его тождестве с прогнозом.

Сейчас уже многое известно о функциях моторной коры. Ее рассматривают как центральную структуру, управляющую самыми тонкими и точными произвольными движениями, посылающую свои сигналы к мотонейронам спинного мозга (так называемая пирамидная система). Именно в моторной коре строится конечный и конкретный вариант моторного управления движением. Моторная кора использует оба принципа управления: контроль через петли обратной сенсорной связи и через механизм программирования. Это достигается тем, что к ней сходятся сигналы от мышечной активности, от сенсомоторной, зрительной и других отделов коры, которые и используются для моторного контроля и коррекции движения.

Моторная кора включает первичную и дополнительную моторные области (ДМО), характеризующиеся соматотопической организацией с элементами множественного представительства периферии в этих отделах моторной коры. Первичная моторная кора расположена вдоль центральной борозды преимущественно в прецентральной извилине. В 5-м слое первичной моторной коры находятся гигантские клетки Беца, аксоны которых входят в состав пирамидного тракта, образующего эфферентные пути от моторной коры к мотонейронам спинного мозга. ДМО расположена в глубине межполушарной щели, примыкая к первичной моторной коре.

Клетки первичной моторной коры образуют колонки, которые возбуждают и тормозят группу функционально близких мотонейронов. Двигательная колонка представляет собой объединение нейронов, регулирующих работу нескольких мышц, действующих на сустав. При раздражении через микроэлектрод различных колонок возникают разнообразные движения в определенном суставе. Таким образом, в разных колонках представлены не отдельные мышцы, а разные движения. Это объясняет результаты А. Георгопулоса (Georgopoulos A.) из университета Дж. Гопкинса, который нашел в моторной коре (в прецентральной извилине) обезьяны нейроны, кодирующие движения руки. Он вычислял векторы дви-

жений на основе суммирования частоты импульсации многих нейронов, возбуждающихся перед движением. По его данным, вектор движения определяется результатом активности не более чем 100 нейронов. Он формируется за несколько миллисекунд до сокращения соответствующих мышц, приводящих руку в движение.

Премоторная кора (дорзальная и вентральная области) содержит представительство каждой ноги и руки, образуя прямые связи с мотонейронами спинного мозга. Дорзальная премоторная кора, кроме того, имеет раздельное представительство дистальной и проксимальной части руки. Разряды нейронов дорзолатеральной префронтальной и дорзальной премоторной коры тесно коррелируют со зрительно управляемыми движениями, характеризуясь селективностью в отношении направлений движений конечностей.

Возникает вопрос: что именно отражает разряд нейронов в премоторной и префронтальной коре? Чтобы ответить на него, Г. Пеллегрини и С. Вайс (Pellegrino G., Wise S.) провели две серии опытов. В одной серии обезьяна двигала рычаг в направлении к цели, в другой — появление стимула в разных точках пространства служило сигналом к движению всегда в одном направлении. Стимул мог появляться в одной из 8 позиций при строгой фиксации взора на центр экрана. Оказалось, что премоторные нейроны разряжались избирательно по отношению к целевому движению, а не к самому движению как таковому. В отличие от них нейроны префронтальной коры отвечали избирательно на цель независимо от типа движения.

Важную функцию в управлении движением выполняет мозжечок. Он обеспечивает сохранение равновесия, поддержание позы, регуляцию и перераспределение мышечного тонуса, тонкую координацию движений. Нейроны моторной коры находятся под контролирующим влиянием мозжечка. В опытах с регистрацией нейронной активности у обезьян показано, что при выполнении ими заученного движения активность нейронов зубчатого ядра мозжечка на 10 мс опережает изменение активности нейрона в моторной коре, которое предшествует появлению мышечного движения. Влияние сигналов, поступающих из мозжечка, на активность нейронов моторной коры у обезьян также установлено в опытах с временным понижением температуры мозжечка. Во время его охлаждения импульсация нейронов моторной коры и соответствующее выученное движение запаздывали или вообще были невозможны.

Многие авторы отождествляют мозжечок с мощным процессором, в котором перерабатывается огромная информация. Полагают, что он обеспечивает временную избирательную настройку при выполнении любого двигательного акта, точное выполнение дви-

жения во времени. Поражение мозжечка ведет к дисметрии — плохому выполнению точных движений.

Кроме сигналов от мозжечка, в моторную кору поступают сигналы от базальных ганглиев — структуры, которая ответственна за хранение как двигательных программ врожденного поведения (пищевого, питьевого и др.), так и приобретенных навыков. Показано, что клетки базальных ганглиев, так же как и мозжечка, разряжаются задолго до движений, совершаемых животными в ответ на сигнал. По данным Н.Ф. Суворова (1980), разряды нейронов хвостатого ядра кошки на 50–150 мс опережают ЭМГ-компонент хватательного движения лапы, направленного на пищу, т.е. возникающего как натуральный пищевой рефлекс. В хвостатом ядре были найдены также нейроны, у которых возбуждение опережало условную двигательную пищевую и оборонительную реакции. Эти реакции у нейронов появлялись с выработкой условного рефлекса и исчезали с его угасанием. Нейроны с реакциями опережающими двигательные оборонительные и пищевые условные рефлексы, локализованы в различных частях хвостатого ядра.

Г. Могенсон и его коллеги (Mogenson G.L., Jones D.L., Jim C.J., 1980), рассматривая механизм локомоции и оральных двигательных актов, связанных с глотанием, поеданием пищи и питьем, в качестве ключевых структур мозга выделяют хвостатое ядро и прилегающее ядро стриатума (часть базальных ганглиев). Функция ХЯ — обеспечение произвольных действий в составе навыка. Прилегающее ядро (*n. accumbens*) имеет отношение к врожденному поведению. Инъекция ДА в прилегающее ядро вызывает у крыс локомоторные реакции в открытом поле. Электрическая стимуляция этого ядра вызывает жевательные и глотательные реакции. Прилегающее ядро находится под контролем вентрально-теgmentальной области (ВТО), которая получает ДА-ергические проекции от ствола мозга. Электрическим раздражением ВТО можно вызвать поведение атаки — нападения. ВТО является связующим звеном между лимбической системой и *n. accumbens*. Последнее имеет выход на бледный шар (рис. 53). Активация ВТО вызывает эффект «торможения торможения» (тормозных интернейронов), что обеспечивает ДА-ергическое возбуждение нейронов *n. accumbens*. Предполагают, что сигналы из ВТО к прилегающему ядру инициируют различные виды целенаправленного поведения (оборонительное, пищевое, питьевое).

Сходный механизм действует и в системе черная субстанция — ХЯ. Черная субстанция относительно ХЯ выполняет функцию, аналогичную ВТО для прилегающего ядра. Однако стимулами, запускающими эту цепь реакций, являются сигналы не из лимби-



Рис. 53. Схема связей хвостатого ядра и прилегающего ядра — двух ключевых структур базальных ганглиев с корой и со структурами, распространяющими доплергические влияния. Ассоциативная кора больших полушарий и лимбическая система инициируют программы моторных актов через базальные ганглии. ВТО — вентрально-тегментальная область.

ческой системы, а из ассоциативной коры, и прежде всего из префронтальной, которая имеет прямую проекцию на ХЯ. Через бледный шар ХЯ и прилегающее ядро запускают исполнение поведенческого акта, управляя моторными системами нижнего ствола мозга. Параллельно сигналы через таламус посылаются в моторную кору, которая включает контролирующий механизм, влияющий на выполнение действия.

Таким образом, моторная кора управляет движением, используя информацию, поступающую как по сенсорным путям от других отделов коры, так и от генерируемых в ЦНС моторных программ, которые актуализируются в базальных ганглиях и мозжечке и доходят до моторной коры через таламус и префронтальную кору.

Согласно гипотезе, высказанной П. Робертсом, актуализация моторных программ происходит вследствие активации командных нейронов. Сами командные нейроны могут контролироваться и затормаживаться сверху. Снятие торможения с командных нейронов повышает их возбудимость и тем самым высвобождает

«предпрограммированные» цепи для той деятельности, для которой они предназначены.

По-видимому, существует общий биохимический механизм актуализации моторных программ в результате роста активности ДА- и НА-ергических систем в мозге. Эти системы обладают свойством тормозить тормозные интернейроны и тем самым растормаживать нейронные сети.

Имеются данные о наличии в стриатуме ГАМК-ергических тормозных интернейронов, которые тонически тормозят запрограммированные нейронные цепи, управляющие позой и движениями, а сами тормозятся ДА-ергическими нейронами из черной субстанции. Показано, что НА-волокна проецируются в мозжечок, их активация также ведет к торможению тормозных интернейронов.

Сейчас многие исследователи разделяют точку зрения, согласно которой ДА- и НА-ергические пути участвуют в подавлении активности тормозных интернейронов в структурах, вносящих вклад в инициацию и двигательный контроль поведения. Таким образом, в базальных ганглиях, мозжечке уже заложен механизм, который может актуализировать хранящиеся в них двигательные программы. Однако для приведения в действие всего механизма, необходимо, чтобы в эти структуры поступил сигнал, который послужил бы начальным толчком процесса.

8.3. МЕХАНИЗМ ИНИЦИАЦИИ ДВИГАТЕЛЬНОГО АКТА

Изучение процессов, определяющих выполнение моторных программ, привело к представлению о двух системах инициации движения. Одна из них — это лимбическая система мозга, по терминологии Ю. Конорского, «эмоциональный мозг». С помощью этой системы осуществляется «трансляция мотивации в действие», т.е. в действия, которые связаны с утолением голода, устранением страха и удовлетворением других биологических потребностей. По данным Г. Могенсона (Mogenson G. et al., 1980), эта трансляция достигается за счет особого пути передачи сигналов от лимбических структур к базальным ганглиям. При этом важным звеном, связывающим лимбическую систему с моторной, является прилегающее ядро (п.ассумбентс). Его возбуждение сигналами из лимбической системы, по-видимому, через механизм активации ДА-ергических путей ведет к актуализации врожденных поведенческих программ.

С появлением ассоциативной коры у высших животных увеличивается роль когнитивных процессов. Появляется вторая система инициации движения — «когнитивный мозг» (Конорский Ю., 1970).

Он обеспечивает запуск различных специфических движений в соответствии с инструкцией, установкой на ответ, прошлым опытом и обучением. Приход сигнала от ассоциативной коры в неостриатум базальных ганглиев, который имеет обширные сенсорные проекции, растормаживает его командные нейроны и тем самым актуализирует двигательные программы, главным образом двигательные автоматизмы, выученные движения. Эти программы через таламус также достигают моторной коры. Таков путь, через который «когнитивные команды» инициируют программы движений, сохраняемые в ЦНС. Прилегающее и хвостатое ядра фильтруют сигналы соответственно от лимбической системы («эмоционального мозга») и от церебральной коры («когнитивного мозга»). Хотя в процессе филогенетического развития роль «когнитивного мозга» в инициации двигательных ответов возрастает, «эмоциональный мозг» и «когнитивный мозг» обычно действуют совместно.

По Г. Могенсону, все процессы управления движением можно представить тремя блоками: *блоком инициации движения*, включающим лимбическую систему с прилегающим ядром (n. accumbens) и ассоциативную кору; *блоком программирования движения*, включающим мозжечок, базальные ганглии, моторную кору, таламус как посредника между ними, а также спинальные и стволовые генераторы; *исполнительным блоком*, охватывающим мотонейроны и двигательные единицы. Следует иметь в виду, что управление движением включает наряду с командами по прямым связям обширную проприоцептивную и экстероцептивную информацию по обратным связям.

«Эмоциональный мозг» (лимбическая система) действует через n. accumbens и далее через другие структуры базальных ганглиев. «Когнитивный мозг» (ассоциативная кора) оказывает влияние на хвостатое ядро базальных ганглиев и параллельно на мозжечок. Моторная кора получает сигналы от мозжечка и базальных ганглиев через таламус.

Подобная схема объясняет не только инициацию произвольных движений, врожденных форм двигательного поведения и автоматизмов, но и произвольных движений. Рефлексы и произвольные движения не противоречат друг другу. Произвольные движения также подчиняются рефлекторному принципу. Это особенно очевидно в случае инструментальных реакций, которые являются простейшей формой произвольных движений.

Что же отличает произвольное движение от произвольного? По определению шведского нейрофизиолога Р. Гранита (Granit R.), которое он приводит в своей книге «Целенаправленный мозг», произвольным в произвольном движении является его цель. Цели

произвольных движений могут быть бесконечно разнообразными. В.С. Гурфинкель также определяет произвольное движение в связи с его целью. Рассматривая профессиональные движения стрелков-спортсменов, например прицеливание, он отмечает, что особенностью хорошо управляемого движения у стрелка является точное удержание цели. Пистолет неподвижен, тогда как многие части тела двигаются, т.е. положение руки стрелка в пространстве стабилизируется всякого рода рефлекторными механизмами: вестибулоокулярной системой, вестибулоспинальной системой и др.

Произвольные движения человека — это сознательно регулируемые движения. У человека они тесно связаны с речью. Роль речевого опосредования в превращении произвольных импульсивных движений у детей в произвольные и сознательно управляемые изучали А.Р. Лурия и его сотрудники. Они установили, что активация детской речи — предварительное планирование в речевой форме предпринимаемых действий — ведет ребенка к овладению своим поведением, тогда как задержка в речевом развитии приводит к снижению уровня произвольной или волевой регуляции двигательного поведения ребенка. Произвольные движения, вызываемые инструкцией или внутренним побуждением человека, опосредованы внутренней речью, претворяющей замысел (цель) во внутренний план действий.

Ведущая роль в процессе управления движением принадлежит префронтальной коре. Выполняемая ею актуализация следов памяти позволяет префронтальной коре корректировать внутреннюю модель внешнего мира в соответствии с оперативно поступающей сенсорной информацией, в том числе от выполняемого движения (Гольдман-Ракич П.С., 1992). С функцией префронтальной коры связывают способность мысленно проектировать будущую траекторию движущейся цели. У макак резусов с повреждением соответствующих участков в дорзальной части префронтальной коры, где расположены глазодвигательные центры, возникают расстройства мысленной экстраполяции траектории движения.

Таким образом, управление и контроль за движением — достаточно сложный процесс. Он включает обработку информации, получаемой через прямые и обратные связи между префронтальной корой, моторной корой, таламусом, мозжечком, базальными ганглиями, а также стволом мозга и спинным мозгом. Важная роль принадлежит проприоцептивной и экстероцептивной афферентации. Двигательная система организована по иерархическому принципу с постепенным увеличением сложности сенсомоторной интеграции. На каждом ее уровне имеется своя «ведущая афферентация» и собственный тип регулируемых движений.

8.4. ВЕКТОРНАЯ МОДЕЛЬ УПРАВЛЕНИЯ ДВИГАТЕЛЬНЫМИ И ВЕГЕТАТИВНЫМИ РЕАКЦИЯМИ

Согласно представлению о векторном кодировании информации в нейронных сетях реализацию двигательного акта или его фрагмента можно описать следующим образом, обратившись к концептуальной рефлекторной дуге Е.Н. Соколова. Исполнительная ее часть представлена командным нейроном или полем командных нейронов. Возбуждение командного нейрона воздействует на ансамбль премоторных нейронов и порождает в них управляющий вектор возбуждения, которому соответствует определенный паттерн возбужденных мотонейронов, определяющий внешнюю реакцию. Поле командных нейронов обеспечивает сложный набор запрограммированных реакций. Это достигается тем, что каждый из командных нейронов поочередно может воздействовать на ансамбль премоторных нейронов, создавая в них специфические управляющие векторы возбуждения, которые и определяют разные внешние реакции. Все разнообразие реакций, таким образом, можно представить в пространстве, размерность которого определяется числом премоторных нейронов, возбуждение последних образуют управляющие векторы.

Структура концептуальной рефлекторной дуги включает блок рецепторов, выделяющих определенную категорию входных сигналов. Второй блок — детекторы, трансформирующие сигналы рецепторов в форму, эффективную для селективного возбуждения детекторов, образующих карту отображения сигналов. Все нейроны-детекторы проецируются на командные нейроны параллельно. Имеется блок модулирующих нейронов, которые характеризуются тем, что они не включены непосредственно в цепочку передачи информации от рецепторов на входе к эффекторам на выходе. Образуя «синапсы на синапсах», они модулируют прохождение информации. Модулирующие нейроны можно разделить на локальные, оперирующие в пределах рефлекторной дуги одного рефлекса, и генерализованные, охватывающие своим влиянием ряд рефлекторных дуг и тем самым определяющие общий уровень функционального состояния. Локальные модулирующие нейроны, усиливая или ослабляя синаптические входы на командных нейронах, перераспределяют приоритеты реакций, за которые эти командные нейроны ответственны. Модулирующие нейроны действуют через гиппокамп, куда на нейроны «новизны» и «тождества» проецируются детекторные карты.

Командные нейроны получают от карт детекторов и, возможно, от ансамбля преддетекторов общий для всех вектор возбужде-

ния через непластичные и пластичные синапсы. Возбуждение командного нейрона через непластичный вход вызывает его врожденную, безусловную реакцию. Пластичные входы могут стать эффективными в отношении командного нейрона и вызывать соответствующую реакцию только после обучения. Процесс обучения реализуется избирательно только в том командном нейроне, непластичный вход которого активизируется подкреплением. Результатом обучения является формирование вектора связи — повышенной проводимости в определенной группе пластичных синапсов на командном нейроне. Пластичный синапс изменяется по принципу Хебба. Его проводимость растет пропорционально силе его возбуждения, вызываемого условным стимулом, если вслед за ним через непластичный вход на командный нейрон поступает возбуждение, являющееся подкреплением.

Реакция командного нейрона определяется скалярным произведением вектора возбуждения и вектора синаптических связей. Когда вектор синаптических связей в результате обучения совпадает с вектором возбуждения по направлению, скалярное произведение достигает максимума и командный нейрон становится селективно настроенным на условный сигнал. Дифференцировочные раздражители вызывают векторы возбуждения, отличающиеся от того, который порождает условный раздражитель. Чем больше это различие, тем меньше вероятность вызова возбуждения командного нейрона.

Для выполнения *произвольной двигательной реакции* требуется участие нейронов памяти. На командных нейронах сходятся пути не только от детекторных сетей, но и от нейронов памяти.

Все перечисленные блоки рефлекторной концептуальной дуги образуют первую сигнальную систему. Для человека характерен блок «сигнала сигналов» — вторая сигнальная система, которая представлена специальными нейронами, реализующими символическую функцию, когда сигнал-символ выступает заместителем группы событий, представленных на нейронах памяти. Сигнал из семантической памяти, согласно инструкции, задаче, также способен инициировать вход к командному нейрону и вызывать соответствующую реакцию.

Векторный принцип управления обнаруживается и в вегетативных реакциях. Первое описание сердечного ритма (СР) в векторных понятиях принадлежит группе исследователей из Университета штата Огайо — И. Кациоппо и его коллегам (Cacioppo I.T.).

Основываясь на результатах изучения СР у крыс с избирательной блокадой симпатической и парасимпатической ветвей автономной нервной системы, они представили период сердеч-

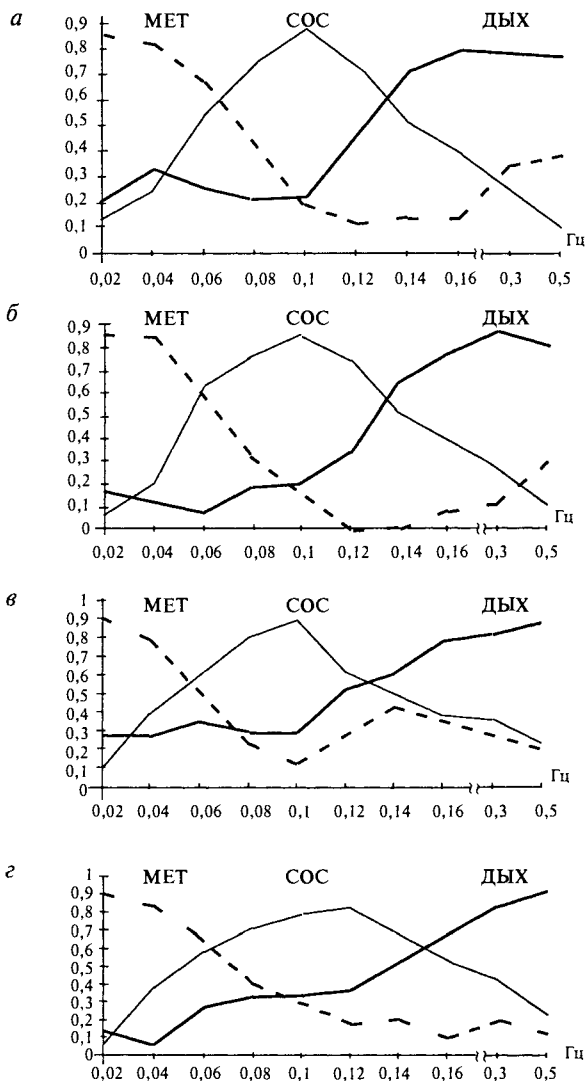


Рис. 54. Факторные нагрузки четырех векторных пространств сердечного ритма.

а — студенты (90 человек); *б* — школьники (60 человек); *в* — беременные женщины (135 человек); *г* — их плоды. О сходстве пространств сердечного ритма свидетельствуют их трехмерная структура и идентичная интерпретация факторов: МЕТ, СОС, ДЫХ (метаболический, сосудистый и дыхательный модуляторы СР). По ординате — факторные нагрузки, по абсциссе — частотные полосы спектра мощности РГ сердца.

ных сокращений как функцию двух независимых переменных: возбуждений симпатической и парасимпатической систем. Последние образуют двухкомпонентные векторы возбуждения, воздействующие на пейсмейкер СР. Таким образом, все реакции пейсмейкера СР, согласно данной модели, представлены в двухмерном пространстве. Векторная модель СР дальнейшего развития получила в работах, в которых исследовалась римическая модуляция пейсмейкера СР. Согласно данным ряда исследователей, применявших метод частотного анализа для обработки ритмограммы сердца (последовательности RR-интервалов), период разряда пейсмейкера сердца находится под модулирующим контролем по крайней мере трех ритмически работающих осцилляторов. В спектре ритмограммы сердца обычно выделяют три зоны частотной модуляции периода сердечного цикла: метаболическую, сосудистую и дыхательную. Метаболическую (в полосе частот до 0,05 Гц) модуляцию связывают с гуморальными и температурными влияниями; сосудистая модулирующая система представлена в спектре на частоте около 0,1 Гц (волны Траубе — Геринга — Мейера). Дыхательная аритмия проявляется в полосе частот 0,11–0,5 Гц.

С позиции векторного принципа кодирования информации частотный спектр варибельности СР выражает влияние нескольких независимо работающих ритмических модуляторов. Поэтому каждый спектр ритмограммы может быть представлен в пространстве, размерность которого определяется числом независимо работающих систем, ритмически управляющих работой пейсмейкера сердца.

Применение факторного анализа (метода главных компонент) к большим массивам спектров ритмограммы сердца выявило трехмерность полученных пространств СР. Их первые три фактора в совокупности описывают высокий процент дисперсии спектров (порядка 75–83%). Оси векторных пространств интерпретируются как *метаболический*, *сосудистый* и *дыхательный осцилляторы*, модулирующие период разрядов пейсмейкера сердца.

Существует большое сходство *трехмерных пространств сердечного ритма*, полученных для разных возрастных групп: студентов (90 человек), школьников (60 человек), беременных женщин и их плодов (135 пар обследованных) (рис. 54).

В таком трехмерном пространстве каждый частотный спектр варибельности СР представлен точкой, локализованной в определенном месте пространства. Изменению частотного спектра соответствует траектория движения точки в пространстве.

С помощью векторного пространства СР выделено два типа состояний, наиболее часто встречающихся во время когнитивной деятельности. Их различает противоположное направление смеще-

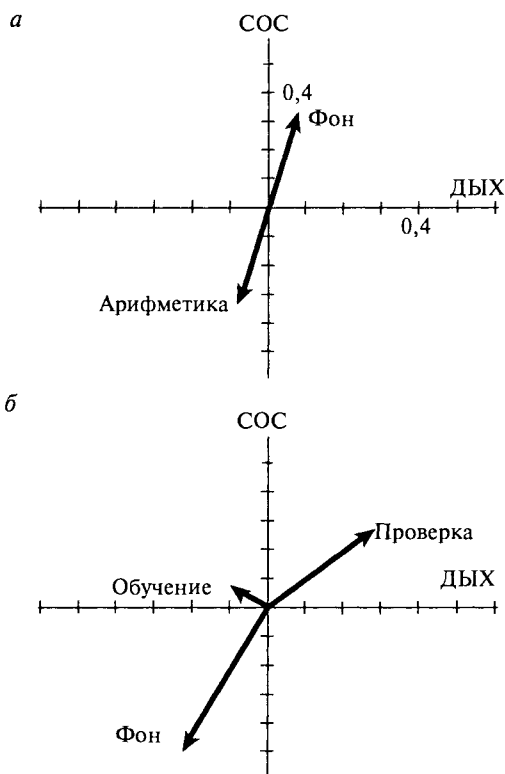


Рис. 55. Два типа реакций СР, определяемых особенностями информационной нагрузки, в вегетативном пространстве на плоскости сосуди-дыхательной модуляции представлены смещением спектра в противоположных направлениях.

СОС, ДЫХ — сосудистый и дыхательный модуляторы СР; *а* — арифметические операции перемножения в быстром темпе вызывают редукцию мощности сосудистых и дыхательных модуляций RR-интервала, рост ЧСС и ИН; *б* — процесс заучивания искусственных названий цветковых стимулов, а также последующая проверка заученных ассоциаций вызывают противоположный тип реакции: рост мощности сосудистой и дыхательной модуляций при снижении ЧСС и ИН (по Н.Н. Даниловой, 1995).

ния вектора СР в пространстве под влиянием информационной нагрузки. Один тип реакции СР связан со стрессом, возникающим при перемножении двузначных чисел в скоростном темпе. Он представлен редукцией мощности дыхательной и сосудистой модуляций, ростом ЧСС и увеличением тревожности (по тесту Спильберга), что указывает на появление оборонительных реакций. Вто-

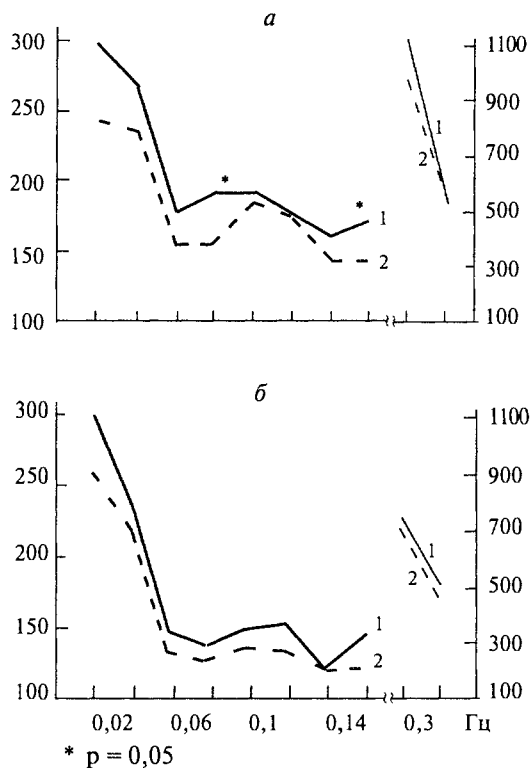


Рис. 56. Групповые спектры мощности ритмограмм сердца у лиц с низкой (1) и высокой (2) личностной тревожностью в фоне (а) и во время арифметических операций (б). На ординате — спектральная мощность частного диапазона: слева — для 0,005 и 0,16 Гц, справа — для 0,3–0,5 Гц; на абсциссе — значения 10 частотных полос от 0,005 до 0,5 Гц. Видна большая дыхательная и сосудистая модуляция СР у низкотревожных испытуемых. В фоне различие особенно заметно. p — уровень значимости различий. (по Н.Н. Даниловой и др., 1995).

рой тип реакции СР характеризуется противоположными изменениями: усилением дыхательной и сосудистой модуляций и снижением ЧСС (рис. 55).

На субъективном уровне второму типу реакции соответствует снижение тревожности, и ее рассматривают как выражение ориентировочной реакции в составе когнитивной деятельности (Данилова Н.Н., 1995). Сердечный компонент ориентировочной реакции положительно коррелирует с эффективностью когнитивной деятельности. Лица с мощной дыхательной и сосудистой

модуляциями быстрее и лучше обучаются. Сильная дыхательная аритмия у новорожденного — хороший прогностический признак его нормального будущего развития и выживания после неблагоприятной беременности (Richards J.E., 1988; Porges S.W., 1991).

Высоко- и низкотревожные субъекты радикально отличаются частотными спектрами вариабельности СР. У лиц с низкой личностной тревожностью, измеряемой по тесту Спильбергера, по сравнению с высокотревожными статистически значимо увеличена мощность модуляции СР за счет дыхательного и сосудистого ритмических модуляторов (рис. 56), что указывает на преобладание у них ориентировочных реакций.

Таким образом, управление двигательными и вегетативными реакциями осуществляется комбинациями возбуждений, генерируемыми командными нейронами, которые действуют независимо друг от друга, хотя, по-видимому, некоторые стандартные паттерны их возбуждений появляются более часто, чем другие. Например, совместную активацию дыхательного и сосудистого модуляторов СР можно видеть во время ориентировочного рефлекса и их инактивацию в составе оборонительного рефлекса.

Глава 9

МЫШЛЕНИЕ И РЕЧЬ

9.1. ВТОРАЯ СИГНАЛЬНАЯ СИСТЕМА

Поведение животных и человека настолько сильно отличается, что у человека, по-видимому, должны существовать дополнительные нейрофизиологические механизмы, которые и определяют особенности его поведения.

Для различения высшей нервной деятельности животных и человека И.П. Павлов ввел понятия первой и второй сигнальных систем, выражающих различные способы психического отражения действительности.

Единственная сигнальная система у животных и первая у человека обеспечивают отражение действительности в виде непосредственных чувственных образов. Это «то, что мы имеем в себе как впечатление, ощущение и представление от окружающей внешней среды, как общеприродной, так и нашей социальной, исключая слово, слышимое и видимое» (Павлов И.П. Полн. собр. соч. М., 1951. Т. 3. Кн. 2. С. 345).

Специфические особенности высшей нервной деятельности человека представлены второй сигнальной системой, которая возникла в результате развития речи как средства общения между людьми в процессе труда. «Слово сделало нас людьми», — писал И.П. Павлов. Развитие речи привело к появлению языка как новой системы отображения мира. Вторая сигнальная система представляет новый принцип сигнализации. Она сделала возможным отвлечение и обобщение огромного количества сигналов первой сигнальной системы. Вторая сигнальная система оперирует знаковыми образованиями («сигналами сигналов») и отражает действительность в обобщенном и символическом виде. Центральное место во второй сигнальной системе занимает речевая деятельность, или речемыслительные процессы (Веккер Л.М., 1974).

Слово, обозначающее предмет, не является результатом простой ассоциации по типу «слово — предмет». Связи слова с предметом качественно отличаются от первосигнальных связей. Слово, хотя и является реальным физическим раздражителем (слуховым, зрительным, кинестетическим), принципиально отличается от них тем, что в нем отражаются не конкретные, а наиболее существенные свойства предметов и явлений. Поэтому оно и обеспечивает возможность обобщенного и отвлеченного отражения действительности. Эта функция слова со всей очевидностью обнаруживает себя при исследовании глухонемой. А.Р. Лурия считает, что глухонемой, который не обучен речи, неспособен абстрагировать качество или действие от реального предмета. Он не может формировать отвлеченные понятия и систематизировать явления внешнего мира по отвлеченным признакам.

Вторая сигнальная система охватывает все виды символизации. Она использует не только речевые знаки, но и самые различные средства, включая музыкальные звуки, рисунки, математические символы, художественные образы, а также производные от речи и тесно с ней связанные реакции человека, например мимико-жестикационные и эмоциональные голосовые реакции, обобщенные образы, возникающие на основе абстрактных понятий, и т.п.

9.2. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ПЕРВОЙ И ВТОРОЙ СИГНАЛЬНЫХ СИСТЕМ

Взаимодействие двух сигнальных систем выражается в явлении *элективной (избирательной) иррадиации нервных процессов* между двумя системами. Оно обусловлено наличием связей между структурами, воспринимающими стимулы и обозначающими их словами. Элективная иррадиация процесса возбуждения из первой сиг-

нальной системы во вторую впервые была получена О.П. Капустник в лаборатории И.П. Павлова в 1927 г. У детей при пищевом подкреплении вырабатывали условный двигательный рефлекс на звонок. Затем условный раздражитель заменяли словами. Оказалось, что произнесение слов «звонок», «звонит», а также показ карточки со словом «звонок» вызывали у ребенка условную двигательную реакцию, выработанную на реальный звонок. Элективная иррадиация возбуждения была отмечена и после выработки условного сосудистого рефлекса на оборонительном подкреплении. Замена звонка — условного раздражителя — на фразу «даю звонок» вызывала такую же сосудистую оборонительную реакцию (сужение сосудов руки и головы), как и сам звонок. Замена на другие слова была неэффективной. У детей переход возбуждения из первой сигнальной системы во вторую выражен лучше, чем у взрослых. По вегетативным реакциям ее выявить легче, чем по двигательным. Избирательная иррадиация возбуждения происходит и в обратном направлении: из второй сигнальной системы в первую.

Между двумя сигнальными системами существует также иррадиация торможения. Выработка дифференцировки к первосигнальному стимулу может быть воспроизведена и при замене дифференцировочного раздражителя его словесным обозначением. Обычно элективная иррадиация между двумя сигнальными системами — это кратковременное явление, наблюдаемое после выработки условного рефлекса.

А.Г. Иванов-Смоленский, ученик И.П. Павлова, исследовал индивидуальные различия в зависимости от особенностей передачи процессов возбуждения и торможения из одной сигнальной системы в другую. По этому параметру им выделено четыре типа взаимоотношений первой и второй сигнальных систем. Первый тип характеризуется легкостью передачи нервных процессов из первой во вторую, и наоборот; второй тип отличает затрудненная передача в обоих направлениях; для третьего типа характерна затрудненность передачи процессов только из первой во вторую; у четвертого типа затруднения передачи возникают при переходе из второй сигнальной системы в первую.

Избирательную иррадиацию возбуждения и торможения можно наблюдать и в пределах одной сигнальной системы. В первой сигнальной системе она проявляется *генерализацией условного рефлекса*, когда стимулы, похожие на условный, с места, без обучения начинают вызывать условный рефлекс. Во второй сигнальной системе это явление выражается в селективном возбуждении системы связей между семантически близкими словами.

Удобным объектом для изучения семантических связей является выработка условного оборонительного рефлекса при подкреплении словесного раздражителя болевым. Регистрация сосудистых реакций головы и руки позволяет отдифференцировать оборонительный рефлекс от ориентировочного. После формирования условного оборонительного рефлекса предъявление разных слов вместо условного показывает, что центр безусловного оборонительного рефлекса образует не одну, а множество связей с целым набором близких по смыслу слов. Вклад каждого слова в оборонительную реакцию тем больше, чем ближе оно по смыслу слову, использованному в качестве условного стимула. Слова, близкие условному стимулу, образуют *ядро смысловых связей* и вызывают оборонительную реакцию (сужение сосудов головы и руки). Слова, отличные по смыслу, но все же лежащие на границе семантической близости к условному, вызывают стойкий ориентировочный рефлекс (сужение сосудов руки и расширение их на голове).

Семантические связи могут быть изучены также с помощью ориентировочного рефлекса. Словесный раздражитель включает два компонента: сенсорный (акустический, зрительный) и смысловой, или семантический, через который он связан со словами, близкими ему по значению. Сначала угашают ориентировочный рефлекс как на сенсорный, так и на смысловой компонент, предъявляя слова, входящие в одну смысловую группу (например, названия деревьев или минералов), но отличающиеся друг от друга по акустическим характеристикам. После такой процедуры предъявляют слово, близкое по звучанию к ранее угашенному, но сильно отличающееся от него по смыслу (т.е. из другой семантической группы). Появление ориентировочной реакции на это слово указывает, что оно относится к другой семантической группе. Тот набор словесных стимулов, на который распространился эффект угашения, представляет единую семантическую структуру. Как показали исследования, отключение словесных стимулов от ориентировочной реакции осуществляется группами в соответствии с теми связями, которыми они объединены у данного человека. Сходным образом, т.е. группами, происходит и подключение словесных раздражителей к реакциям.

