

Федеральное агентство по образованию
АМУРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ГОУ ВПО «АмГУ»

УТВЕРЖДАЮ

Зав. кафедрой ПиП

_____ А.В. Лейфа

«__» _____ 2007 г

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ПО ДИСЦИПЛИНЕ

для специальности 030301 – «Психология»

Составитель: Е.В.Павлова

Благовещенск

2007

Печатается по решению
редакционно-издательского совета
факультета социальных наук
Амурского государственного
университета

Е.В.Павлова

Учебно-методический комплекс по дисциплине «Психофизиология» для студентов очной формы обучения специальности 030301 «Психология» - Благовещенск: Амурский гос. ун-т, 2007.

Учебное пособие составлено в соответствии с Государственным стандартом ОПД.Ф.18 ГОУВПО для специальности 030301 и включает наименование тем, цели и содержание лекционных, семинарских и практических занятий; тестовые задания для контроля изученного материала; темы рефератов и вопросы для самостоятельной работы; вопросы для итоговой оценки знаний; список рекомендуемой литературы; учебно-методическую карту дисциплины.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
1. ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ ДИСЦИПЛИНЫ, ЕЕ МЕСТО В УЧЕБНОМ ПРОЦЕССЕ	5
2. СОДЕРЖАНИЕ ДИСЦИПЛИНЫ	6
2.1. СТАНДАРТ (ПО ПРЕДМЕТУ).....	6
2.2. НАИМЕНОВАНИЕ ТЕМ, ОБЪЕМ (В ЧАСАХ) ЛЕКЦИОННЫХ, СЕМИНАРСКИХ ЗАНЯТИЙ И САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ.....	7
2.3. СЕМИНАРСКИЕ ЗАНЯТИЯ. САМОСТОЯТЕЛЬНАЯ РАБОТА	8
2.4. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ	35
2.5. ТЕМЫ РЕФЕРАТОВ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ.....	37
2.5.1. ТРЕБОВАНИЯ К НАПИСАНИЮ РЕФЕРАТА.....	38
2.6. ВОПРОСЫ ДЛЯ ПОДГОТОВКИ К ЗАЧЕТУ	40
2.7. КРИТЕРИИ ОЦЕНКИ ЗНАНИЙ СТУДЕНТОВ.....	43
2.8. ИТОГОВЫЙ ТЕСТОВЫЙ КОНТРОЛЬ ПО ДИСЦИПЛИНЕ	43
3. УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ДИСЦИПЛИНЕ	44
3.1. РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА.....	44
3.2. КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ЛЕКЦИОННОГО КУРСА.....	55
4. УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА ДИСЦИПЛИНЫ	147

ВВЕДЕНИЕ

Психофизиология вносит фундаментальный вклад в систему социогуманитарного образования студентов, позволяя использовать современные знания, достигнутые нейронаукой, для научного познания психики человека. Вопросы, включенные в содержание УМК, ориентированы на то, чтобы студенты освоили основные положения современной психофизиологии и сумели включить полученную информацию в общую систему знаний о человеке.

Известно, что по ряду проблем и вопросы в психофизиологии нет единого мнения. В таких случаях студент вправе разделять одну из точек зрения, но это не исключает необходимости знать аргументацию и экспериментальные подтверждения, выдвигаемые психофизиологами других направлений.

В процессе изучения данной курса перед студентами ставятся следующие задачи:

- знать психофизиологические механизмы ощущений, закономерности восприятия и порождения предметного образа;
- понимать сущность мышления как высшей формы познавательной деятельности, генезис и многообразие его разновидностей;
- понимать мозговые механизмы высших психических функций человека, сенсорные и гностические нарушения работы систем, нарушение основных психических процессов, речи и поведения в целом;
- иметь общие представления о нейронных механизмах психических процессов и состояний, методах психофизиологического исследования, индивидуально-типологических характеристиках коррекции и восстановления психического и физического здоровья.

Данное пособие составлено с учетом рекомендаций учебно-методического отдела АмГУ и включает следующие разделы:

- цели и задачи дисциплины, ее место в учебном процессе;
- содержание дисциплины;
- учебно-методические материалы по дисциплине;
- учебно-методическая карта дисциплины

1. ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ ДИСЦИПЛИНЫ, ЕЕ МЕСТО В УЧЕБНОМ ПРОЦЕССЕ

Тематика семинарских занятий по дисциплине «Психофизиология» разработана для студентов III курса специальности 030301 – «Психология» в соответствии с требованиями Государственного образовательного стандарта высшего профессионального образования.

Целями преподавания учебной дисциплины «Психофизиология» являются:

- интеграция знаний анатомии, физиологии и психологии человека
- формирование современных знаний о нейронных законах и механизмах психических процессов и состояний.

Задачи преподавания предмета:

- добиться понимания сущности психофизиологических механизмов психической активности человека
- сформировать общие представления о нейронных механизмах психических состояний и процессов
- способствовать углублению понимания ведущих концепций физиологической психологии.

2. СОДЕРЖАНИЕ ДИСЦИПЛИНЫ

2.1. СТАНДАРТ (ПО ПРЕДМЕТУ)

ОПД.Ф.18

Принципы переработки информации в центральной нервной системе; психофизиология сенсорных процессов, движений, памяти, обучения, функциональных состояний; психофизиология ориентировочно-исследовательской деятельности и принятия решений; психофизиология высших психических функций; когнитивная психофизиология: прикладная психофизиология; методы психофизиологического исследования; системная психофизиология, психофизиология индивидуальных различий (дифференциальная психофизиология).

2.2. НАИМЕНОВАНИЕ ТЕМ, ОБЪЕМ (В ЧАСАХ) ЛЕКЦИОННЫХ, СЕМИНАРСКИХ ЗАНЯТИЙ И САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ

№ п/п	Наименование разделов и тем	Аудиторные занятия (час)		Самостоят. работа
		лекц	прак	
Тема 1	Введение. Методы психофизиологических исследований.	2	2	2
Тема 2	Принципы кодировки информации в нервной системе.	2	–	3
Тема 3	Психофизиология восприятия (сенсорных процессов).	2	2	2
Тема 4	Психофизиология внимания и сознания.	1	2	3
Тема 5	Психофизиология памяти.	2	2	2
Тема 6	Психофизиология эмоций.	2	2	3
Тема 7	Психофизиология мышления и речи.	2	2	2
Тема 8	Психофизиология сна и сновидений.	2	2	3
Тема 9	Психофизиология ориентировочно-исследовательской деятельности. Научение.	1	2	2
Тема10	Направления прикладной психофизиологии.	2	2	2
	Итого:	18	18	24

2.3. СЕМИНАРСКИЕ ЗАНЯТИЯ. САМОСТОЯТЕЛЬНАЯ РАБОТА

Тема 1. Введение. Методы психофизиологических исследований.

Семинарское занятие 1 (2 часа).

Цель: Рассмотреть методологические основы психофизиологии.

План изучения темы:

1. Психофизиология и физиологическая психология.
2. Предмет и принципы психофизиологического исследования. Принципы психофизиологического исследования Е.Н. Соколова.
3. Становление психофизиологии.
4. Модульный принцип организации нейронов коры больших полушарий.
5. Вызванные потенциалы и потенциалы связанные с событиями: измерение локального мозгового кровотока.
6. Методы получения психофизиологической информации: электроэнцефалография, электромиография, окулография, электрическая активность кожи, магнитоэнцефалография.
7. Доплеровское исследование мозга.
8. Компьютерная томография мозга.
9. Применение методов построенных по принципу биологической обратной связи.
10. Ассоциативный эксперимент как метод анализа психических явлений.

Контрольные вопросы

1. В чем отличия психофизиологии от физиологической психологии.
2. Назовите принципы психофизиологического исследования. Проиллюстрируйте действие каждого из стимулов примерами.
3. В чем состоят различия в методах, используемых в психофизиологии и физиологической психологии.
4. Выделите основные группы психофизиологических методов. Для получения какого рода данных они предназначены?
5. Охарактеризуйте типы волн на ЭЭГ. Какую информацию они несут?

6. Охарактеризуйте импульсную активность клеток и ее регистрацию.
7. Что такое вызванные потенциалы и потенциалы, связанные с событием?
8. В чем специфика томографического исследования мозга?
9. Что такое биологическая обратная связь? Что и как можно изучить с ее помощью?
10. Какова сфера применения ассоциативного эксперимента?

Самостоятельная работа

Рефераты

1. История становления психофизиологии в лицах.
2. Психофизиология в 21 веке: в России и за рубежом.
3. Обзор новейших методов психофизиологических исследований.
4. Ассоциативный эксперимент и детекция лжи.

Основная литература

1. Александров Ю.И. Основы психофизиологии. – М: ИНФРА-М, 2004.
2. Данилова Н.Н. Психофизиология: Учебник для вузов. – М: Аспект Пресс, 2000.
3. Николаева Е.Н. Психофизиология. Психологическая физиология с основами физиологической психологии. Учебник для студентов биологических, психологических, медицинских факультетов университетов. – Новосибирск: Лада, Наука, 2001

Дополнительная литература

1. Данилова Н.Н. Психофизиологическая диагностика функционального состояния. – М, 1992.
2. Данилова Н.Н. Психофизиологическая диагностика функционального состояния. – М, 1992.
3. Коморский Ю. Интегративная деятельность мозга. – М, 1970.
4. Кэндел Э. Клеточные основы поведения. – М, 1980.
5. Магнитный резонанс в медицине / Под ред. П.А. Ринка. – М, 1995.

6. 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.
7. Павлов И.П. Мозг и психика. / Под ред. Ярошевского М.П. – М, 1996
8. Русинов В.С., Гриндель О.М., Болдырева Г.И., Вапард Е.М. Биопотенциалы мозга человека. Математический анализ. – М, 1987.
9. Рутман Э.М. Вызванные потенциалы в психологии и психофизиологии. – М, 1975.
10. Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс. – М, 1958.
11. Соколов Е.Н. Теоретическая психофизиология. – М, 1986
12. Соколова Л.В. Развитие учения о мозге и поведение (становление психофизиологии) Учеб. пособие./ под ред. Бабаева А.С. – СПб, 1995.
13. Холодов Ю.А., Козлов А.Н., Горбач А.М. Магнитные поля биологических объектов. – М, 1987.
14. Шагас Ч. Вызванные потенциалы мозга в норме и патологии. – М, 1975.
15. Шевелев И.А., Кузнецов Г.Д., Цыкалова Е.Н. и др. Термоэнцефалоскопия. – М, 1989.

Тема 3. Психофизиология восприятия (сенсорных процессов).

Семинарское занятие 2 (2 часа).

Цель: Рассмотреть психофизиологические аспекты восприятия информации различной модальности.

План изучения темы:

1. Общие принципы организации сенсорных систем.
2. Строение и функции оптического аппарата глаза. Структура и функции сетчатки.
3. Аккомодация и зрительная адаптация. Аномалии рефракции глаза.

4. Теория цветового зрения Г. Гельмгольца.
5. Психофизиология восприятия пространства.
6. Структура и функции наружного, среднего и внутреннего уха. Психофизиологические особенности вестибулярного аппарата.
7. Анализ слуховых ощущений.
8. Особенности кожной, болевой, проприоцептивной, температурной рецепции.
9. Психофизиология ольфакторного аппарата. Кодирование и декодирование обонятельной информации.
10. Психофизиология вкуса.

Контрольные вопросы

1. Что является физиологической основой восприятия информации различных модальностей?
2. В чем состоит задача мозга при восприятии постоянно меняющегося потока информации?
3. Какие рецепторы в процессе эволюции появились раньше? Почему?
4. Какова структура зрительного анализатора?
5. Охарактеризуйте механизмы зрительного восприятия пространства, движения, времени. Приведите примеры, иллюстрирующие действие описанных механизмов.
6. С чем связаны ошибки зрительного восприятия?
7. Опишите механизмы восприятия звуков.
8. Каков механизм восприятия высоты тона?
9. Что такое костная проводимость?
10. Дайте характеристику вестибулярной системы.
11. Как осуществляется восприятие вкусовой и обонятельной информации?
12. Что такое соматосенсорная и висцеральная системы?
13. Что воспринимается при помощи рецепторов кожного покрова?
14. В чем специфика болевой чувствительности?

Самостоятельная работа

Рефераты

1. Развитие сенсорных систем человека в филогенезе.
2. Онтогенетическое развитие сенсорных систем.
3. Механизмы возникновения иллюзий восприятия.
4. Восприятие при органических поражениях различных участков анализатора (на примере одной из сенсорных систем).
5. Особенности восприятия в различных возрастах.

Основная литература

1. Александров Ю.И. Основы психофизиологии. – М: ИНФРА–М, 2004.
2. Данилова Н.Н. Психофизиология: Учебник для вузов. – М: Аспект Пресс, 2000.
3. Николаева Е.Н. Психофизиология. Психологическая физиология с основами физиологической психологии. Учебник для студентов биологических, психологических, медицинских факультетов университетов. – Новосибирск: Лада, Наука, 2001

Дополнительная литература

1. Бауэр Т. Зрительный мир грудного ребенка // Восприятие. Механизмы и модели. – М: Мир, 1974.
2. Бехтерева Н.П., Кропотов Ю.Д. Нейрофизиологические механизмы восприятия и памяти: импульсная активность нейронов // Механизмы деятельности мозга человека. Ч. 1. Нейрофизиология человека. – Л: Наука, 1988. – С. 170–196.
3. Брунер Дж. Психология познания. – М: Мир, 1977.
4. Восприятие. Механизмы и модели. – М: Мир, 1974.
5. Годфруа Ж. Что такое психология: в 2-х т. Т. 1 / Пер. с франц. – М: Мир, 1992.
6. Иващенко О.И., Решикова Т.Н. Обучение различению микроинтервалов времени с помощью словесной обратной связи // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. – 1987. – Т. 37, № 3 – С. 408–413.

7. Костандов А.Э. Роль когнитивных факторов в эмоциональной асимметрии полушарий головного мозга человека // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. – 1990. – Т. 40, № 4. – С. 611–619.