Если к словесным раздражителям применить процедуру выработки дифференцировки, то можно добиться сужения семантического поля. Подкрепляя током одно слово и не подкрепляя другие, близкие ему слова, можно проследить, как часть условных оборонительных реакций будет вытесняться ориентировочными. Кольцо ориентировочных реакций как бы сжимает центр семантического поля.

Связь двух сигнальных систем, которую можно обозначить как «словесный раздражитель — непосредственная реакция», имеет самое широкое распространение. Все случаи управления поведением, движением с помощью слова относятся к этому типу связи. Речевая регуляция осуществляется не только с помощью внешней, но и через внутреннюю речь. Другая важная форма взаимоотношений двух сигнальных систем может быть обозначена как «непосредственный раздражитель — словесная реакция», она составляет основу функции называния. Словесные реакции на непосредственные раздражители в рамках теории концептуальной рефлекторной дуги Е.Н. Соколова могут быть представлены как реакции командных нейронов, имеющих связи со всеми нейронами-детекторами. Командные нейроны, ответственные за речевые реакции, обладают потенциально обширными рецептивными полями. Связи этих нейронов с детекторами пластичны, и их конкретный вид зависит от формирования речи в онтогенезе.

Основываясь на данных об изоморфизме цветовых перцептивных, мнемических и семантических пространств, Е.Н. Соколов предлагает следующую модель цветовой семантики, которая может быть распространена и на другие категории явлений. Существуют три основных экрана, обеспечивающих обработку информации о цвете. Первый — *перцептивный экран* — образован селективными нейронами-детекторами цвета. Вторым — *экран долговременной (декларативной) памяти* — образован нейронами долговременной памяти, хранящими информацию о перцептивном экране. Третий — *семантический экран* — представлен цветовыми символами в зрительной, слуховой или артикуляционной форме, которые связаны как с командными нейронами речевых реакций, так и с элементами экрана долговременной памяти. Связь с командными нейронами речевых реакций обеспечивает операцию называния цвета. Связь с элементами долговременной памяти обеспечивает понимание, которое достигается проекцией символа на экран долговременной памяти. При сравнении любого цветового термина с другими также используется проекция семантического экрана на экран долговременной цветовой памяти. При предъявлении одного цветового термина происходит возбуждение определенного набора элементов долговременной цветовой памяти, чему соответствует вектор возбуждения, определяющий положение цветового термина на гиперсфере цветовой памяти. При предъявлении другого цветового термина возникает другой вектор возбуждения на карте цветовой памяти. Сравнение этих векторов возбуждения происходит в вычитающих нейронах, которые вычисляют различие между ними подобно тому, как это происходит при цветовом восприятии. Мо-

дуть векторной разности является мерой семантического различия. Если два разных цветовых названия вызывают совпадающие по составу векторы возбуждения на карте долговременной цветовой памяти, они воспринимаются как синонимы.

9.3. РАЗВИТИЕ РЕЧИ

Слово становится «сигналом сигналов» не сразу. У ребенка раньше всего формируются условные пищевые рефлексы на вкусовые и запаховые раздражители, затем на вестибулярные (покачивание) и позже на звуковые и зрительные. Условные рефлексы на словесные раздражители появляются лишь во второй половине первого года жизни. Общаясь с ребенком, взрослые обычно произносят слова, сочетая их с другими непосредственными раздражителями. В результате слово становится одним из компонентов комплекса. Например, на слова «Где мама?» ребенок поворачивает голову в сторону матери только в комплексе с другими раздражениями: кинестетическими (от положения тела), зрительными (привычная обстановка, лицо человека, задающего вопрос), звуковыми (голос, интонация). Стоит изменить один из компонентов комплекса, и реакция на слово исчезает. Лишь постепенно слово начинает приобретать ведущее значение, вытесняя другие компоненты комплекса. Сначала выпадает кинестетический компонент, затем теряют свое значение зрительные и звуковые раздражители. И уже само слово вызывает реакцию.

Показ предмета и его название постепенно приводят к формированию их ассоциации, затем слово начинает заменять обозначаемый им предмет. Это происходит к концу первого года жизни и началу второго. Однако слово сначала замещает лишь конкретный предмет, например данную куклу, а не куклу вообще. На этом этапе развития слово выступает как *интегратор первого порядка*.

Превращение слова в *интегратор второго порядка*, или в «сигнал сигналов», происходит в конце второго года жизни. Для этого необходимо, чтобы на него был выработан пучок связей (не менее 15 ассоциаций). Ребенок должен научиться оперировать различными предметами, обозначаемыми одним словом. Если число выработанных связей меньше, то слово остается символом, который замещает лишь конкретный предмет.

Между третьим и четвертым годами жизни формируются понятия — *интеграторы третьего порядка*. Ребенок уже понимает такие слова, как «игрушка», «цветы», «животные». К пятому году жизни понятия усложняются. Так, ребенок пользуется словом «вещь», относя его к игрушкам, посуде, мебели и т.д.

В процессе онтогенеза взаимодействие двух сигнальных систем проходит через несколько стадий. Первоначально условные рефлексы ребенка реализуются на уровне первой сигнальной системы: непосредственный раздражитель вступает в связь с непосредственными вегетативными и двигательными реакциями. По терминологии А.Г. Иванова-Смоленского, это связи типа Н–Н (непосредственный раздражитель — непосредственная реакция). Во втором полугодии ребенок начинает реагировать на словесные раздражители непосредственными вегетативными и соматическими реакциями, следовательно, добавляются условные связи типа С–Н (словесный раздражитель — непосредственная реакция). К концу первого года жизни (после 8 мес.) ребенок уже начинает подражать речи взрослого так, как это делают приматы, используя отдельные звуки для обозначения предметов, происходящих событий, а также своего состояния. Позже ребенок начинает произносить отдельные слова. Сначала они не связаны с каким-либо предметом. В возрасте 1,5–2 лет часто одним словом обозначается не только предмет, но и действия и связанные с ним переживания. Лишь позже происходит дифференциация слов на категории, обозначающие предметы, действия, чувства. Появляется новый тип связей Н–С (непосредственный раздражитель — словесная реакция). На втором году жизни словарный запас ребенка увеличивается до 200 слов и более. Он уже может объединять слова в простейшие речевые цепи и строить предложения. К концу третьего года словарный запас достигает 500–700 слов. Словесные реакции вызываются не только непосредственными раздражителями, но и словами. Появляется новый тип связей С–С (словесный раздражитель — словесная реакция), и ребенок научается говорить.

С развитием речи у ребенка в возрасте 2–3 лет усложняется интегративная деятельность мозга: появляются условные рефлексы на отношения величин, весов, расстояний, окраски предметов. В возрасте 3–4 лет вырабатываются различные двигательные и некоторые речевые стереотипы.

9.4. ФУНКЦИИ РЕЧИ

Исследователи выделяют три основные функции речи: коммуникативную, регулирующую и программирующую. *Коммуникативная функция* обеспечивает общение между людьми с помощью языка. Речь используется для передачи информации и побуждения к действию. Побудительная сила речи существенно зависит от ее эмоциональной выразительности.

Через слово человек получает знания о предметах и явлениях окружающего мира без непосредственного контакта с ними. Система словесных символов расширяет возможности приспособления человека к окружающей среде, возможности его ориентации в природном и социальном мире. Через знания, накопленные человечеством и зафиксированные в устной и письменной речи, человек связан с прошлым и будущим.

Способность человека к общению с помощью слов-символов имеет свои истоки в коммуникативных способностях высших обезьян.

Л.А. Фирсов и его сотрудники предлагают делить языки на первичные и вторичные. К первичному языку они относят поведение животного и человека, различные реакции: изменение формы, величины и цвета определенных частей тела, изменения перьевого и шерстного покровов, а также врожденные коммуникативные (голосовые, мимические, позные, жестикуляторные и др.) сигналы. Таким образом, первичному языку соответствует допонятийный уровень отражения действительности в форме ощущений, восприятий и представлений. Вторичный язык связан с понятийным уровнем отражения. В нем различают стадию А, общую для человека и животного (довербальные понятия). Сложные формы обобщения, которые обнаруживают антропоиды и некоторые низшие обезьяны, соответствуют стадии А. На стадии Б вторичного языка (вербальные понятия) используется речевой аппарат. Таким образом, первичный язык соответствует первой сигнальной системе, а стадия Б вторичного языка — второй сигнальной системе. Согласно Л.А. Орбели, эволюционная преемственность нервной регуляции поведения выражается в «промежуточных этапах» процесса перехода от первой сигнальной системы ко второй. Им соответствует стадия А вторичного языка.

Язык представляет собой определенную систему знаков и правил их образования. Человек осваивает язык в течение жизни. Какой язык он усвоит как родной, зависит от среды, в которой он живет, и условий воспитания. Существует критический период для освоения языка. После 10 лет способность к развитию нейронных сетей, необходимых для построения центров речи, утрачивается. Маугли — один из литературных примеров потери речевой функции.

Человек может владеть многими языками. Это означает, что он использует возможность обозначать один и тот же предмет разными символами как в устной, так и в письменной форме. При изучении второго и последующих языков, по-видимому, используются те же нервные сети, которые ранее были сформированы при

овладении родным языком. В настоящее время известно более 2500 живых развивающихся языков.

Языковые знания не передаются по наследству. Однако у человека имеются генетические предпосылки к общению с помощью речи и усвоению языка. Они заложены в особенностях как центральной нервной системы, так и речедвигательного аппарата, гортани. Амбидексы — лица, у которых функциональная асимметрия полушарий менее выражена, обладают большими языковыми способностями.

Регулирующая функция речи реализует себя в высших психических функциях — сознательных формах психической деятельности. Понятие высшей психической функции введено Л.С. Выготским и развито А.Р. Лурия и другими отечественными психологами. Отличительной особенностью высших психических функций является их произвольный характер.

Предполагают, что речи принадлежит важная роль в развитии произвольного, волевого поведения. Первоначально высшая психическая функция как бы разделена между двумя людьми. Один человек регулирует поведение другого с помощью специальных раздражителей («знаков»), среди которых наибольшую роль играет речь. Научаясь применять по отношению к собственному поведению стимулы, которые первоначально использовались для регуляции поведения других людей, человек приходит к овладению собственным поведением. В результате процесса интериоризации — преобразования внешней речевой деятельности во внутреннюю речь, последняя становится тем механизмом, с помощью которого человек овладевает собственными произвольными действиями.

А.Р. Лурия и Е.Д. Хомская в своих работах показали связь регулирующей функции речи с передними отделами полушарий. Ими установлена важная роль конвекситальных отделов префронтальной коры в регуляции произвольных движений и действий, конструктивной деятельности, различных интеллектуальных процессов. Больной с патологией в этих отделах не может выполнять соответствующие действия, следуя инструкции. Показано также решающее участие медиобазальных отделов лобных долей в регуляции избирательных локальных форм активации, необходимых для осуществления произвольных действий. У больных с поражениями этих отделов мозга угасание сосудистого компонента ориентировочного рефлекса на индифферентный раздражитель не нарушается. Однако восстановления ориентировочного рефлекса под влиянием речевой инструкции, придающей стимулам сигнальное значение, не происходит. У них же не может удерживаться в качестве компонента произвольного внимания тонический ориенти-

ровочный рефлекс в виде длительной ЭЭГ-активации, хотя тонический ориентировочный рефлекс продолжает возникать на непосредственный раздражитель. Таким образом, высшие формы управления фазическим и тоническим ориентировочными рефлексами, так же как и регулирующая функция речи, зависят от сохранности лобных долей.

Программирующая функция речи выражается в построении смысловых схем речевого высказывания, грамматических структур предложений, в переходе от замысла к внешнему развернутому высказыванию. В основе этого процесса — внутреннее программирование, осуществляемое с помощью внутренней речи. Как показывают клинические данные, оно необходимо не только для речевого высказывания, но и для построения самых различных движений и действий. Программирующая функция речи страдает при поражениях передних отделов речевых зон — заднелобных и премоторных отделов полушария.

Клинические данные, полученные при изучении поражений мозга, а также результаты его электрической стимуляции во время операций на мозге позволили выявить те критические структуры коры, которые важны для способности говорить и понимать речь. Методика, позволяющая картировать области коры, связанные с речью, с помощью прямого электрического раздражения, была разработана в 30-х годах У. Пенфильдом в Монреале в Институте неврологии для контроля за хирургическим удалением участков мозга с очагами эпилепсии. Во время процедуры, которая проводилась под местным наркозом, больной должен был называть показываемые ему картинки. Речевые центры выявлялись по афазической остановке (потере способности говорить), когда на них попадало раздражение током.

Наиболее важные данные об организации речевых процессов получены при изучении локальных поражений мозга. Согласно взглядам А.Р. Лурия, выделяют две группы структур мозга с различными функциями речевой деятельности. Их поражение вызывает две категории афазий: *синтагматические* и *парадигматические*. Первые связаны с трудностями динамической организации речевого высказывания и наблюдаются при поражении передних отделов левого полушария. Вторые возникают при поражении задних отделов левого полушария и связаны с нарушением кодов речи (фонематического, артикуляционного, семантического и т.д.).

К передним отделам речевых зон коры относится и *центр Брока*. Он расположен в нижних отделах третьей лобной извилины, у большей части людей в левом полушарии. Эта зона контролирует осуществление речевых реакций. Ее поражение вызывает *эффе-*

рентную моторную афазию, при которой страдает собственная речь больного, а понимание чужой речи в основном сохраняется. При эфферентной моторной афазии нарушается кинетическая мелодия слов за счет невозможности плавного переключения с одного элемента высказывания на другой. Больные с афазией Брока большую часть своих ошибок осознают. Говорят они с большим трудом и мало.

Поражение другой части передних речевых зон (в нижних отделах премоторной коры) сопровождается так называемой *динамической афазией*, когда больной теряет способность формулировать высказывания, переводить свои мысли в развернутую речь (нарушение программирующей функции речи). Протекает она на фоне относительной сохранности повторной и автоматизированной речи, чтения и письма под диктовку.

Центр Вернике относится к задним отделам речевых зон коры. Он расположен в височной доле и обеспечивает понимание речи. При его поражении возникают нарушения фонематического слуха, появляются затруднения в понимании устной речи, в письме под диктовку (*сенсорная афазия*). Речь такого больного достаточно беглая, но обычно бессмысленная, так как больной не замечает своих дефектов. С поражением задних отделов речевых зон коры связывают также *акустико-мнестическую, оптико-мнестическую афазии*, в основе которых лежит нарушение памяти, и *семантическую афазию* — нарушение понимания логико-грамматических конструкций, отражающих пространственные отношения предметов.

Продолжая давнюю традицию изучения речи у больных с локальными поражениями мозга, Антониу и Анна Дамазу (1992) предположили, что речь можно рассматривать как трехкомпонентную систему: образование слов, формирование понятий и промежуточные процессы, играющие роль посредника между первыми двумя компонентами. Рассматривая нарушения цветового зрения, они выделили несколько типов аномалий. Поражение зрительной коры в зонах V1 и V4 приводит к *ахроматопсии*, когда человек теряет способность воспринимать цвет. У таких больных страдает и представление цвета. Люди с ахроматопсией обычно видят мир в оттенках серого. Пытаясь вызвать цветовой образ, они видят форму, движение, текстуру, но не цвет. Когда они думают о траве, то представляют ее не зеленой, а кровь не красной. Поражение этой части мозга приводит к нарушению понятий и, следовательно, к дефектам мышления. Ни в каком другом участке мозга повреждение не приводит к такому результату.

Другой тип цветовой аномалии связан с поражением височной области. При этом страдают не понятия цветов, а их название.

Больные хорошо различают цвета, могут их сортировать по образцам. Но они говорят «синий» или «красный», когда им показывают зеленый или желтый цвет, при этом они безошибочно кладут зеленый квадрат рядом с рисунком луга и желтый — рядом с изображением банана. Больной не только не может назвать показанный ему цвет, но и слыша название цвета, не может указать на него, т.е. у него нарушена связь между восприятием, представлением цвета и его словесным обозначением.

А.З. Дамазиу и А. Дамазиу показали, что *функция называния* в отношении различных категорий объектов выполняется различными областями мозга. Они описали поведение больных А.Н. и Л.Р. с поражениями в передней и средневисочной коре. У больных полностью сохранилась понятийная система. Они безошибочно узнают, что за объекты находятся перед ними. Могут определить их функциональное назначение, среду, в которой они существуют, ценность объекта. Но они с трудом называют многие хорошо знакомые предметы. При этом они делают меньше ошибок при назывании инструментов, чем при назывании животных, овощей и фруктов. Они правильно называют части тела, но с трудом называют знакомые музыкальные инструменты. Кроме того, пациенты А.Н. и Л.Р. испытывали трудности, когда их просили называть своих друзей, родственников, известных популярных деятелей.

Авторы рассматривают структуры мозга, обеспечивающие функцию называния, как систему посредника, связывающую структуры, в которых представлены понятия, со структурами, формирующими слова и предложения. По их данным, функция называния для общих понятий локализована в задних левых височных областях, а для более специальных — в передних, вблизи левого височного полюса. По существу авторы расширяют представление о функции заднеречевой системы, куда входит и центр Вернике. Они полагают, что задняя речевая система в левом полушарии хранит слуховые и кинестетические записи фонем и их последовательностей, составляющих слова. Поражение задней речевой области не нарушает ритма человеческой речи и ее скорости. Не страдает и синтаксическая структура предложений.

Задняя речевая система сообщается с моторной и премоторной зонами коры как непосредственно, так и через подкорковый путь. Последний включает левые базальные ганглии и ядра передней части таламуса. Через эти пути осуществляется двойной контроль произнесения звуков речи. Подкорковый путь активируется при приобретении и исполнении речевого навыка. Кортикальный путь связан с более осознанным контролем речевого акта. Похоже, что во время речевого акта корковая и подкорковая системы действу-

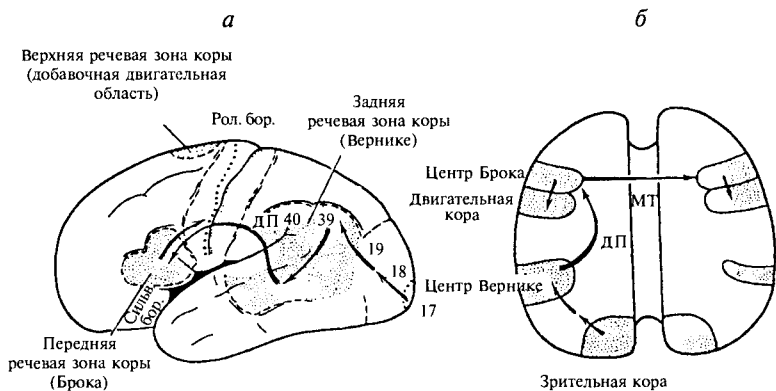


Рис. 57. Обобщенная схема основных нервных структур, предположительно участвующих в назывании увиденного предмета.

а — левое полушарие, вид сбоку; *б* — вид головного мозга сверху; МТ — мозолистое тело; ДП — дугообразный пучок (по Г. Шеперду, 1987).

ют параллельно. При заучивании ребенком слова «желтый» одновременно активируются область, ответственная за цветовые понятия, система словообразования и двигательного контроля (через корковый и подкорковый пути). Со временем устанавливается прямой путь между понятийной системой и базальными ганглиями, и тогда роль структуры посредника уменьшается. Последующее заучивание нового названия цвета на иностранном языке снова потребует участия системы посредника для установления соответствия слуховых, кинестетических и двигательных фонем.

На рис. 57 в обобщенном виде представлена схема распределения системы, ответственной за речь, по Г. Шеперду (1987). Она основана на результатах электростимуляции речевых центров у нейрохирургических больных и анатомического изучения мозга обезьян и человека. Показаны структуры и их связи, с помощью которых выполняется функция называния. Зрительная информация сначала поступает в поле 17, затем она обрабатывается в полях 18 и 19. Отсюда перцептивный образ объекта передается в обширную заднюю речевую зону, в состав которой наряду с центром Вернике входит поле 39 (в теменной доле). Оно посылает информацию о зрительном образе предмета полю 22, где хранится его слуховой образ. Из поля 22 информация передается в речевую зону Брока, в которой находятся двигательные программы речи. Нужная программа считывается в моторную кору, которая и управляет речевой мускулатурой, обеспечивая сложную пространственно-временную

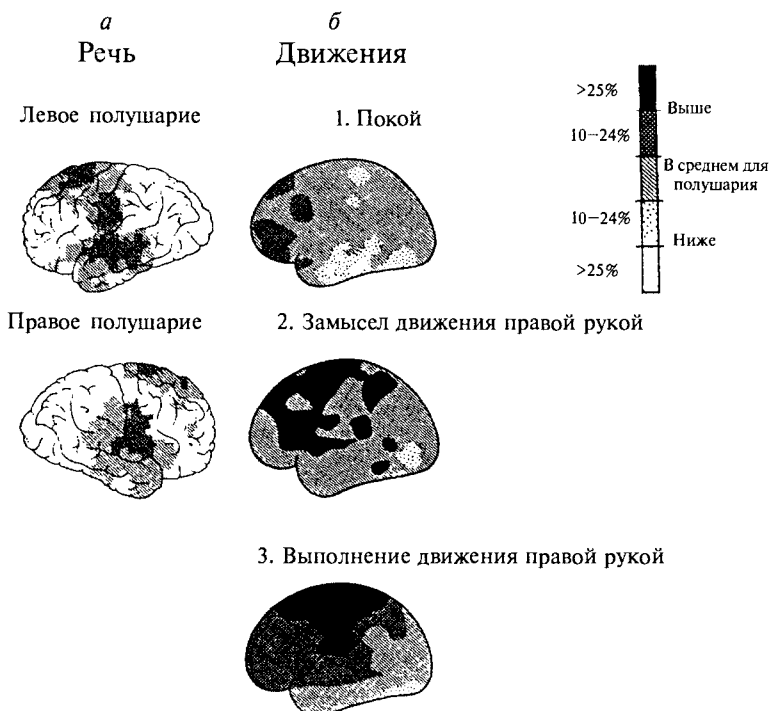


Рис. 58. Компьютерное изображение локального мозгового кровотока при различных видах деятельности.

а — во время устной речи (усредненные данные 9 человек); *б* — в покое, при мысли о двигательном акте и при его выполнении (усредненные данные 6 человек). Чем темнее участок, тем больше кровоток (по Г. Шеперду, 1987).

координацию работы соответствующих мышц, необходимую для того, чтобы мы могли назвать увиденный предмет.

Спереди от роландовой (центральной) борозды находится область, ответственная за ритм речи и грамматику, — так называемая дополнительная (или добавочная) моторная область (ДМО). Больные с поражением этой области говорят без интонации, делают большие паузы между словами, путаются в грамматике, пропускают союзы, местоимения, нарушают грамматический порядок слов. Им легче пользоваться существительными, чем глаголами. Поражение данной области нарушает грамматическую обработку как произносимой, так и слышимой речи, что наводит на мысль о том, что здесь происходит «сборка» целых фраз.

На рис. 58 можно видеть картину локального мозгового кровотока во время устной речи и его отличие от активации мозга при

движении или только при его воображении — ритмического сжимания и разжимания правой руки, а также в состоянии покоя. Видно, что речь активирует как заднюю, так и переднюю речевые зоны. При представлении движения появляются очаги активации в лобной, теменной и височной коре. Однако в моторной коре (вдоль центральной борозды) активность пока незначительна. При выполнении движения фокус активации смещается в область моторной коры. В состоянии покоя можно видеть очаги активации в лобных долях, по-видимому, отражающие течение когнитивных процессов, не контролируемых заданием.

Левые базальные ганглии — составная часть передней и задней систем речи. Известно, что базальные ганглии объединяют компоненты сложных движений в единое целое. По-видимому, сходную функцию они выполняют и в отношении речевых реакций, связывая слова в предложения.

Передняя речевая область коры, похоже, связана с мозжечком, осуществляющим точное временное кодирование двигательных реакций. При поражении мозжечка возникает моторная и когнитивная дисметрия — плохое выполнение точных действий, включая когнитивные. Это указывает на причастность мозжечка к выполнению речевых и мыслительных операций.

9.5. МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ И РЕЧЬ

Нейроанатомы и нейропатологи, занимавшиеся посмертным изучением мозга, длительное время не замечали анатомическую межполушарную асимметрию мозга. Только в 1968 г. Н. Гешвинд (N. Geschwind) и У. Левицкий (U. Levitsky) из Гарвардского университета обратили внимание на значительную разницу в размерах правой и левой височных долей. В большинстве случаев участок коры около верхнего края височной извилины, уходящий глубоко в сильвиеву ямку (латеральную борозду) в левом полушарии значительно больше. Именно в этом участке находится центр Вернике — часть задней речевой зоны. Это означает, что у большинства людей речевые структуры локализованы в левом полушарии, а не в правом. Такое утверждение справедливо примерно для 99% правшей и 2/3 левшей.

Дополнительные данные о речевых функциях полушарий были получены в опытах Р. Сперри на больных «с расщепленным мозгом». После рассечения комиссуральных связей двух полушарий у таких больных каждое полушарие функционирует самостоятельно, получая информацию только справа или слева. У них в каждое полушарие поступает только половина зрительной информации:

в левое полушарие — от правой половины зрительного поля, в правое — от левой.

Если больному «с расщепленным мозгом» в правую половину зрительного поля предъявить какой-либо предмет, то он может его назвать и отобрать правой рукой. То же самое со словом: он может его прочесть или написать, а также отобрать соответствующий предмет правой рукой. Таким образом, если используется левое полушарие, такой больной не отличается от нормального человека. Дефект проявляется, когда стимулы возникают на левой стороне тела или в левой половине зрительного поля. Предмет, изображение которого проецируется в правое полушарие, больной назвать не может. Однако он правильно выбирает его среди других, хотя и после этого назвать его по-прежнему не может, т.е. правое полушарие не обеспечивает функции называния предмета, но способно его узнавать.

Хотя с лингвистическими способностями преимущественно связано левое полушарие, тем не менее правое полушарие также обладает некоторыми языковыми функциями. Так, если зрительно предъявить название предмета, то больной не испытывает затруднений в нахождении левой рукой соответствующего предмета среди нескольких других, т.е. правое полушарие может понимать письменную речь.

В опытах Дж. ЛеДу и М. Газзанига (J. LeDu, M. Gassanig) на больном С.П., перенесшем комиссуротомию, у которого правое полушарие обладало значительно большими лингвистическими способностями, чем обычно, было показано, что с помощью правого полушария больной может не только «читать» вопросы, но и «отвечать» на них левой рукой, составляя слова из букв, нанесенных на карточки. Таким же способом больной С.П. мог называть предметы, предъявляемые ему зрительно в правое полушарие, а точнее, «писать» с помощью правого полушария, составляя слова из букв левой рукой.

Функциональную специализацию левого и правого полушарий головного мозга долгое время считали присущей только человеку, связывая ее с появлением речи. Однако латеральная специализация наблюдается уже у животных, обнаруживая сходство со специализацией полушарий человека.

Левое полушарие птиц, грызунов, хищников и приматов имеет преимущественное отношение к коммуникативным функциям, заученным формам поведения, тонким двигательным манипуляциям. Правое полушарие связано с эмоционально-окрашенным и зрительно-пространственным поведением. Левое полушарие важно для ориентировочно-исследовательской деятельности живот-

ного, которая ухудшается после удаления левой коры. «Когнитивные» медиаторы — ДА, АХ, ГАМК — преобладают в левом полушарии, а медиаторы, наиболее тесно связанные с мотивационно-эмоциональным поведением, — серотонин, норадреналин — в большем количестве находят в правом полушарии.

Звуковые сигналы, издаваемые обезьянами (японскими макаками) и используемые ими в общении, лучше дифференцируются левым полушарием. Все это дает основание полагать, что речь могла появиться и в результате совершенствования системы, использующей звуковые сигналы в коммуникативных целях, которая преимущественно связана с функциями левого полушария.

Таким образом, функциональная асимметрия полушарий формируется на этапах эволюции еще до человека. И, по-видимому, она объясняется различием способов обработки информации, представленных в разных полушариях. Признаки латерализации полушарий появляются у человека с момента его рождения, тогда как у ребенка речь возникает в возрасте 1–2 лет.

9.6. СТРУКТУРА ПРОЦЕССА МЫШЛЕНИЯ

Мышление представляет собой процесс познавательной деятельности, при котором субъект оперирует различными видами обобщений, включая образы, понятия и категории.

Появление речи в процессе эволюции принципиально изменило функции мозга. Мир внутренних переживаний, намерений приобрел качественно новый аппарат кодирования информации с помощью абстрактных символов. Это не только обусловило возможность передачи информации от человека к человеку, но и сделало качественно иным процесс мышления. Мы лучше осознаем, понимаем мысль, когда облачаем ее в языковую форму. Вне языка мы переживаем неясные побуждения, которые могут быть выражены лишь в жестах и мимике. Слово выступает не только как средство выражения мысли: оно перестраивает мышление и интеллектуальные функции человека, так как сама мысль совершается и формируется с помощью слова.

Суть мышления — в выполнении некоторых когнитивных операций с образами во внутренней картине мира. Эти операции позволяют строить и достраивать меняющуюся модель мира. Благодаря слову картина мира становится более совершенной, дифференцированной, с одной стороны, и более обобщенной — с другой. Присоединяясь к непосредственному образу предмета, слово выделяет его существенные элементарные или комплексные признаки, которые непосредственно недоступны субъекту. Слово пе-

реводит субъективный смысл образа в систему значений, что делает его более понятным как самому субъекту, так и его партнеру.

С позиции теории *функциональных систем* П.К. Анохина основные этапы мыслительного процесса могут быть сопоставлены с этапами *структуры поведенческого акта*. Направленность процесса мышления определяется *доминирующей мотивацией* субъекта. *Афферентный синтез* выбирает зону поиска решения проблемы. Поступающая информация анализируется и сопоставляется со знаниями, извлекаемыми из памяти, содержание которых существенно определяется доминирующей мотивацией. Этапу *принятия решения* соответствует выбор наиболее вероятной гипотезы для ее последующей проверки и доказательств. В *акцепторе результатов действия* в соответствии с принятой гипотезой формируются некоторые представления о том, что прежде всего следует подтвердить, доказать или опровергнуть. *Эфферентный синтез* содержит замыслы доказательств и проверок. Выполнение конкретного доказательства, которое подтверждает справедливость выдвинутого предположения, эквивалентно *этапу осуществления реального действия*. В случае неудачи активируется ориентировочно-исследовательская деятельность субъекта. Она приводит к изменению содержания акцептора результатов, а также эфферентного синтеза. Возникают новые замыслы, идеи и, возможно, привлекаются иные способы доказательств.

У человека различают два основных вида мышления: *наглядно-образное и словесно-логическое*. Последнее функционирует на базе языковых средств и представляет собой наиболее поздний период филогенетического и онтогенетического развития мышления.

9.7. ВЕРБАЛЬНЫЙ И НЕВЕРБАЛЬНЫЙ ИНТЕЛЛЕКТ

На основании соотношения первой и второй сигнальных систем И.П. Павлов предложил классификацию специально человеческих типов высшей нервной деятельности, выделив *художественный, мыслительный и средний типы*.

Художественный тип характеризуется преобладанием функций *первой сигнальной системы*. Люди этого типа в процессе мышления широко пользуются чувственными образами. Они воспринимают явления и предметы целиком, не дробя их на части. У *мыслительного типа*, у которого усилена работа *второй сигнальной системы*, резко выражена способность отвлечения от действительности, основанная на стремлении анализировать, дробить действительность на части, а затем соединять части в целое. Для *среднего типа* свойственна уравновешенность функций двух сигнальных систем.

И.П. Павлов в работе «Двадцатилетний опыт» писал: «Жизнь отчетливо указывает на две категории людей: художников и мыслителей. Между ними резкая разница. Одни — художники во всех их родах: писателей, музыкантов, живописцев и т.д. — захватывают действительность целиком, сплошь, сполна, живую действительность, без всякого дробления, без всякого разъединения. Другие — мыслители — именно дробят ее и тем как бы умерщвляют ее, делая из нее какой-то временный скелет, и затем только постепенно как бы снова собирают ее части и стараются их таким образом оживить, что вполне им все-таки так и не удается» (Полн. собр. соч. М.—Л.: АН СССР, 1951. Т. 3. Кн. 2. С. 214).

Большинство людей принадлежат к среднему типу. По мнению И.П. Павлова, крайние типы — «художественный» и «мыслительный» — служат поставщиками нервных и психиатрических клиник.

Для диагностики *специально человеческих типов высшей нервной деятельности* — «художественного» и «мыслительного» — в работах школы Б.М. Теплова широко применяется методика М.Н. Борисовой. Создавая свой метод, М.Н. Борисова исходила из описания И.П. Павловым особенностей отражения действительности у «художников» и «мыслителей». Для первых характерно непосредственное, целостное отражение, для вторых — отражение аналитическое, опосредованное словом. Для своей методики она выбрала два вида деятельности — узнавание и словесное описание зрительно запомиаемых объектов (изображения наборов листьев), полагая, что узнавание зрительно запомиаемых рисунков требует функций первой сигнальной системы, так как по своей природе оно более синтетично, свернуто. Словесное описание тех же изображений развернуто, аналитично и в большей мере предполагает использование второй сигнальной системы. По результатам зрительного и вербального способов запоминания методика позволяет определять соотношение двух сигнальных систем.

Сопоставление показателей соотношения первой и второй сигнальных систем (по М.Н. Борисовой) и теста Д. Векслера, измеряющего вербальный и невербальный интеллект, выполненное методом факторного анализа, выявило связь невербального интеллекта с преобладанием у испытуемых зрительного способа запоминания (лучшие показатели при узнавании, чем при описании), а вербального интеллекта — с описанием по М.Н. Борисовой (Голубева Э.А., 1993).

В один из двух выделенных факторов (образно-действенный) с наибольшими весами вошли результаты исполнения невербальных субтестов (кубики Кооса, сюжетные картинки, сложение частей, недостающие детали, символы), их суммарная оценка, а

также «узнавание» по М.Н. Борисовой. К другому фактору (словесно-логическому) с наибольшими факторными нагрузками отнесены исполнение вербальных субтестов (словарного, сходства, общей осведомленности), их суммарная оценка и «описание» по М.Н. Борисовой.

Два специально человеческих типа высшей нервной деятельности, диагностируемые по тесту Векслера, методике Борисовой, а также Коссова, тяготеют к разным типам темперамента. Темперамент по И.П. Павлову определяется как сочетание трех основных свойств нервной системы: силы, уравновешенности, подвижности процессов возбуждения и торможения. Свойства нервной системы диагностировались по ЭЭГ-методикам, по коэффициенту «в», характеризующему наклон кривой зависимости времени реакции от интенсивности стимула, и критической частоте мельканий. Установлено, что испытуемые с меланхолическим темпераментом (со слабыми нервными процессами, их инертностью и преобладанием торможения над возбуждением) имеют более высокие показатели вербального интеллекта (по Векслеру) и по соотношению сигнальных систем относятся к «мыслительному» типу. Флегматики, сангвиники и холерики по сравнению с меланхоликами примерно одинаково тяготеют к художественному типу. Однако меланхоликам в большей степени противостоят холерики. Таким образом, черты темперамента и когнитивные особенности специально человеческих типов высшей нервной деятельности образуют своего рода различные эмоционально-познавательные комплексы (Печенков В.В., 1997).

Интеллектуальные особенности «мыслительного» типа сочетаются с повышенной тревожностью и пессимизмом меланхолического темперамента. Особенности «художественного» типа могут сочетаться с любым из трех других типов темперамента, для которых в целом характерен более оптимистический эмоциональный настрой по сравнению с меланхолическим темпераментом.

На основе многолетних комплексных исследований специально человеческих типов высшей нервной деятельности, темперамента, общих и специальных способностей Э.А. Голубева и ее коллеги (1993, 1997) выделяют два основных комплекса признаков, характеризующих два типа мышления, группирующихся вокруг общих либо коммуникативных, либо познавательных способностей (см. табл., с. 276). В таблице показана схема дихотического представления интеллекта в структуре индивидуальности. Наиболее высокий уровень невербального интеллекта (по Векслеру) характерен для «художников» (по методикам Борисовой, Коссова), которые обладают коммуникативными способностями: музыкальными,

**Комплексы психологических и психофизиологических характеристик,
связанные с типами мышления**
(по Э.А. Голубевой, 1997)

Доминирование информационно-энергетических процессов	Подструктуры индивидуальности, структурообразующие признаки	Доминирование информационно-регуляторных процессов
	МОТИВАЦИЯ	
Чаще положительная	Эмоциональность	Чаще отрицательная
«Специалисты возбуждения» (чаще — холерики). Сила нервной системы: меньшая выраженность низких (дельта и тета) частот в ЭЭГ и их худшее усвоение. Лабильность нервной системы: большая выраженность высоких (бета-1 и бета-2) частот в ЭЭГ и их лучшее усвоение. Активированность нервной системы: меньшая выраженность тета- и альфа-ритмов в ЭЭГ и большая частота альфа-ритма	ТЕМПЕРАМЕНТ	«Специалисты торможения» (чаще — меланхолики). Слабость нервной системы: большая выраженность низких (дельта и тета) частот в ЭЭГ и их лучшее усвоение. Инертность нервной системы: меньшая выраженность высоких (бета-1 и бета-2) частот в ЭЭГ и их худшее усвоение. Инактивированность нервной системы: большая выраженность тета- и альфа-ритмов в ЭЭГ и меньшая частота альфа-ритма
Эргическая, скоростная	<i>Активность</i>	Вариационная
«Художники» Более короткие латентные периоды неспецифических вызванных потенциалов. Лучшая непосредственная память. Более высокий уровень невербального интеллекта. Коммуникативные: музыкальные, коммуникативно-речевые, педагогические. Артистичность; экстраверсия	ОБЩИЕ И СПЕЦИАЛЬНЫЕ СПОСОБНОСТИ	«Мыслители» Более длинные латентные периоды неспецифических вызванных потенциалов. Лучшая опосредованная память. Более высокий уровень вербального интеллекта. Познавательные: математические, когнитивно-лингвистические. Рационалистичность; интроверсия

Доминирование информационно-энергетических процессов	Подструктуры индивидуальности, структурообразующие признаки	Доминирование информационно-регуляторных процессов
Непроизвольная	<i>Саморегуляция</i>	Произвольная
Склонности: «Человек»; «Природа»	ХАРАКТЕР	Склонности: «Техника»; «Знаки»
	<i>Побуждения</i>	
Менее выраженная реакция на первый стимул. Медленное угасание при повторении стимула	ОРИЕНТИРОВОЧНАЯ РЕАКЦИЯ	Более выраженная реакция на первый стимул. Быстрое угасание при повторении стимула

коммуникативно-речевыми, педагогическими. Художественный тип мышления чаще наблюдается у лиц с сильной нервной системой и экстравертов. Вербальный интеллект характерен для «мыслителей». Он сочетается с хорошо развитыми познавательными способностями (математическими, когнитивно-лингвистическими). «Мыслителей» отличает слабая нервная система и высокий уровень интроверсии.

Межполушарная асимметрия мозга по-разному представлена у мыслительного и художественного типов. Утверждение, что у «художников» доминирует функция правого полушария как основа их образного мышления, а у «мыслителей» ведущая роль принадлежит доминантному, левому полушарию, наиболее часто связанному с речью, в целом справедливо. Однако, как показывает изучение организации полушарий у людей искусства, живописцев-профессионалов, они более интенсивно, чем обычные люди, используют и левое полушарие. Для них характерна интеграция способов обработки информации, представляемая различными полушариями.

9.8. ФОКУСЫ МОЗГОВОЙ АКТИВНОСТИ И МЫШЛЕНИЕ

Новые методы изучения активности мозга — томография метаболической активности мозга, а также картирование на основе многоканальной записи ЭЭГ, определение корреляционных связей между различными отведениями ЭЭГ во время решения раз-

личных мыслительных задач — позволяют пролить свет на структуры мозга, непосредственно причастные к процессам мышления.

Корреляция количества спонтанно генерируемых мыслей с активностью различных мозговых структур была изучена с помощью измерения *скорости локального мозгового кровотока*. Локальный кровоток измеряют по содержанию и скорости вымывания изотопной глюкозы или кислорода. Когда клетка активно работает, она тратит энергию на откачку проникающих в нее ионов Na и на обмен их на ионы K. Обычно за ПД развивается следовая гиперполяризация, соответствующая выходу из клетки ионов K. В результате работающая клетка создает вокруг себя повышенную концентрацию ионов K, которые воздействуют на рядом находящиеся глиальные клетки, имеющие к нему повышенную чувствительность. Активируясь, глиальные клетки мозга локально посылают сигнал сосудам, возможно, через химическое воздействие на капилляры. Таким образом, сигнал от нейронов через глию передается сосудам, в результате чего кровоснабжение меняется локально, дополнительно снабжая кровью работающую группу нейронов. Обеспечение связи между нейронами и кровоснабжением — одна из важных функций, выполняемых глиальными элементами мозга.

Чтобы выявить структуры мозга, причастные к мыслительной деятельности, добровольцев (мужчин) просили выполнять два варианта заданий. Первый вариант включал серии с артикуляцией слов вслух, про себя и просто с движением языка. Второй вариант заданий состоял из чтения текста про себя, чтения вслух и чтения в обратном порядке. После выполнения заданий обследуемые общались, какие мысли, идеи возникали у них спонтанно во время опыта. Подсчитывали число так называемых стимулнезависимых мыслей, которые были не связаны с выполняемыми заданиями. Идеи могли принимать как вербальную, так и зрительную форму, но должны были переживаться как самогенерируемые, спонтанные.

Вычисление корреляции между числом спонтанно генерируемых мыслей и скоростью мозгового кровотока выявило ведущую роль средней префронтальной и роstralной, передней поясной (цингулярной) коры в генерации стимулнезависимых мыслей. Небольшая положительная корреляция также была найдена в кровотоком в левой нижневисочной коре. Положительная корреляция между частотой генерации мыслей и кровотоком в указанных структурах не зависела от типа задания и практики обследованных.

Исследователи полагают, что метод корреляции измерений психических функций с локусами активации, выявляемыми методами функциональной томографии (ПЭТ, МРТ), может дать

уточняющие сведения о нейрональном субстрате случайно возникающих феноменов психической активности.

Частота генерации стимулнезависимых мыслей, по-видимому, может служить индикатором степени произвольности субъекта, так как она связана с уровнем *активации префронтальной коры*. У пациентов с разрушениями в префронтальной коре наблюдается потеря инициативы в целом. Они демонстрируют малое количество самоиницилируемой речи, несмотря на хорошее понимание и повторение чужой речи. При шизофрении, для которой характерна потеря инициативы, кровоток в префронтальной коре подавлен. Впервые это явление обнаружил в 1974 г. Д. Ингвар (D. Ingvar) из больницы Лундского университета (Швеция) с помощью методов томографии. Впоследствии этот факт неоднократно был подтвержден. Группа исследователей под руководством Д. Вайнбергера (D. Weinberger) из Национального института психического здоровья, используя метод структурной МРТ, связала структурные и функциональные изменения в мозге шизофреников с нарушением их когнитивной деятельности. Опыты показали, что выполнение тестов на оперативную память, внимание и абстрактное мышление у нормальных людей значительно увеличивает кровоток в префронтальной коре, тогда как у больных шизофренией увеличение кровотока выражено слабо и с данными тестами они справляются хуже. Наиболее сильное ослабление префронтального кровотока наблюдалось у больных, у которых структурные изменения мозга — расширение желудочков и уменьшение размеров гиппокампа, сопровождающие данное заболевание, — были наибольшими. Это можно объяснить тем, что гиппокамп тесно связан с префронтальной корой. Структурные изменения гиппокампа нарушают *рабочую память*. Последняя удерживает информацию в префронтальной коре как в кратковременном буфере, пока выполняются умственные операции.

Методом ПЭТ показана причастность префронтальной коры (ее дорзолатеральной части) к волевому контролю. Исследовалось выполнение упражнения на длительное статическое мышечное напряжение. Сохранение мышечного тонуса в течение определенного периода времени на постоянном уровне ведет к утомлению и появлению ощущения, что нужно приложить некоторое дополнительное усилие, чтобы выполнить данную инструкцию. Таким образом, задание, требующее поддерживать некоторый определенный уровень мышечного напряжения, можно рассматривать в качестве теста на волевой контроль. Чтобы идентифицировать кортикальный компенсаторный механизм во время утомления, методом ПЭТ были получены томографические срезы метаболи-

ческой активности мозга для нескольких различных уровней мышечного напряжения, которое нужно было удерживать в течение 4 мин. Эксперименты со статическим напряжением сравнивали с простым ритмическим нажимом на ключ. В этих опытах было выявлено, что «волевое действие», включающее дополнительно моторный компонент, имеет своим субстратом, помимо префронтальной коры, также и базальные ганглии (хвостатое ядро, бледный шар).

Для изучения структуры корковых связей при решении различных мыслительных задач А.М. Иваницкий (1977) предложил *метод картирования внутрикоркового взаимодействия*. Метод основан на выявлении связей между участками коры по признаку совпадения частотных пиков в их спектрах ЭЭГ. Автор подчеркивает, что корковое взаимодействие может устанавливаться на разных частотах, поэтому подсчитывалось число связей каждой области с другими по каждой полосе частотного спектра ЭЭГ. Область отведения ЭЭГ, которая демонстрирует наибольшее число связей с другими участками коры, рассматривается как фокус взаимодействия сигналов, приходящих из разных источников.

С помощью этого метода были выделены две когнитивные системы мозга, соответственно связанные с образно-пространственным и абстрактно-вербальным мышлением. Для изучения образного мышления исследователи использовали процедуру опознавания эмоции на фотографии лица. Пространственное мышление тестировали при сравнении двух геометрических фигур для определения их идентичности или зеркальной симметрии. Анаграммы или выбор из четырех слов одного были использованы для изучения вербального мышления.

Обобщая полученные данные, А.М. Иваницкий приходит к заключению, что височно-теменные области коры представляют мозговой субстрат образного мышления, а лобные отделы коры связаны с абстрактно-вербальным мышлением. Выделенные две зоны коры обнаружили наибольшее число связей с другими участками. Они рассматриваются как два фокуса взаимодействия, в которых осуществляется синтез информации. Предполагается, что текущая, оперативная информация сопоставляется в них с информацией, извлекаемой из долговременной памяти, и сигналами, приходящими из мотивационных центров. Согласно концепции автора именно в *фокусах взаимодействия* достигается конечная цель мыслительного процесса в виде нахождения решения. Субъективно это переживается как процесс думания и нахождения ответа. При этом субъективные переживания, связанные с разными фокусами взаимодействия, различаются.

Ошибочное включение «не той» когнитивной системы, например появление фокуса активности в лобной коре при решении задач, требующих образного мышления, и в височно-теменной коре при вербальных задачах, приводило к ошибочному решению либо к его отсутствию.

Специально человеческие типы высшей нервной деятельности влияют на локализацию фокусов взаимодействия информации. В опытах с построением зрительного образа из ограниченного набора простых элементов у лиц с преобладанием первой сигнальной системы над второй оба фокуса взаимодействия находились преимущественно в правом полушарии. У лиц с преобладанием второй, речевой сигнальной системы оба фокуса локализовались в левом полушарии. Различные мыслительные операции используют разные фокусы взаимодействия. На первом этапе, когда сначала требовалось определить, что можно построить из имеющихся элементов, и сформировать целевой образ, функционировал фокус взаимодействия в затылочно-височных отделах, а на этапе детального конструирования образа — в лобной коре. При этом нахождение решения при всех типах задач, даже если речевой ответ не требовался, сопровождалось появлением фокуса взаимодействия в левой височной коре (вербальной зоне).

9.9. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА И ОСОБЕННОСТИ МЫСЛИТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

В норме оба полушария работают в тесном взаимодействии, дополняя друг друга. Различие между левым и правым полушариями можно выявить, не прибегая к хирургическому вмешательству — рассечению комиссур, связывающих оба полушария. Для этого может быть использован метод «наркоза полушарий». Он был создан в клинике для выявления полушария с речевыми функциями. По этому методу в сонную артерию на одной стороне шеи вводят тонкую трубку для последующего введения раствора барбитуратов (амиталнатрия). В связи с тем что каждая сонная артерия снабжает кровью лишь одно полушарие, снотворное, введенное в нее, попадает в одно полушарие и оказывает на него наркотическое действие. Во время теста больной лежит на спине с поднятыми руками и считает от 100 в обратном порядке. Через несколько секунд после введения наркотика можно видеть, как бессильно падает одна рука пациента, противоположная стороне инъекции. Затем наблюдается нарушение в счете. Если вещество попадает в речевое полушарие, остановка счета в зависимости от введенной дозы длится 2–5 мин, если в другое полушарие, задержка составляет всего

несколько секунд. Таким образом, применение этого метода дает возможность на время выключать любое полушарие и исследовать изолированную работу оставшегося.

Использование методик, с помощью которых можно избирательно воздействовать только на одно полушарие, позволило исследователям продемонстрировать значительные различия в умственных способностях двух полушарий. Полагают, что левое полушарие участвует в основном в аналитических процессах; это полушарие — база для логического мышления. Преимущественно оно обеспечивает речевую деятельность — ее понимание и построение, работу со словесными символами. Обработка входных сигналов осуществляется в нем, по-видимому, последовательно. Правое полушарие обеспечивает конкретно-образное мышление и имеет дело с невербальным материалом, отвечая за определенные навыки в обращении с пространственными сигналами, за структурно-пространственные преобразования, способность к зрительному и тактильному распознаванию предметов. Поступающая к нему информация обрабатывается одновременно и целостным способом.

Правое полушарие лучше, чем левое, справляется с различием ориентаций линий, кривизны, многоугольников неправильных очертаний, пространственного расположения зрительных сигналов, глубины в стереоскопических изображениях. Однако левое полушарие обнаруживает большие способности в отношении других аспектов зрительно-пространственного восприятия. Оно лучше дифференцирует нарисованные лица, если они различаются только одной чертой. Правое полушарие лучше различает их, когда они отличаются не одной, а многими чертами. Предполагают, что левое полушарие превосходит правое, когда задача состоит в выявлении немногих четких деталей, а правое доминирует при интеграции элементов в сложные конфигурации. Это различие согласуется с клиническими данными. При патологиях правого полушария рисунки больных утрачивают целостность общей конфигурации. При поражении левого полушария основная конфигурация объекта обычно воспроизводится, но рисунок обеднен деталями. «Пространственное» правое и «временное» левое полушарие вносят каждый важный вклад в большинство видов когнитивной деятельности. По-видимому, у левого полушария больше возможностей во временной и слуховой областях, а у правого — в пространственной и зрительной.

Следует отметить, что каждое полушарие, функционируя изолированно, предпочитает формировать целостное изображение. Это особенно очевидно у больных с «расщепленным мозгом». Когда такому больному, фиксирующему точку на экране, предъявляли

рисунки-химеры (изображения, составленные из половинок двух разных объектов) и спрашивали, что он видит, он называл объект, соответствующий правой части химерного рисунка, проецирующейся в левое полушарие. Неудивительно, что он называл правый «полуобъект», так как у подавляющего большинства правшей за речь ответственно левое полушарие. Однако «говорящее» левое полушарие совершенно «не осознавало», что ему предъявляется только половина стимула. Когда же после этого опыта испытуемому в условиях свободного зрения (без фиксации определенной точки) предъявляли целые изображения тех же объектов и просили показать, какой из них он видел раньше, он почти всегда выбирал тот предмет, который раньше находился слева и воспринимался правым полушарием (Леви Д., 1995). Не умея «говорить», правое полушарие без слов демонстрировало, что воспринимает половину стимула как целый объект.

Нормальные люди в этих условиях сразу видят необычную, составную природу рисунков. При выполнении других тестов — с абстрактными фигурами, цветовыми стимулами — получены аналогичные результаты: у человека с «расщепленным мозгом» объект воспринимается одним полушарием и всегда нерасчлененным.

Таким образом, другое полушарие в этих экспериментах ведет себя так, как будто оно «ничего не видит». С каким полушарием это может произойти, зависит от решаемой задачи. При этом неполнота стимула не означает такой же неполноты восприятия. Отвечающее полушарие (как левое, так и правое) интерпретирует изображение как целое, хотя предъявляется только его половина. Мозг строит модели целостного мира, и когда нет полной информации, как у больных с «расщепленным мозгом», они создаются на основе интеграции сенсорных данных с информацией, извлекаемой из памяти, со знаниями, которые не позволяют объекту расщепляться на две половинки.

Существует точка зрения, согласно которой в функциях различных полушарий представлены различные способы познания. Функции левого полушария отождествляются с осознанными, логическими процессами мышления. Функция правого полушария — это интуитивное мышление. По мнению Р. Орнштейна (R. Ornstein), сегодня принятая система образования строится исключительно на развитии у детей способностей левого полушария, т.е. языкового и логического мышления, а функции правого полушария специально не развиваются. Невербальному интеллекту не уделяется должного внимания.

Интересную гипотезу развивает Д. Кимура (Kimura D., 1992). Исходя из того, что речевая функция левого полушария связана с

движениями ведущей правой руки, она предполагает, что речевая специализация левого полушария является следствием не столько асимметричного развития символических функций, сколько развития определенных двигательных навыков, которые помогают в общении. Язык появился потому, что левое полушарие оказалось приспособленным для некоторых видов двигательной активности.

Связь левого полушария с определенными типами движения хорошо известна в клинике. Рука, соответствующая полушарию с речевым центром (чаще правая), обнаруживает большие способности к тонким движениям, чем рука, связанная с недоминантным полушарием. Больные с повреждением левого полушария и без правостороннего паралича тем не менее испытывают затруднения в воспроизведении сложной последовательности движений рук и сложных позиций пальцев. У глухонемых поражение левого полушария сопровождается распадом языка жестов, что сходно с распадом речи у нормально говорящих людей.

Д. Кимура полагает, что в эволюционном плане именно развитие руки как органа языка жестов, ее манипулятивных способностей и привело к формированию особых функций левого полушария. Способность руки к тонким манипуляциям была передана артикуляционным органам. В ее *коммуникативной теории развития речи* ведущая роль принадлежит не звуковым сигналам, а выразительным жестам.

Стремление понять, в чем состоит своеобразие взаимоотношений двух половин мозга в процессе творческой деятельности, побудило ученых к изучению особенностей организации полушарий у людей искусства. Была высказана гипотеза о повышенной способности творческих личностей к интеграции функций обоих полушарий (Леви Д., 1995). Исследования действительно подтвердили, что для обычных людей характерна более строгая латерализация функций полушарий при большей их билатеральности у художников. У художников-профессионалов на протяжении их творческой жизни каждая половина мозга (а не только правая) развивает структуры, формы и методы, необходимые для художественного творчества. Поэтому в случае повреждения одного из полушарий в зрелом возрасте второе сохраняет как свои врожденные художественные способности, так и приобретенные на основе взаимодействия с другим полушарием.

Исследование музыкантов тоже наводит на мысль о более двустороннем представительстве у них функций, важных для музыкальных способностей, по сравнению с не столь одаренными людьми. Восприятие мелодии включает образное представление громкости и высоты тонов, специфического звучания аккордов,

темпа и ритма. Доминирование того или другого полушария зависит от того, какому аспекту мелодии уделяется больше внимания. Так, хорошо знакомые мелодии могут кодироваться в виде целостного образа (гештальта), тогда как незнакомые мелодии требуют аналитического подхода. Установлено, что локализация активации в полушарии при прослушивании музыкальных произведений зависит от музыкальной грамотности слушателя. Более образованные в музыкальном отношении испытуемые, использовавшие аналитическую стратегию и умеющие обнаруживать сходство и различие звуков в аккордах, по данным ПЭТ, показывают большее потребление глюкозы левым полушарием. У лиц, не имеющих музыкального образования, прослушивание музыки усиливало метаболическую активацию (по глюкозе), особенно в теменных и затылочно-височных областях правого полушария.

Вместе с тем у одаренных музыкантов двустороннее представительство музыкальных способностей встречалось чаще, чем обычно бывает у менее талантливых музыкантов. Сведения о музыкантах с односторонним поражением мозга подтверждают, что у них, так же как у художников, соответствующие способности сохраняются лучше, чем у обычных людей. Известны случаи, когда после левостороннего инсульта композиторы продолжали успешно заниматься своей профессиональной деятельностью. Русский композитор В.Я. Шебалин успешно сочинял музыку и после левостороннего инсульта, вызвавшего у него тяжелую форму афазии. У обыкновенных людей различные аспекты их музыкальных способностей связаны с разными полушариями и неодинаково страдают при одностороннем поражении мозга. Немусыканты склонны воспринимать мелодии «глобально», т.е. в основном правым полушарием.

Музыканты-профессионалы, по-видимому, различаются между собой по степени использования способностей правого и левого полушарий, однако асимметрия в восприятии тонов, силы звука, аккордов, темпа и ритма у них, похоже, значительно меньше, чем у обычных людей. Накопленный у людей искусства творческий опыт усиливает структурно-функциональное сходство и взаимодействие их полушарий.

9.10. ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ И ИНТЕЛЛЕКТУАЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ

Поведенческие, неврологические и биохимические исследования проливают свет на те процессы, которые порождают половые различия в организации мозга. Половые гормоны начинают влиять на мозг в таком раннем возрасте, что реакция на воздействие внеш-

ней среды по-разному смонтированного мозга у мальчиков и девочек существенно различается почти сразу после рождения. Влияние пола на интеллектуальные функции проявляется скорее в характере умственных способностей, а не в общем уровне интеллекта, измеряемого по IQ.

Мужчины лучше ориентируются в пути, следуя по какому-либо маршруту. Им требуется меньше времени на запоминание маршрута, они совершают меньше ошибок. Но после того как маршрут заучен, женщины помнят большее число дорожных ориентиров, чем мужчины. По-видимому, они склонны больше пользоваться наглядными ориентирами и в повседневной жизни.

Мужчины, как правило, лучше, чем женщины, решают пространственные задачи. Они лучше выполняют тесты, в которых требуется мысленно вращать предмет или каким-либо образом манипулировать им. Они превосходят женщин в тестах, требующих математических рассуждений (Кимура Д., 1992). У мужчин обнаруживаются большие способности к формированию точных двигательных навыков прицеливания, метания, перехвата различных снарядов.

Женщины, как правило, превосходят мужчин в быстроте идентификации сходных предметов, в арифметическом счете, у них лучше развиты речевые навыки. Женщины быстрее справляются с некоторыми мануальными заданиями, где требуются точность, ювелирность движений.

Поскольку генетический материал у мужчин и женщин, за исключением половых хромосом, одинаков, скорее разное качество умственных способностей у мужчин и женщин отражает различие гормональных влияний на развивающийся мозг. Разделение полов происходит на ранних этапах эмбрионального развития под влиянием эстрогенов (женских половых гормонов) и андрогенов (мужских половых гормонов, главный из которых — тестостерон).

Тестостерон вызывает маскулинизацию, способствует формированию мужских половых органов, а также уже на ранних этапах жизни формирует стереотипы мужского поведения. Половые гормоны изменяют функционирование мозга только во время критического периода развития человека. Введение тех же самых гормонов в более поздние периоды жизни таких эффектов не вызывает. Лишение новорожденных самцов тестостерона путем кастрации или введение новорожденным самкам андрогенов приводит в зрелом возрасте к полному изменению специфических для данного пола форм поведения на противоположный. Крысы-самки, которым вводят андрогены, ведут себя как самцы. Они становятся более агрессивными, склонными к играм с элементами драки, пред-

почитают грубый физический контакт. Кастрированные самцы ведут себя, как самки. При этом у них обнаруживают характерную для самок склонность к использованию наглядных ориентиров при выполнении заданий, связанных с пространственным обучением.

Изучение особенностей поведения и способностей девочек, которые в пренатальной или неонатальной жизни подверглись избыточному воздействию андрогеном (мужским половым гормоном) из-за врожденной гиперплазии надпочечников их матерей, показало, что, взрослея, они проявляли более выраженное мальчишье поведение и большую агрессивность. Эффект был необратимым и не корректировался медикаментозной терапией. У них, так же как и у мужчин, лучше развиты пространственные функции. Они лучше выполняют тесты на пространственную манипуляцию, вращение предметов. Однако никаких различий в других перцептивных или вербальных тестах, требующих логических рассуждений, между двумя группами девочек — с гормональными нарушениями и без них — выявлено не было.

Многие ученые полагают, что в основе различия мужского и женского ума лежит менее выраженная у женщин асимметрия полушарий по сравнению с мужчинами. У женщин повреждение одного мозгового полушария чаще, чем у мужчин, вызывает меньший дефект, такая же травма у мужчин сопровождается более выраженными последствиями. Есть данные о том, что задняя часть мозолистого тела у женщин больше. Это должно указывать на более полное взаимодействие полушарий у женщин по сравнению с мужчинами.

Установлено, что у крыс-самцов кора правого полушария толще левого. Это согласуется с другими данными о том, что раннее влияние мужского полового гормона (андрогена) ведет к подавлению роста коры левого полушария.

Наблюдение за эмбрионами человека также показало, что у будущих мальчиков кора правого полушария толще левого. Однако, как вытекает из результатов обследования мужчин и женщин с поврежденным правым полушарием, способность к пространственному вращению предметов, которая лучше выражена у мужчин, не обусловлена половыми функциональными различиями правого полушария. Повреждение правого полушария не вызывало у мужчин более выраженных нарушений пространственного вращения, чем у женщин, как это можно было ожидать, если бы такие способности у мужчин определялись большей развитостью правого полушария.

Сходное предположение о более выраженной асимметрии мозга у мужчин высказано и в отношении речи. При этом исходили из того факта, что афазия чаще встречается у мужчин после травмы

левого полушария. На этом основании и было сделано заключение, что у женщин оба полушария принимают большее участие в организации речи. Однако полученные некоторыми авторами данные опровергают это мнение: среди женщин с повреждением правого полушария афазия встречается столь же часто, как и среди мужчин с аналогичной травмой.

Д. Кимура (1992), исследуя нарушения речевых функций у мужчин и женщин в результате поражений мозга, установила, что у женщин организация речи и связанные с ней двигательные функции локализованы в левой лобной коре.

У мужчин центр с аналогичными функциями находится в задних отделах того же полушария. После повреждения лобной части мозга у женщин афазия развивается чаще, чем у мужчин. При повреждениях же задних отделов мозга (обычно эта травма встречается чаще, чем поражения в передних отделах) речевые функции женщин страдают реже не потому, что у них менее выражена асимметрия мозга, а потому, что у них реже подвергается разрушению центр организации речевых движений, локализованный в передних областях мозга. У мужчин же система выбора и программирования речевых движений находится в задних отделах полушария.

По мнению Д. Кимура, специфика левого полушария — это не только программирование и выбор речевых реакций, но и организация сложных движений рта, рук, участвующих в общении людей. Эти функции у женщин представлены в передних областях, а у мужчин — в задних отделах полушария.

У женщин система «праксиса», обеспечивающая выбор надлежащих движений руки, находится в топографической близости к расположенной сразу же позади нее моторной коре, что может объяснять способность женщин формировать более тонкие двигательные навыки. Напротив, у мужчин лучше формируются движения типа прицеливания, т.е. направленные на объекты, находящиеся на некотором расстоянии. Для этих навыков необходимо тесное взаимодействие со зрительной системой, локализованной в задних участках полушарий.

По данным Д. Кимура, передняя система контроля моторики женщин выявляется даже в тестах, требующих одновременного участия зрительной информации (построение по зрительной модели фигуры из кубиков). У женщин при выполнении данного теста обнаруживаются большие нарушения, когда повреждаются передние, а не задние отделы полушарий. У мужчин наблюдается обратная зависимость.

Хотя функциональная асимметрия мозга, кажется, не влияет на организацию речи и движений, а также на способность к про-

странственному вращению, однако похоже, что от нее зависит выполнение некоторых абстрактных вербальных заданий. На выполнение теста для оценки словарного запаса у женщин влияли повреждения обоих полушарий, а у мужчин только левого. Другими словами, женщины при осмысливании слов в большей степени, чем мужчины, используют оба полушария. В то же время двигательные навыки мужчин в меньшей степени зависят от левого полушария, так как среди них чаще встречаются левши. Среди правшей женщины отличаются большей праворукостью, чем мужчины: они чаще, чем мужчины, предпочитают пользоваться правой рукой.

Таким образом, асимметрия мозга, связанная с половыми различиями, в зависимости от функции может выражаться в доминировании разных полушарий. Поэтому не всегда более «асимметричным» является какой-то один пол. Так, у женщин успешное выполнение вербальных заданий связано с активностью доминантного левого полушария. То же можно сказать и о большем проценте среди них праворукости. У мужчин двигательные навыки находятся в меньшей зависимости от левого полушария.

Как следует из приведенных данных, организация головного мозга у мужчин и женщин с самого раннего возраста идет по разному пути. Эту дифференцировку развития направляют половые гормоны, что и формирует различные когнитивные способности у представителей разного пола. Когнитивные операции сохраняют свою чувствительность к половым гормонам на протяжении всей жизни. Уровень эстрогенов, меняющийся в течение менструального цикла, влияет на когнитивные процессы. Высокий уровень этих гормонов сочетается с относительным ухудшением пространственных способностей и улучшением двигательных и артикуляционных навыков. У мужчин существуют сезонные колебания тестостерона. При некотором оптимальном его уровне в крови мужчины проявляют максимальную способность к решению пространственных задач. Наилучшие результаты у них отмечаются весной, когда уровень тестостерона ниже.

9.11. МЕХАНИЗМЫ ТВОРЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Многие представители творческих профессий — ученые, изобретатели, писатели — отмечают, что важные, критические этапы в их деятельности носят интуитивный характер. Решение проблемы приходит внезапно, а не в результате логических рассуждений. Творчество в своей основе представлено *механизмами сверхсознания* (Симонов П.В., 1975). Если сознание вооружено речью, мате-

матическими формулами и образами художественных произведений, то язык сверхсознания — это чувства, эмоции. Творческий процесс приводит не только к расширению сферы знания, но и к преодолению ранее существовавших, принятых норм.

Выделяют три основных этапа творческого процесса: *замысел, рождение догадки; генерацию различных гипотез, включая самые фантастические, для объяснения данного явления; критический анализ и отбор наиболее правдоподобных объяснений, которые протекают на уровне сознания.*

Озарение, открытие, нахождение пути решения проблемы возникают в виде переживания, чувствования, что выбранное направление — то самое, которое заслуживает внимания. И здесь решающая роль принадлежит чувству, интуиции — *языку сверхсознания.* Многие изобретатели отмечают, что догадка возникает в виде расплывчатого образа, который только еще должен быть выражен словами. Однако внезапность появления догадки, озарения — кажущаяся, так как она является следствием интенсивной мыслительной работы человека, поглощенного увлекающей его проблемой или художественным произведением.

По мнению Р.А. Павлыгиной и П.В. Симонова, *доминанта* имеет отношение к явлениям озарения, инсайта, составляющим центральное звено творческого процесса. Внезапное отключение доминантного состояния может приводить к *внезапному замыканию ассоциаций* (установлению неожиданных связей). В опытах на кроликах показано, что при голодной доминанте, создаваемой естественной пищевой депривацией, любое побочное воздействие, включая обдувание глаза воздухом, вызывает не только мигательную, но и жевательную реакцию. Если голодному животному непосредственно после обдувания воздухом глаза дать пищу и тем самым снять доминантное состояние, то это приводит к формированию стабильного инструментального рефлекса. При повторном воспроизведении такой же доминанты кролик стремится регулировать свое состояние, демонстрируя мигательную реакцию, которая только один раз сопровождалась устранением доминанты.

Другое явление, которое также имеет отношение к творческому мышлению, — это *установление ассоциации между подпороговыми раздражителями.* Совмещение подпороговой стимуляции лапы и круговой мышцы глаза приводило к формированию связи между мигательной реакцией и движением лапы (Павлыгина Р.А., 1990). Ее можно было выявить, заменив подпороговые раздражения надпороговыми: стимуляция лапы вызывала мигательную реакцию, а раздражение глаза сопровождалось двигательной реакцией конечности (двусторонняя связь, по Э.А. Асратяну).

Таким образом, доминанта сильно напоминает мотивационное состояние, во время которого на основе видového и приобретенного опыта актуализируются ассоциации между стимулами, а также между стимулами и реакциями. В процессе анализа этой информации могут быть выявлены ранее скрытые (подпороговые) связи, которые приведут к новому видению проблемы. *Явление внезапного формирования устойчивых ассоциаций* в результате устранения доминантного возбуждения исследователи рассматривают как *нейрофизиологический механизм творческого озарения*.

Творчество — создание нового из старых элементов во внутреннем мире. Создание нового продукта вызывает положительную эмоциональную реакцию. Это положительное эмоциональное состояние служит наградой творческому процессу и стимулирует человека действовать в том же направлении.

Выявление нового аспекта в когнитивных процессах обусловлено работой детекторов новизны, которые способны улавливать новое не только во внешнем, но и во внутреннем мире — новые мысли, новые образы. Ориентировочная реакция возникает при этом не на изменение внешнего сигнала, а на преобразование внутреннего образа. При этом она сопровождается положительным эмоциональным переживанием и сама является эмоциональным подкреплением. Детекторы новизны обладают высокой чувствительностью, они сразу же фиксируют факт появления новой мысли еще до того, как она будет оценена. Осознание появления новой мысли сопровождается творческим волнением, которое стимулирует умственную работу. И только после появления эмоциональной реакции мысль начинает критически оцениваться. Таким образом, неосознанное сопоставление разного рода информации, содержащейся в памяти, порождает новую мысль. Ее последующая оценка осуществляется путем сравнения этой мысли с другими, ранее уже осознанными. Следовательно, продукция нового осуществляется главным образом в подсознании, а его оценка — на уровне сознания.

Процессы творческого мышления могут быть рассмотрены с точки зрения взаимоотношения ориентировочного и оборонительного рефлексов. Известно, что стресс с высоким уровнем напряженности выражает защитную, оборонительную реакцию, которая дезорганизует когнитивные функции человека. Согласно закону Йеркса—Додсена существует так называемое *оптимальное функциональное состояние*, определяющее наиболее высокую эффективность деятельности. Изучение механизма оптимизации функционального состояния приводит к представлению о его связи с ориентировочным рефлексом. Наличие интереса, увлеченность работой — те предпосылки, которые определяют уровень ее успешности.

Творчество связано с развитием *потребности в познании*, в получении новой информации, которая достигается в процессе ориентировочно-исследовательской деятельности. Последнюю можно рассматривать как цепь ориентировочных рефлексов. Каждый из ориентировочных рефлексов обеспечивает получение определенной порции информации.

Творческое мышление — это ориентировочно-исследовательская деятельность, обращенная к следам памяти в сочетании с поступающей актуальной информацией.

Ориентировочный рефлекс как выражение потребности в новой информации конкурирует с *оборонительным рефлексом*, который является выражением агрессии или страха, тревоги (Gracham F.K., 1997; Данилова Н.Н., 1995).

Особыми формами оборонительного поведения являются депрессия и тревожность, которые, тормозя ориентировочно-исследовательскую деятельность, снижают творческие возможности человека. *Депрессия* и *тревожность* могут возникать под влиянием длительного неуспеха в преодолении конфликтных ситуаций. Развиваясь, они ведут к соматическим нарушениям, которые, образуя контур обратной положительной связи, еще больше углубляют депрессию и тревожность. Разорвать этот круг самоусиления пассивно-оборонительного поведения, приводящего к снижению творческих возможностей человека, можно лишь путем устранения конфликтов и оказания психотерапевтической помощи. В качестве основы *«креативной психотерапии»* можно рассматривать создание у индивида творческой установки, усиление его ориентировочно-исследовательской деятельности, которые обычно тормозят оборонительную доминанту, способствуя раскрытию творческих способностей. Такая креативная установка может быть элементом процесса непрерывного образования человека, в силу того, что она стимулирует его заинтересованность в получении новой информации.