8. Костандов А.Э. Функциональная асимметрия полушарий мозга и неосознаваемое восприятие. – М: Медицина, 1983.

9. Костандов Э.А. Зависимость неосознаваемого восприятия от доминирующей мотивации и эмоции // Вестник Санкт-Петербургского университета. – 1994. – Сер. 3. Биология, № 2. – С. 103.

10. 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.

11. Меншуткин В.В., Николенко Н.Н. Роль правого полушария мозга в обеспечении константности восприятия размеров предметов // Физиология человека. – 1987. – Т. 13, № 2. – С. 324–326.

12. Михайлова Е.С. Восприятие музыки здоровыми людьми и лицами, находящимися в состоянии депрессии // Физиология человека. – 1992. – Т. 18, № 6. – С. 68–76.

13. Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс. – М: МГУ, 1958.

14. Соколов Е.Н. Перцептивный, мистический и семантический уровни субъективного отображения // Журн. высш. нервн. деят. – 1993. – Т. 43. Вып. 2 – С. 228–231.

15. Соколов Е.Н. Проблема гештальта в нейробиологии // Журн. высш. нервн. деят. – 1996. – Т. 46. Вып. 2. – С. 229–240.

16. Суворова В.В., Матова М.А., Туровская З.Г. Асимметрия зрительного восприятия: психофизиологические исследования. – М: Педагогика, 1988..

17. Фомин СВ., Соколов Е.Н., Вайткевичус Г.Г. Искусственные органы чувств – М, 1979.

18. Хрестоматия по нейропсихологии. – М: Рос. психол. о-во, 1999.

19. Хрестоматия по физиологии сенсорных систем / Ред.-сост. А.М. Черноризов. – М: РПО, 1999.

20. Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. – М, 1990.

21. Хэссет Дж. Введение в психофизиологию. – М: Мир, 1981.

Тема 4. Психофизиология внимания и сознания.

Семинарское занятие 3 (2 часа).

Цель: Рассмотреть психофизиологические механизмы внимания и сознания; проанализировать теории внимания и сознания.

План изучения темы

1. Проблема внимания в психофизиологии, Модели внимания.
2. Характеристика и виды внимания,
3. Автоматические и контролируемые процессы обработки информации.
4. Локализация основных центров внимания.
5. Функции сознания.
6. Основные концепции сознания. Концепции коммуникативной природы сознания П.В.Симонова.
7. Индикаторы осознаваемого и неосознаваемого восприятия.
8. Функциональная асимметрия полушарий мозга и бессознательное.

Контрольные вопросы

1. Дайте общую психофизиологическую характеристику внимания.
2. Проведите сравнительный анализ различных моделей внимания. Укажите достоинства и недостатки каждой из моделей.
3. Приведите примеры, иллюстрирующие различные виды внимания.
4. В чем состоят различия в механизмах возникновения различных видов внимания?
5. Охарактеризуйте взаимодействие внимания и функционального состояния мозга.
6. Дайте сравнительную характеристику автоматических и контролируемых процессов обработки информации.
7. Проведите сравнительный анализ различных концепций сознания. Какие из них соответствуют современному уровню развития психофизиологии?

8. Что является индикаторами осознаваемого и неосознаваемого восприятия?
9. Какова роль речи в осознании?
10. Какова роль левого и правого полушарий головного мозга в процессах осознания?

Самостоятельная работа

Рефераты

1. Роль левого и правого полушарий мозга в процессе внимания.
2. Внимание как ориентировочный рефлекс.
3. Экспериментальное изучение внимания.
4. Сознание и функциональная асимметрия мозга.
5. Психофизиология неосознаваемых процессов.

Основная литература

1. Александров Ю.И. Основы психофизиологии. – М: ИНФРА–М, 2004.
2. Данилова Н.Н. Психофизиология: Учебник для вузов. – М: Аспект Пресс, 2000.
3. Николаева Е.Н. Психофизиология. Психологическая физиология с основами физиологической психологии. Учебник для студентов биологических, психологических, медицинских факультетов университетов. – Новосибирск: Лада, Наука, 2001

Дополнительная литература

1. 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.
2. Батуев А. С. Высшая нервная деятельность: Учеб. для вузов по спец. «Биология», «Психология», «Философия». – М: Высш. шк., – 1991. – 256с.
3. Блок В. Уровни бодрствования и внимания // Экспериментальная психология/Под ред. П. Фресс, Ж. Пиаже. – М, 1970. С. 97– 146.
4. Бродбент Д. Внимание и восприятие речи // Восприятие. Механизмы и модели. – М: Мир, 1974. – С. 37–46.

5. Данилова Н.Н., Крылова А.Л. Физиология высшей нервной деятельности. – М, 1997.
6. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. Асимметричный мозг – асимметричное сознание // Журн. высш. нервн. деят. 1993. – Т. 43. Вып. 2. – С. 256–261.
7. Дормашев Ю.Б., Романов В.Я. Психология внимания. – М, 1995.
8. Зальцман А.Г. Переработка неосознаваемой зрительной информации в правом и левом полушариях головного мозга // Сенсорные системы. – 1989. – Т. 3, № 1. – С. 43–47.
9. 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.
10. Иваницкий А.М. Сознание и рефлекс // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. – 1990. – Т. 40, №6. – С. 10–58.
11. Конорский Ю. Интегративная деятельность мозга. – М, 1970.
12. Костандов Э.А. Узловые проблемы психофизиологии сознания // Журн. высш. нервн. деят. 1994. – Т. 44. Вып. 6. – С. 899–908.
13. Костандов Э.А. Функциональная асимметрия полушарий и неосознаваемое восприятие. – М, 1983.
14. Крик Ф., Кох К. Проблема сознания // В мире науки. – 1992. – Т. 11–12. – С. 113–120.
15. Кромби А. Ранние представления об органах чувств и сознании // Восприятие. Механизмы и модели. – М: Мир, 1974. – С. 226–240.
16. Линдсли Д.Б. Внимание, сознание, сон, бодрствование // Нейрофизиологические основы внимания. – М, 1979.
17. Мачинская Р.М., Мачинский И.О., Дерюгина Е.И. Функциональная организация правого и левого полушарий мозга человека при направленном внимании // Физиология человека, 1992. – Т. 18, № 6. – С. 248–251.
18. Наатанен Р. Внимание и функции мозга. – М: Изд-во Моск. ун-та, 1997.

19.Симонов П.В. Сознание и мозг // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. – 1993. – Т. 43, № 1. – С. 211–218.

20.Соколов Е.Н. Нейрональные механизмы ориентировочного поведения. Нейрофизиологические механизмы внимания. – М: Изд-во Моск. ун-та, 1979.

21.Соколов Е.Н. Нейрофизиологические механизмы сознания // Журн. высш. нервн. деят. 1990. – Т. 40. Вып. 6. – С. 149–152.

22.Суворов Н.Ф., Таиров О.П. Психофизиологические механизмы избирательного внимания. – Л: Наука, 1985.

Тема 5. Психофизиология памяти.

Семинарское занятие 4 (2 часа).

Цель: Рассмотреть психофизиологию памяти.

План изучения темы

1. Память и научение.
2. Виды памяти.
3. Временная организация памяти.
4. Состояние энграммы. Механизмы восстановления памяти. Распределенность энграммы.
5. Нейронные и молекулярные механизмы памяти. Нейронные коды памяти.
6. Дискретность мнемических процессов. Константа Ливанова.
7. Объем и быстроедействие памяти.
8. Влияние эмоциональной значимости информации на память.

Контрольные вопросы

1. Чем отличаются память и научение?
2. Что такое энграмма? Какова последовательность ее формирования?
3. Назовите различные классификации видов памяти, указывая критерий классификации. Ответ проиллюстрируйте примерами.
4. Опишите психофизиологические механизмы эксплицитной и имплицитной памяти
5. Что значит «временная организация памяти»?

6. Является ли память активным процессом? Почему?
7. С чем связана избирательность в запоминании информации?
8. Являются ли мнемические процессы дискретными? Почему?
9. Раскройте действие нейронных механизмов памяти.
10. Что является физиологической основой памяти на молекулярном уровне?
11. От чего зависят объем и быстродействие памяти?
12. Всегда ли эмоционально окрашенная информация запоминается лучше, чем нейтральная? От чего это зависит?

Самостоятельная работа

Рефераты

1. История изучения физиологических основ памяти.
2. Множественность систем памяти как условие ее функционирования.
3. Научение и его экспериментальное изучение.
4. Сравнительный анализ памяти животных и человека.

Основная литература

1. Александров Ю.И. Основы психофизиологии. – М: ИНФРА–М, 2004.
2. Данилова Н.Н. Психофизиология: Учебник для вузов. – М: Аспект Пресс, 2000.
3. Николаева Е.Н. Психофизиология. Психологическая физиология с основами физиологической психологии. Учебник для студентов биологических, психологических, медицинских факультетов университетов. – Новосибирск: Лада, Наука, 2001

Дополнительная литература

1. Альбертс Б., Брейд Д. и др. Молекулярная биология клетки. – М, 1994.
2. Анохин К.Б. Молекулярные сценарии консолидации долговременной памяти // Журн. высш. нервн. деят., 1997. – Т. 47. Вып. 2. – С. 261–279.
3. Ашмарин Н.П. Молекулярные механизмы памяти // Механизмы памяти. – Л: Наука, 1987

4. Батова Н.Я. Запоминание и воспроизведение позитивного и негативного материала как метод изучения эмоциональной сферы (нейропсихологический анализ) // Нейропсихологический анализ межполушарной асимметрии мозга. – М, 1986. – С. 139–149.
5. Бехтерева Н.П., Кропотов Ю.Д. Нейрофизиологические механизмы восприятия и памяти: импульсная активность нейронов // Механизмы деятельности мозга человека. Ч. 1. Нейрофизиология человека. – Л: Наука, 1988. – С. 170–196.
6. Вартамян Г.А., Лохов М.И. Проблемы транспорта памяти // Механизм памяти/Под ред. Г.А. Вартамяна. – Л, 1987. – С. 87–122.
7. Виноградова О. С. Гиппокамп и память. – М, 1975.
8. Вольф Н.В. Латеральные различия процесса сканирования кратковременной памяти // Физиология человека. – 1996. – Т. 22, №4, – С. 18–21.
9. Греченко Т.Н. Нейрофизиологические механизмы памяти. – М, 1979.
10. Греченко Т.Н., Соколов Е.Н. Нейрофизиология памяти и обучения // Механизмы памяти. – Л, 1987. – С. 132–171.
11. Зыков М.Б., Мелехова А.М. Электрофизиологические корреляты оптимального уровня функционирования памяти // Структурно-функциональные основы механизмов памяти. – М: Наука, 1976. – С. 44–65.
12. Котляр Б.И. Пластичность нервной системы. – М, 1986.
13. Линдсей П., НорманД. Переработка информации у человека (Введение в психологию). – М: Мир, 1974.
14. Лурия А.Р. высшие психические функции человека и проблема локализации // Хрестоматия по нейропсихологии. – М: Рос. психол. о-во, 1999. – С. 63– 68.
15. Роуз С. Устройство памяти, от молекулы к сознанию. – М, 1995.
16. Рыжиков Г.В., Мещеряков В.П. Физиологические корреляты закрепления, хранения и извлечения информации из памяти у человека // Психологический журнал. – 1981. – Т. 2, N2, – С. 79–82.

17. Соколов Е.Н. Нейронные механизмы памяти и обучения. – М, 1981.
18. Соколов Е.Н. Перцептивный, мнемический и семантический уровни субъективного отображения // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 1993. – Т. 43. Вып. 2. – С.228–231.
19. Соколов Е.Н. Психофизиология научения: Курс лекций. – М, 1997.
20. Солсо Р.Л. Когнитивная психология / Пер. с англ. – М: Тривола, 1996.
21. Тушмалова Н.А. Современные представления о макромолекулярных механизмах памяти // Исследование памяти/Под ред. Н.Н. Корж. – М, 1990. – С. 137– 145.
22. Тушмалова НА. Обучение и геном // Вестн. Моск. ун-та. – Сер. 16. Биология. – 1993. №3. – С. 15–20.
23. Хомская Е.Д., Ефимова И.В., Будыка Е.В., Ениколопова Е.В. Нейропсихология индивидуальных различий. Учебное пособие. – М: Российское педагогическое агентство, 1997.

Тема 6. Психофизиология эмоций.

Семинарское занятие 5 (2 часа).

Цель: Раскрыть психологическую сущность эмоциональной сферы человека и ее физиологическую основу.

План изучения темы

1. Эмоция как отражение актуальной потребности и вероятности ее удовлетворения.
2. Структуры мозга, реализующие подкрепляющую, переключающую компенсаторно-замещающую и коммуникативную функции эмоций.
3. Механизмы возникновения эмоций.
4. Индивидуальные особенности взаимодействия структур мозга, реализующих функции эмоций как основу темпераментов.
5. Лицевая экспрессия и эмоции.
6. Влияние эмоций на деятельность.

7. Объективные методы контроля эмоциональных состояний человека.

Контрольные вопросы

1. Что такое эмоция? Опишите ее компоненты.
2. Назовите основные функции эмоций. В чем состоит адаптивное значение эмоций?
3. Как соотносятся физиологические изменения в организме с психологическими переживаниями?
4. Раскройте механизмы возникновения эмоций.
5. Какова роль миндалины в формировании эмоционального поведения?
6. В чем состоит участие таламуса в реализации эмоций?
7. Раскройте роль орбитофронтальной коры в возникновении эмоций.
8. В чем состоят индивидуальные различия в протекании эмоциональных процессов?
9. Одинаково ли выражение эмоций у людей различных национальностей, различных культур? С чем это связано?
10. Можно ли однозначно оценить влияние эмоций на эффективность деятельности человека?

Самостоятельная работа

Рефераты

1. Сравнительная характеристика эмоций животных и человека.
2. История изучения психологических и физиологических параметров эмоций.
3. Экспериментальное изучение эмоций.
4. Эмоции и функциональная асимметрия мозга.
5. Эмоции и эффективность коммуникации.
6. Психофизиология стресса.