Ориентировочный рефлекс находится в реципрокных отношениях не только с пассивно-оборонительной, но и с активно-оборонительной формой поведения — аффективной агрессией. Длительные психологические конфликты могут вызывать функциональные изменения, выражающиеся в понижении порога аффективной агрессии. В результате незначительные воздействия провоцируют агрессивное поведение. Такое снижение порога агрессивного поведения иногда наблюдается в период полового созревания в результате нарушения медиаторного баланса. Одним из радикальных способов снижения агрессивности может быть стимуляция ориентировочно-исследовательской деятельности.

Таким образом, стимуляцию ориентировочно-исследовательской активности можно рассматривать как основу развития творческого потенциала человека и психотерапевтический способ подавления депрессии, тревожности и агрессивности — основных факторов, препятствующих творческому самовыражению человека.

Реципрокный характер взаимоотношений ориентировочного и оборонительного рефлексов наиболее отчетливо проявляется в реакциях сердечного ритма. Тип реакции в виде редукции мощности сосудистой и дыхательной модуляций СР, роста ЧСС, индекса напряжения (ИН), уменьшения величины стандартного отклонения RR-интервала выражает оборонительный рефлекс. Противоположный тип реакции характеризует ориентировочный рефлекс: одновременно с падением ЧСС (одним из компонентов ориентировочной реакции) усиливается дыхательная и сосудистая модуляция RR-интервалов. Параллельно падает ИН, а стандартное отклонение, характеризующее вариабельность СР, растет.

Появление ориентировочного или оборонительного рефлекса в составе когнитивной деятельности зависит от типа информационной нагрузки и ее сложности, а также от индивидуальных особенностей субъекта и прежде всего от его личностной тревожности, устойчивой индивидуальной склонности более или менее часто отвечать на различные события как на потенциально опасные. Изменение СР по оборонительному типу преобладает при решении арифметических задач. Последние часто создают стрессовую ситуацию, так как многими людьми процедура выполнения арифметического теста связывается с оценкой их интеллектуальных способностей. Лица с высоким уровнем личностной тревожности реагируют даже на стандартную информационную нагрузку преимущественно оборонительными реакциями в виде редукции сосудистой и дыхательной модуляций СР совместно с ростом ЧСС и ИН. Стресс, тревожность тормозят ориентировочную реакцию и усиливают оборонительные, что приводит к подавлению творческой активности человека (Данилова Н.Н., 1995).

Рассматривая нейроанатомические основы творческого мышления, П.В. Симонов связывает его с функциями следующих структур мозга. *Ядра миндалины* выделяют доминирующую мотивацию, которая стимулирует поиск недостающей информации, необходимой для решения определенной проблемы. Другая структура лимбической системы — *гиппокамп* — обеспечивает расширенную актуализацию следов, извлекаемых из памяти и служащих материалом для формирования гипотез. У человека гиппокамп доминантного полушария вовлечен в анализ следов словесных сигналов, а правого полушария — в обработку следов от невербальных стимулов.

Предполагается, что сами гипотезы генерируются в *лобных отделах неокортекса*. В правом полушарии происходит их первичная эмоционально-интуитивная оценка, при этом исключаются заведомо нереальные предположения. Левые лобные доли выступают в роли критика, который выполняет отбор гипотез, наиболее достойных внимания. *Взаимодействие правых и левых лобных долей обеспечивает тот диалог двух голосов — фантазирующего и критического, который знаком почти всем творческим личностям.* «Функциональная асимметрия двух полушарий мозга, в сущности, служит сегодня наиболее приемлемой нейробиологической основой взаимодействия осознаваемых и неосознаваемых компонентов творческого процесса» (Симонов П.В., 1993. С. 75).

Механизмы интуиции при решении различного рода когнитивных задач с учетом межполушарного взаимодействия были исследованы Н.Е. Свидерской (1997). Используя метод компьютерной топоскопии синхронных биотоков мозга при одновременном отведении ЭЭГ от 48 электродов, она определяла фокусы максимальной активности во время решения задач, требующих различных способов обработки информации: симультантного и сукцессивного. *Симультантный метод* служит для одновременного анализа множества элементов информации. Его связывают с функциями правого полушария. *Сукцессивный метод* представляет поэтапную обработку информации и относится в основном к деятельности левого полушария. Оказалось, что при решении вербальных и невербальных задач фокус активности определяется не качеством или содержанием информации, а способом ее анализа. Если задание требовало сукцессивного метода, фокус активности возникал в передних областях левого полушария, а при выполнении симультантных заданий он был локализован в задних зонах правого полушария. При решении нестандартных задач, при незнании их алгоритма, когда требуется использовать *интуитивные формы мышления*, активация доминирует в задних отделах правого полушария. Такую же картину можно было видеть у испытуемых, правильно описывающих характер и условия жизни человека по его портрету или местности по ее отдельным фрагментам. Успешное выполнение такого задания возможно только на основе интуитивной оценки. У субъектов, которые давали неправильное описание человека и местности, фокус активности возникал в передних областях левого полушария. Автор связывает *правополушарный фокус активации* с симультантным способом обработки как осознаваемой, так и неосознаваемой информации.

Вместе с тем симультантный способ обработки, позволяющий оперировать одновременно большим числом элементов — целостным

представлением объекта, более адекватен для работы с неосознаваемой информацией. Установлено, что при автоматизации навыка (обучении цифровым кодам ЭВМ), т.е. при переходе от осознаваемого уровня анализа к неосознаваемому, фокус активации из передних областей левого полушария смещается в задние зоны правого.

Снижение уровня осознания болевой стимуляции, вызванной гипнотической аналгезией, коррелирует с падением активности в передних зонах левого полушария. *Левополушарный фокус активности* указывает на сукцессивный способ обработки информации, предполагающий анализ материала на осознаваемом уровне.

Совместная деятельность обоих полушарий, каждое из которых использует свои методы обработки информации, обеспечивает наиболее высокую эффективность деятельности. С усложнением задачи необходимо объединение усилий обоих полушарий, в то время как при решении простых задач латерализация фокуса активности вполне оправдана. При решении нестандартных, творческих задач используется неосознаваемая информация. Это достигается совместной деятельностью обоих полушарий при хорошо выраженном фокусе активности в задних отделах правого полушария.

Глава 10

СОЗНАНИЕ

10.1. ЧТО ТАКОЕ СОЗНАНИЕ?

О том, что представляет собой сознание, высказывается большое разнообразие мнений. Можно определять сознание как субъективно переживаемую последовательность событий, противопоставляемых бессознательным процессам, например таким, которые возникают в вегетативной нервной системе. Часто сознание связывают с осведомленностью человека о том, что с ним происходит или что он воспринимает. Осведомленность не является общим свойством всех процессов обработки информации. Принято считать, что сознание отсутствует во время медленного сна и у глубоко анестезированного животного. Однако парадоксальный сон ряд исследователей относят к некоторым особым формам сознания. Хотя во время сна когнитивные процессы не полностью нормальны и долговременная память не функционирует, тем не менее сновидения, по-видимому, обладают какими-то свойствами сознания (Strick F., Koch Ch., 1990). При легкой анестезии или состояниях,

вызываемых современными лекарственными препаратами, подавляющими чувствительные к ним рецепторы, кажется, что сознание также частично присутствует.

Среди разных позиций следует выделить два принципиально различающихся подхода к определению сознания. Одно из них возникло в философии. Сознание рассматривается как совокупность некоторых когнитивных операций, связанных с субъективным переживанием своих мыслей, чувств, впечатлений и возможностью передать их другим с помощью речи, действий или продуктов творчества. Этот взгляд разделяется П.В. Симоновым, рассматривающим *сознание как совместное знание*. Он пишет: «Сознание есть знание, которое с помощью слов, математических символов и обобщающих образов художественных произведений может быть передано, стать достоянием других членов общества, в том числе других поколений, в виде памятников культуры» (Симонов П.В., 1993а. С. 213).

Э.А. Костандов в своих экспериментальных многолетних исследованиях пришел к сходному заключению. Он подчеркивает, что «...решающим звеном в структурно-функциональной системе мозга человека, организующей физиологическую основу осознания раздражителей внешней среды, согласно предлагаемой нами гипотезе, является активация временных связей между воспринимающими и гностическими участками коры больших полушарий с двигательной речевой областью» (Костандов Э.А., 1994. С. 902).

Неосознаваемые процессы обработки информации, о влиянии которых субъект не отдает себе отчета, принято относить к категории бессознательного. П.В. Симонов (1987) предлагает выделять три группы проявления бессознательного. Первая группа — *досознательное*. Оно охватывает наши биологические потребности, выражающиеся в безусловных рефлексах и врожденных формах поведения (инстинктах), а также в генетически заданных свойствах темперамента.

Вторая группа бессознательного — *подсознание*. К ней относится все то, что ранее уже было осознано и вновь может стать осознаваемым в определенных условиях. Это различные автоматизированные навыки, стереотипы автоматизированного поведения. К ним же относятся неосознаваемые побудители деятельности (мотивы, смысловые установки), глубоко усвоенные человеком нормы поведения, вытесненные из сферы сознания мотивационные конфликты. В процессе эволюции подсознание возникло как средство защиты сознания от лишней работы и непереносимых нагрузок. Оно предохраняет человека от излишних энергетических трат, защищает от стресса.

К подсознанию П.В. Симонов относит и те проявления интуиции, которые не связаны с порождением новой информации, но предполагают лишь использование ранее накопленного опыта. Примером может служить правильный диагноз, поставленный опытным врачом при беглом осмотре пациента. Нередко врач не может объяснить, какие именно симптомы побудили его прийти к такому заключению.

Указывая на различия сознания и подсознания, П.В. Симонов отмечает: «Если сознание вооружено речью, символикой математических формул и образным строем художественных произведений, неосознаваемое психическое сообщает сознанию о результатах своей деятельности переживанием чувств, т.е. эмоцией» (Симонов П.В., 1993а. С 215). Такая форма психического отражения, как эмоция, не относится к категории осознаваемых явлений. Для перевода на уровень сознания требуются дополнительные операции, связанные с обработкой символической информации.

Одной из наиболее характерных черт подсознания является его консерватизм. В работах Э.А. Костандова экспериментально продемонстрирована трудность угасания условных реакций, выработанных при подкреплении неосознаваемых и эмоционально окрашенных стимулов (Костандов Э.А., 1983). Они плохо поддаются воздействию тех психотропных веществ (диазепаму), которые влияют на осознаваемые условные рефлексы (Арзуманов Ю.Л. и др., 1990). Усвоенные на уровне подсознания условные рефлексы приобретают императивность, жесткость, присущую безусловным рефлексам. Отсюда возникает иллюзия врожденности некоторых проявлений бессознательного («голос крови», «классовый инстинкт»). Подсознательное из-за своего консерватизма лишено творческого начала, которое предполагает преодоление устоявшихся норм, правил (Симонов П.В., 1993б).

Третью группу бессознательных явлений составляет *сверхсознание*, или интуиция, связанная с процессами творчества, которые не контролируются сознанием. Термин «сверхсознание» заимствован у К.С. Станиславского и идентичен термину «*надсознательное*». Сверхсознание — источник новой информации, гипотез, открытий. Под сверхсознанием понимается высший этап творческого процесса. Его нейрофизиологическая основа — трансформация следов памяти и порождение из них новых комбинаций, создание новых временных связей, порождение аналогий. За сознанием остается функция отбора гипотез на основе их логического анализа. Сверхсознание (интуиция) всегда «работает» на удовлетворение потребности, устойчиво доминирующей в иерархии мотивов субъекта. В отличие от подсознания деятельность сверхсозна-

ния не осознается ни при каких условиях. Сознание оценивает лишь результаты деятельности сверхсознания. «Если подсознание защищает сознание от излишней работы и психологических перегрузок, то неосознаваемость творческой интуиции есть защита от преждевременного вмешательства сознания, от давления ранее накопленного опыта» (Симонов П.В., 1993а).

Другое определение сознания имеет своим истоком экспериментальную физиологию. Оно рассматривает *сознание как определенное состояние бодрствующего мозга или как уровень реактивности мозга*. Данная точка зрения предполагает существование различных уровней сознания — от глубокой комы до полного бодрствования. В медицинской практике именно это содержание вкладывается в понятие сознания. Появление движений глаз является одним из признаков выхода пациента из комы. В НИИ нейрохирургии им. акад. Бурденко выделяют 7 последовательных стадий восстановления сознания и психических функций по поведенческим показателям:

1) *открывание глаз*; 2) *фиксация взора и слежение*; 3) *различение близких*; 4) *восстановление понимания обращенной речи*; 5) *восстановление собственной речи*; 6) *амнестическая спутанность сознания*; 7) *восстановление формально ясного сознания*.

Изучение угасания, выключения и восстановления сознания по параметрам ЭЭГ показало высокую информативность среднего уровня когерентности ЭЭГ для определения степени нарушения сознания (Добронравова И.С., 1996; Болдырева Г.Н. и др., 1993). Выявлено несколько уровней угнетения сознания по показателям среднего уровня когерентности ЭЭГ, по типу электрической активности мозга и характеру ЭЭГ-реакций на сенсорные раздражители.

При угнетении сознания на стадии глубокой комы при общем снижении среднего уровня когерентности ЭЭГ наблюдается преобладание правополушарной асимметрии по показателю когерентности ЭЭГ преимущественно в центральной зоне и в диапазоне тета-ритма (5 Гц). В условиях развития терминальной комы преобладает левополушарная асимметрия ЭЭГ с большей представленностью в лобной области и в диапазоне медленных дельта-волн. Левополушарная асимметрия когерентности ЭЭГ в диапазоне альфа-ритма преимущественно в височно-центральных отделах — предвестник восстановления речевой функции. На разных стадиях угнетения сознания наиболее сильным активирующим эффектом, благотворно влияющим на процесс восстановления сознания, обладают эмоционально значимые раздражители (слова, обращенные к пациенту). При летальном исходе сначала исчезает реакция

на свет, затем на звук и последней — на боль. С выходом из комы восстановление ЭЭГ-реакций идет в обратном порядке.

Интересная гипотеза о сне, как особой форме сознания, принадлежит И.Н. Пигареву (Pigarev I.N., 1994). Он полагает, что мозг во сне не отдыхает, так же как не отдыхают и наши внутренние органы. И во сне мозг продолжает выполнять стандартные операции над входными сигналами. Пачечная активность нейронов, которую мы наблюдаем во сне, по мнению автора, отражает их ответы на интероцептивную стимуляцию. Регистрируя электрическую активность одиночных нейронов коры спящих обезьяны и кошки, он нашел, что нейроны зрительной сенсорной и ассоциативной коры (V1, V2, V4), а также сенсомоторной области (поле 5) отвечают на электрическую стимуляцию желудка и других внутренних органов. Таким образом, структуры мозга, которые в бодрствовании обрабатывают информацию, поступающую от экстероцептивных стимулов, во сне настраиваются на восприятие и обработку интероцептивной информации. Обработка информации от экстероцептивных воздействий и интероцепции осуществляется в одних и тех же структурах мозга, но не одновременно. Информация о внешнем мире обрабатывается днем, а о состоянии внутренней среды, внутренних органов — во сне.

Много исследований посвящено изучению взаимодействия коры и внутренних органов. Во многих из них сообщается о вызванных потенциалах коры и таламуса на электрическую стимуляцию внутренних органов, механические, химические раздражения интероцепторов. Первичные ответы на висцеральную стимуляцию (с латенцией около 30 мс) были получены в некоторых участках соматосенсорной и ассоциативной коры. Вторичные ответы с большей латенцией (до 100 мс) практически можно записать от всей кортикальной поверхности. Однако все реакции коры на раздражение внутренних органов были получены в острых опытах на животных с анестезией. И их не удается зарегистрировать у неанестезированного животного.

Таким образом, в бодрствовании результаты обработки экстероцептивной информации достигают сознания и используются для организации поведения. Во сне мозг обрабатывает сигналы от интероцепторов и принимает участие в гомеостатической регуляции (метаболизме, росте, регенерационных процессах, иммунных ответах и др.). Однако эта активность мозга не достигает того уровня сознания, когда мы это осознаем. И.Н. Пигарев предполагает, что существует специальный механизм, который в бодрствовании блокирует обработку висцеральных сигналов, а во сне — экстероцептивных. Такая структура аналогичным образом должна действовать

на моторные реакции. И такая блокада действительно известна как мышечная атония во сне.

Кроме того, на анестезированных животных показано, что электрическая стимуляция коры вызывает реакции в висцеральных органах. Они исчезают сразу же, как только животное выходит из-под наркоза. Следовательно, управляющие кортико-фугальные сигналы коры во сне направляются не к моторной системе, а к внутренним органам. С пробуждением они меняют свою направленность, переключаясь на регуляцию поведения и тесно связанную с ним моторную систему. Механизм, который переключает экстероцептивные и интероцептивные потоки сигналов для обработки информации, скорее всего должен быть локализован в центрах сна ствола мозга (Pigarev I.N., 1997).

Сознание может быть широким или узким. Широту сознания определяет количество каналов распространения локальной активности, модулирующей информационные сети нейронов. Чем больше задействовано локальных модуляторов, тем шире сознание. Частичное выключение локальных модуляторов приводит к сужению поля сознания. Это можно наблюдать при гипоксии, когда в ЭЭГ лобных отделов коры локально усиливаются медленные волны, сопровождающиеся эйфорией и нарушением операций планирования.

В процессе развития сна могут быть выделены различные уровни сознания. Исследование активности ассоциативных зон коры у кошки и обезьяны, когда они выполняли сложное задание — опознание целевого стимула с отсроченной реакцией, показало, что сон развивается в коре парциально, охватывая прежде всего ассоциативную кору (Pigarev I.N., 1997). В этих опытах животному в центре экрана демонстрировали одну линию, после паузы 0,5–1,5 с давали тестовый стимул, содержащий набор линий, среди которых могла быть или не быть линия-образец, которая перед этим была показана. Животное должно было сообщать о присутствии или отсутствии образца в составе тестового стимула, нажимая на одну из двух педалей. Правильный ответ подкреплялся небольшой порцией детского молочного питания. Иногда животное впадало в дремотное состояние, особенно если получало много молочного пищевого подкрепления, однако при этом оно продолжало правильно выполнять задания. У нейронов ассоциативной зрительной коры (в области V4) такого животного можно было наблюдать пачечный тип активности, характерный для сна, и ослабление или даже полное исчезновение их реакций на зрительные стимулы, с которыми животное работало, решая задачу. В отличие от нейронов ассоциативной коры нейроны первичной зрительной коры (в об-

ласти VI) сохраняли нормальные ответы на зрительные стимулы даже при появлении ЭЭГ-признаков сна в ассоциативной коре.

Характер изменений нейронной активности в ассоциативной коре позволяет предположить существование локального сна. Последний прежде всего захватывает нейроны, рецептивные поля которых находятся на периферии зрительного поля. Таким образом, даже в пределах зрительной коры сон не развивается синхронно. Процесс распространяется в направлении от периферии к центру ассоциативной коры, возможно, возникая в отдельных модулях.

При развитии локального сна в ассоциативной коре обезьяна продолжала выполнять задание на зрительный поиск с отставленной реакцией. Таким образом, даже при высокой поведенческой активности возможен частичный сон, особенно в ассоциативных корковых областях. По-видимому, это может быть причиной возможного нарушения когнитивных процессов и внимания при наличии большой потребности в сне.

Е.Н. Соколов (1997) предлагает объединить оба подхода к определению сознания и рассматривать *сознание как специфическое состояние мозга, позволяющее осуществлять определенные когнитивные операции*. Что касается возможности передавать информацию другому, это требование не является непременной характеристикой сознания. Но это не значит, что язык не обогащает сознание, и возможность передать свои знания другому не отражает наиболее высокий его уровень.

10.2. ТЕОРИИ СОЗНАНИЯ

Существует множество теорий о механизмах сознания, в которых предпринимается попытка сформулировать необходимые и достаточные условия для возникновения сознания. Их можно разделить на структурные, когда акцент делается на рассмотрение роли отдельных структур или нейронных сетей мозга, и на функциональные, которые определяют сознание через специальные когнитивные операции — мышление, воображение, запоминание и желание. На деле эти два подхода не исключают друг друга, так как специальные операции, связанные с сознанием, реализуются с участием особых нейронных сетей, находящихся в конкретных структурах мозга.

Изучая процессы концентрации и индукции возбуждения, их распределение по коре, И.П. Павлов создал теорию сознания, которая получила название *теории светлого пятна*. Он связывал сознание с фокусом возбуждения, светлым пятном, областью повышенной возбудимости, которая может перемещаться по коре.

При этом сознание не обязательно связано с символьными операциями — второй сигнальной системой и речевой деятельностью. По И.П. Павлову, сознание есть у человека и у животных.

Изучая поведение собак в условиях свободного их перемещения в манеже, И.С. Бериташвили выявил эффект *сенсорного обучения*. Он нашел, что образ целевого объекта — пищи и места ее нахождения — формируется быстро, фиксируется и легко извлекается из памяти, когда нужно удовлетворить биологическую потребность. В связи с тем что эти результаты не укладывались в простую рефлекторную схему, он ввел понятие *психонервной деятельности*, которая оперирует образами. Он предположил, что внешняя среда всегда сравнивается с ее отражением — репрезентациями, хранящимися в памяти. Это характерно как для человека, так и для животных. Поведение строится на основе психонервных механизмов мозгового отображения. Формирование образов он связывает с функцией звездчатых клеток. Они не посылают свои аксоны за пределы коры, так как относятся к внутренним клеткам коры и имеют самостимулирующую обратную связь. Возбуждение может циркулировать по цепочке звездчатых нейронов. Такая локальная реверберация возбуждения рассматривается как основа для формирования сложного образа. Звездчатые нейроны создают материальный субстрат для сознания и служат механизмом для психонервной деятельности, когда нельзя разделить психическое и физиологическое.

Теория сознания Дж. Экклса (Eccles J., 1994) исходит из особой функции дендритов пирамидных клеток коры. Наличие системы пирамидных нейронов является характерной чертой неокортекса. Находясь в нижних слоях коры, они на уровне IV слоя коры собираются в дендритный пучок, который достигает I слоя. Дж. Экклс предположил, что субъективный (психический) феномен, выявляемый интроспективными методами, которому он дал название «*психон*», связан с пучком дендритов пирамидных клеток, идущим к поверхности коры. Пучок дендритов от группы 70–100 соседних крупных и средних пирамид был назван «*дендрон*». Каждый дендрон обладает множеством синапсов, на которых оканчиваются бутоны терминалей аксонов. Следует подчеркнуть, что открытия, сделанные в последнее время, указывают на особые, сложные функции, выполняемые дендритами. В шипиках дендритов обнаружен свой собственный аппарат транскрипции — синтеза белков, важных не только для восстановления функций нейрона, но и для его пластических модификаций. Информационная РНК переносится из ядра к определенному постсинаптическому участку дендрита, где осуществляется синтез новых белков и встраивание их в мембрану. Дж. Экклс приписал дендрону функ-

цию носителя единицы сознания. *Отдельному дендрону соответствует отдельный психон как единица локального ощущения.* Множество психонов представляет все разнообразие субъективных явлений. *Сознание есть следствие психонов, генерируемых соответствующими дендронами.* Его теория сознания сводится к установлению связей между психонами и отдельными дендронами. Его дуалистическая позиция выражается в том, что он признает существование нематериального начала, которое может воздействовать на дендриты. Нематериальная передача осуществляется за счет выброса кванта медиатора. В концепции сознания Дж. Экклса предполагается активное влияние психического феномена на поведенческие акты в виде «свободы воли». Влияния реализуются через управление вероятностью высвобождения квантов медиатора.

Многие теории сознания исходят из принципа повторного входа возбуждения в систему, образующую материальную основу сознания. Впервые данная гипотеза была выдвинута А. М. Иваницким в 1970-х годах. Он в своей *теории «информационного синтеза»* исходит из результатов собственных исследований связи волн вызванного потенциала (ВП) с субъективными показателями восприятия стимула. Количественная оценка восприятия в соответствии с теорией обнаружения сигнала производилась по двум независимым переменным: показателю сенсорной чувствительности (d') и критерию принятия решения, зависящего от мотивации субъекта. Было показано, что амплитуда ранних компонентов ВП положительно коррелирует с показателем d' , а поздние компоненты — с критерием принятия решения. Промежуточные волны ВП с латенцией 140–180 мс коррелировали с обоими показателями восприятия, причем отношения были выявлены только для проекционной коры. Факты двойной корреляции этих среднелатентных компонентов ВП — с сенсорными свойствами стимула (d') и его значимостью (принятие решения) — послужили основой для концепции о кольцевом движении нервных импульсов с «центральной станцией» в проекционной коре. Сначала возбуждение от проекционной коры, вызванное сенсорным стимулом, поступает к ассоциативной. Для зрительной модальности ассоциативные отделы находятся в височной коре. Затем сигнал поступает к структурам лимбико-гиппокампального комплекса и подкорковым центрам эмоций и мотиваций. Оттуда возбуждение вновь возвращается в кору, включая ее проекционные отделы, по системе диффузных проекций. Затем к обработке информации подключается и лобная кора. На рис. 59 схематично представлен путь кольцевого движения возбуждения при возникновении зритель-

ного ощущения. Ведущее звено в этой схеме — синтез информации о физических и сигнальных (значимых) свойствах стимула на нейронах проекционной коры. Информация о значимости стимула извлекается из памяти с помощью мотивационно-эмоциональной системы. Синтез двух видов информации — наличной и извлекаемой из памяти — определяет появление ощущения. Движение возбуждения по кольцу составляет психический мониторинг происходящих изменений во внешней и внутренней среде. Этот процесс осуществляется с периодом квантования приблизительно 100–150 мс. У человека возникшее ощущение затем опознается, категоризируется, что требует участия лобных отделов коры, включая вербальные центры. Реакция последних возникает примерно на 200 мс позже ощущения. Теории повторного входа возбуждения, отказываясь от понятия рефлекса, трансформируют его в «кольцо», внутри которого циркулирует возбуждение.

Широкую известность получила *теория повторного входа*, которую предложил и теоретически разработал Дж. Эдельман, (см.: Эдельман Дж., Мауткастел В., 1981).

Дж. Эдельман предположил, что элементарные процессы сознания являются прерывистыми, т.е. требуют циклического повторения некоторой последовательности событий при наличии *повторного входа* (reentering) в одну и ту же группу клеток. Это означает, что система сознания построена таким образом, что сигнал, возникший внутри некоторой системы, входит в нее повторно, как если бы он был внешним сигналом. Распространяя этот принцип на работу нейронных сетей, автор предположил, что сенсорная информация от внешней и внутренней среды после ее предварительной обработки в первичной нейрональной группе повторно входит в нее, возвращаясь после дополнительной обработки в других группах клеток. При этом параллельно в эту же группу нейронов поступает информация в виде ассоциированных сигналов из долговременной памяти. Соединение этих двух потоков информации и составляет один цикл, или повторяющуюся фазу, активности сознания. Обсуждая возможную продолжительность каждого цикла, он предполагает, что она равна 100 мс. Важной чертой теории сознания Дж. Эдельмана является не только положение о повторном входе возбуждения. Он подчеркивает связь сознания с операциями обращения к долговременной памяти. *Осознание возникает в результате обращения групп нейронов высокого порядка к мультимодальным ассоциативным структурам, заложенным в долговременной памяти на основе прошлого опыта.*

«Прожекторная теория сознания» предложена Ф. Криком (Crick F., Koch Ch., 1990). Ф. Крик — один из авторов расшифров-

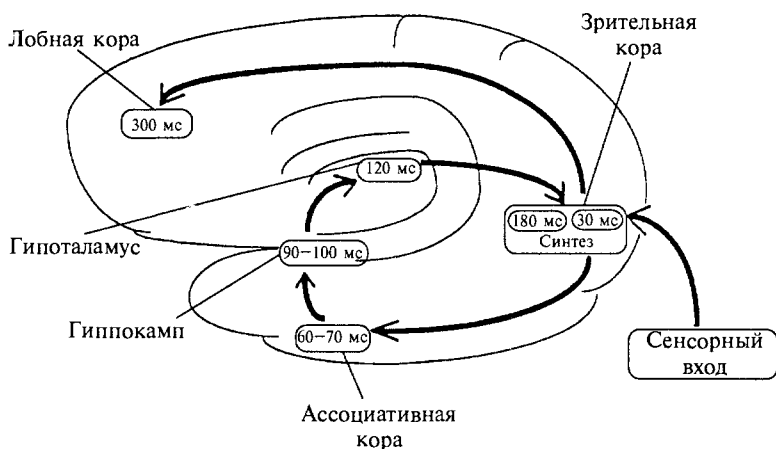


Рис. 59. Схема кольцевого движения возбуждения при возникновении ощущений.

Центральное звено — синтез информации о физических и сигнальных свойствах стимула на нейронах проекционной коры (по А.М. Иваницкому, 1997).

ки структуры ДНК, лауреат Нобелевской премии. В его теории идея И.П. Павлова о сознании как светлом пятне получила дальнейшее развитие. Он предположил наличие специального аппарата, создающего «луч прожектора», связав его с особой формой внимания и гамма-осцилляциями в электрической активности мозга. Кроме того, он указал на зависимость сознания от механизма некоторых форм кратковременной памяти.

Модель сознания Крика построена на анализе работы зрения. С его точки зрения, зрительная кора — наиболее удобный объект для изучения сознания. У человека и животных она имеет сходную структуру.

Различные отделы зрительной коры отвечают на разные признаки зрительных объектов. Нейроны-детекторы первичной зрительной коры (V1) реагируют на простые характеристики стимулов, например на определенным образом ориентированную полосу. Нейроны кортикальных областей более высокого порядка отвечают на более сложные признаки (на определенные черты лица). Нейроны области V5 реагируют главным образом на движение зрительного стимула и не отвечают на цвет и форму. В области V4 находят нейроны, отвечающие на цвет и форму предметов, нейроны области 7a — на положение стимула в пространстве относительно головы и тела. Но как возникают целостные зрительные

образы, сцены, которые мы видим перед собой? Отвечая на этот вопрос, Ф. Крик предположил, что в любой момент определенные нейроны, расположенные в разных кортикальных зонах, могут кооперироваться, чтобы сформировать некоторый вид глобальной активности. Ее появление и соответствует зрительному осознанию.

В качестве предполагаемого механизма, связывающего нейроны в общую единую систему, он рассматривает одновременное появление у них *коррелированных разрядов с частотой гамма-колебаний (35–70 Гц)*. Он обратил внимание на то, что нейроны, избирательно реагирующие на один и тот же стимул, обнаруживают сходные гамма-осцилляции без фазового сдвига. Кроме того, корреляция их гамма-активности при появлении в их рецептивных полях одного и того же объекта была больше, чем на появление различных объектов. Все это позволило ему утверждать, что синхронизация нейронной активности является механизмом объединения клеток в ансамбль. Нейроны связываются в ансамбль за счет синхронизации их активности на какое-то время. Они могут переключаться с одного ансамбля на другой. Синхронизация активности нейронов зрительной коры постулируется как способ пространственного связывания признаком.

Включение и выключение гамма-осцилляций зависят от механизма последовательного (серийного) внимания, которое иногда называют прожектором внимания. Оно характеризуется последовательным перемещением фокуса внимания с одного места в зрительном поле на другое. По мнению Ф. Крика, это движение более быстрое, чем движение глаз, которое представляет другую форму — более медленного внимания. Механизм внимания помогает группе взаимодействующих нейронов разряжаться когерентно на частоте 35–70 Гц. В результате создается глобальная единица активности, охватывающая нейроны в различных частях мозга.

Согласно теории Крика, *нейронные процессы, попадающие под луч прожектора внимания, определяют содержание нашего сознания, в то время как нейронные процессы вне света прожектора образуют подсознание*. Термин «подсознание» применяется для обозначения нейрональных событий, которые сознательно не переживаются, тогда как другие события субъективно осознаются. Прожектор означает, что пятном сознания можно управлять. Эту функцию выполняет таламус, который создает на уровне коры подсветку — дополнительное неспецифическое возбуждение, которое, взаимодействуя со специфическим, усиливает его.

По мнению Ф. Крика, осознание зрительного объекта требует участия не только внимания, но и кратковременной памяти. Различая сенсорную и рабочую память, он подчеркивает особую роль

рабочей памяти в процессах сознания. Рисуя картину в целом, он описывает процесс осознания зрительного объекта следующим образом. Мозг имеет топографическую карту, в которой закодированы локусы зрительного поля. Эта карта связана с различными картами признаков. Сигнал о локализации объекта в зрительном поле, возможно, возникающий от карты движения глаз в двухолмии, активирует соответствующие участки в картах признаков. За этим следует синхронное появление гамма-осцилляций у нейронов в различных локусах коры и на этой основе когерентное связывание признаков объекта. Когда проблема связи нейронов, реагирующих на объект, решена, на короткое время признаки объекта, на которые распространяется фокус внимания, автоматически запоминаются в рабочей памяти. Возможно, что 40 Гц осцилляции сами избирательно активируют механизмы памяти.

Помещение в рабочую память признаков позволяет использовать категориальные знания, которые также временно представлены в ней, и решить, какие нейроны должны разряжаться вместе, чтобы продуцировать окончательную репрезентацию объекта, на который направлено внимание.

В ситуации произвольного внимания луч прожектора направляется командами из рабочей памяти. Связывая рабочую память с функциями фронтальных областей, он полагает, что *активность фронтальных областей необходима, чтобы субъект сообщил о своем осознанном восприятии стимула* (Crick F., Koch Ch., 1995). Богатство субъективных впечатлений, по Ф. Крику, основано на использовании и сенсорной памяти. Зрительное внимание в любой момент может быть переключено на иконическую память, чтобы извлечь из нее любую текущую информацию.

Таким образом, сознание критически зависит от некоторых форм памяти и внимания. Можно выделить следующие главные черты концепции сознания по Ф. Крику:

- информация, получаемая о целостном объекте, распределена по мозгу;
- формирование целостного образа объекта предполагает участие быстрого механизма внимания;
- целостный образ является результатом объединения нейронов в единую систему с помощью осциллятора 40 Гц, создающего синхронизацию разрядов по частоте (35–75 Гц) и фазе;
- выделяются две формы текущей памяти (сенсорная и рабочая), каждая из них выполняет свою функцию по отношению к сознанию.

Особое место среди различных теорий сознания занимает концепция К. Прибрама (1975). Суть его *голографической теории* состоит в том, что информация о входных сигналах распределена по нейронной системе точно так же, как она распределена по всему узору физической голограммы. Он подчеркивает, что речь, конечно, идет только о тех ограниченных областях мозга, где входные воздействия вызывают устойчивые узоры синаптических микроструктур. Распространение свойств голограммы на функции мозга означает, что в мозге информация о каждой точке объекта распределена по голографическому экрану мозга, что делает ее регистрацию устойчивой к разрушению. При этом любая малая часть голограммы содержит информацию обо всем объекте и, следовательно, может восстановить ее. С уменьшением куска голограммы, с которой восстанавливается информация, происходит снижение ее разрешающей способности. Для считывания информации разного объема существуют различные оптимальные величины голограмм. Голограмма одновременно может хранить множество различных узоров — изображений. Обычно в одном кубическом сантиметре физической голограммы хранится несколько десятков миллиардов бит информации (Прибрам К., 1975).

Развивая свою теорию отражения мира, К. Прибрам связывает память, которая сохраняет и воспроизводит информацию по голографическому принципу, с гиппокампальной формацией. В качестве доказательств того, что в гиппокампе информация хранится в распределенном виде — параллельно на многих нейронах, он приводит результаты опытов О'Кифа (O'Keefe) о «нейронах места» в гиппокампе. Опыты показывают, что внешняя среда многократно представлена в гиппокампе подобно голограмме. Репрезентация любого участка среды зависит от активности большой группы нейронов места, т.е. она повторяется одновременно на разных нейронах гиппокампа. О'Киф показал, что один и тот же нейрон гиппокампа может принимать участие в создании разных картин мира. Исследования нейронной активности у крыс, находящихся в трех участках экспериментальной среды, показало, что 28 нейронов гиппокампа отвечали на появление животного в одном и том же участке экспериментального пространства, 12 нейронов реагировали на нахождение животного в трех разных местах. Это означает, что каждый *нейрон места* в гиппокампе входит в состав репрезентаций большого количества элементов внешней среды и, наоборот, репрезентация данного элемента внешнего мира зависит от активности достаточно большой группы нейронов места.

Таким образом, информация о внешнем пространстве записывается через систему параллельных каналов на множестве пира-

мидных клеток гиппокампа. Разные группы нейронов, воспроизводя образ внешнего пространства, подчеркивают один из ее аспектов. Считывание информации со всех каналов делает картину внешнего мира более точной и совершенной. Если принять гипотезу, что одной из функций гиппокампа является актуализация из долговременной памяти заведомо избыточной информации для последующего отбора наиболее полезной, то в процедуру считывания информации должны вовлекаться все параллельно работающие каналы, кодирующие не совсем совпадающие аспекты внешнего мира. Голографическая концепция сознания К. Прибрама стоит несколько в стороне от других теорий сознания, но есть нечто общее, что их объединяет. К. Прибрам, так же как и другие исследователи, важную роль в когнитивных процессах отводит ритмам ЭЭГ. Однако он говорит не о гамма-колебаниях, а о гиппокампальном тета-ритме, который рассматривается как механизм сканирования информации.

10.3. СОЗНАНИЕ И МОДУЛИРУЮЩАЯ СИСТЕМА МОЗГА

Обработка информации (выполнение элементарных когнитивных операций) осуществляется в дискретных нейронных сетях. Не все процессы обработки в таких сетях осознаются. Те процессы, которые обеспечивают осведомленность человека о когнитивных операциях, а точнее об их результатах, образуют особую подсистему сознания, ее высший уровень. Это свойство осведомленности обеспечивается включением в ее состав механизма, регулирующего генерализованные и локальные активации мозга. Процессы активации, а также особая операция в виде повторного входа возбуждения непрерывно поддерживают высокий уровень активности нейронных сетей высшей подсистемы сознания. Последняя находится под иерархическим контролем, выполняемым в соответствии с *правилом сверху вниз*. Командные сигналы из префронтальной коры достигают идей и концептов, в закодированном виде хранящихся в теменно-височной ассоциативной коре, извлекают необходимую информацию и переводят ее в рабочую память для контроля за исполнением поведения.

Высший уровень сознания не может существовать без участия модулирующей системы мозга. Генерализованные и локальные влияния из неспецифической системы ствола и таламуса сходятся на клетках нейрональных сетей коры, создавая условия, необходимые для обработки информации. Прерывание связей нейрональных сетей, обрабатывающих информацию, с системой активации, которая модулирует их операции, вызывает нарушение сознания.

Зависимость сознания от модулирующей системы мозга дает основание связывать сознание с определенным состоянием мозга, а не с содержанием информационных процессов. С этих позиций «...сознание — это специфическое состояние, при котором только и возможна реализация высших психических функций» (Соколов Е.Н., 1990. С. 1049). Выход из этого специфического состояния приводит к выключению высших психических функций при сохранении механизмов жизнеобеспечения. Существуют разные формы отключения сознания: медленно-волновый сон, обморок, наркоз, эпилептический припадок, травма мозга, отравление. Общим элементом для всех форм потери сознания является выключение, или дезорганизация, различных механизмов модулирующей системы мозга. Поскольку высокое содержание АХ характерно для состояния бодрствования, но не для медленно-волнового сна и анестезии, можно предположить, что одним из возможных модуляторов, определяющих состояние сознания, является АХ. Другими словами, *основной вклад в состояние сознания вносит базальная холинергическая система переднего мозга.*

Различают *глобальное и локальное прерывание сознания.* Потеря сознания при нокауте — пример глобального отключения сознания, когда удар приходится на ретикулярную формацию ствола мозга. При локализации эпилептического очага в диэнцефальных структурах мозга припадок начинается с внезапной и глобальной потери сознания. Этот эффект отсутствует, если эпилептический очаг находится вне структур модулирующей системы мозга. Если же он возникает в коре, припадку предшествует появление специфических ощущений, зависящих от функций области его локализации.

Наиболее простой формой перехода к глобальному бессознательному состоянию, связанному с выключением активирующих и включением инактивирующих структур модулирующей системы мозга, является засыпание. Если нет причин, препятствующих сну, например необходимость не прерывать какую-либо работу, переход к появлению в ЭЭГ сонных веретен и медленных (дельта) волн сна совершается резко (пороговый эффект). На фоне ЭЭГ-картины медленного сна сенсорные экстероцептивные стимулы, если только они не вызывают пробуждения, не воспринимаются и не регистрируются в памяти. Подобный амнестический эффект характерен и для обморока. Приходя в себя после глубокого обморока, человек продолжает прерванный ход мыслей. При этом все события во время обморока оказываются невоспринятыми и не зарегистрированными в его памяти.

Одним из примеров локального отключения сознания является *зрительное игнорирование (visual neglect)*, возникающее при пора-

жении неспецифического таламуса. Обычно оно бывает односторонним. Несмотря на сохранность специфической системы, человек не обращает внимания на сигнал. Зрительное игнорирование подобно состоянию невнимания. Это состояние можно искусственно смоделировать в опыте, в котором у субъекта создается ошибочная установка на место появления целевого стимула на экране монитора, на возникновение которого в соответствии с инструкцией он должен быстро реагировать движением. При правильной ориентировке испытуемого время реакции укорачивается, при ошибочной — удлиняется. Это и демонстрирует явление зрительного игнорирования, выражающееся в отключении или ослаблении внимания к целевому стимулу.

Предполагают, что причина клинических случаев зрительного игнорирования лежит в нарушениях либо самой системы активации (ослаблении ее эффектов), либо механизмов, контролирующих локальную активацию.

Различные дефекты зрения помогают многое понять в механизмах сознания. Новые открытия связаны с изучением поражения зрения, известного как «слепой взгляд» (blind sight). Анализ природы этой патологии зрения убедительно показал, что осознанное восприятие требует объединения информации от системы «Где» и «Что».

«Слепой взгляд» может возникать из-за некоторого поражения глаз (скотомы¹). Его можно выявить, регистрируя движения глаз. Человек с таким дефектом бессознательно переводит глаза на место, где появляется объект. При этом он не видит самого объекта. Другими словами, зрительный объект пространственно выделяется двигательной реакцией (саккадой), которой, однако, недостаточно, чтобы получить информацию о самом объекте.

Согласно одной из теорий движения глаз саккада вызывается сигналом, который поступает в кору, минуя поле 17, прямо к полям 18 и 19 из подкорковых центров (экстрастриарный путь). Другая теория подчеркивает роль второго зрительного канала, параллельного специфическому, идущему через ЛКТ в поле 17. Этот второй путь берет начало в сетчатке и достигает коры через зрительное двухолмие и подушку таламуса.

Процесс осознания зрительного объекта предполагает взаимодействие двух независимых субсистем зрительного анализатора: «Что» и «Где». Первая опознает объект, его физические качества, вторая — его локализацию в зрительном поле. Субсистема «Что», используя

¹ *Скотомы* (греч. skotos — темнота) — ограниченный участок в поле зрения, субъективно воспринимаемый как темное пятно или никак не воспринимаемый.

щая вентральный зрительный путь, осуществляет анализ различных признаков сигналов в областях V1, V2, V3, V4 и V5 для последующей их интеграции в нижневисочной коре на ее константном экране признаков. Система «Где» (дорзальный зрительный путь) представлена ретинотопической проекцией в зоне V1 (поле 17), которая затем трансформируется в константный экран локализации стимулов. Это достигается в результате объединения ретинальных и проприоцептивных сигналов от движения глаз на нейронах париетальной коры. Оба потока информации от систем «Что» и «Где» с помощью механизма локальной активации объединяются в рабочей памяти (префронтальной коре), что и порождает субъективный образ объекта. Полагают, что интеграция различных признаков объекта, включая его локализацию в зрительном поле, выделенных различными участками коры, осуществляется через механизм высокочастотной синхронизации потенциалов в гамма-диапазоне (Соколов Е.Н., 1997; Singer W., 1990).

10.4. СОЗНАНИЕ И ГАММА-КОЛЕБАНИЯ

В последние годы вновь возродился интерес к проблеме физиологических механизмов сознания. На XXVI Международном психологическом конгрессе, состоявшемся в 1996 г. в Монреале (Канада), проблеме сознания был посвящен специальный симпозиум «Нейрофизиология сознания». Одним из ключевых направлений обсуждения явилась проблема связи сознания с высокочастотной активностью мозга на частоте гамма-колебаний (35–120 Гц). Р. Ллинас (Llinas R.) в своем докладе «Сознание и когерентная активность мозга» определил сознание как синхронизацию нейронной активности. Он предположил, что когерентная электрическая активность достаточно большого числа нейронов создает необходимое и достаточное условие для явления сознания даже в том случае, если при этом сенсорные входы не работают, как, например, во время сновидений. Основу для такой когерентности образуют присущие нейронам электрические свойства, проявляющие себя в ритмах 40 Гц. Таким образом, идея М.Н. Ливанова, высказанная им в 50-х годах о пространственной синхронизации ритмической активности мозга как одном из механизмов обработки информации, получила новое развитие в представлении о кооперативных функциях нейронов, отражающихся в высокочастотной синфазной синхронизации нейронной активности в полосе гамма-колебаний.

Можно выделить два подхода к решению проблемы формирования субъективного образа. Одни исследователи связывают появление субъективного образа с представлением о «временном связыва-

нии» нейронов. Другая точка зрения подчеркивает роль гностических единиц в формировании субъективного образа.

Принцип «временного связывания» элементарных символов (нейронов) в более сложные структуры на основе корреляции их сигналов во времени был предложен К. Фон дер Малсбургом и В. Шнайдером (Von der Malsburg C., Schneider W., 1986). В их модели организации сложной структуры (гештальта) нет места «гностическим единицам». Ансамбль возникает как констелляция корреляционно связанных элементарных символов (нейронов). Идея «временного связывания» нейронов в ансамбли через механизм общей для них высокочастотной синхронизации разделяется многими исследователями (Crick F., Koch Ch., 1990; Singer W., 1990; Crick F., 1995). Р. Экхорн и др. (Eckhorn R., Bauer R., Jordan W. et al., 1988) вводят понятие *пространственного «контраста синхронизации»* между областями, представляющими разные объекты, что позволяет различать их — функция так называемой «пространственной сегментации».

Сторонники данной точки зрения исходят из феномена синфазности высокочастотных потенциалов у нейронов зрительной коры кошки, избирательно возбуждающихся при восприятии одного и того же зрительного объекта. В. Зингер с коллегами из Института мозга им. Макса Планка во Франкфурте полагают, что колебания 40 Гц могут синхронизировать импульсацию нейронов, реагирующих на различные аспекты воспринимаемого эпизода, и, таким образом, представлять собой прямой нервный коррелят сознания.

Сходный эффект синхронизации биотоков на частоте гамма-колебаний обнаружен и у собак (Думенко В.Н., 1997). После выработки у животного пищевого инструментального условного рефлекса в периоды между стимулами (2–3 мин) собака демонстрировала поведение ожидания условного сигнала, принимала позу стойки и фиксировала глазами кормушку. Это состояние было очень устойчивым и сочеталось с усилением когерентных связей и уменьшением фазовых сдвигов между высокочастотными колебаниями (40–170 Гц) электрокортикограмм от разных зон коры. Автор рассматривает эту картину как отражение «внутреннего образа ситуации», который содержит знания, накопленные во время обучения. А феномен синфазности высокочастотных колебаний интерпретирует не только как коррелят «когнитивного образа», но и как сам механизм его образования («целостности»).

Во многих других работах также описана реакция нейронов в виде появления у них синхронизированных высокочастотных разрядов; реакция вызывается только тем стимулом, на восприятие которого нейроны избирательно настроены, например на линию, ориентированную определенным образом. Кросскорреляционный

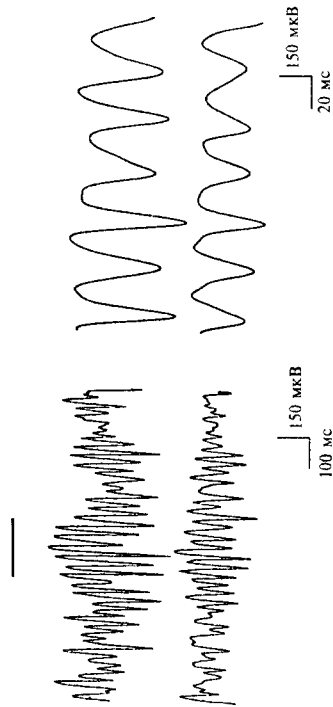
анализ ответов нейронов зрительной коры кошки, пространственно удаленных, но обладающих общей избирательностью в отношении определенных параметров стимула, показал, что такие нейроны характеризуются синхронизированными разрядами на частоте около 40 Гц. При этом фазовый сдвиг между ними равен нулю. Изменение параметров стимула может увеличить или, наоборот, уменьшить степень синхронизации этих нейронов. Так, у двух клеток зрительной коры, принадлежащих к одной группе нейронов-детекторов и находящихся на расстоянии 7 мм друг от друга, можно было видеть синхронизацию активности, когда через их рецептивные поля одинаковым образом двигались полоски (в одном направлении и с одинаковой скоростью). Если же полоски пересекали в разных направлениях рецептивные поля нейронов, синхронизация их разрядов не возникала (рис. 60). Когерентная спайковая активность зрительных нейронов обнаружена в полях 17 и 18.

В опытах на бодрствующих обезьянах была выявлена другая важная особенность феномена гамма-активности у детекторных нейронов: чем ближе стимул по своим характеристикам к селективным свойствам нейрона, тем больше у этого нейрона амплитуда локальных ритмических потенциалов на частоте 70–80 Гц. Поэтому такие ритмические осцилляции получили название стимулспецифических. С позиции модели «временного связывания нейронов» трудно объяснить этот факт. Она не может ответить также на вопрос: «Почему корреляционные функции разрядов нейронов и локальных потенциалов характеризуются нулевым сдвигом по фазе?»

Другая точка зрения на формирование субъективного образа исходит из признания иерархической организации нейронных структур. Идея принадлежит Ю. Конорскому (1970), который выдвинул концепцию гностических единиц — нейронов, реагирующих на сложные признаки в результате конвергенции на них нейронов более низкого уровня — детекторов элементарных признаков. Формирование образа связано с активацией нейронного ансамбля, который представляет собой набор нейронов, имеющих общий вход и конвергирующих на нейроне более высокого порядка. Дальнейшее развитие концепция гностических единиц получила в теории «иерархическая модель гештальта» (Соколов Е.Н., 1996). Признавая неоспоримость экспериментальных фактов — существование гностических единиц и высокочастотных когерентных колебаний между разными участками коры, Е.Н.Соколов предлагает иную интерпретации природы и механизма действия высокочастотных гамма-ритмов.

В его модели нейроны, обнаруживающие синхронизированный ритм в полосе гамма-колебаний, не связаны между собой общим

а



б

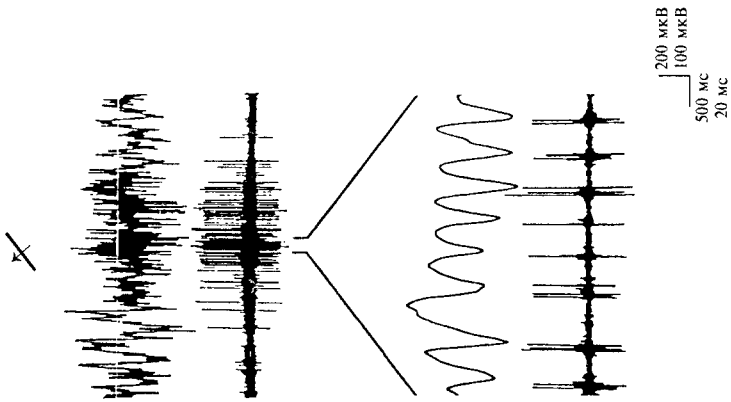


Рис. 60. Синхронизированная активность на частоте гамма-колебаний двух групп клеток с одинаковыми детекторными свойствами в стриарной коре кошки, зарегистрированной двумя микроэлектродами на расстоянии 7 мм друг от друга.

а — синхронизация фокальных потенциалов от двух электродов (растянутый участок записи помечен горизонтальной линией); б — те же потенциалы, но на более растянутой шкале времени; в — синхронизация фокальных потенциалов и спайковых разрядов нейронов селективно реагирующих на движение полоски света в одном направлении относительно их рецептивного поля (показано стрелкой) (по W. Singer, 1991).

источником. Но сенсорный стимул, приходящий к нейронам, одновременно возбуждает у них постсинаптические потенциалы, которые и запускают их собственную пейсмекерную активность. Если нейроны принадлежат к одной группе детекторов (например, детекторов, реагирующих на определенное направление и скорость движения), частоты их пейсмекерной активности совпадают. Такая модель объясняет увеличение амплитуды синхронизированных ритмов при приближении стимула к селективным свойствам нейрона. Пейсмекер генерирует максимальную активность, когда характеристики сенсорного сигнала совпадают с резонансной частотой данного пейсмекера. Нейроны-детекторы с пейсмекерными свойствами, принадлежащими к одной группе, имеют общую резонансную частоту. Отсутствие фазового сдвига у феномена синхронизации является следствием одновременного прихода сенсорного сигнала на нейроны-детекторы с идентичными свойствами. Таким образом, когерентность высокочастотных колебаний в группе нейронов, по-видимому, возникает в результате прихода к ним общего сигнала, на который они одинаково реагируют. Поэтому синхронизация нейронной активности на частоте гамма-колебаний не является выражением работы специального механизма связывания элементов.

Данные о пейсмекерных свойствах специфических нейронов таламуса, которые способны генерировать высокочастотные ритмы за счет высокопороговых кальциевых каналов, локализованных на их дендритах, говорят в пользу этой гипотезы. Специфический сигнал на уровне таламуса запускает особую форму неспецифических влияний — высокочастотные ритмические колебания, частота которых, по-видимому, связана со специфичностью стимула. Такая частотно-специфическая активность выделяет лишь свой ансамбль нейронов, который избирательно настроен на восприятие данного стимула, вызывая у него особое состояние — режим синхронизированной активности.

В концепции Е.Н. Соколова механизм появления субъективного образа связан с активацией гностической единицы, которая является вершиной пирамиды, построенной из нейронных детекторов признаков. *Дополнительная активация гештальт-пирамиды, поступающая от активировающей системы мозга,— необходимое условие каждого осознанного восприятия.* Активирующие влияния достигают гностической единицы в форме высокочастотных колебаний мембранного потенциала. Только конвергенция специфического сигнала с механизмом неспецифической активации на нейронах таламуса создает необходимое условие для сознательного переживания. Возбуждения из таламуса сначала достигают нейронов-детекторов элементарных признаков, организованных в соответствующие карты — экраны.

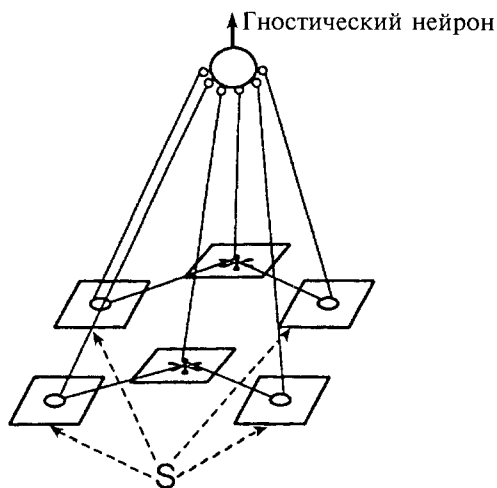


Рис. 61. Нейронная структура гештальт-пирамиды.

На нижнем уровне — простые детекторы (кружки). Следующий уровень представлен сложными детекторами (звездочки). Пунктиром показаны пути воздействия S-стимула. Детекторы простых и сложных признаков конвергируют на гностическом нейроне (вершина пирамиды) (по Е.Н. Соколову, 1996).

Элементарный признак вызывает максимум возбуждения на определенном месте этого экрана. Комплексные признаки образованы комбинациями элементарных признаков и кодируются максимумами возбуждения на картах сложных детекторов. Детекторы простых и сложных признаков образуют основание гештальт-пирамиды и имеют синапсы на гностической клетке (рис. 61). При действии сложного стимула нейроны на разных уровнях соответствующей гештальт-пирамиды «подсвечиваются» активирующими влияниями, представленными внутриклеточными колебаниями мембранного потенциала клеток. *Такая активированная гештальт-пирамида иерархически организованных нейронов представляет базисный механизм актов сознания* (Соколов Е.Н., 1996).

Существуют три уровня субъективного отражения: перцептивный, мнемический и семантический. Возникший перцептивный образ в результате активации гештальт-пирамиды сливается с набором следов долговременной памяти и фиксируется в ее специальных нейронах. Нейроны памяти имеют двусторонние связи с семантическим экраном. Семантические нейроны реализуют акт категоризации. В обычных условиях все три уровня отображения слиты в едином акте сознания.

10.5. СОЗНАНИЕ И ПАМЯТЬ

Во многих концепциях сознания подчеркивается, что формирование субъективного образа объекта при его восприятии происходит в результате интеграции сигналов в сенсорной системе с информацией, хранящейся в памяти. В теории сознания П.В. Симонова память занимает центральное место, так как само сознание определяется как знание, которое может быть передано другому. Эта позиция распространяется и на представление о механизме возникновения эмоции как особого вида психического отражения. Согласно потребностно-информационной теории эмоций П.В. Симонова эмоции возникают в результате сопоставления получаемой информации и той информации, которая необходима для удовлетворения биологической потребности и должна быть извлечена из памяти.

Передние отделы новой коры и гиппокамп рассматриваются как информационная система, в которой на основании текущей информации и содержащейся в памяти оценивается вероятность удовлетворения потребности, зависимой от соотношения имеющейся и требуемой информации. От ее величины зависят знак и интенсивность эмоций.

В теории «информационного синтеза как основы ощущения» А.М. Иваницкого также указывается на роль памяти в процессе осознания воспринимаемого стимула. Автор выделяет три этапа формирования зрительного образа. Первый связан с анализом физических характеристик стимула и представлен ранними компонентами ВП с латенцией до 100 мс; он рассматривается как подготовительная фаза восприятия и на психологическом уровне не сопровождается каким-либо феноменом. Второй этап включает операции сравнения физических параметров стимула с информацией, хранящейся в памяти, благодаря чему определяется значимость стимула. Именно этот этап связывают с появлением ощущения, которое представлено среднелатентным компонентом ВП (100–200 мс). На третьем этапе происходит окончательное опознавание стимула, что отражается в волне П300 ВП преимущественно в передних отделах коры больших полушарий.

Синтез двух видов информации — текущей и извлекаемой из памяти — создает основу для возникновения субъективного явления. Генерация ощущений совершается циклически с периодом 100–150 мс благодаря механизму повторного входа возбуждения. Этот процесс рассматривается как психологический мониторинг происходящих событий (Иваницкий А.М., 1997).

В свете последних данных о функциях рабочей памяти интеграцию возбуждения от сенсорного стимула с информацией, хранящейся в памяти, можно описать следующим образом. Зрительный

объект опознается, когда его различные признаки интегрируются в единое целое, включая местоположение его в пространстве. Это происходит в результате соединения информации от двух подсистем зрительного анализатора «Что» и «Где» с информацией из долговременной памяти, где следы также хранятся в двух системах: «Что» (в нижневисочной коре) и «Где» (в теменной). Место интеграции всей информации — рабочая память (префронтальная кора). Предполагается, что переписывание информации в РП из двух блоков сенсорной системы «Что» и «Где» осуществляется с помощью механизма локальной активации. За счет обратных связей от РП к долговременной памяти и сенсорной системе в нижневисочной и теменной коре происходит актуализация определенных следов памяти, а также подчеркивание в сенсорной системе признаков воспринимаемого объекта. Вербальный сигнал актуализирует структуры долговременной памяти, переписывая из нее необходимую информацию в РП. Для этого он действует через неспецифическую систему мозга, создавая специфические паттерны неспецифического возбуждения, модулирующие сенсорные, мнемические и семантические уровни обработки информации. Можно предположить, что префронтальная кора в режиме РП формирует программу не только реализации поведения, моторных актов, но и процесса восприятия объекта за счет взаимодействия сенсорной системы с долговременной памятью и модулирующей системой мозга.

10.6. СОЗНАНИЕ И МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА

Открытие функциональной асимметрии мозга оказало огромное влияние на понимание мозговых механизмов сознания. С позиции *вербальной теории сознания* его материальная база представлена доминантным речевым полушарием. Вместе с тем имеются основания выделять две функции сознания: *чувство «Я»* и *коммуникативную функцию сознания* (Иваницкий А.М., 1997). Правое полушарие связывают с самооценкой, с самосознанием (чувством «Я»), с мотивационной сферой (Симонов П.В., 1993а). Его поражение ведет к нарушению личности, тогда как при нарушении функций левого полушария личность остается сохранной, но речь страдает. Специализацию левого полушария видят в его связи с той формой сознания, которая вооружена речью и иными средствами передачи информации другим членам общества. Она существенна прежде всего для коммуникации с другими людьми.

П.В. Симонов, подчеркивая *коммуникативное происхождение со-*

знания, рассматривает возможность мысленного диалога с самой собой как свойство левого полушария.

Вместе с тем было бы неоправданным приурочивать сознание, связанное с речью, исключительно к левому (доминантному) полушарию у правой. Скорее всего начальные этапы формирования речевого высказывания (на родном языке) связаны с правым полушарием. А завершается этот процесс в левом полушарии.

Исследование становления речи у детей показало, что первоначально обработка речевых сигналов осуществляется обоими полушариями и доминантность левого формируется позже. Если у ребенка, научившегося говорить, возникает поражение речевой области левого полушария, то у него развивается афазия. Однако примерно через год речь восстанавливается. При этом центр речи перемещается в зону правого полушария. Такая передача речевой функции от левого полушария правому возможна лишь до 10 лет. Специализация правого полушария в функции ориентации в пространстве возникает также не сразу: у мальчиков — в возрасте после 6 лет, а у девочек — после 13 лет.

Данные о лингвистических способностях правого полушария, а также сходство функций обоих полушарий на ранних этапах онтогенеза скорее свидетельствуют о том, что оба полушария, обладая первоначально достаточно сходными, симметричными функциями, в процессе эволюции постепенно специализировались, что и привело к появлению доминантного и субдоминантного полушарий.

Левое полушарие превосходит правое также и в способности понимать речь, хотя эти различия не так сильно выражены. Согласно *моторной теории восприятия речи* главным компонентом распознавания речевых звуков являются кинестезические сигналы, возникающие в мышцах речевого аппарата при восприятии речевых сигналов. Особая роль в этом принадлежит моторным системам левого полушария.

Речевые функции у правой преимущественно локализованы в левом полушарии. По данным разных авторов, лишь у 1–5% лиц речевые центры находятся в правом полушарии. У 70% леворуких центр речи, так же как и у праворуких, расположен в левом полушарии, у 15% леворуких — в правом полушарии.

Существует мнение, что левое полушарие осуществляет функции «интерпретатора» того, что делает правый мозг. Благодаря этой способности и при отсутствии достаточной информации человек может логически сформулировать некоторые гипотезы о причинах своих реакций, поступков, хотя они будут далеки от истины. Это убедительно было показано Дж. ЛеДу (J. LeDu) и М. Газзанигой (M. Gazzaniga) на их уникальном больном С.П. с «расщепленным

мозгом» в опыте «с цыпленком и лопатой для снега». Больному слева от точки фиксации предъявляли картинку — зимний дворик с неубранным снегом, которая, следовательно, проецировалась в правое полушарие. Одновременно справа от фиксационной точки помещали картинку с изображением лапы цыпленка, т.е. эта картинка проецировалась в левое полушарие. Больной получал задание отобразить левой и правой рукой из серии картинок те, которые ему были показаны. Он успешно решил эту задачу, правой рукой выбрав «цыпленка», а левой — «лопату». На вопрос «Почему он это сделал?» ответил: «Я видел лапу и выбрал цыпленка, а вы должны вычистить курятник лопатой». Анализируя эти данные, Дж. ЛеДу и М. Газзанига пришли к заключению, что вербальные механизмы не всегда знают источник наших действий и могут приписывать действиям причину, которой на самом деле не существует.

Левое полушарие, не располагая информацией правого, интерпретирует, находит логическое объяснение выбору левой рукой «лопаты». Интерпретационная способность левого полушария при правостороннем поражении мозга проявляется в изменении эмоциональных переживаний человека. Такие люди становятся беспечными, легкомысленными, с явным преобладанием положительных эмоций над отрицательными. Противоположные изменения эмоциональной сферы сопровождаются нарушениями левого полушария. У таких больных возникает склонность к отрицательным эмоциональным переживаниям, повышенной тревожности.

Нарушение сознания при избирательном поражении одного из полушарий зависит от особенностей функциональной асимметрии мозга субъекта. Картина нарушения психической деятельности зависит от правшества и левшества (Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н., 1993). При однополушарном поражении мозга были выявлены существенные различия нарушения поведения у правшей и левшей, что послужило основанием к заключению о различии у них сознания. Исследователи вводят новый термин — «*асимметрия сознания*», отражающая индивидуальные свойства субъекта, связанные с функциональной асимметрией мозга. При одностороннем поражении полушарий нарушения сознания протекали по типу эпилептических припадков: наступали внезапно, быстро обрывались с последующим восстановлением ясного сознания. Синдромы, вызываемые односторонним поражением у правшей, хорошо согласуются с представлением о связи правого полушария с обработкой пространственной информации и способности к зрительному и гаптическому распознаванию объекта, а левого — с обработкой символической информации, управлением и программированием поведения.

При поражении в правом полушарии у правой во время приступа наблюдалось игнорирование левого пространства (больной не видел, не слышал врача, стоящего слева). При этом могли появиться «вспышки пережитого» (больной заново переживал события далекого прошлого, например в возрасте 7 лет). Поражение левого полушария у правой вызывает нарушение речи (не говорит и не понимает), провалы в памяти, неадекватные поступки с последующей амнезией, сумеречное состояние сознания, когда поведение определяется галлюцинациями или больной автоматически продолжает начатую деятельность. Нарушение сознания у левой менее определено, более разнообразно и не так жестко зависит от стороны поражения.

Как показало обследование больных с «расщепленным мозгом», каждое полушарие может выносить самостоятельные суждения, которые в ряде случаев могут не совпадать. От согласованности оценок, выносимых полушариями, зависит настроение человека. При совпадении суждений больной спокоен, легок в общении, приятен. Если же оценки расходятся, поведение больного становится трудно управляемым, проявляются гиперактивность, агрессивность.

Ввиду того что каждое полушарие может иметь собственную независимую систему оценок значения событий, Р. Сперри (R. Sperry) говорит об удвоении сознания у таких больных. Однако у нормального человека ведущая роль в вынесении суждений принадлежит речевому, *доминантному полушарию*, хотя определенные лингвистические способности присущи и *субдоминантному полушарию*.

В заключение следует подчеркнуть, что в сознании представлены только конечные результаты процессов обработки информации, которые мы осознаем в виде последовательных картин, эпизодов. Операции, лежащие в основе создания самих эпизодов, в сознании и интроспекции не представлены. Их можно вычлениить с помощью только специальных экспериментальных процедур. Но чтобы понять сознание, нужно знать его механизмы, т.е. элементарные операции, которые лежат в основе формирования субъективного образа и сами реализуются на уровне подсознания. Чтобы понять, что такое сознание, нужно выйти за его пределы. Прогресс в этом отношении достигается с помощью таких неинвазивных методов, как электроэнцефалография, магнитоэнцефалография, измерение локального мозгового кровотока, позитронно-эмиссионная и магнитно-резонансная томография. В комбинации с записью одиночных нейронов эти методы открывают новые перспективы в изучении сознания.

Часть III

НОВЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ПРИКЛАДНОЙ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

Глава 11

ПЕДАГОГИЧЕСКАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

Проблема оптимизации обучения — центральная для педагогики. Многочисленные школы и концепции обучения отражают непрерывный поиск и усилия, предпринимаемые педагогами и психологами в этом направлении. Однако существует чисто психофизиологический аспект решения данной проблемы. В настоящее время управление процессом обучения осуществляется главным образом с учетом результатов успеваемости, на основе тестирования успешности обучения. При этом вне поля внимания остается вопрос о том, является ли выбранный педагогом режим обучения оптимальным с точки зрения биологических критериев. Другими словами, учитывается ли «биологическая цена», которую ученик платит за усвоение, приобретение знаний, т.е. те энергетические затраты, которые сопровождают процесс обучения и которые могут быть оценены через изменения функционального состояния учащегося.

Большинство людей достаточно осведомлены о влиянии стресса и его отрицательных последствиях. Мы хорошо знаем, что острый и хронический стресс любой этиологии не только снижает результаты производственной и учебной деятельности, но и влияет на развитие и протекание когнитивных процессов, вызывает задержку в развитии ребенка, влияет на становление его как личности, на формирование его индивидуального стиля деятельности.

Компьютеризация школ создает наиболее благоприятные условия для контроля обучения по физиологическим параметрам. Эта задача может быть решена с помощью мониторинга функциональ-

ного состояния учащегося, а также через компьютеризованную оценку его индивидуальных психофизиологических характеристик. Особое внимание должны привлекать те индивидуальные особенности, которые наиболее тесно связаны с механизмами регуляции состояний и, в частности, влияют на развитие неоптимальных состояний и стресса.

Сильное отрицательное влияние на обучение оказывают высокая индивидуальная тревожность, повышенная реактивность симпатической системы. Учащиеся с этими свойствами чаще других испытывают стресс и связанное с ним нарушение когнитивной деятельности. Особенно очевидным это становится во время экзаменов. В целом ситуация экзамена для большинства студентов является стрессогенной, однако многие из них способны преодолеть этот стресс.

Исследование психофизиологических характеристик, которые могли бы предсказывать развитие экзаменационного стресса, было проведено Дж. Спинксом (J. Spinks) на студентах психологического факультета в Гонконге. Исследователи установили, что у лиц с более высокой симпатической активацией, которую измеряли по скорости привыкания электродермальной реакции к повторяющемуся звуковому тону, а также по уровню потоотделения на ладони, в период экзаменационной сессии отмечалось подавление функций иммунной системы.

У студентов, у которых привыкание электродермальной реакции на звук, тестируемое во время летних каникул, происходило медленно (это указывало на сильную активацию симпатической системы), в течение учебного года и во время экзаменационной сессии в слюне снижалось содержание иммуноглобулина, что говорило о наличии стресса. Была получена значимая положительная корреляция между скоростью угасания электродермальной реакции и содержанием иммуноглобулина. Это позволило по психофизиологической реакции — скорости привыкания реакции в виде изменения кожной проводимости — предсказывать появление экзаменационного стресса у студента. Индекс потоотделения менее коррелировал с состоянием иммунной системы. Однако при разделении группы, состоящей из 250 студентов, на две (по медиане) между ними были выявлены значительные различия. У лиц с высокими значениями потоотделения (индекс симпатической активности) содержание иммуноглобулина было снижено. Связь между вегетативной (симпатической) и иммунной системами, которая осуществляется, по-видимому, через эндокринную систему, объясняет, почему стресс и неоптимальные функциональные состояния приводят к нарушениям иммунной системы и как след-

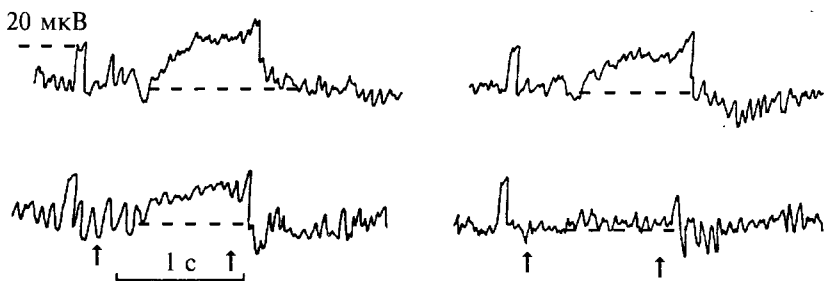


Рис. 62. Подавляющий эффект шумового дистрактора на волну ожидания (справа). Вверху — у здорового субъекта, внизу — у пациента с депрессией. Стрелками показано время предъявления стимулов. Первый стимул в каждой паре — щелчок (предупреждающий стимул), второй — императивный (вспышки света, которые отключаются при реакции на него (нажим на кнопку)). Видно полное устранение волны ожидания в условиях отвлечения внимания у пациента (по С. McCallum, 1967).