Основная литература

1. Александров Ю.И. Основы психофизиологии. – М: ИНФРА–М, 2004.
2. Данилова Н.Н. Психофизиология: Учебник для вузов. – М: Аспект Пресс, 2000.

3. Николаева Е.Н. Психофизиология. Психологическая физиология с основами физиологической психологии. Учебник для студентов биологических, психологических, медицинских факультетов университетов. – Новосибирск: Лада, Наука, 2001

Дополнительная литература

1. Аракелов Г.Г., Свергун О.Ю. Индивидуальные особенности эмоциональных реакций человека в стрессовых ситуациях // Труды научного совета по экспериментальной и прикладной физиологии РАМН. – 1992., N1. – С. 159–165.
2. Аргайл М. Психология счастья. – М, 1990.
3. Батова Н.Я. Запоминание и воспроизведение позитивного и негативного материала как метод изучения эмоциональной сферы (нейропсихологический анализ) // Нейропсихологический анализ межполушарной асимметрии мозга. – М, 1986. – С. 139–149.
4. 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.
5. Вилюнас В.К. Психологические механизмы биологической мотивации. – М, 1986.
6. Галагудзе С.С. Влияние эмоционально-интеллектуального напряжения на динамику словесных ассоциаций // Диагностика психических состояний в норме и патологии. – М: Медицина, 1980. – С. 78–86.
7. Годфруа Ж. Что такое психология? – М: Мир, 1992. Т. 1.
8. 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.
9. Дарвин Ч. Выражение эмоций у человека. – М: Наука, 1953.

10. Деглин В.Л. Николаенко Н.Н. О роли доминантного полушария в регуляции эмоциональных состояний // Физиология человека. – 1975. – Т. 1, № 3. – С. 418–426.
11. Квасовец СВ. Изучение межполушарного взаимодействия при эмоциональном реагировании // Взаимоотношения полушарий мозга. – Тбилиси: Мецниереба, 1982. – С. 119–120.
12. Латаш Л.П. Эмоции и сон // Физиология человека и животных. – Т. 15. Физиология эмоций. – М, 1975. – С. 94–152.
13. Николаева Е.И., Купчик В.И, Сафонова А.М. Зависимость эмоциональных реакций человека от негативных переживаний в детстве // Психологический журнал. – 1996. – Т. 7, №3 – С. 92–98.
14. Николаева Е.И., Сафонова А.М., Купчик В.И. Оценка эмоциональной значимости слов и ее психофизиологические корреляты в норме и при неврозе // Язык и структура знания. – М: Ин-т языкознания, 1990. – С. 156–165.
15. Панин Л.Е. Биохимические механизмы стресса. – Новосибирск: Наука, 1983.
16. Русалова М.Н. Влияние информационного и эмоционального компонентов активации на ЭЭГ // Физиология человека., 1980. – Т. 6, № 3. – С. 410–419.
17. Русалова М.Н. К вопросу о межполушарной организации эмоций // Физиология человека. – 1987. – Т. 13, № 6. – С. 940–947.
18. Симонов П.В. Адаптивные функции эмоций // Физиология человека. – 1996. Т. 22. № 2. – С. 5–9.
19. Симонов П.В. Мозговые механизмы эмоций // Журн. высш. нервн. деят. – 1997. Т. 47. Вып. 2. – С. 320–328.
20. Симонов П.В. Эмоциональный мозг. – М: Наука, 1981.
21. Сирота Н.А., Ялтонский В.М. Преодоление эмоционального стресса подростками. Модель исследования. – Обзорение психиатрии и медицинской психологии. – 1993. – В. 1. – С. 53–59.

22. Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс. – М, 1958.
23. Соколов Е.Н., Данилова Н.Н. Нейронные корреляты функционального состояния мозга // Функциональные состояния мозга. – М, 1975. С. 129–136.
24. Судаков К.В. Рефлекс и функциональная система. – Новгород, 1997.

Тема 7. Психофизиология мышления и речи.

Семинарское занятие 6 (2 часа).

Цель: Проанализировать психофизиологические составляющие мышления и речи.

План изучения темы

1. Вторая сигнальная система. Взаимодействие первой и второй систем.
2. Развитие речи.
3. Функции речи.
4. Межполушарная асимметрия и речь.
5. Структура процесса мышления. Вербальный и невербальный интеллект.
6. Функциональная асимметрия мозга и особенности мыслительной деятельности.
7. Половые различия интеллектуальных функций.

Контрольные вопросы

1. В чем состоит эволюционный смысл появления речевого общения?
2. Каковы предпосылки, условия и механизмы возникновения и развития второй сигнальной системы?
3. Каковы функции речи? Ответ проиллюстрируйте примерами.
4. Что является физиологической основой речи?
5. Охарактеризуйте различия в речевых функциях левого и правого полушарий.
6. Какова роль подкорковых структур в порождении речи?

7. Назовите возможные причины, по которым центр речи находится в левом полушарии.
8. Охарактеризуйте физиологические механизмы мышления.
9. Дайте сравнительную характеристику вербального и невербального интеллекта.
10. С чем связаны половые различия интеллектуальных функций?

Самостоятельная работа

Рефераты

1. Развитие речи (и ее физиологической основы) в онтогенезе.
2. Физиология нарушений речи.
3. Экспериментальное изучение физиологических основ мышления.
4. Механизмы творческой деятельности.

Основная литература

1. Александров Ю.И. Основы психофизиологии. – М: ИНФРА–М, 2004.
2. Данилова Н.Н. Психофизиология: Учебник для вузов. – М: Аспект Пресс, 2000.
3. Николаева Е.Н. Психофизиология. Психологическая физиология с основами физиологической психологии. Учебник для студентов биологических, психологических, медицинских факультетов университетов. – Новосибирск: Лада, Наука, 2001

Дополнительная литература

1. Балонов Л.Я., Деглин В.Л. Слух и речь доминантного и недоминантного полушарий. – Л: Наука, 1976.
2. Веккер Л.М. Психические процессы. – Л, 1974.
3. Голубева Э.А. Способности и индивидуальность. – М, 1993.
4. Дамазиу А.З., Дамазиу А. Мозг и речь // В мире науки. – 1992. № 11–12. – С. 55–61.
5. Данилова Н.Н. Сердечный ритм и информационная нагрузка // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. – № 2.1995. – С. 14–28.

6. Деглин В.Л., Черниговская Т.В. Решение силлогизмов в условиях преходящего угнетения правого или левого полушарий мозга // Физиология человека – 1990. – Т. 16, №5 – С. 21–28.
7. 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.
8. Иванов-Смоленский А.Г. Опыт объективного изучения работы и взаимодействия сигнальных систем головного мозга (в норме и патологии). – М: Гос. изд-во мед. лит., 1963.
9. Кимура Д. Половые различия в организации мозга // В мире науки. – 1992. № 11–12. – С. 73–80.
10. Линдсей П., Норман Д. Переработка информации у человека (Введение в психологию). – М: Мир, 1974.
11. Лурия А.Р. высшие психические функции человека и проблема локализации // Хрестоматия по нейропсихологии. – М: Рос. психол. о-во, 1999. – С. 63–68.
12. Меерсон Я.А. О роли левого и правого полушарий головного мозга в процессах вероятностного прогнозирования // Физиология человека. – 1986. – Т. 12, № 5. – С. 723–731.
13. Павлыгина Р.А. Скрытые очаги возбуждения и непредсказуемость поведенческих реакций // Журн. высш. нервн. деят. – 1990. Т. 40. Вып. 6. – С. 1080–1088.
14. Свидерская Н.Е. Осознаваемая и неосознаваемая информация в когнитивной деятельности человека // Журн. высш. нервн. деят. – 1993. Т. 43. Вып. 2. – С. 271–176.
15. Симонов П.В. Высшая нервная деятельность. – М, 1975.
16. Симонов П.В. Созидающий мозг. – М, 1993.
17. Соколов Е.Н. Перцептивный, мнемический и семантический уровни субъективного отображения // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. – 1993. Т. 43. Вып. 2. – С.228–231.

18. Функциональная асимметрия мозга при нарушениях речевого и слухового развития / Ред. Шаповальников А.Н. – М: Наука, 1992.
19. Шеперд Г. Нейробиология. – М, 1987. – Т. 2.

Тема 8. Психофизиология сна и сновидений.

Семинарское занятие 7 (2 часа).

Цель: Рассмотреть сущность сна и сновидений и их соотношение.

План изучения темы

1. Механизмы наступления сна.
2. Стадии сна. Нейронные структуры, ответственные за развитие стадий сна.
3. Соотношение сна и сновидений.
4. Сон в онто- и филогенезе.
5. Потребность в сне и депривация сна.
6. Функциональное значение сна.

Контрольные вопросы

1. С чем связано наступление сна?
2. Охарактеризуйте стадии медленного сна.
3. Почему быстрый сон называют парадоксальным?
4. На какой из стадий сна человек видит сны? Каковы механизмы возникновения сновидений?
5. Как осуществляется взаимодействие полушарий во время сна?
6. Как изменяется соотношение сна и бодрствования в онтогенезе? С чем это связано?
7. Охарактеризуйте особенности сна у животных.
8. В чем состоит функциональное значение сна? Ответ проиллюстрируйте примерами.
9. Что такое депривация сна? Каковы ее последствия?

Самостоятельная работа

1. Рефераты

1. Теории происхождения сна.
2. Методы изучения сна.
3. Позы спящих людей.
4. Нарушения сна и методы их преодоления.
5. Методики обучения во сне: физиологическая основа и границы применимости.

2. Составление обзора публикаций по теме на основе анализа монографий, периодических изданий и информации из Internet.

Основная литература

1. Александров Ю.И. Основы психофизиологии. – М: ИНФРА–М, 2004.
2. Данилова Н.Н. Психофизиология: Учебник для вузов. – М: Аспект Пресс, 2000.
3. Николаева Е.Н. Психофизиология. Психологическая физиология с основами физиологической психологии. Учебник для студентов биологических, психологических, медицинских факультетов университетов. – Новосибирск: Лада, Наука, 2001

Дополнительная литература

1. Аладжалова Н.А., Кольцова А.В., Коштоянц О.Х., Микаэлян М.Х. Сверхмедленные ритмические колебания потенциалов мозга во сне // Функциональные состояния мозга. – М: Изд-во Моск. ун-та, 1975. – С. 62–73.
2. Борбели А. Тайна сна. – М: Знание, 1981.
3. Годфруа Ж. Что такое психология: в 2-х т. / Пер. с франц.— М: Мир, 1992. – Т. 1.
4. Данилин В.П., Малкин В.Б., Латаш Л.П., Кочетов А.К. Отражение особенностей биоэлектрической активности мозга бодрствующего человека в ЭЭГ сна // Физиология человека, – 1975. – Т. 1, № 6. – С. 1027–1030.
5. Данкелл С. Позы спящего. Ночной язык тела. – Нижний Новгород: Елань, 1991.
6. Латаш Л. П. Психофизиология сна и некоторые медико-биологические аспекты космического полета // Человек в космосе. Труды IV Меж-

дународного симпозиума по основным проблемам жизни человека в космическом пространстве. – М: Наука, 1974. – С. 225–241.

7. Латаш Л.П. Сон как сфера бессознательной активности // Бессознательное. Природа, функции, методы исследования – Тбилиси: Мецниереба, 1978. – Т. 2. – С. 88–98.

8. Латаш Л.П. Эмоции и сон // Физиология человека и животных. – Т. 15. Физиология эмоций. – М, 1975. – С. 94–152.

9. Линдсли Д.Б. Внимание, сознание, сон, бодрствование // Нейрофизиологические основы внимания. – М, 1979. – С. 15–50.

10. Моисеева Н.И. Формирование цикла сон – бодрствование как эволюция биологической регуляции // Сон как фактор регуляции функционального состояния организма. – Л: Изд-во АН СССР, 1985.

Тема 9. Психофизиология ориентировочно-исследовательской деятельности. Научение.

Семинарское занятие 8 (2 часа).

Цель: Проанализировать специфику ориентировочно-исследовательской деятельности

План изучения темы

1. Управление движениями. Структура двигательного акта.
2. Два принципа построения движения.
3. Механизмы инициации двигательного акта.
4. Векторная модель управления двигательными реакциями.
5. Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность
6. Психологические и биологические теории научения.
7. Системная психофизиология научения.
8. Проблема элементов индивидуального опыта.

Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте ориентировочно-исследовательскую деятельность с психологической и с психофизиологической позиций.
2. Раскройте механизмы реализации ориентировочно-исследовательской деятельности.
3. Как происходит инициация двигательного акта?
4. Раскройте принципы построения движений. Ответ проиллюстрируйте примерами.
5. Проанализируйте структуру двигательного акта. Выделите названные элементы в различных двигательных актах.
6. В чем состоит векторная модель управления двигательными реакциями?
7. Какова роль обратной связи в построении двигательного акта?
8. Приведите примеры ситуаций, в которых актуализируется ориентировочный рефлекс.
9. Дайте сравнительную характеристику различных теорий научения.
10. Что входит в структуру индивидуального опыта человека? Приведите примеры.

Самостоятельная работа

Рефераты

1. Экспериментальное изучение ориентировочно-исследовательской деятельности.
2. Рефлекторная дуга и рефлекторное кольцо как модели описания двигательного акта.
3. Современные теории научения.

Основная литература

1. Александров Ю.И. Основы психофизиологии. – М: ИНФРА–М, 2004.
2. Данилова Н.Н. Психофизиология: Учебник для вузов. – М: Аспект Пресс, 2000.
3. Николаева Е.Н. Психофизиология. Психологическая физиология с основами физиологической психологии. Учебник для студентов биологических,

психологических, медицинских факультетов университетов. – Новосибирск: Лада, Наука, 2001

Дополнительная литература

1. Александров И.О., Максимова Н.Е. Научение // Психология сегодня. М: Инфра-М, 1997.

2. Александров Ю.И., Греченко Т.Н., Гаврилов В.В., Горкин А.Г., Шевченко Д.Г., Гринченко Ю.В., Александров И.О., Максимова Н.Е., Безденежных Б.Н., Бодунов М.В. Закономерности формирования и реализации индивидуального опыта // Журн. высш. нервн. деят. – 1997. Т.47. № 2. – С. 19.