ствие — к онкологическим заболеваниям, иммунодефициту, инфекционным болезням и др.

С увеличением личностной тревожности произвольное внимание ухудшается. Его можно тестировать на ЭЭГ по волне ожидания или условному негативному отклонению (УНО). В ситуации, когда за предупреждающим стимулом через несколько секунд следует императивный, при появлении которого следует нажимать на кнопку, перед императивным стимулом возникает медленное нарастание негативного потенциала (УНО). Его величина с привлечением внимания к стимулу и мотивированностью субъекта растет. Отвлекающие стимулы — дистракторы — уменьшают ее. На амплитуду УНО сильно влияют и некоторые другие качества субъекта: она меньше у нестабильных интровертов по сравнению со стабильными экстравертами (Wegre P.E., 1985). На рис. 62 показано влияние тревожности на амплитуду УНО. Видно, что под влиянием отвлекающего шума у здорового человека амплитуда потенциала ожидания уменьшается незначительно, тогда как у пациента с невротической тревожностью она полностью уничтожается шумовым дистрактором. Подавление, отсутствие УНО на ожидаемый стимул коррелирует с неспособностью таких пациентов контролировать свое внимание.

Важность мониторинга функционального состояния учащихся для оптимизации обучения вытекает из роли и места мозговых механизмов, регулирующих состояния, в психической деятельности.

Обычно под *функциональным состоянием* понимают тот уровень активации мозговых структур, на котором и протекает конкретная психическая деятельность человека, в том числе и обучение (Данилова Н.Н., 1992).

Отношения между уровнем активации мозга и эффективностью выполнения различных действий, операций, навыков, так же как и результатов обучения, неоднократно исследовались как в опытах с человеком, так и в экспериментах на животных. Зависимость эффективности деятельности от уровня активации описывается куполообразной кривой, показывающей, что наиболее высокие результаты достигаются не при самой высокой активации нервной системы, а при более низкой, получившей название *оптимального функционального состояния*. Оно наиболее адекватно отвечает тем требованиям, которые предъявляет содержание решаемой задачи к энергетическому обеспечению мозговых структур. Сдвиг ФС в сторону от оптимального независимо от его направленности сопровождается снижением результативности как психических, так и физических действий.

Диапазон изменений состояний бодрствующего человека чрезвычайно широк. Его границы представлены состоянием дремоты, сопровождающейся потерей интереса и внимания, с одной стороны, и чрезмерным возбуждением и напряженностью, которые обычно наблюдаются в состоянии стресса, — с другой. Самые низкие результаты деятельности человека — наибольшее число ошибок, снижение скорости реагирования, большое количество брака в работе — обычно связаны с этими крайними состояниями бодрствования.

ФС зависит от многих факторов: от содержания решаемой задачи, степени ее трудности, а также заинтересованности человека в ее успешном решении, от силы и характера получаемого подкрепления в виде награды или наказания и индивидуальных особенностей субъекта. Сила или слабость нервных процессов, индивидуальная устойчивость к стрессу или тревожность, нейротизм, интроверсия или экстраверсия являются факторами, которые вносят свой вклад в уровень функционального состояния.

Оптимальное функциональное состояние меняется со сложностью задачи и уровнем мотивации. Это положение получило подтверждение в исследованиях Роберта Йеркса и Джона Додсона сначала в опытах на мышах и шимпанзе. У животных они вырабатывали дифференцировку на различение темного входа в лабиринт от светлого. Правильный выбор входа в лабиринт позволял мышам добраться до гнезда, где ее ожидало положительное подкрепление — мышь противоположного пола. В случае ошибок

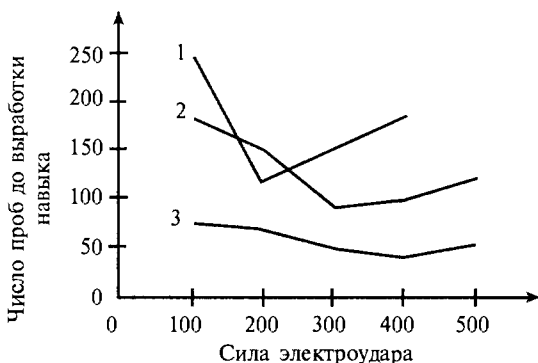


Рис. 63. Влияние трудности задачи и силы наказания на результаты обучения у мышей по материалам исследований Йеркса и Додсона.

1 — трудные, 2 — средние, 3 — легкие задачи по выработке дифференцировок (различение темного и светлого). Сила электроудара дана в условных единицах.

применялось наказание — удар током через проволочный пол. Сила наказания варьировала. В разных сериях вырабатывались дифференцировки различной степени сложности. На рис. 63 схематично представлены результаты таких исследований. Видно, что скорость обучения, измеряемая как обратная величина числу проб, необходимых для выработки устойчивого навыка, зависит не только от сложности задачи, но и от силы наказания (током). Слабый ток является оптимальным наказанием для выработки трудной дифференцировки. При формировании легкой дифференцировки оптимальный уровень наказания выше. Сегодня эта закономерность известна как закон Йеркса — Додсона. Позже подтверждение этому закону было получено и в исследованиях на людях (призывниках на военную службу).

Положение о значимости ФС для процесса обучения в условиях школы впервые было проверено в 1988–1989 гг. канадским психофизиологом из Монреаля К. Мангиной (С. Mangina), предпринявшим попытку оптимизировать обучение за счет *ведения его в коридоре оптимального состояния*. Он доказал, что, управляя ФС учащегося, можно существенно повысить эффективность обучения даже у детей с задержкой развития.

К. Мангина разработал методику (тест Мангины), позволявшую развивать у ребенка специфические аналитические способности, что поднимало успеваемость по математике и чтению. Методика включала проведение 60 тренировочных серий, во время которых ребенок учился различать простые фигуры на фоне более

сложных, ориентируясь на их различные признаки — величину, размер, направление, пространственную ориентацию.

Во время выполнения заданий билатерально (с пальцев правой и левой рук ученика) регистрировали кожную проводимость по постоянному току (метод Фере), которая является одним из показателей активации организма. Предварительно у успевающих учеников были измерены пределы колебаний кожной проводимости во время занятий в классе. Им оказался коридор колебаний кожной проводимости от 6,5 до 8,5 микросименсов (единиц проводимости), который и был принят за коридор оптимального функционального состояния.

По результатам исследований, выполненных в лаборатории К. Мангины более чем на 2000 детей и подростков, активация у неуспевающих детей, как правило, выходила за пределы установленного коридора оптимального функционального состояния успевающих учеников или была неустойчивой. Если же во время выполнения теста Мангины ФС отстающего ученика удерживали в пределах коридора оптимальной активации, контролируя его по реакциям обеих рук, это способствовало более быстрому формированию специфических навыков у детей с задержкой развития. В итоге это приводило к лучшему усвоению ими школьной программы, повышению успеваемости, что подтвердилось и более высокими оценками.

Чтобы удержать уровень активации ребенка в рамках заданного коридора, экспериментатор прибегал к различного рода воздействиям, возбуждающим или успокаивающим ребенка. Для этого им использовались подача звуковых тонов на правое или левое ухо в зависимости от асимметрии показателей кожной проводимости; вспышки света; инструкции — встать, сесть, подпрыгнуть или сфокусировать внимание на частоте своего дыхания.

Встает вопрос: насколько необходима неспецифическая активация, создаваемая модулирующей системой, для нормальной психической деятельности и поведения? Исследования показывают, что любые нарушения в модулирующей системе ведут к дезорганизации поведения, как врожденного, так и приобретенного за время жизни. У крыс с разрушениями модулирующей системы (восходящих дофаминергических путей)¹, создающими дефицит дофамина, полностью нарушаются все виды поведения. Они перестают пить, есть. Однако болевое раздражение у таких животных

¹ По дофаминергическим путям информация передается с помощью дофамина (ДА) — одного из медиаторов. От ДА зависит актуализация моторных программ врожденного поведения и приобретенных навыков.

может восстановить пищевое, половое и материнское поведение. Кроме того, такая крыса может плавать только в холодной воде, а в теплой воде она тонет, не делая никаких попыток к спасению. Холодная вода и болевое раздражение компенсируют дефицит дофамина. Если такому животному ввести апоморфин (стимулятор рецепторов дофамина), утраченные функции также восстанавливаются.

Таким образом, сохранность нервных связей, определяющих программу конкретного поведения, еще не гарантирует ее реализации. Необходимо подключение модулирующей системы мозга, в частности, использующей дофаминергический механизм регуляции, который создает биохимическую основу двигательной активности.

Обнаружен также специальный механизм, который автоматически подстраивает функциональное состояние под требования решаемой задачи. В опытах Б.И. Котляра (1986) показано, что уже сама процедура обучения (выработка условного рефлекса) увеличивает активацию нейронов, вовлеченных в процесс обучения. У кролика вырабатывались условные рефлексы при сочетании звукового стимула с электрокожным раздражением. Примерно 40% нейронов гиппокампа научались отвечать на условный звуковой сигнал реакцией, которая ранее вызывалась лишь электрокожным раздражением. При этом появление условного рефлекса зависело от наличия определенного уровня тонической фоновой активности нейрона, которая постепенно росла в процессе формирования условного рефлекса. Ее снижение непременно сопровождалось выпадением условного ответа. Таким образом, обучение сопровождается появлением особого состояния мозга, обеспечивающего формирование синаптических контактов, в которых кодируется новая программа действий. Регуляция функционального состояния — неперенная составляющая психической деятельности и поведения, которые вместе образуют единое целое.

Современная система обучения выдвигает новые требования к обучающим компьютерным программам. Программы нового поколения должны включать систему психофизиологической оценки мотивированности, включенности учащегося в познавательную деятельность. Это предполагает измерение и контроль за интенсивностью исследовательской деятельности и индивидуальным функциональным состоянием учащегося по психофизиологическим показателям.

Такие обучающие программы должны управлять процессом обучения не только по результатам приобретенных знаний, но и по параметрам контроля за функциональным состоянием. Необ-

ходимость автоматизированного контроля за ФС учащегося в процессе обучения вытекает из роли и места ФС в составе психической деятельности.

Соединение психофизиологии с компьютеризованным обучением открывает новые перспективы для индивидуального образования. Предполагается, что контроль за обучением осуществляется с помощью двух контуров с обратными связями. Первый строится на основе изучения структуры приобретенных знаний методом многомерного шкалирования. Второй служит для оценки функционального состояния на основе полиграфической регистрации ряда физиологических параметров и для оптимизации обучения на основе манипулирования состоянием учащегося.

Наиболее эффективно эта задача может быть решена на базе компьютерной техники. На основе компьютеризованного тестирования уровня усвоенных знаний и непрерывного компьютерного мониторинга ФС ученика подбирается такой режим предъявления информации (для обучения и проверки знаний), который обеспечит ведение обучения в коридоре оптимальных функциональных состояний. Управляя содержанием, темпом и величиной информационной нагрузки в зависимости от индивидуального ФС, можно сделать обучение более индивидуализированным и, следовательно, более эффективным.

Компьютеризованная полиграфия физиологических показателей может помочь в идентификации состояний тревожности, агрессии или депрессии для последующей коррекции негативных эмоций. Среди различных процедур, используемых для коррекции негативных отношений к учебе, существует весьма обещающая процедура, базирующаяся на активации исследовательского поведения, которое является антагонистом депрессии и тревожности. Компьютеризованная технология обучения уникальна для создания обучающих программ на основе процедуры «обучение через исследование».

В общем виде идея двухконтурного управления процессом обучения представлена на рис. 64. Видны два контура с обратными связями: слева — блок стимуляции, справа — сложная живая система, обрабатывающая информацию. Верхняя часть рисунка дает представление об управлении обучением по результатам приобретенных знаний. Существуют различные способы оценки знаний. Однако в последние годы в психофизике намечилось новое перспективное направление, которое дает возможность на основе построения семантических пространств получать информацию о структуре знаний ученика по конкретному материалу, а не только оценку по уровню знаний (Терехина А.Ю., 1986). В нижней части



Рис. 64. Схема двухконтурного управления процессом обучения: по результатам приобретенных знаний и по результатам мониторинга индивидуального функционального состояния.

рисунка показан контур управления по психофизиологическим параметрам состояния.

Накопление физиологических данных в компьютере позволяет осуществлять продолжительный контроль за эффективностью обучения. ФС сильно зависит от подкрепления. В процессе обучения субъект сталкивается со сложными задачами. Если в условиях выработки тонкой дифференцировки сигналов субъект получает только негативное подкрепление, могут возникнуть невротические реакции. Результатом этого может быть появление негативного отношения к специфическому предмету или обучению как таковому.

Если требования, предъявляемые процессом обучения, оказываются выше информационной способности учащегося, то в силу реципрокных отношений между ориентировочным и оборонительным рефлексом происходит подавление ориентировочного рефлекса за счет замещения его оборонительным. Пассивная форма оборонительного рефлекса характеризуется депрессией или потерей интереса. Активная форма оборонительного рефлекса выража-

ется в различных формах агрессивного поведения. В случае появления оборонительных реакций вся ситуация обучения может стать сигналом для развития негативных эмоций. Подавление негативного отношения к процессу обучения может быть достигнуто лишь путем стимуляции творческой активности, которая связана с позитивным эмоциональным тоном. Обучение, которое строится на исследовательской деятельности, является наиболее эффективным обучением.

Оптимальный уровень активации мозга сопровождается вызовом фазических ориентировочных реакций, отражающихся в ЭЭГ-реакциях активации, расширении сосудов лба, падении сопротивления кожи и снижении частоты сердечных сокращений. Учебный материал, вызывающий ориентировочный рефлекс, хорошо запоминается. Привыкание ориентировочного рефлекса в результате повторного предъявления материала может быть устранено через произвольный ориентировочный рефлекс, закладывающий основу для творческой инициативы.

Могут быть дифференцированы два типа активации: *продуктивная активация*, базирующаяся на ориентировочном рефлексе, и *непродуктивная активация*, связанная с тревожностью и агрессией как формами оборонительного рефлекса. Роль компьютерной полиграфии в обучении состоит в том, что она позволяет выявлять неоптимальные функциональные состояния: непродуктивную, высокую активацию, связанную со стрессом, тревожностью, агрессией, или сниженный уровень активности за счет отсутствия мотивации или отказа от работы из-за утомления. Манипуляция ФС учащегося позволяет *вести обучение в коридоре продуктивной активации, связанной с ориентировочным рефлексом*.

Контроль за активацией ориентировочного типа может быть построен на оценке частоты сердечных сокращений (ЧСС). Ориентировочный рефлекс выражается снижением ЧСС, которому соответствуют ЭЭГ-активация и высвобождение ацетилхолина в коре, что позволяет использовать фазические реакции снижения ЧСС в качестве индекса ацетилхолиновой модуляции кортикальных нейронов, необходимой для процессов обработки информации. Ацетилхолиновая сенситизация кортикальных нейронов облегчает процессы внимания и научения. Базальная холинергическая система переднего мозга, регулирующая высвобождение АХ в коре для поддержания бодрствования и избирательной активации к значимым стимулам, рассматривается как необходимый компонент произвольного ориентировочного рефлекса и устойчивого внимания. *Косвенным индексом возрастания холинергической активации коры является коактивация сосудистой и дыхательной моду-*

ляций сердечного ритма, которая положительно коррелирует со снижением ЧСС и реакциями внимания. Величина сосудистой и дыхательной модуляций может быть измерена по спектру мощности СР, отражающему вклады трех основных ритмических осцилляторов мозга, модулирующих ритм, задаваемый пейсмекером сердца. СР может рассматриваться как окно в мозг, через которое открываются широкие возможности для контроля за функциональным состоянием, обеспечивающим протекание информационных процессов в мозге.

Активация ориентировочных реакций облегчает процесс обучения. Творческие задания стимулируют устойчивую ориентировочную активность. «Обучение через исследование» — эффективный принцип реализации оптимальных форм компьютерного обучения.

Глава 12

СОЦИАЛЬНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

Социальная психофизиология изучает поведение как результат взаимодействия биологических и социальных факторов. Поведение человека формируется в течение жизни на основе обучения и приобретения определенных навыков под влиянием социальной среды, культуры и традиций общества, к которому принадлежит субъект. Вместе с тем оно имеет и свои биологические корни, психофизиологические механизмы, которые являются промежуточной переменной между воздействием социума и поведением человека.

Биологические факторы, влияющие на социальное поведение человека, выявляются уже при изучении зоосоциального поведения животных. Существует группа зоосоциальных рефлексов, которые могут быть реализованы только через взаимодействие с другими особями своего вида. Они составляют основу для полового, родительского и территориального поведения. В значительной мере они определяют и формирование групповой иерархии, где каждая особь выступает в роли брачного партнера, родителя или детеныша, лидера или подчиненного, хозяина территории или пришельца (Симонов П.В., 1987).

Одной из важных биологических потребностей, определяющих зоосоциальные отношения животных, является *потребность в привязанности*, в социальном контакте, в общении. Наиболее фундаментальная социальная связь — это отношения матери и ребенка.

Они складываются по-разному в зависимости от того, как удовлетворяется потребность в привязанности.

Характер контактов, общение животных в раннем детстве существенно влияют на их социализацию в зрелом возрасте. Первые опыты с сепарацией детенышей обезьян от матери и других особей, которая производилась сразу же после рождения, были выполнены Х. Харлоу (H. Harlow). Поведение изолированных детенышей указывает на стремление животного компенсировать отсутствие общения с матерью через реакции самоконтакта. Животное часто принимает позу, обхватывая лапами свое туловище и голову.

Ранняя сепарация животных проявляется в нарушениях игрового, полового и родительского поведения у взрослых животных. Такие животные плохо идут на контакт с другими особями. У щенков отрицательное влияние сепарации, совпадающей с их критическим периодом раннего возраста, впоследствии проявляется в усилении отрицательных эмоций. Будучи уже взрослыми, они часто реагируют на новизну (на незнакомые предметы) состоянием дистресса или страхом. У животных, подвергшихся сепарации, биохимические сдвиги в мозге сходны с теми, которые наблюдаются у человека при депрессии. Критический период первичной социализации у собак соответствует возрасту 3–10 нед. Наиболее оптимальный период для формирования у них навыков общения — 6–7-я неделя.

При воздействии отрицательных эмоциональных факторов (голод, страх, боль) усиливается потребность в социальном контакте. На этом фоне ускоряются процесс социализации и формирование привязанности. Существование самостоятельной потребности в привязанности подтверждается также тем, что ее удовлетворение может служить положительным подкреплением (наградой). У собак можно выработать сложные формы поведения на социальном подкреплении (ласке).

У ребенка потребность в контакте со взрослым прежде всего проявляется в его повышенном интересе к лицу человека. Лицо — наиболее привлекательный стимул для новорожденного, которое он предпочитает рассматривать, игнорируя другие объекты.

Формы проявления привязанности с возрастом меняются. Трехнедельный младенец уже обнаруживает взгляд смотрящего на него человека. Первая двигательная реакция, которая формируется у ребенка по направлению к матери, — это фиксация глазами ее лица. В возрасте 4 мес. ребенок выделяет лицо своей матери среди других и не отводит от него взгляда, пока она находится в поле его зрения. Когда мать удаляется, он начинает плакать, тем самым

показывая, что желает ее возвращения. В 6-месячном возрасте ребенок не только плачет, но и пытается следовать за ней. Возвращение матери обычно вызывает бурную радость. Ребенок улыбается, протягивает руки, издает радостные звуки. К 9-месячному возрасту данная реакция становится устойчивой. Кроме того, если ребенок пугается или огорчается, он стремится прижаться к матери. Начиная с конца 1-го года жизни ребенок уже может предвосхищать намерение матери уйти и реагирует на это как на ее реальный уход.

Для формирования привязанности ребенка к матери важна не только зрительная стимуляция, включающая лицо, но и кожные, оральные контакты. Особую роль играют улыбка, разговор с ребенком, его поглаживание. Х. Харлоу на макаках убедительно показал, что стремление прикоснуться, ощутить телесную связь выражает насущную биологическую потребность детеныша.

Привязанность, которая формируется между ребенком и матерью, существенно влияет на его будущее эмоциональное и социальное развитие и определяет его коммуникативные способности. Дети-первенцы, которые, как правило, окружены большей заботой и вниманием родителей, имеют более сильную потребность принадлежать какой-либо социальной группе, чем их младшие братья и сестры.

Социальная потребность человека принадлежать к определенной социальной группе и занимать в ней определенное место, пользоваться вниманием окружающих имеет глубокие биологические корни в виде потребности привязанности и боязни одиночества, которые испытывают животные.

Право принадлежать к какой-либо группе и получать от нее поддержку налагает на особь обязанность соблюдать правила и нормы поведения, установленные в данной группе. Последние диктуются иерархической организацией, присущей каждой группе, в которой тон задают лидеры, доминантные особи. Наличие иерархии стабилизирует и организует групповое поведение. Порядок в стаде обезьян поддерживают доминирующие особи. Всякое нарушение норм поведения, характерных для данного вида, вызывает реакцию агрессии со стороны других членов сообщества и прежде всего особей высокого ранга. Обычно нарушитель изгоняется из группы. У обезьян гамадрил наблюдали случаи, когда доминирующий самец убивал собственного наследника, если тот чрезвычайно отвлекал внимание и дестабилизировал группу.

Врожденные механизмы иерархического поведения сложны и остаются малоизученными. Высокий ранг особи в группе обеспечивает преимущество в получении пищи, мест для отдыха и в репро-

дуктивным поведении. Исследования показывают, что доминирование особи зависит как от природных факторов, так и от социальных, средовых влияний. Позицию доминирующей особи укрепляют не только ее личные притязания и способности, но и проявление признаков подчинения субдоминантных членов группы.

Как осуществляется взаимодействие социальных и природных факторов, в совокупности определяющих высокий ранг особи, ее доминирующее положение? В свете этой проблемы представляет интерес исследование, выполненное группой ученых из Стэнфордского университета. Они исследовали социальную регуляцию агрессивного поведения и репродуктивной функции у африканской рыбы (*Harporichthys burtoni*). У этого вида рыб функция воспроизводства монополизирована небольшой частью самцов. Одновременно они отличаются агрессивностью, так как защищают территорию выведения потомства от посягательств других рыб. Эти территориальные самцы (Т-самцы) составляют около 10% всего количества самцов. Остальные самцы (не-Т-самцы) находятся в подчиненном положении: не принимают участия в размножении и в драках по защите территории. Кроме того, доминирующие самцы (Т-самцы) отличаются яркой окраской, имеют высокий уровень циркуляции андрогена (мужского полового гормона) и большого размера семенники.

На замороженных срезах мозга рыб (Т-самцов и не-Т-самцов) у нейронов преоптической области вентрального гипоталамуса исследователи определяли содержание гормона, выполняющего функцию релизинг-фактора для гонадотропина — гормона, выделяемого гипофизом. Гонадотропин регулирует половую функцию, определяет ее интенсивность. Они установили, что у Т-самцов в гипоталамусе содержится большее количество фактора, высвобождающего гонадотропин, а нейроны, в которых он содержится, имеют значительно большие размеры, чем аналогичные нейроны у не-Т-самцов. Исследователи предположили, что Т-самцы подавляют половую функцию не-Т-самцов, и это сопровождается изменениями на нейронном уровне в гипоталамусе. Другими словами, *социальные влияния на половую функцию самцов данного вида рыб опосредованы нейронами преоптической области вентрального гипоталамуса*. Чтобы проверить эту гипотезу, они исследовали случаи, когда не-Т-самцы превращались в Т-самцов. А это случалось всякий раз, когда какая-либо территориальная зона для размножения оказывалась вакантной и ее быстро осваивал не-Т-самец. Оказалось, что такая особь быстро меняла свое поведение: оно становилось агрессивным. Рыба меняла свою окраску на более яркую, при этом у нее происходили мощные гормональные изменения, кото-

рые усиливали ее репродуктивные функции. Параллельно с изменением поведения у нового Т-самца увеличивался размер нейронов, содержащих высвобождающий фактор для гонадотропина, так же как и его количество в этих нейронах. Увеличивался и размер семенников. С переходом по каким-либо причинам Т-самца в группу не-Т-самцов гормональные и поведенческие изменения шли в обратном направлении.

Авторы полагают, что преоптическая область вентрального гипоталамуса является непосредственной мишенью для социальных стимулов, которые могут регулировать половую активность и функцию защиты территории, формируя либо доминирующую, либо подчиненную особь. Подобные механизмы регуляции репродуктивной функции, по-видимому, существуют и у других видов позвоночных, так как ключевые нейроэндокринные компоненты оси гипоталамус — гипофиз — половые органы принадлежат сильно консервативной системе, сохраняющейся у всех позвоночных. У нейронов преоптической области гипоталамуса обнаруживается высокая пластичность, хорошая способность к обучению. Возможно, они представляют то звено, через которое реализуется взаимодействие социальных сигналов с нейроэндокринным механизмом, обеспечивающим доминантное положение особи в группе. Можно предположить, что некоторые биологические механизмы, обладающие повышенной чувствительностью к воздействию социальных факторов, могут усиливать половое и агрессивное поведение, делать их доминирующим видом поведенческой активности, что приводит к существенным изменениям в зоосоциальных отношениях.

Одно из направлений социальной психофизиологии — изучение связи индивидуальных различий и социальных процессов. Известно, что в силу определенных индивидуальных различий одни субъекты проявляют ярко выраженную склонность к доминированию, другие предпочитают позицию подчинения. Эти качества легко могут быть выявлены с помощью психологических тестов. Однако измерение индивидуальных различий по психофизиологическим параметрам предоставляет значительно большие возможности для изучения природных, биологических детерминант индивидуальных особенностей социального поведения.

Сравнительное изучение ЭЭГ на близнецах, сибсах и родственниках показало сильную зависимость ее рисунка от генетического фактора. Установлена высокая степень сходства ЭЭГ, особенно у монозиготных близнецов. Сходство ЭЭГ у близнецов сохраняется до старости. Паттерны ЭЭГ у взрослых идентичны даже у близнецовых пар с довольно разным эмоциональным прошлым, например у близнецов, один из которых страдал тяжелым неврозом.

Близнецовые и семейные исследования показывают, что наследуются не только ЭЭГ с хорошо выраженным альфа-ритмом, но и другие типы ЭЭГ бодрствования, например низковольтная ЭЭГ с плохо выраженной или отсутствующей альфа-активностью в затылочной области, а также ЭЭГ, где альфа-волны замещены высокочастотной бета-активностью (16–19 в 1 с), которая, подобно альфа-ритму, в ответ на стимул реагирует депрессией.

Таким образом, тип ЭЭГ, характерный для конкретного человека и дающий представление о его индивидуальном уровне активации, имеет сильную генетическую детерминацию. Паттерн ЭЭГ отражает не только общий уровень активности мозга, но и связанное с ним течение информационных процессов, поэтому различные варианты ЭЭГ сцеплены с определенными типами интеллектуальной деятельности, а также с различными личностными особенностями. Результаты многочисленных исследований подтверждают это.

Так, лица с хорошо выраженным и регулярным альфа-ритмом часто проявляют себя активными, стабильными и надежными людьми. Для них характерны высокая спонтанная активность и упорство, точность в работе, особенно в условиях стресса, хорошая кратковременная память. Однако переработка информации у них протекает не очень быстро. Другой паттерн ЭЭГ в виде низкоамплитудной активности, наблюдаемой в широком диапазоне частот, сочетается со склонностью к экстраверсии и ориентированностью на людей. Лица, обладающие данным типом ЭЭГ, отличаются хорошей пространственной ориентацией. Для людей, у которых обнаруживаются тип ЭЭГ с диффузно распространенными бета-волнами, характерны низкие показатели тестов, оценивающих концентрацию внимания и аккуратность. Они делают много ошибок при низкой скорости работы. Их устойчивость к стрессу мала.

В работах Н.Е. Свидерской показано, что индивиды, отличающиеся друг от друга по психологическим признакам, имеют и различную локализацию в коре фокусов максимальной синхронизации потенциалов. Было выделено три типа их расположения. Из 50 обследованных здоровых испытуемых 30% составили группу с фокусом максимальной синхронизации в передних отделах мозга, 50% с фокусом в центральной области и 20% лиц имели максимальную синхронизацию в теменно-затылочной области. Обследование этих испытуемых по тесту Кеттела показало, что индивиды с фокусом максимальной синхронизации в передних областях характеризуются большой доминантностью, независимостью, самоуверенностью, критичностью. Лица с фокусом максимальной синхронности потенциалов в задних корковых областях, наоборот, имеют по этим же психологическим показателям низкие баллы.

Субъекты существенно различаются по чувствительности механизмов кодирования и декодирования невербальных эмоциональных сигналов. Это проявляется в их способности к эмпатии — постижению эмоционального состояния, переживаний другого человека, сопереживанию ему.

Аналогичное явление обнаружено и у животных. Сигналы эмоционального состояния другой особи того же вида — вокализация, специфические запахи, особенности поведения партнера — обычно сильно влияют на поведение других животных. Крысы и обезьяны уменьшают число нажатий на рычаг для получения пищи, если эти реакции сопровождаются болевыми раздражениями другой особи того же вида. Вместе с тем у животных существуют большие индивидуальные различия в способности реагировать на сигналы оборонительного возбуждения, исходящие от другой особи. Это явление П.В. Симонов назвал *эмоциональным резонансом*, в котором проявляется способность животного строить и изменять свое поведение, учитывая эмоциональные сигналы партнера.

В опытах П.В. Симонова (1987) из 247 белых крыс-самцов 77 (31%) сравнительно быстро вырабатывали условную реакцию — избегать действий, которые ведут к наказанию партнера током. 111 крыс (45%) вырабатывали эту же реакцию только после того, как их несколько раз использовали в качестве жертвы. Но у 24% крыс даже после подобных испытаний не удалось выработать рефлекс избегания криков боли партнера. Они не обращали внимания на страдания «жертвы». Таким образом, *на одного альтруиста приходится два эгоиста*. Справедливость этого соотношения была доказана для крыс, кошек, собак, обезьян и человека.

Хорошо известны опыты социального психолога С. Милгрэма (S. Milgram). Он сообщал своим испытуемым, что хочет исследовать влияние наказания на заучивание слогов, при этом испытуемый, выполняя роль «учителя», должен следовать правилу — наказывать «ученика» за каждую новую ошибку все более сурово. Затем он помещал «учителя» перед рядом кнопок, нажатие на которые вызывало удары тока напряжением от 15 до 450 В. «Ученик» находился в соседнем помещении, окруженный проводами. Реально ток не подавался, а «ученик», им был актер, демонстрировал свое переживание боли криками и просьбами прекратить наказание. Результаты оказались следующими: $\frac{2}{3}$ «учителей» — миролюбивые люди, отцы семейств — посылали «ученику», несмотря на его стоны и мольбу, удары тока до 300 В только потому, что экспериментатор, сидевший рядом с «учителем», настаивал продолжать «обучение», не обещая при этом ни награды, ни наказания. И только $\frac{1}{3}$ «учителей» отказалась продолжать опыт.

У тех животных, у которых при виде страданий партнера появляется эффект эмоционального резонанса, развивается отрицательное эмоциональное состояние с признаками симпатической активации. Это заставляет его что-то предпринять, чтобы устранить возникшую у него отрицательную эмоцию. Ради этого животное вырабатывает сложный инструментальный навык, который и избавляет жертву от ударов тока. *Избавление от отрицательной эмоции служит положительным подкреплением, которое и обеспечивает обучение.*

Наиболее чувствительны к крикам жертвы доминирующие особи. 75% крыс-доминантов вырабатывают условные рефлексы избавления. С жизненным опытом чувствительность к страданиям других возрастает. Меньше всего реагируют на страдания жертвы крысы самого низкого ранга. Животные, наиболее чувствительные к страданиям других, одновременно обладают большей стрессоустойчивостью. Таким образом, эволюция поддерживает альтруистов.

Не менее *важной проблемой социальной психофизиологии является изучение влияния социальных факторов на здоровье.* Социальный стресс — одна из распространенных причин ухудшения состояния здоровья. В то же время ограничение социальных контактов также может быть источником серьезных заболеваний, в частности сердечно-сосудистых. Взаимоотношение сердечно-сосудистых заболеваний и социальной среды наиболее изучено при негативном влиянии социальных факторов. Вместе с тем следует ожидать, что существуют и какие-то социальные факторы, способные предохранять от заболеваний и сохранять здоровье.

Это предположение подтверждается работами, в которых показано, что экспериментатор во время интервью с испытуемым может снижать уровень его симпатической активности, усиленной в результате развития лабораторного стресса. По данным одних авторов, присутствие партнера на опыте может снижать симпатическую активность (по электродермальному показателю и ЧСС), вызванную физическим стрессом (болевым стимуляцией); по данным других, присутствие посторонних лиц ухудшает состояние человека. Изучение *влияния социального присутствия на функциональное состояние* человека показало, что результат существенно зависит от характеристик наблюдателя. Снижение уровня симпатической активности в присутствии наблюдателя возникает лишь в том случае, если он хорошо знаком с испытуемым, имеет ранг того же уровня и при этом ситуация не требует оценки деятельности испытуемого.

В некоторых работах исследовалось *влияние касания на сердечно-сосудистую активность.* Установлено, что касание спины человека, находящегося в спокойном состоянии, вызывает у него снижение ЧСС. Во время процедуры обследования пациента отмеча-

лись случаи, когда пальпация устраняла даже желудочковую аритмию сердца. У женщин, которые до операции имели более частые контакты с другими пациентами в виде касания плеч и спины, в послеоперационный период обнаруживались лучшие показатели артериального давления.

В опытах Т. Камарка (Т. Kamarck) было исследовано влияние касания на вегетативные реакции — систолическое и диастолическое давление и ЧСС, когда испытуемый выполнял сложное арифметическое задание, которое обычно вызывает увеличение кровяного давления и ЧСС. В одной серии испытуемый выполнял задание в отсутствие наблюдателя, в другой — в присутствии друга, которого просили время от времени касаться спины испытуемого, демонстрируя ему тем самым свою поддержку. При этом друг не мог подсказывать решение задачи, так как испытуемый был в наушниках.

Главный результат: присутствие друга снижало симпатические реакции, вызываемые арифметическим тестом. При повторении этих опытов через 4 нед. были получены сходные результаты. Автор обращает внимание на то, что эффект снижения симпатической активности не сопровождался какими-либо изменениями в самочувствии субъекта. Тест Спилбергера, с помощью которого измеряют состояние тревожности, гнева и любознательности, не фиксирует каких-либо изменений. Отсутствие связи между состоянием вегетативной нервной системы и самооценкой эмоционального состояния, которое получено в этих опытах, может означать лишь то, что во время установления социальных контактов социальные стимулы могут воздействовать на нервную систему на неосознаваемом уровне и в зависимости от их особенностей вызывать тот или другой тип эффекта. Положительное или отрицательное влияние социальных отношений на физиологические процессы зависит от характера этих отношений. Дружеская поддержка снимает напряжение. Социальное присутствие, предполагающее оценку действий человека, эквивалентно стрессовому фактору.

Существуют *различия в индивидуальной чувствительности к социальному присутствию*. Боязнь новизны в социальном окружении генетически детерминирована. Она выявлена у некоторых новорожденных и проявляет себя как устойчивая индивидуальная характеристика в течение жизни. Ее физиологической основой является высокое содержание кортизола — гормона стресса. У младенцев с *социальным страхом* высокий уровень кортизола обнаружен даже во сне. Негативное влияние социального присутствия (аудитории, руководителя, партнера) на эмоции и функциональное состояние субъекта может быть причиной затруднений, возникающих при деловом общении.