3. Батуев А.С. Обратная связь в системе управления движением // Теория функциональных систем в физиологии и психологии. – М: Наука, 1978.

4. Безденежных Б.Н. Образ и внимание: психофизиологическое изучение двух аспектов деятельности с позиций системно-эволюционного подхода // Труды Института психологии РАН. – М: Ин-т психологии РАН, 1995.–Т.1

5. Бернштейн Н.А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности. – М: Медицина, 1966.

6. Бернштейн Н.А. О построении движений // Хрестоматия по нейропсихологии. – М: Рос. психол. о-во, 1999. – С. 335–342.

7. Гордеева Н.Д., Зинченко В.П. Функциональная структура действия. – М: Наука, 1982.

8. Горкин А.Г. Поведенческая специализация нейронов коры на разных этапах обучения // ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. – М: Наука, 1987.

9. Греченко Т.Н., Соколов Е.Н. Нейрофизиология памяти и обучения // Руководство по физиологии (Механизмы памяти). – Л: Наука, 1986.

10. Иваницкий А.М., Стрелец В.Б., Корсаков И.А. Информационные процессы мозга и психическая деятельность. – М: Наука, 1984.

11. Котляр Б.И. Нейробиологические основы обучения. – М: Наука, 1989.

12. Кругликов Р.И. Нейрохимические механизмы обучения и памяти. – М: Наука, 1981.

13. Кругликов Р.И. Условный рефлекс как инструмент исследования роли и механизмов участия головного мозга в построении поведения // Физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 1993. Т. 79. № 5. – С. 47.

14. Леонтьев А.Н. Проблемы развития психики. – М: МГУ. 1981.

15. Мордвинов Е.Ф. Электрофизиологический анализ отсроченного поведения. – Л: Наука, 1982.

16. Павлов И.П. Объективное изучение высшей нервной деятельности животных // Полное собрание сочинений. ТЛИ. Кн. первая. М. – Л: Изд-во АН СССР, 1951.

17. Ротенберг В.С., Аршавский В.В. Поисковая активность и адаптация. – М: Наука, 1984.

18. Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс. – М: МГУ, 1958.

19. Соколов Е.Н. Нейрональные механизмы ориентировочного поведения. Нейрофизиологические механизмы внимания. – М: МГУ, 1979.

20. Шапкин С. А., Дикая Л.Г. Деятельность в особых условиях: компонентный анализ структуры и стратегий адаптации // Психол. журн. – 1996, Т. 17. № 1. – С. 19 – 27.

Тема 10. Направления прикладной психофизиологии.

Семинарское занятие 9 (2 часа).

Цель: Раскрыть роль психофизиологических знаний в различных сферах жизнедеятельности человека.

План изучения темы

1. Обзор направлений прикладной психофизиологии.
2. Педагогическая психофизиология.
3. Социальная психофизиология.
4. Экологическая психофизиология.

Контрольные вопросы

1. Что такое прикладная психофизиология?
2. Каково значение психофизиологических знаний в различных сферах жизни человека?
3. Для чего необходим мониторинг функционального состояния учащихся, студентов?
4. Какие психофизиологические параметры необходимо учитывать для оптимизации процесса обучения?
5. Что изучает социальная психофизиология?
6. Каковы физиологические корреляты процессов социальной фасилитации и социальной ингибиции?
7. Раскройте сущность психофизиологических механизмов воздействия на человека экологически вредных факторов.

Самостоятельная работа

1. Рефераты
 1. Использование психофизиологических знаний для оптимизации учебного процесса.
 2. Психофизиологические требования к обучающим компьютерным программам.
 3. Механизмы возникновения дидактогений и их предотвращение.
 4. Связь индивидуальных различий людей и социальных процессов.
 5. Профилактика и коррекция психофизиологических нарушений, вызванных экологическими факторами.
2. Составление обзора публикаций по теме на основе анализа монографий, периодических изданий и информации из Internet.

Основная литература

1. Александров Ю.И. Основы психофизиологии. – М: ИНФРА–М, 2004.
2. Данилова Н.Н. Психофизиология: Учебник для вузов. – М: Аспект Пресс, 2000.
3. Николаева Е.Н. Психофизиология. Психологическая физиология с основами физиологической психологии. Учебник для студентов биологических,

психологических, медицинских факультетов университетов. – Новосибирск: Лада, Наука, 2001

Дополнительная литература

1. 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.

2. Греченко Т.Н., Хлудова Л.К. Влияние функционального состояния нейронов на обучение // Психол. журн. – 1991. Т. 12. № 5. – С. 134–137.

3. Данилова Н.Н. Психофизиологическая диагностика функциональных состояний. – М, 1994.

4. Зараковский Г.М. Психофизиологический анализ трудовой деятельности. – М: Наука, 1968.

5. Котляр Б.И. Пластичность нервной системы. – М, 1986.

6. Симонов П.В. Мотивированный мозг. – М, 1987.

7. Терехина А.Ю. Анализ данных методами многомерного шкалирования. – М, 1986.

2.4. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ

1. Психофизиология памяти.
2. Внимание и сознание.
3. Ориентировочный рефлекс и внимание.
4. Физиологические механизмы антиципации.
5. Концепция функциональных систем П.К.Анохина.
6. Нервная модель стимула.
7. Концептуальная рефлекторная дуга (Е.Н.Соколов).
8. Психофизиология мотивации.
9. Стресс и его механизмы.
10. Психофизиология невербального общения.
11. Психофизиология темперамента.
12. Психофизиология индивидуальных различий.
13. Развитие мозга и обучение.
14. Механизмы индивидуальной стрессоустойчивости.
15. Восприятие и его механизмы.
16. Программирование движений.
17. Вызванные потенциалы и когнитивные процессы.
18. Функциональные состояния и их диагностика.
19. Функциональное состояние и обучение.
20. Модулирующая система мозга и ее функции.
21. Сон и его ЭЭГ-характеристики.
22. Биоритмы.
23. Эмоции и их физиологические механизмы.
24. Принципы кодирования информации в нервной системе.
25. Векторное кодирование в зрительной системе.
26. Механизмы ритмической активности ЭЭГ человека.
27. Диагностика и профилактика стресса.
28. Механизмы функциональных состояний.
29. Роль гамма-осцилляций в когнитивных процессах.

30. Психофизиологические методы оценки эмоциональных состояний.
31. Психофизиологические механизмы речевой деятельности.
32. Нейронные механизмы организации поведения.
33. Механизмы восприятия яркости и цвета.
34. Константность цветовосприятия: механизмы и модели.

2.5 ТЕМЫ РЕФЕРАТОВ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ

1. История становления психофизиологии в лицах.
2. Психофизиология в 21в.: в России и за рубежом.
3. Обзор новейших методов психофизиологических исследований.
4. Ассоциативный эксперимент и детекция лжи.
5. Развитие сенсорных систем человека в филогенезе.
6. Онтогенетическое развитие сенсорных систем.
7. Механизмы возникновения иллюзий восприятия.
8. Восприятие при органических поражениях различных участков анализатора (на примере одной из сенсорных систем).
9. Особенности восприятия в различных возрастах.
10. Роль левого и правого полушарий мозга в процессе внимания.
11. Внимание как ориентировочный рефлекс.
12. Экспериментальное изучение внимания.
13. Сознание и функциональная асимметрия мозга.
14. Психофизиология неосознаваемых процессов.
15. История изучения физиологических основ памяти.
16. Множественность систем памяти как условие ее функционирования.
17. Научение и его экспериментальное изучение.
18. Сравнительный анализ памяти животных и человека.
19. Сравнительная характеристика эмоций животных и человека.
20. История изучения психологических и физиологических параметров эмоций.
21. Экспериментальное изучение эмоций.
22. Эмоции и функциональная асимметрия мозга.
23. Эмоции и эффективность коммуникации.
24. Психофизиология стресса.
25. Развитие речи (и ее физиологической основы) в онтогенезе.
26. Физиология нарушений речи.
27. Экспериментальное изучение физиологических основ мышления.

28. Механизмы творческой деятельности.
29. Теории происхождения сна.
30. Методы изучения сна.
31. Позы спящих людей.
32. Нарушения сна и методы их преодоления.
33. Методики обучения во сне: физиологическая основа и границы применимости.
34. Экспериментальное изучение ориентировочно-исследовательской деятельности.
35. Рефлекторная дуга и рефлекторное кольцо как модели описания двигательного акта.
36. Современные теории научения.
37. Использование психофизиологических знаний для оптимизации учебного процесса.
38. Психофизиологические требования к обучающим компьютерным программам.
39. Механизмы возникновения дидактогений и их предотвращение.
40. Связь индивидуальных различий людей и социальных процессов.
41. Профилактика и коррекция психофизиологических нарушений, вызванных экологическими факторами.

2.5.1. ТРЕБОВАНИЯ К НАПИСАНИЮ РЕФЕРАТА

1. Реферат по данному курсу является одним из методов организации самостоятельной работы студентов.
2. Темы рефератов являются дополнительным материалом для изучения данной дисциплины.
3. Реферат является допуском к зачету.
4. Реферат должен быть подготовлен согласно теме, предложенной преподавателем. Допускается самостоятельный выбор темы реферата, но по согласованию с преподавателем.

5. Объем реферата – не менее 12 страниц формата А4.

6. Реферат должен иметь:

- титульный лист, оформленный согласно «Стандарта предприятия»;
- содержание;
- текст должен быть разбит на разделы согласно содержания;
- заключение;
- список литературы не менее 5 источников.

7. Обсуждение тем рефератов проводится на тех семинарских занятиях, по которым они распределены. Это является обязательным требованием. В случае не представления реферата согласно установленного графика (без уважительной причины), студент обязан подготовить новый реферат.

8. Информация по реферату должна не превышать 10 минут. Выступающий должен подготовить краткие выводы по теме реферата для конспектирования студентов.

9. Сдача реферата преподавателю обязательна.

2.6. ВОПРОСЫ ДЛЯ ПОДГОТОВКИ К ЗАЧЕТУ

1. Предмет и принципы психофизиологического исследования. История становления психофизиологии.

2. Принципы психофизиологического исследования Е.Н. Соколова. Практическое применение методов построенных по принципу биологической обратной связи.

3. Методы получения психофизиологической информации: электроэнцефалография, электромиография, окулография, электрическая активность кожи, магнитоэнцефалография.

4. Доплеровское исследование мозга. Компьютерная томография мозга. Вызванные потенциалы и потенциалы, связанные с событиями. Измерение локального мозгового кровотока.

5. Обнаружение и различение сенсорных сигналов. Принцип специфики и дифференциации сенсорной чувствительности, передача и преобразования сенсорных сигналов.

6. Кодирование и детектирование в сенсорных системах. Оpozнание образов и адаптация сенсорной системы. Механизмы переработки информации в сенсорной системе.

7. Общие принципы организации сенсорных систем.

8. Строение и функции оптического аппарата глаза. Аккомодация, аномалии рефракции глаза, структура и функции сетчатки. Зрительная адаптация. Теория цветового зрения Г.Гельмгольца. Психофизиология восприятия пространства.

9. Структура и функции наружного, среднего и внутреннего уха. Анализ слуховых ощущений. Психофизиологические особенности вестибулярного аппарата.

10. Особенности кожной, болевой, проприорецептивной, температурной рецепции.

11. Психофизиология вкуса и ольфакторного аппарата. Кодирование и декодирование обонятельной и вкусовой информации.

12. Проблема внимания в психофизиологии, характеристика и виды внимания, автоматические и контролируемые процессы обработки информации. Локализация основных центров внимания.

13. Функции сознания. Основные концепции сознания. Концепции коммуникативной природы сознания П.В. Симонова. Индикаторы осознаваемого и неосознаваемого восприятия. Функциональная асимметрия полушарий мозга и бессознательное.

14. Память и научение. Временная организация памяти. Состояние энграммы. Механизмы восстановления памяти. Распределенность энграммы. Процедурная и декларативная память.

15. Молекулярные механизмы памяти. Дискретность мнемических процессов Константа Ливанова. Объем и быстрдействие памяти. Нейронные коды памяти.

16. Эмоция как отражение актуальной потребности и вероятности ее удовлетворения. Структура мозга, реализующие подкрепляющую, переключающую комплексаторно-замещающую и коммуникативную функции эмоций.

17. Индивидуальные особенности взаимодействия структур мозга, реализующих функции эмоций как основу темпераментов. Влияние эмоций на деятельность. Объективные методы контроля эмоциональных состояний человека.

18. Взаимодействие первой и второй систем. Развитие речи. Функции речи. Межполушарная асимметрия и речь. Структура процесса мышления. Вербальный и невербальный интеллект.

19. Функциональная асимметрия мозга и особенности мыслительной деятельности. Половые различия интеллектуальных функций. Механизмы творческой деятельности.

20. Психофизиологические детерминанты сна и сновидений. Механизмы наступления сна. Соотношение сна и сновидений.

21. Функциональное значение сна в онто- и филогенезе. Стадии сна.

22. Структура двигательного акта. Принципы построения движения. Механизмы инициации двигательного акта. Векторная модель управления двигательными реакциями.

23. Психологические и биологические теории научения. Системная психофизиология научения. Проблема элементов индивидуального опыта.

24. Теория функциональных систем П.К. Анохина как целостная система представлений.

25. Структура и динамика субъективного мира человека и животных.

26. Проекция индивидуального опыта на структуры мозга в норме и патологии.

27. Методология системного анализа и системная психофизиология.

28. Психофизиологические компоненты работоспособности.

29. Психофизиологический анализ содержания профессиональной деятельности.

30. Психофизиологические механизмы в формировании аддитивного поведения.

31. Биологический смысл половых различий. Закономерности половой дифференциации в онтогенезе в пренатальный период и после рождения.

32. Половые различия познавательных и когнитивных процессов и приспособления к среде.

33. Психофизиологические механизмы старения.

2.7. КРИТЕРИИ ОЦЕНКИ ЗНАНИЙ СТУДЕНТОВ

Оценка степени усвоения обучаемыми знаний в соответствии с требованиями программы осуществляется в виде зачета – незачета. Зачет по курсу ставится, если студент знает основной материал по данному курсу, демонстрирует понимание изученного, умеет применять знания с целью решения практических задач.

Незачет по курсу ставится, если студент демонстрирует отсутствие понимания изученного, отсутствие самостоятельности суждений, отсутствие убежденности в излагаемом материале, отсутствие систематизации и глубины знаний.

2.8. ИТОГОВЫЙ ТЕСТОВЫЙ КОНТРОЛЬ

Итоговый тестовый контроль проводится в конце учебного семестра. Часть заданий (30 вопросов по три к каждой теме) предлагаются в форме традиционных тестов с выбором одного правильного ответа из нескольких предложенных, часть – в форме заданий на соотнесение (термина и определения, феномена и его свойств, теорий и их авторов и т.п.). По итогам написания тестирования ставится допуск к зачету.

3. УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ДИСЦИПЛИНЕ

3.1. РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основная литература

1. Александров Ю.И. Основы психофизиологии. – М: ИНФРА–М, 2004.
2. Данилова Н.Н. Психофизиология: Учебник для вузов. – М: Аспект Пресс, 2000.
3. Николаева Е.Н. Психофизиология. Психологическая физиология с основами физиологической психологии. Учебник для студентов биологических, психологических, медицинских факультетов университетов. – Новосибирск: Лада, Наука, 2001

Дополнительная литература

1. Аладжалова Н.А., Кольцова А.В., Коштоянц О.Х., Микаэлян М.Х. Сверхмедленные ритмические колебания потенциалов мозга во сне // Функциональные состояния мозга. – М: Изд-во Моск. ун-та, 1975. – С. 62–73.
2. Александров И.О., Максимова Н.Е. Научение // Психология сегодня. М: Инфра-М, 1997.
3. Александров Ю.И., Греченко Т.Н., Гаврилов В.В., Горкин А.Г., Шевченко Д.Г., Гринченко Ю.В., Александров И.О., Максимова Н.Е., Безденежных Б.Н., Бодунов М.В. Закономерности формирования и реализации индивидуального опыта // Журн. высш. нервн. деят. – 1997. Т.47. № 2. – С. 19.
4. Альбертс Б., Брейд Д. и др. Молекулярная биология клетки. – М, 1994.
5. Анохин К.Б. Молекулярные сценарии консолидации долговременной памяти // Журн. высш. нервн. деят., 1997. – Т. 47. Вып. 2. – С. 261–279.
6. Аракелов Г.Г., Свергун О.Ю. Индивидуальные особенности эмоциональных реакций человека в стрессовых ситуациях // Труды научного совета по экспериментальной и прикладной физиологии РАМН. – 1992., N1. – С. 159-165.
7. Аргайл М. Психология счастья. – М, 1990.

8. 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.
9. Ашмарин Н.П. Молекулярные механизмы памяти // Механизмы памяти. – Л: Наука, 1987
10. 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.
11. Балонов Л.Я., Деглин В.Л. Слух и речь доминантного и недоминантного полушарий. – Л: Наука, 1976.
12. Батова Н.Я. Запоминание и воспроизведение позитивного и негативного материала как метод изучения эмоциональной сферы (нейропсихологический анализ) // Нейропсихологический анализ межполушарной асимметрии мозга. – М, 1986. – С. 139–149.
13. Батуев А. С. Высшая нервная деятельность: Учеб. для вузов по спец. «Биология», «Психология», «Философия». – М: Высш. шк., – 1991.
14. Батуев А.С. Обратная связь в системе управления движением // Теория функциональных систем в физиологии и психологии. – М: Наука, 1978.
15. Бауэр Т. Зрительный мир грудного ребенка // Восприятие. Механизмы и модели. – М: Мир, 1974.
16. Безденежных Б.Н. Образ и внимание: психофизиологическое изучение двух аспектов деятельности с позиций системно-эволюционного подхода // Труды Института психологии РАН. – М: Ин-т психологии РАН, 1995.–Т.1
17. Бернштейн Н.А. О построении движений // Хрестоматия по нейропсихологии. – М: Рос. психол. о-во, 1999. – С. 335–342.
18. Бернштейн Н.А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности. – М: Медицина, 1966.
19. Бехтерева Н.П., Кропотов Ю.Д. Нейрофизиологические механизмы восприятия и памяти: импульсная активность нейронов // Механизмы деятель-

ности мозга человека. Ч. 1. Нейрофизиология человека. – Л: Наука, 1988. – С. 170–196.

20. Блок В. Уровни бодрствования и внимания // Экспериментальная психология / Под ред. П. Фресс, Ж. Пиаже. – М, 1970. С. 97–146.

21. Борбели А. Тайна сна. – М: Знание, 1981.

22. Бродбент Д. Внимание и восприятие речи // Восприятие. Механизмы и модели. – М: Мир, 1974. – С. 37–46.

23. Брунер Дж. Психология познания. – М: Мир, 1977.

24. Варганов 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.

25. Варганян Г.А., Лохов М.И. Проблемы транспорта памяти // Механизм памяти / Под ред. Г.А. Варганяна. – Л, 1987. – С. 87–122.

26. Веккер Л.М. Психические процессы. – Л, 1974.

27. Вилюнас В.К. Психологические механизмы биологической мотивации. – М, 1986.

28. Виноградова О. С. Гиппокамп и память. – М, 1975.

29. Вольф Н.В. Латеральные различия процесса сканирования кратковременной памяти // Физиология человека. – 1996. – Т. 22, №4, – С. 18–21.

30. Восприятие. Механизмы и модели. – М: Мир, 1974.

31. Галагудзе С.С. Влияние эмоционально-интеллектуального напряжения на динамику словесных ассоциаций // Диагностика психических состояний в норме и патологии. – М: Медицина, 1980. – С. 78–86.

32. Годфруа Ж. Что такое психология: в 2-х т. / Пер. с франц.— М: Мир, 1992. – Т. 1.

33. Голубева Э.А. Способности и индивидуальность. – М, 1993.

34. Гордеева Н.Д., Зинченко В.П. Функциональная структура действия. – М: Наука, 1982.

35. Горкин А.Г. Поведенческая специализация нейронов коры на разных этапах обучения // ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. – М: Наука, 1987.
36. Греченко Т.Н. Нейрофизиологические механизмы памяти. – М, 1979.
37. Греченко Т.Н., Соколов Е.Н. Нейрофизиология памяти и обучения // Механизмы памяти. – Л, 1987. – С. 132–171.
38. Греченко Т.Н., Хлудова Л.К. Влияние функционального состояния нейронов на обучение // Психол. журн. – 1991. Т. 12. № 5. – С. 134–137.
39. Дамазиу А.З., Дамазиу А. Мозг и речь // В мире науки. – 1992. № 11–12. – С. 55–61.
40. Данилин В.П., Малкин В.Б., Латаш Л.П., Кочетов А.К. Отражение особенностей биоэлектрической активности мозга бодрствующего человека в ЭЭГ сна // Физиология человека, – 1975. – Т. 1, № 6. – С. 1027–1030.
41. Данилова Н.Н. Психофизиологическая диагностика функциональных состояний. – М, 1994.
42. Данилова Н.Н. Сердечный ритм и информационная нагрузка // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. – № 2.1995. – С. 14–28.
43. 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.
44. Данилова Н.Н., Крылова А.Л. Физиология высшей нервной деятельности. – М, 1997.
45. Данкелл С. Позы спящего. Ночной язык тела. – Нижний Новгород: Елань, 1991.
46. Дарвин Ч. Выражение эмоций у человека. – М: Наука, 1953.
47. Деглин В.Л. Николаенко Н.Н. О роли доминантного полушария в регуляции эмоциональных состояний // Физиология человека. – 1975. – Т. 1, № 3. – С. 418–426.

48. Деглин В.Л., Черниговская Т.В. Решение силлогизмов в условиях переходящего угнетения правого или левого полушарий мозга // Физиология человека – 1990. – Т. 16, №5 – С. 21–28.
49. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. Асимметричный мозг – асимметричное сознание // Журн. высш. нервн. деят. 1993. – Т. 43. Вып. 2. – С. 256–261.
50. Дормашев Ю.Б., Романов В.Я. Психология внимания. – М, 1995.
51. Зальцман А.Г. Переработка неосознаваемой зрительной информации в правом и левом полушариях головного мозга // Сенсорные системы. – 1989. – Т. 3, № 1. – С. 43–47.
52. Зараковский Г.М. Психофизиологический анализ трудовой деятельности. – М: Наука, 1968.
53. Зыков М.Б., Мелехова А.М. Электрофизиологические корреляты оптимального уровня функционирования памяти // Структурно-функциональные основы механизмов памяти. – М: Наука, 1976. – С. 44–65.
54. 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.
55. Иваницкий А.М. Сознание и рефлекс // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. – 1990. – Т. 40, №6. – С. 10–58.
56. Иваницкий А.М., Стрелец В.Б., Корсаков И.А. Информационные процессы мозга и психическая деятельность. – М: Наука, 1984.
57. Иванов-Смоленский А.Г. Опыт объективного изучения работы и взаимодействия сигнальных систем головного мозга (в норме и патологии). – М: Гос. изд-во мед. лит., 1963.
58. Иващенко О.И., Рещикова Т.Н. Обучение различению микроинтервалов времени с помощью словесной обратной связи // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. – 1987. – Т. 37, № 3 – С. 408–413.
59. Квасовец С.В. Изучение межполушарного взаимодействия при эмоциональном реагировании // Взаимоотношения полушарий мозга. – Тбилиси: Мецниереба, 1982. – С. 119–120.

60. Кимура Д. Половые различия в организации мозга // В мире науки. – 1992. № 11–12. – С. 73–80.
61. Коморский Ю. Интегративная деятельность мозга. – М, 1970.
62. Костандов А.Э. Роль когнитивных факторов в эмоциональной асимметрии полушарий головного мозга человека // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. – 1990. – Т. 40, № 4. – С. 611–619.
63. Костандов А.Э. Функциональная асимметрия полушарий мозга и неосознаваемое восприятие. – М: Медицина, 1983.
64. Костандов Э.А. Зависимость неосознаваемого восприятия от доминирующей мотивации и эмоции // Вестник Санкт-Петербургского университета. – 1994. – Сер. 3. Биология, № 2. – С. 103.
65. Костандов Э.А. Узловые проблемы психофизиологии сознания // Журн. высш. нервн. деят. 1994. – Т. 44. Вып. 6. – С. 899–908.
66. Костандов Э.А. Функциональная асимметрия полушарий и неосознаваемое восприятие. – М, 1983.
67. Котляр Б.И. Нейробиологические основы обучения. – М: Наука, 1989.
68. Котляр Б.И. Пластичность нервной системы. – М, 1986.
69. Крик Ф., Кох К. Проблема сознания // В мире науки. – 1992. – Т. 11–12. – С. 113–120.
70. Кромби А. Ранние представления об органах чувств и сознании // Восприятие. Механизмы и модели. – М: Мир, 1974. – С. 226–240.
71. Кругликов Р.И. Нейрохимические механизмы обучения и памяти. – М: Наука, 1981.
72. Кругликов Р.И. Условный рефлекс как инструмент исследования роли и механизмов участия головного мозга в построении поведения // Физиол. журн. им. И.М.Сеченова. – 1993. Т. 79. № 5. – С. 47.
73. Кэндел Э. Клеточные основы поведения. – М, 1980.
74. 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.

75.Латаш Л. П. Психофизиология сна и некоторые медико-биологические аспекты космического полета // Человек в космосе. Труды IV Международного симпозиума по основным проблемам жизни человека в космическом пространстве. – М: Наука, 1974. – С. 225–241.

76.Латаш Л.П. Сон как сфера бессознательной активности // Бессознательное. Природа, функции, методы исследования – Тбилиси: Мецниереба, 1978. – Т. 2. – С. 88–98.

77.Латаш Л.П. Эмоции и сон // Физиология человека и животных. – Т. 15. Физиология эмоций. – М, 1975. – С. 94–152.

78.Леонтьев А.Н. Проблемы развития психики. – М: МГУ. 1981.

79.Линдсей П., Норманн Д. Переработка информации у человека (Введение в психологию). – М: Мир, 1974.

80.Линдсли Д.Б. Внимание, сознание, сон, бодрствование // Нейрофизиологические основы внимания. – М, 1979.

81. Лурия А.Р. Высшие психические функции человека и проблема локализации // Хрестоматия по нейропсихологии. – М: Рос. психол. о-во, 1999. – С. 63– 68.

82.Магнитный резонанс в медицине / Под ред. П.А. Ринка. – М, 1995.

83.Мачинская Р.М., Мачинский И.О., Дерюгина Е.И. Функциональная организация правого и левого полушарий мозга человека при направленном внимании // Физиология человека, 1992. – Т. 18, № 6. – С. 248–251.

84.Медведев СВ., 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.

85.Меерсон Я.А. О роли левого и правого полушарий головного мозга в процессах вероятностного прогнозирования // Физиология человека. – 1986. – Т. 12, № 5. – С. 723–731.

86. Меншуткин В.В., Николенко Н.Н. Роль правого полушария мозга в обеспечении константности восприятия размеров предметов // Физиология человека. – 1987. – Т. 13, № 2. – С. 324–326.
87. Михайлова Е.С. Восприятие музыки здоровыми людьми и лицами, находящимися в состоянии депрессии // Физиология человека. – 1992. – Т. 18, № 6. – С. 68–76.
88. Моисеева Н.И. Формирование цикла сон – бодрствование как эволюция биологической регуляции // Сон как фактор регуляции функционального состояния организма. – Л: Изд-во АН СССР, 1985.
89. Мордвинов Е.Ф. Электрофизиологический анализ отсроченного поведения. – Л: Наука, 1982.
90. Наатанен Р. Внимание и функции мозга. – М: Изд-во Моск. ун-та, 1997.
91. Николаева Е.И., Купчик В.И, Сафонова А.М. Зависимость эмоциональных реакций человека от негативных переживаний в детстве // Психологический журнал. – 1996. – Т. 7, №3 – С. 92–98.
92. Николаева Е.И., Сафонова А.М., Купчик В.И. Оценка эмоциональной значимости слов и ее психофизиологические корреляты в норме и при неврозе // Язык и структура знания. – М: Ин-т языкознания, 1990. – С. 156–165.
93. Павлов И.П. Мозг и психика. / Под ред. Ярошевского М.П. – М, 1996
94. Павлов И.П. Объективное изучение высшей нервной деятельности животных // Полное собрание сочинений. ТЛИ. Кн. первая. М. – Л: Изд-во АН СССР, 1951.
95. Павлыгина Р.А. Скрытые очаги возбуждения и непредсказуемость поведенческих реакций // Журн. высш. нервн. деят. – 1990. Т. 40. Вып. 6. – С. 1080–1088.
96. Панин Л.Е. Биохимические механизмы стресса. – Новосибирск: Наука, 1983.