Перспективным направлением социальной психофизиологии является изучение психофизиологических коррелятов группового поведения. К. Хагфорс (K. Hagfors) из университета Юваскула (Финляндия) осуществил групповую регистрацию кожно-гальванической реакции (КГР) во время просмотра фильмов в кинозале. КГР одновременно регистрировали у 80 субъектов при просмотре 8 коммерческих фильмов. Испытуемые имели задание — нажимать на кнопку всякий раз при появлении эмоционального переживания любого типа и держать ее нажатой до тех пор, пока эмоция не исчезнет. Индивидуальные записи КГР преобразовывались в суммарную кривую, так же как и субъективные реакции, фиксирующие моменты появления и длительность эмоционального переживания. Была установлена высокая положительная корреляция между групповой записью КГР и кривой субъективных оценок и выявлен общий закон изменения КГР как группового показателя во время просмотра пятиминутных фильмов. Суммарная кривая КГР группы испытуемых содержала два периода возрастания активности: в начале просмотра и в конце. Эта динамика отсутствовала в индивидуальных кривых записи КГР во время просмотра фильма, что дает основание рассматривать динамику суммарной КГР как выражение группового эффекта. Периоды роста активности в суммарной КГР рассматривались как отражение максимального вовлечения аудитории в общую поведенческую активность, включающую смех, переживание успеха, ликование.

По мнению автора работы, регистрация КГР и получение кривой групповой электродермальной активности могут быть использованы для оценки привлекательности телевизионных и других фильмов, а также рекламы.

Глава 13

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

Экологическая психофизиология занимается изучением психофизиологических механизмов воздействия на человека экологически вредных факторов, нарушающих психическую деятельность и поведение человека. В сферу ее интересов входят:

- разработка методов диагностики нарушений психических функций и состояний, возникающих под влиянием различного рода экологических факторов, с использованием при

этом объективной регистрации различных физиологических реакций организма;

- создание системы психофизиологического мониторинга функциональных состояний и психических функций человека с учетом норм допустимых отклонений в психическом здоровье;
- разработка мер профилактики и коррекции психофизиологических нарушений, вызванных экологическими факторами;
- выяснение роли различных индивидуальных свойств, как усиливающих защитные функции организма, так и делающих его уязвимым к воздействию вредных средовых факторов.

Человек является частью окружающей его среды. Состояние среды, особенно если она загрязнена, становится важным фактором, определяющим физическое и психическое здоровье индивида. Современный человек обитает в среде, насыщенной продуктами и отходами деятельности общества, которые имеют химическую, электромагнитную, радиационную природу. Типичными источниками загрязнения являются химические предприятия, сбрасывающие отходы своего производства в воздух, воду, на землю. Неорганические удобрения, вещества, используемые для борьбы с сельскохозяйственными вредителями (пестициды и другие токсичные вещества), через почву, растения и продукты питания также попадают в организм человека.

Особую группу вредных веществ образуют соли тяжелых металлов, которые в больших количествах содержатся в выхлопных газах автомобилей и других видов транспорта. Особо серьезную опасность представляют соли свинца. Они попадают в организм человека из воздуха и воды, из растений, грибов, растущих вдоль автомобильных и железных дорог.

Опасными для здоровья человека являются некоторые строительные материалы. Использование асбеста, шифера в качестве строительных материалов в западных странах запрещено. Древесно-стружечные плиты (ДСП), широко применяемые в производстве мебели, как правило, не являются экологически чистым материалом из-за смол, которыми они пропитаны. Покрытие ДСП защитной пленкой ослабляет ее вредное химическое воздействие. Многие синтетические материалы, например пластиковая пищевая посуда, целлофановые пакеты, также представляют опасность для здоровья человека.

Вредные вещества, проникнув с водой, воздухом и продуктами питания в организм, в значительной своей части не выводятся из него. Откладываясь в жировой клетчатке, они становятся источником постоянного разрушительного воздействия на человека. Та-

ковы нитраты, пестициды. В коммерческих целях используется более 55 тысяч различных химических элементов. Несколько сот из них обнаружены в жировой клетчатке человека, т.е. современный человек часто является носителем «отравляющих веществ».

Установлено вредное воздействие стерина — компонента бытовой пластмассы. Его используют для приготовления пластмассовой пищевой посуды, пищевой упаковки. Даже низкие его концентрации, но при длительном воздействии (употреблении посуды, содержащей его) оказывают разрушительное влияние на организм человека: в крови уменьшается уровень гемоглобина и тромбоцитов, увеличивается число лейкоцитов. Стерин оказывает также канцерогенное действие. Возможны нарушения и на хромосомном уровне. У людей отмечено возникновение бессонницы, неврозов, хронического утомления, головокружения, они плохо выполняют тесты на память. Наблюдаются изменения в ЭЭГ.

Любой пожар — источник сильного загрязнения среды. После тушения пожара, даже если пожарные используют маски с дыхательной смесью, через несколько месяцев у них могут обнаруживаться депрессия, вспышки гнева, чувство усталости. Снижается чувствительность к переменному току, замедляется время простой сенсомоторной реакции и реакции выбора, ухудшается память.

Американские ученые исследовали влияние солей свинца на уровень интеллекта школьников (по IQ), проживающих в окрестностях завода, выбрасывающего в воздух (в соответствии с допустимыми нормами) соли свинца. Было установлено наиболее серьезное нарушение высших психических функций у тех школьников, которые жили рядом с заводом. По мере удаления от завода уровень IQ постепенно приближался к норме. Результаты этих исследований не вызывают удивления, так как свинец замещает в нейронах ионы кальция, которые включены в жизненно важные функции клеток и, в частности, ответственны за пластические изменения в мембране нейронов.

Для понимания механизмов воздействия солей тяжелых металлов на нервную систему на клеточном уровне важное значение имеют работы, выполненные на полностью изолированных нейронах виноградной улитки. Помещая такой нейрон в физиологические растворы разного состава, можно выяснить причины нарушения его нормальной работы. В таких опытах показано, что нормальный ответ нейрона на электрическое раздражение требует сохранности кальциевой и натриевой проводимости соматической мембраны (Греченко Т.Н., Хлудова Л.К., 1991). Помещение нейрона в физиологический раствор, не содержащий ионов кальция, устраняет кальциевый компонент в ответе нейрона на

стимул. При этом нейроны, имеющие дефицит ионов кальция, почти теряют способность к простейшим формам научения — привыканию. Авторы приходят к заключению, что пластичные перестройки у полностью изолированного нейрона определяются главным образом кальциевой системой проводимости. Лишь некоторые формы пластичности нейрона связаны с натриевыми ионными каналами.

Полностью изолированный и идентифицированный нейрон виноградной улитки может быть использован в качестве высокочувствительной биологической системы для индикации уровня загрязнения среды. По изменению функционального состояния нейрона, которое можно контролировать по его ответу на тестирующий электрический стимул, можно судить об уровне загрязнения среды тяжелыми металлами.

Воздействие на человека загрязненной среды до того, как оно проявит себя в ухудшении его физического здоровья, сказывается в расстройстве различных психических функций и деятельности человека.

Наиболее типичные проявления психических отклонений, связанных с экологическими факторами, выражаются в нарушениях когнитивных процессов, снижении интеллектуального потенциала, изменениях в эмоционально-волевой сфере, развитии неоптимальных функциональных состояний, ухудшении самочувствия и настроения человека, появлении нервно-психического напряжения, стресса.

Работа на многих химических предприятиях протекает в условиях значительного химического загрязнения. Обследование работников химического предприятия показывает снижение у них средней частоты произвольных движений глаз при переводе взора с одной точки экрана на другую и обратно в быстром темпе (Данилова Н.Н., 1992). По сравнению с контрольной группой их частота движений глаз статистически значимо ниже (55,7 против 67,6 в минуту). Частота движений глаз положительно коррелирует с жизненной емкостью легких, что может рассматриваться как косвенный показатель общего потребления кислорода мозгом. Ее снижение указывает на гипоксию, которая, как известно, ведет к нарушению моторного поведения.

Исследование индивидуальной защищенности человека от воздействия экологических вредных факторов показывает, что у различных людей, работающих в одних и тех же условиях на химическом производстве, обнаруживается различная степень нарушений психических процессов и состояний, а также функций иммунной системы.

В результате комплексного обследования работников вредного химического промышленного предприятия с использованием иммунных, психологических и физиологических методов диагностики была выделена группа людей со свойствами темперамента, которые делают человека более устойчивым к вредным химическим воздействиям.

В качестве иммунных показателей были использованы два белка лейкоцитов венозной крови с молекулярной массой 53 и 43 кД. Белок с массой 53 кД в последние годы привлекает большое внимание исследователей. Он обнаружен у больных с синдромом Дауна, имеющих нарушения в иммунной системе. Этот белок появляется в результате трансформации лейкоцитов и других клеток, вызванной химическими агентами, радиацией, вирусами и т.д. Чем больше белка 53 кД обнаружено в лейкоцитах, тем хуже интегральное состояние иммунной системы.

Белок с молекулярной массой 43 кД также был использован в качестве белкового маркера состояния лейкоцитов периферической крови. Его наличие в клетках коррелирует с хрупкостью клеточных мембран. Чем меньше содержание данного белка, тем ниже механическая прочность мембран, что связывают с изменением минерального состава клеток. Для измерения белков с молекулярной массой 53 и 43 кД в лейкоцитах использовали электрофоретический анализ по методу Леммли.

Индивидуально-типологические особенности субъекта изучали с помощью опросников, определяющих силу процесса возбуждения и торможения по Стреляу; личностную и реактивную тревожность по опроснику Спилбергера в русской версии Ханина, свойство «импульсивность—произвольность» по Азарову. Восьмицветовой тест Люшера был использован для оценки вегетативного баланса, стресса и работоспособности. Для количественной обработки показателей применяли процедуру, предложенную Г.А. Аминевым.

Когнитивные процессы исследовали с применением теста «Зрительная память», который определяет эффективность произвольного запоминания формы, цвета и локализации фигур на таблице. В тесте «Счет» использовалась модифицированная таблица Бурдона (цифровой вариант). Испытуемый должен был выделить последовательность из трех цифр, сумма которых равнялась 10, в спокойном состоянии (первая серия) и быстром темпе (вторая серия). Об успешном выполнении счетных операций свидетельствовало их ускорение во второй серии по сравнению с первой. По методике Когана определяли затраченное время и число ошибок, по которым оценивали успешность интеллектуальной деятельности,

связанной с различием и обобщением признаков. Кроме того, применяли методику определения точности воспроизведения длительности временного интервала, варьирующего в диапазоне от 1 до 5 с. Вычисляли отношение длительности воспроизводимого субъективного временного интервала к предъявляемому. Метод позволяет оценивать индивидуальные тенденции к ускорению или замедлению субъективного времени.

Для характеристики состояния вегетативной нервной системы исследовали ЧСС до и после физических упражнений (приседание — 30 раз) в 1-ю, 2-ю, 3-ю, 4-ю и 10-ю минуты. Определяли как абсолютное значение ЧСС, так и ее отношение после нагрузки к ЧСС фона.

Результаты комплексного обследования по психологическим и иммунологическим показателям были подвергнуты факторному анализу с варимаксным вращением. В результате расчетов была получена 6-факторная структура, которая объясняла 82% разброса исходных данных. Три фактора из 6 включали иммунные показатели. В состав фактора II с положительным знаком вошел белок с молекулярной массой 53 кД, что указывало на наличие у человека трансформированных лейкоцитов — признак иммунопатологии. Его присутствие в больших количествах сочеталось с сильно выраженной слабостью процессов торможения по Стреляу, высокой импульсивностью по Азарову, высокой личностной и реактивной тревожностью по Спилбергеру и низкой частотой сердечных ударов в условиях покоя — фоновой частотой, измеренной до физической нагрузки. Этот фактор указывает на связь повышенной тревожности, импульсивности, слабого процесса торможения и недостаточного самоконтроля с признаками брадикардии в покое и нарушениями иммунной системы. Он может быть назван фактором индивидуальной психологической предрасположенности к иммунопатологии.

Оба белка лейкоцитов с отрицательным знаком вошли в состав фактора III при наибольшей факторной нагрузке у белка 43 кД. Такая связь обоих иммунных показателей отражает реальную картину определенной стадии нарушения метаболизма в организме. В частности, снижение содержания в лейкоцитах белка 43 кД отмечено на последней стадии онкологического заболевания, сопровождающегося развитием метастазов. Такое уменьшение содержания белка 43 кД обусловлено увеличением хрупкости мембран лейкоцитов и их разрушением, в результате чего клетки теряют свои белки, в том числе и белок 53 кД.

Белки лейкоцитов, входящие в состав фактора III, сочетаются с низкими показателями эффективности выполнения когнитивных тестов и вегетативным реагированием по симпатическому типу на

физическую нагрузку. В III фактор вошли два показателя ухудшения интеллектуальной деятельности: большое число ошибок и замедление темпа работы при усложнении задания в тесте «Коган», когда от испытуемого требовалось сортировать фигуры, одновременно учитывая два их признака — цвет и форму. Высокие значения ЧСС на 10-й минуте после физической нагрузки, указывающие на высокий уровень симпатической активности, также вошли в состав данного фактора. С небольшой, но статистически значимой факторной нагрузкой в составе фактора III присутствует показатель ускорения субъективного времени. Фактор III характеризует нарушения метаболизма, которые сочетаются с ухудшением интеллектуальной деятельности на фоне усиленной и удлиненной реакции сердечно-сосудистой системы по симпатическому типу.

В состав IV фактора с одинаковым знаком вошли такие показатели, как содержание в лейкоцитах белка 53 кД, возраст человека, продолжительность его работы на предприятии и в химическом цехе. Этот фактор может быть определен как фактор иммунопатологии, связанной с возрастом человека и химической вредностью предприятия.

Фактор I не включает иммунных показателей, но объединяет ряд переменных, характеризующих главным образом состояние человека. В него вошли: с положительным знаком показатель работоспособности и с отрицательным знаком показатель стресса по Люшеру. Значимые факторные нагрузки с положительным знаком также имеют показатели вегетативного баланса по Люшеру и ЧСС в фоне, что указывает на его связь с высоким уровнем симпатической активности. Кроме того, в состав данного фактора включен показатель успешности выполнения счетных операций в быстром темпе. Последнее дает повод говорить о нем как о факторе состояния с высокой работоспособностью. Однако в состав этого фактора с положительным знаком также вошли переменная, свидетельствующая о субъективном замедлении времени, и показатель продолжительности работы во вредном цехе. Это дает основание рассматривать его как фактор активного, напряженного состояния с некоторыми скрытыми нарушениями в когнитивной сфере, которые могут быть выделены по субъективному удлинению временных интервалов.

Фактор V выделяет комплекс связанных между собой свойств нервной системы: он объединяет слабый процесс возбуждения и неравновесность нервных процессов с преобладанием процессов торможения над возбуждением по Стреляу.

Результаты проведенного факторного анализа показывают, что неэффективность иммунологического контроля положительно коррелирует как с возрастом людей, так и с продолжительностью

работы их в цехе с загрязненной химической средой, что свидетельствует о наличии агрессивной химической среды на данном предприятии, которая вызывает серьезные нарушения иммунологического статуса человека.

Комплекс индивидуально-психологических характеристик, включающий такие свойства, как повышенная личностная и реактивная тревожность, высокая импульсивность, слабость самоконтроля (торможения), делает человека предрасположенным к иммунопатологии. И наоборот, низкая индивидуальная тревожность, умение контролировать свои действия и поступки, отсутствие импульсивности увеличивают защитные функции организма по отношению к вредным химическим воздействиям. Таким образом, быстрое или медленное появление функциональных отклонений иммунной системы, сочетающееся с нарушениями когнитивной деятельности и состояний, в условиях агрессивной химической среды может быть предсказано по наличию у человека определенного комплекса индивидуальных психологических характеристик.

По итогам факторного анализа иммунологических и психологических показателей выявлены различные уровни нарушения когнитивных процессов. Наиболее сильное нарушение когнитивной деятельности связано с уменьшением в лейкоцитах белка с молекулярным весом 43 кД, исчезновение которого отражает процесс изменения клеточных мембран, вызывающий их хрупкость и разрушение, т.е. глубокие нарушения метаболизма.

Скрытое ухудшение когнитивной деятельности проявляется в замедлении субъективного времени по показателю относительной ошибки при воспроизведении временного промежутка. Число лиц, отнесенных к группе «медлительных» среди работников химического производства, выше нормы, причем замедление течения субъективного времени у них выражено значительно сильнее, чем в контрольных группах. Эффект замедления субъективного времени обнаружен в составе комплекса психологических и физиологических показателей, характеризующего состояние как высокой работоспособности, так и высокого напряжения и больших энергетических затрат. Лица, у которых обнаружено это состояние, постоянно работают на пределе своих возможностей, затрачивают чрезмерные усилия и тем самым испытывают продолжительные стрессовые воздействия, что, в свою очередь, изменяет течение психических процессов. Возможно, что одним из ранних признаков этого типа нарушений и является замедление течения субъективного времени. Лица с такими характеристиками, очевидно, представляют скрытую группу риска. Тест на воспроизведение временных промежутков может быть использован для их выявления. Чрезмерно замедленное течение субъек-

тивного времени по показателю воспроизведения временного интервала является настораживающим симптомом, указывающим на ухудшение состояния здоровья человека.

Обнаруженная взаимосвязь психологических показателей с иммунологическими может быть положена в основу разработки метода диагностики иммунодефицита по психологическим показателям. По частоте встречаемости нарушений психических процессов и состояний у работников вредного производства можно получить объективную характеристику экологической обстановки отдельных предприятий с учетом всех явных и даже неустановленных вредностей на рабочих местах.

Постоянное воздействие мощного электромагнитного излучения (особенно на радиолокационных станциях и около них) вызывает изменения функционального состояния человека. Обнаружен критический период воздействия электромагнитного облучения — 1–2 года, после которого отмечается заметное изменение ЭЭГ: подавление альфа-ритма при относительном увеличении его мощности на низких частотах, появление сонных веретен в бодрствующем состоянии.

Изучение влияния радиации (авария на Чернобыльской АЭС) на психические и психофизиологические функции человека показывает, что наиболее уязвимым и чувствительным звеном являются физиологические процессы, регулирующие функциональные состояния.

Сравнительное изучение биопотенциалов мозга у нескольких групп населения Брянской области, в разной степени пострадавших от аварии на Чернобыльской АЭС, выявило значительные и устойчивые изменения ЭЭГ по сравнению с контрольной группой (Базылевич Т.Ф. и др., 1993). Были обследованы три группы людей: участники ликвидации аварии («ликвидаторы»), жители Брянской области, проживающие на загрязненных территориях, где зарегистрированы малые дозы радиации, и жители непораженных районов Брянской области (контрольная группа). Сравнение усредненных групповых ЭЭГ, полученных при 16-канальном отведении, выявило наиболее сильные отклонения от нормы у жителей, постоянно живущих в зонах с малой радиацией. Изменения на ЭЭГ выражались в подавлении активности мозга в диапазоне тета- и альфа-ритмов во всех отведениях обоих полушарий (рис. 65).

ЭЭГ «ликвидаторов», получивших значительные, но кратковременные дозы облучения в меньшей степени отличалась от нормы. Очевидно, можно говорить о появлении у них даже противоположной тенденции — усиления мощности тета- и альфа-ритмов, что авторами исследования рассматривается как проявление работы ком-

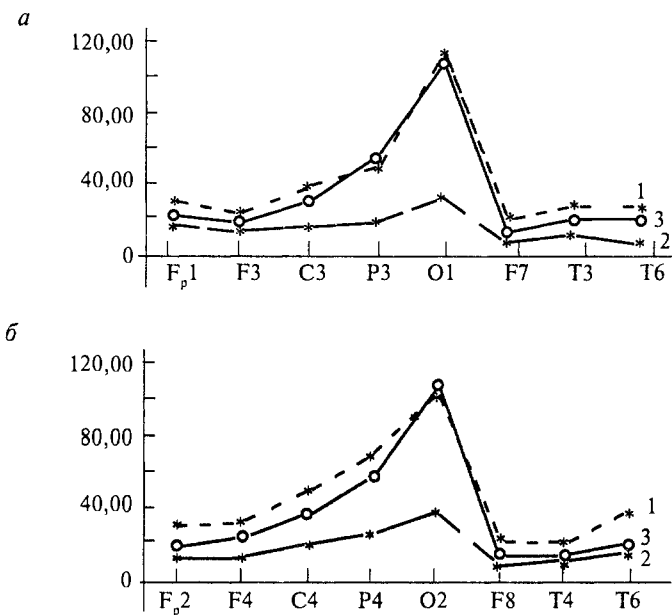


Рис. 65. Значения мощности альфа-ритма в 8 отведениях левого (а) и правого (б) полушарий по средним данным у трех групп обследованных.

1 — «ликвидаторы»; 2 — лица, проживающие на загрязненных территориях; 3 — контрольная группа. На абсциссе — позиции электродов для записи ЭЭГ; на ординате — суммарная мощность спектра в диапазоне альфа-ритма. Видна редукция альфа-ритма у жителей, получающих малые дозы радиации (по Т.Ф. Базылевичу и др., 1993).

пенсаторных механизмов. Депрессивный характер фоновой ЭЭГ у жителей, подвергавшихся малым, но продолжительным воздействиям радиационных факторов, по-видимому, указывает на состояние хронического стресса, вызванного как физическими, так и психическими причинами, связанными с состоянием здоровья. Психологическое тестирование подтвердило усиление показателей инвертированности («ухода в себя»), нейротизма в сочетании с падением общего уровня поведенческой активности, потерей интереса.

Таким образом, регистрация биопотенциалов мозга объективно фиксирует снижение мозговой активности, ее депрессию, прежде всего по альфа-ритму. Эти изменения вызывались малыми дозами радиации, но постоянно или длительное время воздействующими на человека, что указывает на их серьезную опасность. Изменения затрагивают прежде всего механизм модулирующей си-

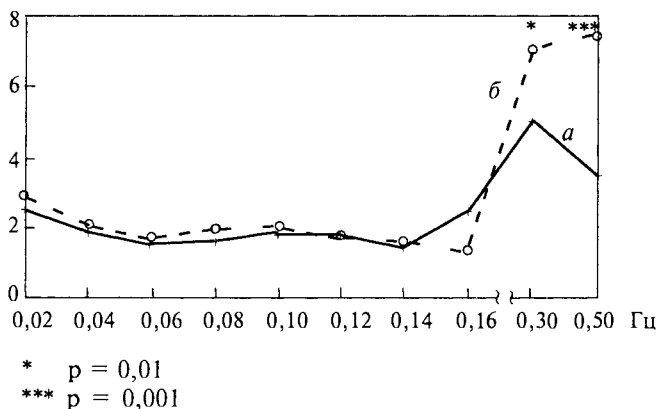


Рис. 66. Фоновые групповые спектры мощности ритмограмм сердца у школьников, проживающих в загрязненных радиацией районах (а) и в благополучных районах (б). Видна статистически значимая редукция дыхательной аритмии у школьников, испытавших радиационное воздействие.

стемы мозга, от которой зависит функционирование как эмоциональной, так и когнитивной сферы человека.

Изучение психофизиологическими методами функционального состояния детей школьного возраста, проживающих в районах Тульской области, подвергшихся радиационному загрязнению, также выявило у них отклонения от контрольной группы — детей, живущих в той же области, но в экологически более благоприятных условиях¹. Диагностика состояния школьников (8-е классы) производилась по нескольким параметрам сердечного ритма: ЧСС, индексу напряжения, стандартному отклонению среднего RR-интервала и мощности трех ритмических модуляторов СР (метаболического, сосудистого и дыхательного).

Школьники, проживающие в «радиационной» зоне, достоверно отличались от контрольной группы высоким индексом напряжения, меньшей величиной стандартного отклонения среднего RR-интервала. Кроме того, в их спектрах мощности СР, количественно измеряющих модулирующие влияния, поступающие на пейсмекер сердца от мозговых ритмических осцилляторов, наблюдалась редукция дыхательной аритмии (рис. 66). Это означает подавление, ослабление парасимпатического контроля и как следствие — усиление симпати-

¹ Исследование выполнено Н.Н. Даниловой, Е.Н. Чернышенко совместно с В.И. Екимовой (Институт повышения квалификации г. Тулы).

ческой активации, что подтверждается ростом ИН. Эти отличия достоверно выявлены как в фоновых условиях, так и при информационной нагрузке — во время выполнения арифметического теста (перемножения двузначных чисел на двузначные) и теста Равена.

Группы школьников различались также тем, что они использовали различные способы регуляции своего функционального состояния. Снижения частоты СР они достигали разными средствами. У благополучной группы снижение ЧСС возникало за счет усиления парасимпатических влияний на сердце, что выразалось в положительной корреляции между мощностью дыхательной модуляции СР (в широком диапазоне частот от 0,1 до 0,5 Гц) и величиной RR-интервала (рис. 67). Такие же соотношения обнаружены и в сосудистой модуляции. В неблагополучной группе на снижение ЧСС влияло усиление метаболической модуляции СР; вклад дыхательной модуляции был очень мал, и он действовал только в узкой полосе частот (0,1–0,12 Гц) (рис. 68). Участие сосудистой модуляции примерно такое же, что и у детей первой группы. В обеих группах ЧСС (обратная величина RR-интервала) положительно коррелировала с ИН и отрицательно — со стандартным отклонением от среднего RR-интервала.

Психологические методы исследования были менее эффективны. Обследованные группы школьников достоверно не различались по тесту тревожности Спилбергера и по показателям опросника САН (психическая активация, эмоциональный тонус, напряжение, комфортность). Исключение составил показатель «интерес». Самооценки интереса были достоверно ниже в группе школьников из неблагополучных районов.

Таким образом, психофизиологическая диагностика состояний по показателям сердечного ритма у лиц, систематически получающих малые дозы радиации, также выявляет типичный синдром в виде хронически измененного функционального состояния с признаками напряженности. Школьники, подвергшиеся радиационным воздействиям, для компенсации состояния хронического напряжения, по-видимому, используют не парасимпатическую систему, а метаболический механизм модуляции для снижения ЧСС и подавления у них повышенной симпатической активности. Обе группы школьников значимо не различаются по ЧСС.

Психофизиология может внести свой вклад в решение задачи сохранения психического здоровья населения, которое согласно Всемирной организации здравоохранения входит в определение понятия здоровья. Система контроля здоровья по психофизиологическим и психологическим параметрам может быть реализована в составе экологической службы.

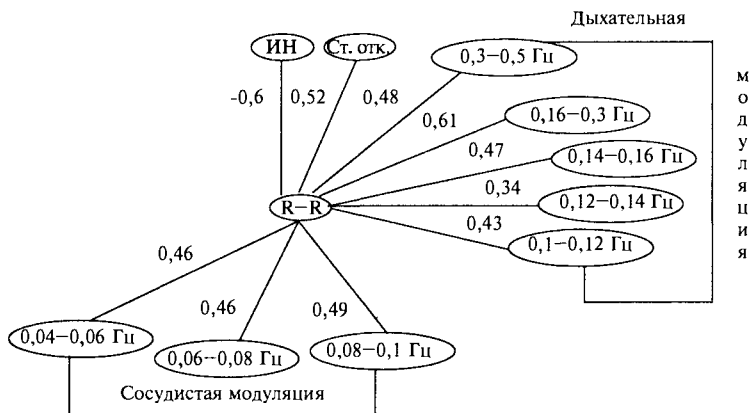


Рис. 67. Корреляционные связи RR-интервала с другими параметрами сердечного ритма в группе школьников, проживающих в благополучных районах.

ИН — индекс напряжения; Ст. отк. — стандартное отклонение; цифры — зоны частотной модуляции.

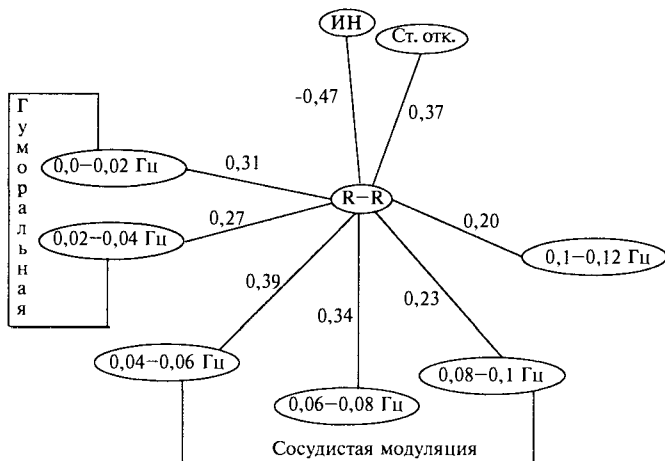


Рис. 68. Корреляционные связи RR-интервала с другими параметрами СР в группе школьников, проживающих в загрязненных радиацией районах.

Видно ослабление влияния дыхательной аритмии и усиление гуморальной (метаболической) модуляции при увеличении RR-интервала (снижение ЧСС) по сравнению со школьниками из благополучных районов. Обозначения те же, что на рис. 67.

Литература

К главе 1 «Предмет и принципы психофизиологического исследования»

Конорский Ю. Интегративная деятельность мозга. М., 1970.

Кэндел Э. Клеточные основы поведения. М., 1980.

Кэндел Э., Хокинс Р. Биологические основы обучения и индивидуальности// В мире науки. 1992. № 11–12. С. 43–51.

Летвин Дж. и др. Два замечания по поводу зрительной системы лягушки// Теория связи в сенсорных системах. М., 1964. С. 416–432.

Соколов Е.Н. Физиология высшей нервной деятельности: перспективы развития//Журн. высш. нерв. деят. 1986. Т. 36. Вып. 2. С. 252–264.

Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. М., 1990.

К главе 2 «Методы в психофизиологических исследованиях»

Данилова Н.Н. Психофизиологическая диагностика функционального состояния. М., 1992.

Дэсенкинс Г., Ваттс Д. Спектральный анализ и его изложения. М., 1971, 1972. Вып. 1, 2.

Магнитный резонанс в медицине/Под ред. П.А. Ринка. М., 1995.

Медведев С.В., Бехтерева Н.П., Воробьев В.А. и др. Исследование методом позитронно-эмиссионной томографии обработки мозгом человека различных характеристик зрительно предъявляемых слов: Сообщение III. Мозговая система обработки грамматического рода слов//Физиология человека. 1996. Т. 22. № 4. С. 5–11.

Русинов В.С., Гриндель О.М., Болдырева Г.И., Ванард Е.М. Биопотенциалы мозга человека. Математический анализ. М., 1987.

Рутман Э.М. Вызванные потенциалы в психологии и психофизиологии. М., 1975.

Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс. М., 1958.

Шагас Ч. Вызванные потенциалы мозга в норме и патологии. М., 1975.

Шевелев И.А., Кузнецов Г.Д., Цыкалова Е.Н. и др. Термоэнцефалоскопия. М., 1989.

Холодов Ю.А., Козлов А.Н., Горбач А.М. Магнитные поля биологических объектов. М., 1987.

Jasper H.H. The ten twenty electrode system of the International Federation//Electroencephalog. Clin. Neurophysiol. 1958. Vol. 10. P. 371.

Graham F.K., Clifton R.K. Heart-rate change as a component of the orienting response// Psychological Bulletin. 1966. Vol. 65. P. 305–320.

Näätänen R. Attention and brain function. Hillsdale. N.Y., 1992.

К главе 3 «Принципы кодирования информации в нервной системе»

Грамит Р. Электрофизиологическое исследование рецепторов. М., 1957. С. 339.

Соколов Е.Н. Теоретическая психофизиология. М., 1986.

Сомьен Дж. Кодирование сенсорной информации в нервной системе млекопитающих. М., 1975.

Тамар Г. Основы сенсорной физиологии. М., 1976.

К главе 4 «Восприятие»

Зимачев М.М., Шехтер Е.Д., Соколов Е.Н. и др. Различение цветовых сигналов сетчаткой лягушки//Журн. высш. нервн. деят. 1991. Т. 41. Вып. 3. С. 518–527.

Крылова А.Л., Черноризов А.М. Зрительный анализатор. М., 1987.

Латанов А.В., Леонова А.Ю., Евтихин Д.В., Соколов Е.Н. Сравнительная нейробиология цветового зрения человека и животных//Журн. высш. нервн. деят. 1997. Т. 47. Вып. 2. С. 308–319.

Пигарев И.Н., Родионова Е.Н. Константное представительство зрительного пространства в центральной нервной системе позвоночных//Зрение организмов и роботов. Вильнюс, 1985. Т. 1. С. 47.

Соколов Е.Н. Перцептивный, мнемический и семантический уровни субъективного отображения//Журн. высш. нервн. деят. 1993. Т. 43. Вып. 2. С. 228–231.

Соколов Е.Н. Проблема гештальта в нейробиологии//Журн. высш. нервн. деят. 1996. Т. 46. Вып. 2. С. 229–240.

Фомин С.В., Соколов Е.Н., Вайткевичус Г.Г. Искусственные органы чувств. М., 1979.

Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. М., 1990.

Хьюбел Д., Визель Т. Центральные механизмы зрения//Мозг. М., 1984. С. 279.

Маутксл В. Организующий принцип функции мозга — элементарный модуль и распределенная система//Эдельман Дж., Маутксл В. Разумный мозг. М., 1981. С. 15–67.

Izmailov Ch.A., Sokolov E.N. Spherical model of color and brightness discrimination//Psychol. Science. 1992. Vol. 2. P. 249–259.

Miyashita Y., Sakai K., Higuchi S. I., Masui N. Localization of primal long-term memory in the primate temporal cortex//Memory: organization and locus of change/Eds. L.R. Squire et al. Oxford, 1991. P. 239.

К главе 5 «Внимание»

Блок В. Уровни бодрствования и внимания//Экспериментальная психология/Под ред. П. Фресс, Ж. Пиаже. М., 1970. С. 97–146.

Виноградова О. С. Гиппокамп и память. М., 1975.

Данилова Н.Н. Реакция десинхронизации спайковой активности нейронов таламуса кролика//Журн. высш. нервн. деят. 1968. Т. 18. Вып. 2. С. 356–358.

Данилова Н.Н. Функциональные состояния: механизмы и диагностика. М., 1985.

Данилова Н.Н. Психофизиологическая диагностика функционального состояния: Учеб. пособие. М., 1992.

Данилова Н.Н., Крылова А.Л. Физиология высшей нервной деятельности. М., 1997. С. 431.

Добронравова И.С. Реорганизация эмитрической активности мозга человека при угнетении и восстановлении сознания. Церебральная кома//Автореф. дис. докт. мед. наук. М., 1996.

Дормашев Ю.Б., Романов В.Я. Психология внимания. М., 1995.

Психология. Словарь (под ред. А.В. Петровского, М.Г. Ярошевского). М., 1990.

Соколов Е.Н. Принцип векторного кодирования в психофизиологии//Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1995. № 4. С. 3–13.

Суворов Н.Ф., Таиров О.П. Психофизиологические механизмы избирательного внимания. Л., 1985.

Andersson P., Andersson S.A. Physiological basis of the alpha rhythm. N.Y., 1968.

Bonyer J.J., Montaron M.F., Vahné J.M., Rongeur A. Anatomical localization of cortical beta rhythms in cat//Neuroscience. 1987. Vol. 22. P. 863–869.

Bernstein A.S. To what does the orienting response respond?//Psychophysiology. 1969. Vol. 6. P. 338–350.

Farah M.J. The neural basis of mental image//Trends in Neuroscience. 1989. Vol. 12. P. 395–399.

Gray C.M., Singer W. Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex//Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1989. Vol. 86. P. 1698–1702.

James W. The principles of psychology. N.Y.: Holt. 1890. P. 403.

Kahneman D. Attention and Effort. Eglewood Cliffs. N.Y.: Prentice Hall, 1973.

Kosslyn S.M., Berndt R.S., Doyle T.J. Imagery and language processing: A Neurophysiological approach/Eds. M.I. Posner, O.S.M. Marin. Attention and Performance XI, Hillsdale. N. J., 1985. P. 319–334.

Llinas R. The intrinsic electrophysiological properties of mammalian neurons: Insight into central nervous system function//Science. 1988. Vol. 242, 23 December. P. 1654–1664.

Lynn R. Attention, Arousal and the orientation reaction//International series of monographs in Experimental Psychology/Ed. H.J. Eysenk. Oxford: Pergamon Press Ltd. 1966. Vol. 3.

Maximilian V.A. Cortical blood flow asymmetries during monaural verbal stimulation and deprivation: Studies in human subjects with positron CT//Human Neurobiology. 1983. Vol. 2. P. 11–23.

Munk M.H.Y., Roelfsema P.R., König P. et al. Role of reticular Activation in the modulation of intracortical synchroization//Science. 1996. Vol. 272, 12 April. P. 271–274.