97. Ротенберг В.С., Аршавский В.В. Поисковая активность и адаптация. – М: Наука, 1984.
98. Роуз С. Устройство памяти, от молекулы к сознанию. – М, 1995.
99. Русалова М.Н. Влияние информационного и эмоционального компонентов активации на ЭЭГ // Физиология человека. – 1980. – Т. 6, № 3. – С. 410–419.
100. Русалова М.Н. К вопросу о межполушарной организации эмоций // Физиология человека. – 1987. – Т. 13, № 6. – С. 940–947.
101. Русинов В.С., Гриндель О.М., Болдырева Г.И., Вапард Е.М. Биопотенциалы мозга человека. Математический анализ. – М, 1987.
102. Рутман Э.М. Вызванные потенциалы в психологии и психофизиологии. – М, 1975.
103. Рыжиков Г.В., Мещеряков В.П. Физиологические корреляты закрепления, хранения и извлечения информации из памяти у человека // Психологический журнал. – 1981. – Т. 2, N2, – С. 79–82.
104. Свидерская Н.Е. Осознаваемая и неосознаваемая информация в когнитивной деятельности человека // Журн. высш. нервн. деят. – 1993. Т. 43. Вып. 2. – С. 271–176.
105. Симонов П.В. Адаптивные функции эмоций // Физиология человека. – 1996. Т. 22. № 2. – С. 5–9.
106. Симонов П.В. Высшая нервная деятельность. – М, 1975.
107. Симонов П.В. Мозговые механизмы эмоций // Журн. высш. нервн. деят. – 1997. Т. 47. Вып. 2. – С. 320–328.
108. Симонов П.В. Мотивированный мозг. – М, 1987.
109. Симонов П.В. Созидающий мозг. – М, 1993.
110. Симонов П.В. Сознание и мозг // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. – 1993. – Т. 43, № 1. – С. 211–218.
111. Симонов П.В. Эмоциональный мозг. – М: Наука, 1981.

112. Сирота Н.А., Ялтонский В.М. Преодоление эмоционального стресса подростками. Модель исследования. – Обозрение психиатрии и медицинской психологии. – 1993. – В. 1. – С. 53–59.
113. Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс. – М: МГУ, 1958.
114. Соколов Е.Н. Нейрональные механизмы ориентировочного поведения. Нейрофизиологические механизмы внимания. – М: Изд-во Моск. ун-та, 1979.
115. Соколов Е.Н. Нейронные механизмы памяти и обучения. – М, 1981.
116. Соколов Е.Н. Нейрофизиологические механизмы сознания // Журн. высш. нервн. деят. 1990. – Т. 40. Вып. 6. – С. 149–152.
117. Соколов Е.Н. Перцептивный, мистический и семантический уровни субъективного отображения // Журн. высш. нервн. деят. – 1993. – Т. 43. Вып. 2 – С. 228–231.
118. Соколов Е.Н. Проблема гештальта в нейробиологии // Журн. высш. нервн. деят. – 1996. – Т. 46. Вып. 2. – С. 229–240.
119. Соколов Е.Н. Психофизиология научения: Курс лекций. – М, 1997.
120. Соколов Е.Н. Теоретическая психофизиология. – М, 1986
121. Соколов Е.Н., Данилова Н.Н. Нейронные корреляты функционального состояния мозга // Функциональные состояния мозга. – М, 1975. С. 129–136.
122. Соколова Л.В. Развитие учения о мозге и поведение (становление психофизиологии) Учеб. пособие./ под ред. Бабаева А.С. – СПб, 1995.
123. Солсо Р.Л. Когнитивная психология / Пер. с англ. – М: Тривола, 1996.
124. Суворов Н.Ф., Таиров О.П. Психофизиологические механизмы избирательного внимания. – Л: Наука, 1985.
125. Суворова В.В., Матова М.А., Туровская З.Г. Асимметрия зрительного восприятия: психофизиологические исследования. – М: Педагогика, 1988..
126. Судаков К.В. Рефлекс и функциональная система. – Новгород, 1997.

127. Терехина А.Ю. Анализ данных методами многомерного шкалирования. – М, 1986.
128. Тушмалова Н.А. Современные представления о макромолекулярных механизмах памяти // Исследование памяти/Под ред. Н.Н. Корж. – М, 1990. – С. 137– 145.
129. Тушмалова НА. Обучение и геном // Вестн. Моск. ун-та. – Сер. 16. Биология. – 1993. №3. – С. 15–20.
130. Фомин СВ., Соколов Е.Н., Вайткевичус Г.Г. Искусственные органы чувств – М, 1979.
131. Функциональная асимметрия мозга при нарушениях речевого и слухового развития / Ред. Шаповальников А.Н. – М: Наука, 1992.
132. Холодов Ю.А., Козлов А.Н., Горбач А.М. Магнитные поля биологических объектов. – М, 1987.
133. Хомская Е.Д., Ефимова И.В., Будыка Е.В., Ениколопова Е.В. Нейропсихология индивидуальных различий. Учебное пособие. – М: Российское педагогическое агентство, 1997.
134. Хрестоматия по нейропсихологии. – М: Рос. психол. о-во, 1999.
135. Хрестоматия по физиологии сенсорных систем / Ред.-сост. А.М. Черноризов. – М: РПО, 1999.
136. Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. – М, 1990.
137. Хэссет Дж. Введение в психофизиологию. – М: Мир, 1981.
138. Шагас Ч. Вызванные потенциалы мозга в норме и патологии. – М, 1975.
139. Шапкин С. А., Дикая Л.Г. Деятельность в особых условиях: компонентный анализ структуры и стратегий адаптации // Психол. журн. – 1996, Т. 17. № 1. – С. 19 – 27.
140. Шевелев И.А., Кузнецов Г.Д., Цыкалова Е.Н. и др. Термоэнцефалоскопия. – М, 1989.
141. Шеперд Г. Нейробиология. – М, 1987. – Т. 2.

3.2. КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ЛЕКЦИОННОГО КУРСА

Тема 1. Предмет, принципы психофизиологического исследования

План:

1. Становление психофизиологии
2. Предмет психофизиологического исследования.
3. Принцип психофизиологического исследования Е.Н. Соколова.
4. Методы психофизиологии.

1. Становление психофизиологии.

Психофизиология (психологическая физиология) — наука о физиологических основах психической деятельности человека. Она изучает поведение и внутренний мир индивидуума через призму физиологических изменений.

Исторические примеры свидетельствуют о многочисленных попытках анализа психологического состояния человека по его физиологическим реакциям, что и составляло багаж практических знаний по психофизиологии во всех уголках мира. Например, Александр Македонский отбирал в свое войско солдат, резко поднося к лицу новобранца зажженный факел. Если лицо вспыхивало румянцем вследствие покраснения кожи, претендент становился солдатом, если же лицо бледнело, то у него не было шансов стать воином.

Первые систематические наблюдения о связи изменения частоты пульса с эмоциями провел древнеримский врач Гален. Он описал резкое учащение пульса у женщины в тот момент, когда при ней произносили имя ее возлюбленного.

Попытку применения психофизиологических знаний в практике Московского уголовного розыска в 30-х годах 20в. предпринял А.Р. Лурия. Он использовал ассоциативный тест для выявления преступников среди подозреваемых.

В настоящее время психофизиология имеет значительный инструментарий для исследования своего предмета — соотношения психических переживаний и мозговых изменений, их обуславливающих.

Фигурируют две науки: физиологическая психология и психологическая физиология. Термин физиологическая психология ввел В. Вундт в конце XIX века. Он использовал его для выделения науки, задачей которой явилось изучение психологических возможностей животных в экспериментальных условиях, направленных на изменение состояния их мозга, а также физиологических основ психической деятельности человека. Термин психологическая физиология предложил А.Р. Лурия для выделения системного подхода в исследовании психических процессов.

Первая попытка выделить психофизиологию в самостоятельный раздел психологии связана с именем 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». Термин «физиологиче-

ская психология» получил широкое распространение на Западе. П. Милнер 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 учебник «Введение в физиологическую психологию» Рихарда Томпсона (1975), известного своими работами в области изучения как системных, так и нейронных механизмов памяти и обучения. 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 публикуются 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 и положено начало международным конгрессам по психофизиологии. Международная психофизиологическая ассоциация представлена в Организации Объединенных Наций.

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 (ЭЭП), 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 непробиологии (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. Исследования Е.Н. Соколова связаны с изучением принципов кодирования информации в нейронных сетях. В итоге

содержание предмета психофизиологии в качестве самостоятельного научного направления официально было зафиксировано как изучение физиологических механизмов психических процессов и состояний.

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.

2. Предмет и принципы психофизиологического исследования.

Термин "Психофизиология" предложен около 1830 французским философом Н. Массиасом.

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*).

Изучение нейронных механизмов психических процессов и состояний существенно ограничено возможностью проводить подобные эксперименты лишь на животных. Исключение 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. Это подчеркивает важность проведения нейронных исследований на животных для проникновения в мозговые механизмы психических явлений.

Человек является объектом исследования в психофизиологии и объектом приложения психофизиологических знаний. Здоровый человек является объектом познания и применения знаний общей психофизиологии. Объектом исследования клинической психофизиологии и применения ее знаний является больной человек.

Предметом психофизиологии является психика в единстве с ее нейрофизиологическим субстратом (т.е. соотношение мозга и психики).

3. Принцип психофизиологического исследования Е.Н. Соколова.

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.

4. Методы психофизиологии

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. 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 рефлекссы.

В настоящее время широко используются следующие методы исследования:

1) метод регистрации электрической активности мозга — электроэнцефалограмма (ЭЭГ). Спонтанная электрическая активность мозга характеризу-

ется 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». Отведения маркируют буквой, указывающей на область мозга, от которой оно производится, — F, O, T, P, C. С развитием компьютерной техники широкое распространение получили методы спектрального и корреляционного анализа ЭЭГ. 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.

С использованием ЭЭГ изучают вызванные потенциалы и потенциалы, связанные с событиями.

Сенсорные стимулы вызывают изменения в суммарной электрической активности мозга, которые выглядят как последовательность из нескольких позитивных и негативных волн, которая длится в течение 0,5—1 с после стимула. Этот ответ получил название *вызванного потенциала*. Его нелегко выделить из фоновой ЭЭГ. В 1951 г. Дж. Даусон 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. Затем процедура суперпозиции была заменена на суммирование участков ЭЭГ и получение *усредненного вызванного потенциала*.

Эффективность этой процедуры была наглядно продемонстрирована при выявлении звуковых стволовых вызванных потенциалов (ВП). 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.

2) магнитоэнцефалография – регистрация электромагнитных полей НС.

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 сердца человека впервые было записано в 1963 г. Первые же измерения ЭМП мозга человека были сделаны Д. Коеном из Массачусетского технологического института в 1968 г. 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, на основе которого были созданы *СКВИДы* — *сверхпроводниковые квантомеханические интерференционные датчики*. Дальнейшее совершенствование магнитометров связано с разработкой квантовых *магнитометров с оптической накачкой (МОИ)*. Созданы МОИ, в которых вместо жидкого гелия используются пары щелочного металла цезия. 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. Современные магнитометры обладают высокой временной и пространственной разрешающей способностью.

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.

3) 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 кровотоки 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. Использо-

зуют 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.

4) Томографические методы исследования мозга — 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, 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 изотопом 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 прямо противоположных направлениях под углом 180° . Это позволяет ввести счетчики совпадения, которые стоят на противоположных сторонах кольца по многим линиям. 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 аннигиляции 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.

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

лобина. 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.

5) Термоэнцефалоскопия – измерение локального метаболизма мозга и кровотока по теплопродукции. Мозг излучает теплотычи в инфракрасном диапазоне. Водяные пары воздуха задерживают значительную часть этого излучения. Но есть два диапазона частот от (3—5 и 8— 14 мкм), в которых тепловые лучи распространяются в атмосфере на огромные расстояния и поэтому могут быть зарегистрированы. 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 128x85 или 128x128 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.

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, которая наметилась в использовании данных методов.

Тема 2. Принципы кодирования информации в нервной системе.

План:

1. Общие принципы кодирования информации.
2. Механизмы передачи и переработки сенсорных сигналов.
 - 2.1 Механизмы восприятия информации.
 - 2.2 Передача и преобразование сигналов
 - 2.3 Механизмы опознания образов
 - 2.4 Адаптация и взаимодействие сенсорных систем.
 - 2.5 Механизмы переработки информации в сенсорной системе.

1. Общие принципы кодирования информации.

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 и В. Маунткастла *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.

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), что 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, 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 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 предпо-

ложение, что степенные зависимости между стимулом и реакцией возникают на более высоких уровнях сенсорных систем, сменяя другие типы отношений, представленные на периферии.

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, 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 информации 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 слож-

ных 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 смешивается. 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 со-единение психологических явлений и процессов с векторным кодированием ин-формации в нейронных сетях.

2. Механизмы передачи и переработки сенсорных сигналов.

2.1 Механизмы восприятия информации.

Сенсорные сигналы несут в мозг внешнюю информацию, необходимую для ориентации во внешней среде и для оценки состояния самого организма. Эти сиг-налы возникают в воспринимающих элементах (**рецепторах**) и передаются в мозг через цепи нейронов и связывающих их нервных волокон сенсорной системы. Процесс передачи сенсорных сигналов сопровождается их многократными пре-образованиями и перекодированием на всех уровнях сенсорной системы и завер-шается опознанием сенсорного образа.

Основные функции сенсорной системы. Каждая сенсорная система вы-полняет ряд основных функций, или операций с сенсорными сигналами. Эти функции таковы: обнаружение сигналов, их различение, передача, преобразо-вание и кодирование, а также детектирование признаков сенсорного образа и его опознание. Обнаружение и первичное различение сигналов обеспечивается уже рецепторами, а их детектирование и опознание — нейронами корковых уровней сенсорной системы. Передачу, преобразование и кодирование сигналов осуществ-ляют нейроны всех уровней системы.

Общие механизмы возбуждения рецепторов. При действии стимула в рецепторе происходит преобразование энергии внешнего раздражения в рецеп-торный сигнал (трандукция сигнала). Этот процесс включает в себя три основ-ных этапа: 1) взаимодействие стимула с рецепторной белковой молекулой, кото-рая находится в мембране рецептора; 2) усиление и передачу стимула в пределах рецепторной клетки и 3) открывание находящихся в мембране рецептора ионных каналов, через которые начинает течь ионный ток, что, как правило, приводит к деполяризации клеточной мембраны рецепторной клетки (возникновению так называемого рецепторного потенциала).

Сенсорные пороги

1. *Абсолютная чувствительность сенсорной системы* основана на ее свойстве обнаруживать слабые, короткие или маленькие по размеру раздра-жители. Абсолютную чувствительность измеряют **порогом** той или иной ре-акции организма на сенсорное воздействие. Чувствительность системы и порог реакции — обратные понятия: чем выше порог, тем ниже чувствитель-ность, и наоборот. Порогом реакции считают ту минимальную интенсив-ность, длительность, энергию или площадь воздействия, которая вызывает данную реакцию. Обычно принимают за пороговую такую силу стимула, ве-роятность восприятия которого равна 0,5—0,75. Более низкие значения ин-тенсивности считаются подпороговыми, а более высокие — надпороговыми. В подпороговом диапазоне реакция на сверхслабые раздражители возможна, но она неосознаваема. Такие подпороговые, или **субсенсорные** реакции впервые были описаны Г.В. Гершуни.

Сенсорный порог — понятие конвенциональное, т.е. зависит от его точного определения, или соглашения (конвенции) между людьми. Всегда

должно быть точно условлено, по какой именно реакции измеряется порог, какая величина этой реакции или вероятность ее появления будут считаться пороговыми. Это означает, что должны быть четко определены **критерии порога**. Очевидно, что у одного и того же человека может быть измерено много отличающихся друг от друга абсолютных порогов сенсорной чувствительности для одного и того же органа чувств в зависимости от того, какая реакция и какой критерий этой реакции избраны для оценки. Таким образом, тот или иной порог — одна из условных точек континуума стимулов, или «сенсорного ряда».

2. *Дифференциальная сенсорная чувствительность* основана на способности сенсорной системы к различению сигналов. Важная характеристика каждой сенсорной системы — способность замечать различия в свойствах одновременно или последовательно действующих раздражителей. Различение начинается в рецепторах, но в нем участвуют нейроны всех отделов сенсорной системы. Оно характеризует то минимальное различие между стимулами, которое человек может отметить (дифференциальный или разностный порог).

Порог различения интенсивности раздражителя практически всегда выше ранее действовавшего раздражения на определенную долю (закон Вебера). Это касается силы раздражителей.

Пространственное различие сигналов основано на характере распределения возбуждения в слое рецепторов и в нейронных слоях сенсорной системы. Так, если два раздражителя возбудили два соседних рецептора, то их различие невозможно: они сольются и будут восприняты как единое целое. Необходимо, чтобы между двумя возбужденными рецепторами находился хотя бы один невозбужденный.

Временное различие двух раздражений возможно, если вызванные ими нервные процессы не сливаются во времени, а сигнал, вызванный вторым стимулом, не попадает в рефрактерный период от предыдущего раздражения. Нейрофизиологической основой временного разрешения являются так называемые циклы возбудимости, или циклы восстановления ответов. О них судят по величине ответа на второй из двух последовательно предъявленных стимулов.

2.2 Передача и преобразование сигналов

Процессы передачи и преобразования сигналов обеспечивают поступление в высшие сенсорные центры наиболее важной информации о сенсорном событии в такой форме, которая удобна для надежного и быстрого анализа. В разных условиях и ситуациях понятие важной информации может меняться. Однако имеется некоторое общее свойство, которое универсально отличает существенную информацию от несущественной. Это — степень ее новизны. Новые события при прочих равных условиях информационно важнее для организма, чем привычные. Поэтому эволюционно было выработано свойство прежде всего и быстрее всего передавать в мозг и перерабатывать информацию об изменениях в сенсорной среде. Эти изменения могут быть как временными, так и пространственными.

Среди пространственных преобразований выделяют изменение представительства размера или соотношения разных частей сигнала. Для времен-

ных преобразований информации во всех сенсорных системах типично сжатие, или временная компрессия сигналов: переход от длительной (тонической) импульсации нейронов на нижних уровнях системы к коротким (фазическим) пачечным разрядам нейронов высоких уровней.

Ограничение избыточности информации. Зрительная информация, идущая от фоторецепторов, могла бы очень быстро насытить все информационные резервы мозга. Примерно то же самое, пусть несколько медленнее, могло бы происходить при работе и других сенсорных систем. Огромная избыточность первичных сенсорных сообщений, идущих от рецепторов, ограничивается путем подавления информации о менее существенных сигналах. Менее важно во внешней среде то, что неизменно либо изменяется медленно во времени и в пространстве. Например, на сетчатку глаза или на кожу длительно действует неизменный стимул большого размера. Для того чтобы постоянно не передавать в мозг информацию от всех возбужденных рецепторов, сенсорная система пропускает в мозг сигналы только о начале, а затем об окончании раздражения, причем до коры доходят сообщения только от рецепторов, которые лежат по контуру возбужденной области.

2.3 Механизмы опознания образов

Это конечная и наиболее сложная операция сенсорной системы. Она заключается в отнесении образа к тому или иному классу объектов, с которыми ранее встречался организм, т.е. в классификации образов. Синтезируя сигналы от нейронов-детекторов, высший отдел сенсорной системы формирует «образ» раздражителя и сравнивает его со множеством образов, хранящихся в памяти. Опознание завершается принятием решения о том, с каким объектом или ситуацией встретился организм. В результате этого происходит восприятие, т.е. мы осознаем, чье лицо видим перед собой, кого слышим, какой запах чувствуем. Нейрофизиологические механизмы опознания сенсорных образов исследованы пока недостаточно.

Опознание часто происходит независимо от изменчивости сигнала. Т.е. сенсорная система формирует независимый от изменений ряда признаков сигнала (инвариантный к этим изменениям) сенсорный образ.

При опознании сенсорных образов возможны ошибки. Особую группу таких ошибок составляют сенсорные иллюзии. Они основаны на некоторых побочных эффектах взаимодействия нейронов, участвующих в обработке сигналов, и приводят к искаженной оценке образа в целом или отдельных его характеристик.

2.4 Адаптация и взаимодействие сенсорных систем.

Сенсорная система обладает способностью приспосабливать свои свойства к условиям среды и потребностям организма. Сенсорная адаптация — это общее свойство сенсорных систем, заключающееся в приспособлении к длительно действующему (фоновому) раздражителю. Существует общая, или глобальная, и локальная, или селективная адаптация. Общая адаптация проявляется в снижении абсолютной и повышении дифференциальной чувствительности всей сенсорной системы. Субъективно адаптация проявляется в привыкании к действию постоянного раздражителя. Локальная адаптация сводится к снижению чувствительности не всей сенсорной системы, а какой-либо ее части, подвергнутой длительному действию стимула.

Локальная адаптация часто используется в психофизиологических работах для выявления сенсорных каналов, ответственных за обработку сведений о том или ином признаке сигнала.

Адаптационные процессы начинаются на уровне рецепторов, охватывая все нейронные уровни сенсорной системы. Заметная адаптация не развивается только в вестибуло- и проприорецепторах. По скорости данного процесса все рецепторы делятся на быстро и медленно адаптирующиеся. Первые после развития адаптации практически не сообщают в мозг о действующем раздражении, у вторых эта информация передается в значительно ослабленном виде. Когда действие постоянного раздражителя прекращается, абсолютная чувствительность сенсорной системы восстанавливается.

В сенсорной адаптации важную роль играет эфферентная регуляция свойств сенсорной системы. Она осуществляется за счет нисходящих влияний со стороны более высоких на более низкие ее отделы. Происходит как бы перенастройка свойств нейронов на оптимальное восприятие внешних сигналов в изменившихся условиях. Кроме того, состояние разных уровней сенсорной системы контролируется также ретикулярной формацией, включающей их в единую систему, интегрированную с другими отделами мозга и организма в целом.

Взаимодействие сенсорных систем осуществляется на спинальном, ретикулярном, таламическом и корковом уровне. Особенно широка интеграция сигналов в ретикулярной формации. В коре мозга происходит интеграция сигналов высшего порядка. В результате множественных связей с другими сенсорными и неспецифическими системами многие корковые нейроны приобретают способность отвечать на сложные комбинации сигналов разной модальности. В особенности это свойственно нервным клеткам ассоциативных областей коры больших полушарий, которые обладают высокой пластичностью, что обеспечивает перестройку их свойств в процессе непрерывного обучения опознанию новых раздражителей. Межсенсорное (кроссмодальное) взаимодействие на корковом уровне создает условия для формирования «схемы мира» (или «карты мира») и непрерывной увязки, координации с ней собственной «схемы тела» данного организма.

2.5 Механизмы переработки информации в сенсорной системе.

Переработка информации в сенсорной системе осуществляется с помощью процессов возбуждательного и тормозного межнейронного взаимодействия. Это взаимодействие осуществляется по горизонтали, т.е. в пределах одного нейронного слоя, и по вертикали, т.е. между нейронами соседних слоев. Возбуждательное взаимодействие по вертикали заключается в том, что аксон каждого нейрона, приходя в вышележащий слой, контактирует с несколькими нейронами, каждый из которых получает сигналы от нескольких клеток предыдущего слоя. В результате подобного взаимодействия формируются так называемые рецептивные и проекционные поля сенсорных нейронов, играющие ключевую роль в переработке сенсорных сигналов.

Совокупность рецепторов, сигналы с которых поступают на данный нейрон, называют его рецептивным полем. В пределах рецептивного поля происходит пространственная суммация, т.е. ответ нейрона увеличивается, а порог его реак-

ции снижается при увеличении площади светового пятна или участка стимулируемой кожной поверхности. Проекционным полем сенсорного нейрона называют совокупность нейронов более высокого слоя, которые получают его информацию.

Наличие у нейронов проекционных полей обеспечивает сенсорной системе высокую устойчивость к повреждающим воздействиям. способность к восстановлению функций, нарушенных патологическим процессом. Связано это с тем, что локальное возбуждение сенсорной поверхности потенциально может возбудить довольно обширную группу нейронов верхнего слоя или слоев системы. Это увеличивает вероятность восприятия такого раздражения, хотя и связано с «дефокусировкой» (размыванием его центрального отображения). Вмешательство торможения, ограничивающего зону возбуждения, обычно автоматически осуществляет «фокусировку» этой зоны.

Рецептивные поля соседних нейронов частично перекрываются. В результате такой организации связей в сенсорной системе образуется так называемая «нервная сеть». Благодаря ей повышается чувствительность системы к слабым сигналам, а также обеспечивается высокая приспособляемость к меняющимся условиям путем адаптивных переключений связей и обучения.

Горизонтальная переработка сенсорной информации имеет, в основном, тормозной характер и основана на том, что обычно каждый возбужденный сенсорный нейрон активирует тормозный интернейрон. Интернейрон, в свою очередь, подавляет импульсацию как самого возбудившего его элемента (последовательное, или возвратное, торможение), так и соседей по слою (боковое, или латеральное, торможение). Сила этого торможения тем больше, чем сильнее возбужден первый элемент и чем ближе к нему соседняя клетка. Латеральное торможение впервые было описано Г. Хартлайном. Это один из ведущих механизмов, осуществляющих большую часть операций по снижению избыточности и выделению наиболее существенных сведений о раздражителе.

ВОСПРИЯТИЕ

План:

1. Нейронные механизмы восприятия.
2. Системы обработки информации в зрительном анализаторе.
3. Векторная модель восприятия цвета.

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. Американские ученые Д. Хьюбел и Т. Визель разработали классификацию нейронов-детекторов зрительной коры, селективно чувствительных к различной ориентации линий и их размеру, связав их с простыми, сложными и сверхсложными рецептивными полями.

Нейроны-детекторы звуковысотного слуха были изучены Я. Кацуки. С. Зеки показал существование детекторов цвета, селективно настроенных на различные оттенки цветов. В слуховой коре летучих мышей Н. Суга 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*. 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. 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 с момента рождения, и 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 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.

Изучение вертикальных и горизонтальных связей нейронов-детекторов различного типа привело к открытию общих принципов нейронной архитектуры коры. В. Маунткасл в 60-х годах впервые описал вертикальный принцип организации коры больших полушарий. Исследуя нейроны соматосенсорной коры 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 обезьянах.

В. Маунткасл отмечал, что 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.

Д. Хьюбел и Т. Визель используют термин «колонка», предложенный В. Маунткаслом, но отмечают, что наиболее подходящим был бы термин «пластина». Сначала в зрительной коре (поле 17) были обнаружены группы клеток (колонок), связанных с разной *глазодоминантностью*, как наиболее крупные.

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 проходит 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. 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 дезоксиглюкозы*. Метод предложен в 1976 г. Л. Соколоффым в Национальном институте здоровья в Бетезде.

Кроме колонок глазодоминантности, в зрительной коре разных животных (обезьяна, кошка, белка) обнаружены *ориентационные колонки*. 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.). Модуль собирается из макроколонок, каждая из которых реагирует на свой признак объекта в локальном участке зрительного поля. Членение коры на мелкие вертикальные подразделения не ограничивается зрительной корой. Оно присутствует и в других областях коры.