Murthy V.N., Feiz E.E. Coherent 23 to 35 Hz oscillations in the sensorimotor cortex of awake behaving monkey. Proceedings of the National Academy of Science. USA. 1992. Vol. 89. P. 5670–5674.

Näätänen R. Attention and brain function. New Jersey: Erlbaum Associates. 1992.

Niesser U. Cognitive psychology. N.Y., 1967.

Papanicolaou A.C., Baumann S., Rogers R.L. et al. Localization of auditory resonance imaging//Archives of Neurology. 1990. Vol. 47. P. 33–37.

Pardo J.V., Fox P.T., Raichle M.E. Localization of human system for sustained attention by positron emission tomography//Nature. 1991. Vol. 349. P. 61–64.

Petersen S.E., Fox P.T., Posner M.I. et al. Positron emission tomographic studies of the cortical anatomy of single-word processing//Nature. 1988. Vol. 331. P. 585–589.

Posner M.I., Snyder C.R.R. Attention and cognitive control/Ed. R.L. Solso. Information processing and cognition. The Loyola Symposium. Hillsdale N.Y. 1975. P. 55–85.

Posner M.I., Petersen S.E., Fox P.T., Raichle M.E. Localization of cognitive operations in the human brain//Science. 1988. Vol. 240. P. 1627–1631.

Pribram K.H., McGuinness D. Arousal, activation and effort in the control of attention//Psychological Review. 1975. Vol. 82. P. 116–149.

Risberg J., Prohovnik I. Cortical processing of visual and tactile stimuli studied by non-invasive rCBF measurements//Human Neurobiol. 1983. Vol. 2. P. 5–10.

Risberg J., Maximilian A.V., Prohovnik I. Changes of cortical activity patterns during habituation to a reasoning test//A study with the ¹³³Xe inhalation technique for measurement of regional cerebral blood flow//Neurophysiologia. 1977. Vol. 15. P. 793–798.

Roland P.E. Somatotopical tuning of postcentral man. A regional cerebral blood flow study//Journ. Neurophysiology. 1981. Vol. 46. P. 744–754.

Roland P.E. Cortical regulation of selective attention in man. A regional cerebral blood flow study//Journ. Neurophysiology. 1982. Vol. 48. P. 1059–1077.

Roland P.E. Cortical organization of voluntary behaviour in man//Human Neurobiol. 1985. Vol. 4. P. 155–167.

Roland P.E., Friberg L. Localization of cortical areas activated by thinking//Journ. Neurophysiology. 1985. Vol. 53. P. 1219–1243.

Roland P.E., Larsen B., Lassen N.A. Supplementary motor area and other corvoluntary movements in man//Journ. Neurophysiology. 1980. Vol. 43. P. 118–136.

Roland P.E., Skinhoj E., Lassen N.A. Focal activations of human cerebral cortex during auditory discrimination//Journ. Neurophysiology. 1981. Vol. 45. P. 1139–1151.

Steriade M., Curro Dossi R., Contreras D. Electrophysiological properties of intralaminar thalamocortical cells discharging rhythmic (≈ 40 Hz) spike-bursts at ≈ 1000 Hz during waking and rapid eye movement sleep//Neuroscience. 1993. Vol. 56, № 1. P. 1–9.

Szymusiak R. Magnocellular nuclei of the basal forebrain: substrates of sleep and arousal regulation//Sleep, 1995. Vol. 18. P. 478–500.

Tervaniemi M. Pre-attentive processing of complex auditory information in the human brain. Dr. Dissertation. Helsinki, 1997.

Thompson R.F., Groves P.M., Teyler T.Y., Roemer R.A. A dualprocess theory of habituation: Theory and behaviour//Habituation, 1, Behavioral studies//Eds. H.V.S. Peeke, M.Y. Herz. N.Y.: Academic Press, 1973. P. 239–271.

Verbaten M.N.J.W., Sjiouw W., Slangen J.L. Different effect of uncertainty and complexity on single trial visual ERPs and the SCR-OR in non-signal conditions//Psychophysiology, 1986. Vol. 23. P. 254–262.

Verzeano M. Pacemakers, synchronisation and epilepsi//Synchronization of EEG activity in epilepsies/Eds. H. Petshe, M. Brazier. Viena, 1972.

К главе 6 «Память и научение»

Альбертс Б., Брейд Д. и др. Молекулярная биология клетки. М., 1994.

Анохин К.В. Молекулярные сценарии консолидации долговременной памяти//Журн. высш. нервн. деят., 1997. Т. 47. Вып. 2. С. 261–279.

Ашапкин В.В., Романов Г.А., Тушмалова Н.А. Ванюшин Б.Ф. Индуцированный обучением избирательный синтез ДНК в мозге крыс//Биохимия. 1983. Т. 48. С. 355–358.

Вартанян Г.А., Лохов М.И. Проблемы транспорта памяти//Механизм памяти/Под ред. Г.А. Вартаняна. Л., 1987. С. 87–122.

Вебер Н.В., Рапорт С.Ш., Силькис И.Г. Длительные изменения возбудимости нейронов пирамидного тракта у кошек//Журн. высш. нервн. деят. 1984. Т. 34. № 3. С. 572.

Виноградова О.С. Гиппокамп и память. М., 1975. С. 333.

Голдман-Ракич П.С. Оперативная память и разум//В мире науки. 1992. № 11–12. С. 63–70.

Греченко Т.Н. Нейрофизиологические механизмы памяти. М., 1979.

Греченко Т.Н. Психофизиология памяти//Основы психофизиологии /Под ред. Ю.М. Александрова. М., 1997. С. 112–129.

Греченко Т.Н., Соколов Е.Н. Нейрофизиология памяти и обучения//Механизмы памяти. Л., 1987. С. 132–171.

Котляр Б.И. Пластичность нервной системы. М., 1986.

Кэндел Э., Хокинс Р. Биологические основы обучения и индивидуальности//В мире науки. 1992. № 11–12. С. 43–51.

Рибо Т.А. Память в ее нормальном и болезненном состояниях. СПб., 1894.

Роуз С. Устройство памяти, от молекулы к сознанию. М., 1995.

Салганик Р.И., Шумская Н.А., Томпсон В.П. Вероятная роль обратной транскрипции в нейронной памяти//Докл. АН СССР. 1981. Т. 256. № 5. С. 1269–1272.

Силькис И.Г. Длительные посттетанические изменения эффективности тормозных связей в таламо-кортикальных нейронных сетях//Докл. РАН. 1994. Т. 337. С. 413.

Силькис И.Г. Длительные изменения эффективности возбуждительных и тормозных связей в нейронных микросетях новой коры, вызванные тетанизацией таламических ядер и сенсорной коры//Журн. высш. нервн. деят. 1995. Т. 45. № 5. С. 932.

Силькис И.Г. Общие принципы синаптической пластичности в новой коре, гиппокампе и мозжечке//Журн. высш. нервн. деят. 1997. Т. 47. Вып. 2. С. 374–392.

Соколов Е.Н. Нейронные механизмы памяти и обучения. М., 1981.

Соколов Е.Н. Психофизиология научения: Курс лекций. М., 1997.

Солсо Р.Л. Когнитивная психология. М., 1996.

Тушмалова Н.А. Гипотеза параллельного кодирования памяти//Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1973. № 7. С. 37–41.

Тушмалова Н.А. Обучение и геном//Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 1993. № 3. С. 15–20.

Тушмалова Н.А. Современные представления о макромолекулярных механизмах памяти//Исследование памяти/Под ред. Н.Н. Корж. М., 1990. С. 137–145.

Abraham W.C., Bear M.F. Metaplasticity: the plasticity of synaptic plasticity//Trends Neurosci. 1996. Vol. 19. P. 126.

Andersen P., Sundberg S. H., Sveen O., Wigstrom H. Specific long-lasting potentiation of synaptic transmission in hippocampal slices//Nature, 1977. Vol. 266. P. 736–731.

Barzilai A., Kennedy T.E., Sweatt J.D., Kandel E.R. 5-HT modulates protein synthesis and the expression of specific proteins during long-term facilitation in *Aplysia* sensory neurons//*Neuron*. 1989. Vol. 2. P. 1577.

Baumgarten R.I., Takeda R., Chen C.F. Isolation of pacemaker neurons in *Aplysia californica*//*Fed. Proc.*, 1971. Vol. 30. P. 490–495.

Bechara A., Tranel D., Damasio H., Damasio A.R. Failure to respond autonomically to anticipated future outcomes following damage to prefrontal cortex//*Cereb. Cortex*. 1996, Mar.-Apr. Vol. 6(2). P. 215–25.

Biggin M.D., Tjian R. Transcription factors and the control of *Drosophila* development//*Trends in genetics*. 1989. Vol. 5. P. 377.

Bliss T.V.P., Lomo T. Long-lasting potentiation of synaptic transmission in the dentate area of the anaesthetized rabbit following stimulation of the perforant path//*Journ. Physiol.* 1973. Vol. 232. P. 331–356.

Cohen N. Preserved learning capacity in amnesia: evidence for multiple memory system//*Neuropsychology of memory*/Eds. L.R. Squire, N. Butters. N.Y. 1984.

Curran T., Morgan J.I. Memories of fos//*BioEssays*. 1987. Vol. 7. P. 255.

Dudek S.M., Bear M.F. Bidirectional long-term modification of synaptic effectiveness in the adult and immature hippocampus//*Journ. Neurosci.* 1993. Vol. 13. P. 2910.

Fets E., Baker M.A. Operantly conditioned patterns of precentral unit activity and correlated responses in adjacent cells and contralateral muscles//*Journ. Neurophysiology*. 1973. Vol. 36. P. 179–204.

Fonberg E. Amygdala, emotions, motivation, and depressive states//*Emotion: Theory, Research, and Experience*. Vol. 3. Biological Foundations of Emotion/Eds. R. Plutchic, H. Kellerman. Acad. Press. INC, 1986.

Gibbs M.E., Ng K.T. Behavioral stages in memory formation//*Neuroscience. Lett.* 1980. Vol. 13. P. 279–283.

Glassman E. The biochemistry of learning: An evolution of the role of RNA and protein//*Ann. Rev. Biochem.*, 1969. Vol. 38. P. 605.

Goelet P., Castellucci V.F., Schacher S., Kandel E.R. The long and short of long-term memory — a molecular framework//*Nature*. 1986. Vol. 322. P. 419.

Goldman-Rakic P.S. Regional and cellular fractionation of working memory//*Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1996, Nov. Vol. 26. № 93(24). P. 13473–80.

Herschman H. Extracellular signals, transcriptional responses and cellular specificity//*Trends in Biochemical Sci.* 1989. Vol. 14. P. 455.

Hobson Y.E., Stickgold R., Pase-Schott E.F. The neuropsychology of REM sleep dreaming//*Neuroreport*. 1998. Vol. 9, № 3. P. 1–14.

Joung A.W., Hellawell D.J., Van De Wal C., Johnson M. Facial expression processing after amygdalotomy//*Neuropsychologia*. 1996, Jan. Vol. 34 (1). P. 31–9.

Joung A.W., Aggleton J.P., Hellawell D.J. et al. Face processing impairments after amygdalotomy//*Brain*. 1995, Feb. Vol. 118 (Pt. 1). P. 15–24.

Kandel E.R., Schacher S., Castellucci V.F., Goelet P. The long and short of memory in *Aplysia*: a molecular perspective//*Fidia Research. Foundation Neuroscience Award Lectures*. Liviana Press, Padova, 1987.

Kano M., Rexhausen U., Dreessen J., Konnerth A. Synaptic excitation produces a long — lasting rebound potentiation of inhibitory synaptic signals in cerebellar Purkinje cells//*Nature*. 1992. Vol. 356. P. 601.

Komatsu Y. Use-dependent long-term potentiation of inhibitory synaptic transmission in rat visual cortex//*Journ. Neurosci.* 1994. Vol. 14. Part 1. P. 6488.

Linden D.J. Long-term synaptic depression of the mammalian brain//*Neuron*. 1994. Vol. 12. P. 457.

Liano I., Leresche N., Marty A. Calcium entry increases the sensitivity synaptic current//*Neuron*. 1991. Vol. 6. P. 565.

Mark R. Sequential biochemical steps in memory formation: evidence from the use of metabolic inhibitors//*Brain mechanisms in memory and learning: from the single neuron to man*/Ed. M.A.B. Brazier. N.Y., 1979. P. 197–215.

Matthies H. In search of cellular mechanisms of memory//Progress in Neurobiology. 1989. Vol. 32. P. 277.

McCarthy G., Puce A., Constable R.T. et al. Activation of human prefrontal cortex during spatial and nonspatial working memory tasks measured by functional MRI//Cereb. Cortex. 1996, Jun.-Aug. № 6(4). P. 600–611.

McGaugh J.L., Gold P.E. Modulation of memory by electrical stimulation of the brain//Neural mechanisms in learning and memory. Cambridge, 1976. P. 46.

Mishkin M., Malamut B.L., Bachevalier J. Memories and habits: two neural systems//Neurobiology of learning and memory/Eds. J.L. McGaugh, G. Lynch, N.M. Weinberger. N.Y., 1984.

No M. Memory system in cerebellum//Perspectives on neuroscience, from molecule to mind/Ed. J. Tsukada. N.Y.—Tokyo, 1985. P. 219–235.

O'Dell T.J., Kandel E.R. Low-frequency stimulation erases LTP through an NMDA receptor mediated activation of protein phosphatases//Learning and Memory. 1994. Vol. 1. P. 129.

Ready D.F. A multifaceted approach to neural development//Trends Neurosci. 1989. Vol. 12. P. 102.

Schacter D.L., Alpert N.M., Savage C.R. et al. Conscious recollection and the human hippocampal formation: Evidence from positron emission tomography//Proceedings of the National Academy of Sciences, USA. 1996. Vol. 93. P. 321.

Scott S.K., Young A.W., Calder A.J. et al. Impaired auditory recognition of fear and anger following bilateral amygdala lesions//Nature. 1997, Jan. Vol. 16. № 385 (6613). P. 254–257.

Shamkina I.Y., Krylova O.Y., Anokhin K.V. Extinction of c-fos expression in the brain after repeatable noxious stimulation and morphine administration. Abstracts of 3 IBRO World Congress of Neuroscience. Montreal, 1991. P. 302.

Squire L.R. The hippocampus and the neuropsychology of memory//Neurobiology of the hippocampus/Ed. W. Seifert. N.Y., 1983.

Squire L.R., Knowlton B., Musen G. The structure and organization of memory//Ann. Rev. Psychol., 1993. Vol. 44. P. 453.

Squire L.R., Zola S.M. Structure and function of declarative and nondeclarative memory systems//Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1996. Vol. 93. P. 13515.

Struhl K. Mechanisms for diversity in gene expression patterns//Neuron. 1991. Vol. 7. P. 177.

Sweatt J.D., Kandel E.R. 5-HT causes a persistent increase in protein phosphorylation that is dependent on transcription: a molecular mechanism for long-term facilitation in Aplysia sensory neurons//Nature. 1989. Vol. 339. P. 51.

Wagner J.J., Alger B.E. GABAergic and developmental influences of homosynaptic LTD and depotentiation in rat hippocampus//Journ. Neurosci. 1995. Vol. 15. P. 1577.

Williams G.V., Goldman-Rakic P.S. Modulation of memory fields by dopamine D1 receptors in prefrontal cortex (see comments)//Nature. 1995, Aug. 17. Vol. 376 (6541). P. 572–575.

К главе 7 «ЭМОЦИИ»

Аргайл М. Психология счастья. М., 1990.

Вартанов А.В., Соколов Е.Н. Роль первой и второй сигнальных систем в соотношении семантического и перцептивного цветовых пространств//Журн. высш. нервн. деят. 1995. Т. 45. Вып. 2. С. 343–357.

Виллюнас В.К. Психологические механизмы биологической мотивации. М., 1986.

Годфруа Ж. Что такое психология? М., 1992. Т. 1.

Голубева Э.А. Способности и индивидуальность. М., 1993.

Данилова Н.Н., Опищенко В., Сыромятников С.Н. Трансформация семантического пространства терминов состояний под влиянием информационной нагрузки в условиях дефицита времени//Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1990. № 4. С. 29–40.

Данилова Н.Н., Коршунова С.Г., Соколов Е.Н., Чернышенко Е.Н. Зависимость сердечного ритма от тревожности как устойчивой индивидуальной характеристики//Журн. высш. нервн. деят. 1995. Т. 45. Вып. 4. С. 647–660.

- Изард К.* Эмоции человека. М., 1980.
- Сахаров Д.А.* Долгий путь улитки//Журн. высш. нервн. деят. 1992. Т. 42. Вып. 6. С. 1059–1063.
- Симонов П.В.* Эмоциональный мозг. М., 1981.
- Симонов П.В.* Мотивированный мозг. М., 1987.
- Симонов П.В.* Адаптивные функции эмоций//Физиология человека. 1996. Т. 22. № 2. С. 5–9.
- Симонов П.В.* Мозговые механизмы эмоций//Журн. высш. нервн. деят. 1997. Т. 47. Вып. 2. С. 320–328.
- Симонов П.В., Ершов П.М.* Темперамент, характер, личность. М., 1984. С. 161.
- Соколов Е.Н.* Восприятие и условный рефлекс. М., 1958.
- Соколов Е.Н., Данилова Н.Н.* Нейронные корреляты функционального состояния мозга//Функциональные состояния мозга. М., 1975. С. 129–136.
- Судаков К.В.* Рефлекс и функциональная система. Новгород, 1997.
- Шеперд Г.* Нейробиология. М., 1987. Т. 1, 2.
- Adelmann P.K., Zajonc R.B.* Facial efferece and the experience of emotion//Ann. Rev. Psychol. 1989. Vol. 40. P. 249–280.
- Berkowitz I.* On the formation and regulation of anger and aggression: a cognitive — neoassociat — ionistic analysis//Amer. Psychol. 1990. Vol. 45. P. 494–503.
- Calvert-Boyanowsky Y., Leventhal H.* The role of information in attenuating behavioural responses to stress: a reinterpretation of the misattribution phenomenon//Jom. Pers. Soc. Psychol. 1975. Vol. 32. P. 214–221.
- Davidson R.J., Fox N.A.* Asymmetrical brain activity discriminates between positive versus negative affective stimuli in human infants//Science. 1982. Vol. 218. P. 1235–1237.
- Dimberg U.* Facial expressions and emotional reactions: a psychobiological analysis of human social behaviour//Social Psychophysiology and Emotions. 1988. P. 131–150.
- Ekman P., Friesen W.V.* Investigator's guide to the Facial Action Coding System. Part II. Palo Alto, Calif., 1978.
- Ekman P., Friesen W.V.* Manual for the Facial Action Coding System. Part II. Palo Alto, Calif., 1978.
- Frijda N.H.* The emotions. Cambridge, England. 1986.
- Gracham F.K.* Distinguishing among orientins, defensive, and startle reflexes//The orienting reflex in human/Eds. H.D. Kimmel, E.N. vanOlst, J.F. Orlebeke. Hillsdale, N. J. 1979. P. 137–167.
- Heller W.* Neuropsychological mechanisms of individual differences in emotion? personality and arousal//Neuropsychology. 1993. Vol. 7. P. 476.
- Hells U., Karras A., Scherer K.R.* Multichannel communication of emotion: synthetic signal production//Facets of Emotion. Recent research/Ed. K.P. Scherer. Hillsdate, N.J., 1988. P. 161–182.
- Henry J.P.* Neuroendocrine patterns of emotional response//Biological foundations of Emotion/Eds. R. Plutchik, H. Kellerman. 1986. Vol. 3. P. 37–60.
- Izard C.E.* Four systems for emotion activation: cognitive and noncognitive processes//Psychol. Rev. 1993. Vol. 100. № 1. P. 69–90.
- Kagan J.* Temperamental contributions to social behaviour//Amer. Psychol. 1989. Vol. 44. P. 668–674.
- Kraut R.E.* Social presence, facial feedback and emotion//Journ. Pres. Soc. Psychol. 1982. Vol. 42. P. 853–263.
- Lazarus R.S.* Cognition and motivation//Amer. Psychol. 1991. Vol. 46. P. 352–367.
- LeDoux J.E.* Cognitive-emotional interactions in the brain//Cognition and Emotion. 1989. Vol. 3. P. 267–289.
- Leventhal H., Tomarken A.Y.* Emotion: today's problems//Ann. Rev. Psychol. 1986. Vol. 37. P. 567–610.
- Mandal M.K.* Decoding of facial emotions, in terms of expressiveness, by schigo-phrenics and depressives//Psychiatry. 1987. Vol. 50. № 4. P. 371–376.

Ortony A., Clore Y., Collins A. The cognitive structure of emotions. Cambridge, England. 1988.

Price D., Barrell Y. Some general laws of human emotion: interrelationship between intensities of desire expectation and emotional feeling//*J. Person.* 1984. Vol. 52. P. 389.

Posner M.I., Rothbart M.K., Thomas-Thrapp L. Functions of Orienting in Early Infancy//*Attention and Orienting*/Eds. P.J. Lang, R.F. Simons, M. Balaban. N.J.—London, 1997. P. 327—346.

Salovey P., Mayer J.D. Emotional intelligence//*Imagination, Cognition and Personality.* 1990. Vol. 9. P. 185—211.

Schachter S. The interaction of cognitive and physiological determinants of emotional state//*Adv. Exp. Soc. Psychol.* 1964. Vol. 1. P. 49—80.

Schwartz G.E. Facial muscle patterning to affective imagery in depressed and nondepressed subjects//*Psychophysiology.* 1976. Vol. 13.

Strelay J. The concepts of arousal and arousability as used in temperaments studies//*Temperament Individual differences at the interface of biology and behavior*/Eds. Y.E. Bates, T.D. Wachs. Washington, 1994. P. 117—141.

Tomkins S.S. Affect as amplification: Some modifications in theory//*Emotion: Theory, Research and Experience*/Eds. R. Plutchik, H. Kellerman. N.Y., 1980. Vol. 1.

Tucker D.M. Lateral brain function, emotion, and conceptualization//*Psychol. Bull.* 1981. Vol. 89. P. 19—46.

К главе 8 «Управление движением и вегетативными реакциями»

Анохин П.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968. С. 547.

Батуев А.С. Высшая нервная деятельность. М., 1991.

Бернштейн Н.А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности. М., 1966.

Голдман-Ракич П.С. Оперативная память и разум//*В мире науки.* 1992. № 11—12. С. 63—70.

Данилова Н.Н., Коршунова С.Г., Соколов Е.Н., Чернышенко Е.Н. Зависимость сердечного ритма от тревожности как устойчивой индивидуальной характеристики//*Журн. высш. нервн. деят.* 1995. Т. 45. Вып. 4. С. 647—660.

Данилова Н.Н. Сердечный ритм и информационная нагрузка//*Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология* № 2. 1995. С. 14—28.

Конорский Ю. Интегративная деятельность мозга. М., 1970.

Суворов Н.Ф. Стриарная система и поведение. Л., 1980.

Судаков К.В. Общие принципы построения поведенческих актов на основе теории функциональных систем//*Системные механизмы поведения*/Под ред. К.В. Судакова, М. Баича. М., 1990. С. 9—38.

Судаков К.В. Общие закономерности системогенеза//*Теория системогенеза*/Под ред. К.В. Судакова. М., 1997. С. 7—92.

Уолтер Г. Живой мозг. М., 1966.

Эвартс Э. Механизмы головного мозга, управляющие движением//*Мозг.* М., 1984. С. 199—218.

Mogenson G.J., Jones D.L., Jim C.J. From motivation to action functional interface between the limbic system and the motor system//*Progress in Neurobiology.* 1980. Vol. 14. P. 69—97.

Porges S.W. Vagal tone: an autonomic mediator of affect// *Development of affect regulation and dysregulation*/Eds. J.A. Garber, K.A. Dodge. N.Y., 1991. P. 111—128.

Richards J.E. Heart rate responses and heart rate rhythms, and infant visual sustained attention//*Advances in Psychophysiology.* JAI press Inc. 1988. Vol. 3. P. 189—221.

К главе 9 «Мышление и речь»

Веккер Л.М. Психические процессы. Л., 1974.

Голубева Э.А. Способности и индивидуальность. М., 1993. С. 305.

Голубева Э.А. Исследование способностей и индивидуальности в свете идей Б.М. Теплова//Способности. К 100-летию со дня рождения Б.М. Теплова. Дубна, 1997. С. 163–188.

Дамазиу А.З., Дамазиу А. Мозг и речь//В мире науки. 1992. № 11–12. С. 55–61.

Данилова Н.Н. Сердечный ритм и информационная нагрузка//Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. № 2. 1995. С. 14–28.

Иваницкий А.М. Синтез информации в ключевых отделах коры как основа субъективных переживаний//Журн. высш. нервн. деят. 1997. Т. 47. Вып. 2. С. 209–225.

Кимура Д. Половые различия в организации мозга//В мире науки. 1992. № 11–12. С. 73–80.

Леви Д. Церебральная асимметрия и эстетическое переживание//Красота и мозг, биологические аспекты эстетики/Под ред. И. Ренчлера, Б. Херцбергера, Д. Эпстайна. М., 1995. С. 227–250.

Павлыгина Р.А. Скрытые очаги возбуждения и непредсказуемость поведенческих реакций//Журн. высш. нервн. деят. 1990. Т. 40. Вып. 6. С. 1080–1088.

Печенков В.В. Проблемы индивидуальности: общие и специально человеческие типы ВНД//Способности. К 100-летию со дня рождения Б.М. Теплова/Под ред. Э.А. Голубевой. Дубна, 1997. С. 189–218.

Свидерская Н.Е. Осознаваемая и неосознаваемая информация в когнитивной деятельности человека//Журн. высш. нервн. деят. 1993. Т. 43. Вып. 2. С. 271–176.

Симонов П.В. Высшая нервная деятельность. М., 1975.

Симонов П.В. Созидающий мозг. М., 1993.

Шенерд Г. Нейробиология. М., 1987. Т. 2.

Berntson G.G., Cacioppo J.T., Binkley Hy.F. et al. Autonomic cardio control. III. Psychological stress and cardiac response in autonomic space as revealed by pharmacological blockades//Psychophysiol. 1997. Vol. 31. № 6. P. 599–608.

Gracham F.K. Afterword: Pre-Attentive Processing and Passive and Active Attention//Attention and Orienting: Sensory and Motivational Processes/Eds. P.J. Lang, R.F. Simons, M.T. Balaban. Lawrence Erlbaum Associates. London, 1997. P. 417–452.

К главе 10 «Сознание»

Арзуманов Ю.Л., Захарова Н.Н., Костандов Э.А. и др. О нервном механизме формирования временных связей с помощью эмоционально значимых раздражителей//Мозг и поведение. М., 1990. С. 428–440.

Болдырева Г.Н., Добронравова И.С., Шарова Е.В., Жаворонкова Л.А. Отражение адаптивных перестроек мозга человека при нарушении церебральных функций в параметрах межполушарной асимметрии когерентности ЭЭГ//Журн. высш. нервн. деят. 1993. Т. 43. Вып. 2. С. 247–255.

Добронравова И.С. Реорганизация электрической активности мозга человека при угнетении и восстановлении сознания (церебральная кома): Автореф. дис. ... докт. мед. наук. М., 1996.

Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. Асимметричный мозг — асимметричное сознание//Журн. высш. нервн. деят. 1993. Т. 43. Вып. 2. С. 256–261.

Думенко В.Н. Высокочастотная электроэнцефалограмма: результаты и перспективы. 1997. С. 286–298.

Иваницкий А.М. Синтез информации в ключевых отделах коры как основа субъективных переживаний//Журн. высш. нервн. деят. 1997. Т. 47. Вып. 2. С. 209–225.

Конорский Ю. Интегративная деятельность мозга. М., 1970.

Костандов Э.А. Функциональная асимметрия полушарий и неосознаваемое восприятие. М., 1983.

Костандов Э.А. Узловые проблемы психофизиологии сознания//Журн. высш. нервн. деят. 1994. Т. 44. Вып. 6. С. 899–908.

Прибрам К. Языки мозга. М., 1975.

Симонов П.В. Сознание и мозг//Журн. высш. нервн. деят. 1993а. Т. 43. Вып. 2. С. 211–218.

Симонов П.В. Созидающий мозг. М., 1993 б.

Соколов Е.Н. Нейрофизиологические механизмы сознания//Журн. высш. нервн. деят. 1990. Т. 40. Вып. 6. С. 1049–1052.

Соколов Е.Н. Перцептивный, мнемический и семантический уровни субъективного отображения//Журн. высш. нервн. деят. 1993. Т. 43. Вып. 2. С. 228–231.

Соколов Е.Н. Проблема гештальта в нейробиологии//Журн. высш. нервн. деят. 1996. Т. 46. Вып. 2. С. 229–240.

Соколов Е.Н. Психофизиология научения: Курс лекций. М., 1997.

Эдельман Дж., Мауткастел В. Разумный мозг. М., 1981. С. 15–67.

Eccles J.C. Evolution of complexity of the brain with emergence of consciousness//Rethinking Neuronal Networks: Quantum Fields and Biological Data/Ed. K.H. Pribram. Hillsdale, 1994. P. 3.

Eckhorn R., Bauer R., Jordan W. et al. Coherent oscillations: a mechanism of feature lining in the visual cortex?//Biol. Cybern. 1988. Vol. 60. P. 121.

Crick F., Koch Ch. Towards a neurobiological theory of consciousness//Seminars in the Neurosciences. 1990. Vol. 2. P. 263–275.

Crick F., Koch Ch. Are we aware of neural activity in primary visual cortex?// Nature. 1995. Vol. 375. № 11, May. P. 121–123.

Pigarev I.N. Neurons of visual cortex respond to visceral stimulation during slow wave sleep//Neuroscience. 1994. Vol. 62. № 4. P. 1237–1243.

Pigarev I.N. Evidence for asynchronous development of sleep in cortical areas//Neuro-Report. 1997. Vol. 8. № 11. P. 2557–2560.

Singer W. Search for coherence: a principle of cortical self-organization//Concepts in Neurosci. 1990. Vol. 1. № 1. P. 1–26.

Singer W. Response synchronization of cortical neurons: an epiphenomenon or a solution to the binding problem?//Ibros News. 1991. Vol. 19. № 1. P. 6–7.

Von der Malsburg C., Schneider W. A natural cocktail-party processor//Biol. Cybern. 1986. Vol. 54. P. 29–40.

К части III «Новые направления прикладной психофизиологии»

Базылевич Т.Ф., Асеев В.Г., Бодунов М.В. и др. О целостности индивидуальности и влиянии радиации на активность мозга//Психол. журн. 1993. Т. 14. № 2. С. 25–34.

Греченко Т.Н., Хлудова Л.К. Влияние функционального состояния нейронов на обучение//Психол. журн. 1991. Т. 12. № 5. С. 134–137.

Данилова Н.Н. Психофизиологическая диагностика функциональных состояний. М., 1994.

Котляр Б.И. Пластичность нервной системы. М., 1986.

Симонов П.В. Мотивированный мозг. М., 1987.

Терехина А.Ю. Анализ данных методами многомерного шкалирования. М., 1986. С. 167.

Mangina S.A., Beuzeron-Mangina J.H. Learning Abilities and Disabilities: Effective Diagnosis and Treatment//International Journal of Psychophysiology. 1988. Vol. 6. P. 79–89.

McCallum C. New waves in the brain//New Scientist. 7 December 1967. P. 592–595.

Werre P.F. Contingent negative variation: relation to personality, and modification by stimulation and sedation//The biological bases of personality and behaviour/Eds. J. Strelay, F. Farley, A. Gale. 1985. Vol. 2. P. 77–90.

Оглавление

Предисловие (В. А. Садовничий)	5
Введение	6

Часть I

ЗАДАЧИ И МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

Глава 1. Предмет и принципы психофизиологического исследования	11
Глава 2. Методы в психофизиологических исследованиях	15
2.1. Электроэнцефалография	16
2.2. Вызванные потенциалы и потенциалы, связанные с событиями	17
2.3. Магнитоэнцефалография	24
2.4. Измерение локального мозгового кровотока	25
2.5. Томографические методы исследования мозга	26
2.6. Метод магнитно-резонансной томографии	27
2.7. Термоэнцефалоскопия	29

Часть II

ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПСИХИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ И СОСТОЯНИЙ

Глава 3. Принципы кодирования информации в нервной системе	30
Глава 4. Восприятие	34
4.1. Нейронные механизмы восприятия	34
4.2. Две системы: «Что» и «Где»	43
4.3. Восприятие цвета с позиции векторной модели обработки информации	44
Глава 5. Внимание	56
5.1. Проблема внимания в психофизиологии	56
5.2. Характеристики и виды внимания	59
5.3. Автоматические и контролируемые процессы обработки информации	60
5.4. Непроизвольное внимание	62
5.5. Потенциалы, связанные с событиями, как корреляты произвольного внимания	69
5.6. Произвольное внимание	74
5.7. Потенциалы, связанные с событиями, как корреляты произвольного внимания	78

5.8.	Внимание, активация, функциональное состояние, бодрствование	79
5.9.	Модулирующая система мозга	80
5.10.	Гамма-колебания и внимание	91
5.11.	Различные виды внимания и пространственные картины активации мозга по данным ЛМКТ, ПЭТ	94
Глава 6.	Память и научение	101
6.1.	Виды памяти	101
6.2.	Множественность систем памяти	122
6.3.	Научение	134
6.4.	Роль ионных процессов и внутриклеточных веществ в пластичности нейронов	141
6.5.	Долговременная потенция и долговременная депрессия как выражение пластичности в бидирекционном синапсе	151
6.6.	Молекулярные механизмы пластичности	153
Глава 7.	Эмоции	165
7.1.	Определение и классификация эмоций	165
7.2.	Функции эмоций	168
7.3.	Что вызывает эмоции?	172
7.4.	Лицевая экспрессия и эмоции	179
7.5.	Функциональная асимметрия мозга и эмоции	194
7.6.	Индивидуальные различия и эмоции	197
7.7.	Нейроанатомия эмоций	206
7.8.	Многомерная и дискретная модели эмоций	213
Глава 8.	Управление движением и вегетативными реакциями	233
8.1.	Структура двигательного акта	233
8.2.	Два принципа построения движения	239
8.3.	Механизм инициации двигательного акта	248
8.4.	Векторная модель управления двигательными и вегетативными реакциями	251
Глава 9.	Мышление и речь	257
9.1.	Вторая сигнальная система	257
9.2.	Взаимодействие первой и второй сигнальных систем	258
9.3.	Развитие речи	262
9.4.	Функции речи	263
9.5.	Межполушарная асимметрия и речь	271
9.6.	Структура процесса мышления	273
9.7.	Вербальный и невербальный интеллект	274
9.8.	Фокусы мозговой активности и мышление	278
9.9.	Функциональная асимметрия мозга и особенности мыслительной деятельности	282
9.10.	Половые различия и интеллектуальные функции	286
9.11.	Механизмы творческой деятельности	290

Глава 10. Сознание.....	296
10.1. Что такое сознание?	296
10.2. Теории сознания	302
10.3. Сознание и модулирующая система мозга	310
10.4. Сознание и гамма-колебания	313
10.5. Сознание и память	319
10.6. Сознание и межполушарная асимметрия мозга.....	320

Часть III

НОВЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ПРИКЛАДНОЙ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

Глава 11. Педагогическая психофизиология	324
Глава 12. Социальная психофизиология	334
Глава 13. Экологическая психофизиология	343
Литература	357

Учебное издание

Данилова Нина Николаевна

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

Учебник

Ведущий редактор *Л. Н. Шипова*

Корректор *А. А. Барина*

Художники *В. А. Чернецов, Н. С. Шувалова*

Компьютерная верстка *С. А. Артемьевой*

Художественное оформление серии выполнено

Издательством Московского университета и издательством «Проспект»
по заказу Московского университета

Подписано к печати 27.08.2004. Формат 60×90¹/₁₆.
Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 23.
Тираж 5000 экз. Заказ № 4650.

ЗАО Издательство «Аспект Пресс»

111141, Москва, Зеленый проспект, д. 8

E-mail: info@aspectpress.ru; www.aspectpress.ru

Тел. 306-78-01, 306-83-71

Отпечатано в полном соответствии с качеством предоставленных
диапозитивов в ОАО «Можайский полиграфический комбинат»
143200, Можайск, ул. Мира, 93.