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.

2. Системы обработки информации в зрительном анализаторе.

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 колленчатое тело (ЛКТ). Затем сигнал поступает в стриарную кору (VI), 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 VI локализованы детекторы, чувствительные к различной ориентации линий и их длине. В V3 нейроны реагируют на форму предмета и его более сложные эле-

менты, чем в VI. 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 локусов 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 (VI, 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 двуххолмие. 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 двуххолмия через таламическое ядро — подушку — достигает париетальной коры. В париетальной коре сходятся два пути: сигналы от ретинопической проекции в коре VI 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 париетальной коры рецептивные поля представлены участками зрительного поля, а не участками сетчатки. В париетальной коре зрительный образ дополнен сигналами о движении глаз.

Интеграция сигналов от изображения на сетчатке и от движений глаз на нейронах париетальной коры формируется в онтогенезе. Если у новорожденной обезьяны на 1 месяц закрыть глаза, то число нейронов париетальной 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 париетальной коре теряют пространственное зрение.

3. Векторная модель восприятия цвета.

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 *цветооппонентные 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+V. Различные комбинации возбуждений колбочек вызывают разные реакции оппонентных нейронов. Сигналы от них достигают цветочувствительных нейронов коры.

Свойства цветковых нейронов различных зон коры обезьяны подробно изучены С. Зеки. В стриарной коре (VI) он нашел два типа цветочувствительных нейронов: цветооппонентные нейроны и нейроны с избирательной чувствительностью к определенному и узкому диапазону длин волн. Цветооппонентные клетки по своим свойствам совпадают с аналогичными нейронами сетчатки и ЛКТ. Исключение составляет группа нейронов с двойной оппонентностью, у которых и центр и периферия рецептивного поля приобрели способность отвечать по оппонентному типу. Нейроны в VI, 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 VI, 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 цветковых колонок не совпадают с границами колонок, организованных по другим признакам (ориентации, глазодоминантности). В поле VI 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 системой зрительного анализатора, но и вкладом ахроматической системы. Ахроматические нейроны образуют локальный анализатор, детектирующий интенсивность стимулов. Р. Юнг первым показал, что яркость и темнота в нервной системе кодируются двумя независимо работающими каналами: *нейронами B* (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.

С позиции детекторной теории основой для субъективных различий стимулов является различие реакций нейронов-детекторов. 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. 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.

Перцептивные цветовые пространства, построенные для животных (трихроматов) — обезьяны (макаки), рыбы (карпа), обнаруживают их принципиальное сходство с субъективным цветовым пространством человека. 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.

Правомерность четырехмерной сферической модели цветоразличения 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 смешения, 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 гиперсферы.

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

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 преддетекторов на цветовые детекторы поступает четырехкомпонентный вектор возбуждения от 4 типов преддетекторов. Синапсы, через которые преддетекторы связываются с разными цветовыми детекторами, различаются по своей эффективности. *Сила синаптической связи каждого детектора цвета с преддетекторами характеризует его индивидуальный вектор синаптических связей (или вектор связи).* Реакция детектора на стимул зависит от вектора его синаптических связей с преддетекторами. Поэтому Е.Н. Соколов предлагает рассматривать возбуждение детектора как результат суммации попарных произведений, образованных возбуждениями преддетекторов и эффективностью воздействия (весами) соответствующих им синапсов на данном детекторе. Сумма таких попарных произведений образует *скалярное произведение двух векторов*: вектора возбуждения (возбуждения преддетекторов) 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 направ-

ленностью 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 преддетекторов относятся к непластичным.*

Таким образом, скалярное произведение вектора возбуждения преддетекторов 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.*

Несмотря на большие успехи, достигнутые 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).

С позиции теории векторного кодирования информации появлению целостного образа, гештальта, соответствует определенный вектор. Он качественно отличен от других векторов специфическим соотношением своих компонентов. 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. *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».

Сами гностические единицы являются продуктом обучения. По данным некоторых авторов, у обезьян их находят в передней части вентральной височной коры. Процесс *формирования гностических единиц* напоминает изменение свойств у нейронов-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 передневентральной 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.*

Тема 4. Психофизиология внимания и сознания.

План:

1. Проблема внимания в психофизиологии.
2. Характеристики и виды внимания.
3. Автоматические и контролируемые процессы обработки информации.
4. Основные концепции сознания.
5. Функции сознания.

1. Проблема внимания в психофизиологии.

Интерес к проблеме внимания и его психофизиологическим механизмам возродился в середине 60-х годов 20в. 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. Бихевиористы отрицали роль активности субъекта в поведении и по этой причине исключали возможность использования таких понятий, как «внимание» и «сознание».

Другая причина игнорирования проблемы внимания психологами связана с сильным влиянием гештальтпсихологии на формирование научного мышления. Формирование гештальта подчиняется своим собственным законам: группировка частей в направлении максимальной простоты, близости, равновесия, тенденция любого психического феномена принимать более определенную, завершенную форму и др., которые не требуют участия процессов внимания.

Появление нового направления в прикладной психологии: исследование деятельности человека-оператора в период второй мировой войны и сразу после ее окончания, — стимулировало пробуждение интереса к вниманию. 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. В опытах с дихотическим прослушиванием различные потоки 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. О степени селективности внимания испытуемого судили либо по числу правильно обнаруженных целевых сигналов, либо по их последующему воспроизведению по памяти. 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. Применение экспериментов 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. Внимание интенсивно изучается в связи с выявлением факторов, влияющих на эффективность деятельности человека, включая его обучение. Оно включено в контекст изучения механизмов ре-

гуляции уровня бодрствования, функций модулирующей системы мозга, а также проблемы сознания.

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. 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 ре-

акции 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.

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 годах, когда чрезвычайно популярной стала проблема автоматичности восприятия. М. Познер и К. Снайдер в 1975г. выделили три основных критерия отличия автоматических процессов от контролируемых:

- автоматические процессы характеризуются произвольностью 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 исполнительной реакции: между речевой реакцией, которую требует задание, и импульсом, стимулирующим произвольное 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 дихотического 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 зри-

тельного 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, другие предвнимание рассматривают как автоматический процесс, который предшествует появлению непроизвольного внимания.

4. Основные концепции сознания.

Сознание представляет собой одно из самых сложных и в то же время загадочных проявлений деятельности мозга. Хотя слово «сознание» достаточно широко используется в повседневной речи и научной литературе, не существует единого понимания того, что оно означает. В более элементарном значении — это просто бодрствование с возможностью контакта с внешним миром и адекватной реакцией на происходящие события, т.е. то, что утрачивается во время сна и нарушается при некоторых болезнях. В этом же значении слово «сознание» иногда применяется и к животным. Однако в научной литературе, особенно по философии и психологии, под словом «сознание» понимается высшее проявление психики, связанное с абстракцией, отделением себя от окружающей среды и социальными контактами с другими людьми. В этом значении термин «сознание» применяется обычно только к человеку. В обоих случаях речь идет о мире субъективных, т.е. переживаемых внутри себя ощущений, мыслей и чувств, которые образуют духовный мир человека, его внутреннюю жизнь.

Говоря о мозговых основах психики и сознания, необходимо сказать, что эти наиболее сложные проявления работы мозга не могут быть объяснены работой какой-то отдельной, изолированной группы нервных клеток, представляющих собой «центр сознания». Психические функции возникают на основе объединения в единую систему разных, функционально неоднородных нервных структур и специальной организации процессов мозга, обеспечивающей высокую степень мозговой интеграции. Изучение этой организации и лежит в основе поиска мозговых основ сознания.

На сегодняшний день существует три основных подхода к решению данной проблемы. Это концепции «светлого пятна», информационного синтеза и связи

сознания с речью. Они дополняют одна другую: каждая гипотеза опирается на свой экспериментальный материал и привлекает внимание к определенному аспекту проблемы. Кроме того, первая концепция апеллирует к понятию сознания в его более простом понимании, вторая занимает промежуточное положение, претендуя на объяснение как более простых, так и (частично) сложных феноменов, а третья ориентирована на объяснение мозговой основы сознания как высшей формы психического.

Концепция «светлого пятна». Гипотеза о связи сознания с определенным участком коры была впервые высказана И.П. Павловым в 1913 г. Он предположил, что сознание представлено деятельностью находящегося в состоянии оптимальной возбудимости «творческого» участка коры больших полушарий, где легко образуются условные рефлексы и дифференцировки. Другие участки, где происходит преимущественно поддержание уже образованных рефлексов, связаны с бессознательной деятельностью. Свои мысли И.П. Павлов выразил в образной форме: «Если бы можно было видеть сквозь черепную коробку и если бы место с оптимальной возбудимостью светилось, то мы увидели бы на думающем сознательном человеке, как по его большим полушариям передвигается постоянно изменяющееся в форме и величине причудливо меняющихся очертаний светлое пятно». Это высказывание И.П. Павлова подтвердилось с помощью более современных методов «изображения живого мозга».

Концепция «светлого пятна» получила свое развитие в новейших гипотезах в виде «теории прожектора», сформулированной Ф. Криком. Основные предпосылки и положения «теории прожектора» сводятся к следующему. Вся информация поступает в кору по сенсорным путям через переключательные ядра в дорзальном таламусе (включая и примыкающие к нему коленчатые тела). Возбудимость этих переключательных ядер может быть избирательно изменена за счет коллатералей от нейронов ретикулярного комплекса таламуса, входящего в его вентральный отдел. Взаимоотношения между этими частями таламуса построены таким образом, что в каждый данный момент одна из нейронных групп дорзального таламуса оказывается в состоянии высокой возбудимости, что значительно усиливает импульсный поток к соответствующим отделам коры, в то время как другие группы оказываются, наоборот, заторможенными. Период такой высокой возбудимости длится около 100 мс, а затем усиленный приток поступает к другому отделу коры. Ф. Крик предполагает на этом основании, что область наиболее высокой импульсации представляет в данный момент как бы центр внимания, а благодаря перемещению «прожектора» в другие участки становится возможным их объединение в единую систему. В этом процессе большую роль играет синхронизация активности нейронных групп на одной частоте, что также происходит за счет влияния восходящих таламических проекций с кратковременной модификацией деятельности соответствующих синапсов. В число вовлеченных в совместную деятельность нейронных групп входят нейронные ансамбли в различных областях коры. Подобная интеграция обеспечивает осуществление высших психических функций. Предполагается также, что одновременно могут действовать несколько «прожекторов».

Концепция информационного синтеза.

Одна из гипотез, привлекающих в последние годы внимание исследователей, — представление о возврате возбуждения в места первичных проекций и возникающем на этой основе сопоставлении и синтезе имевшейся ранее и вновь поступившей информации. Т.о., схема рефлекса дополняется здесь звеном обратной связи, что превращает дугу в кольцо. Впервые идея об информационном синтезе как мозговой основе возникновения субъективных переживаний была выдвинута в 1976 г. Иваницким на основе исследований физиологических механизмов ощущений.

Психологам с 20-х гг. известно, что ощущение возникает довольно поздно — после 100 мс от момента предъявления стимула (т.е. значительно позже прихода сенсорных импульсов в кору). Экспериментально было выявлено, что в основе этого механизма лежало кольцевое движение нервных импульсов с «центральной станцией» в проекционной коре. Сначала возбуждение поступало от проекционной к ассоциативной коре. Для зрительных стимулов это были отделы височной коры, играющей важную роль в опознании стимулов, а для кожных раздражений — вторичные и третичные зоны соматосенсорной коры. Затем нервные импульсы приходили к структурам лимбико-гиппокампального комплекса и подкорковым центрам эмоций и мотиваций. До этой стадии поступательное движение возбуждения от рецептивных зон к исполнительным центрам полностью укладывалось в схему рефлекса. Однако процесс на этом не заканчивался: он включал еще возврат возбуждения в кору, включая и ее проекционные отделы. Благодаря возврату возбуждения нервные импульсы, приходящие из мотивационных центров, накладывались в нейронах проекционной коры на следы сенсорного возбуждения. На этом этапе или несколько раньше в процесс включалась и лобная кора. Было высказано предположение, что указанные промежуточные компоненты ВП отражали синтез на корковых нейронах двух видов информации: наличной информации о физических характеристиках стимула и извлекаемых из памяти сведений о его значимости.

Синтез двух видов информации — наличной и извлекаемой из памяти, — и составляет тот ключевой механизм, который лежит в основе ощущения как феномена уже не физиологического, а психического уровня. Другими словами, был сделан шаг к преодолению барьера между двумя уровнями организации мозговых процессов, один из которых не сопровождается, а другой сопровождается субъективными переживаниями. Согласно предложенной концепции, последовательное поступление информации от рецепторов приводит к повторному движению возбуждения по указанному кольцу, обеспечивая постоянное сопоставление сигналов, приходящих из внешней и внутренней среды, что и составляет психический мониторинг происходящих изменений.

Идея о повторном входе возбуждения в нервные структуры как базисном механизме возникновения субъективного опыта была высказана в последние годы рядом авторов: Дж. Эделменом, В. Сергиным Дж. Греем и др. Это свидетельствует о приближении к истинному пониманию тех принципов организации мозговых процессов, которые лежат в основе субъективных переживаний.

Принцип информационного синтеза быть распространен и на более сложные психические проявления, например на процесс мышления. Данные,

полученные отечественными и зарубежными авторами, свидетельствуют о едином принципе информационного синтеза как мозговой основы возникновения нового качества в виде субъективных переживаний.

Концепция взаимосвязи сознания и речи.

Концепция коммуникативной природы сознания была выдвинута впервые П.В. Симоновым в 1981г. Позднее сходные мысли были высказаны Хесслоу, Фризом и др. По определению П.В. Симонова, сознание представляет собой знание, которое в абстрактной форме может быть передано другим людям. Этот смысл содержится и в этимологии слова «со-знание», т.е. совместное знание. Оно возникло в процессе эволюции на базе потребности в общении, передаче знаний и объединения усилий высокоорганизованных членов сообщества, какими являлись наши предки. Однако поскольку внутренний мир человека скрыт от внешнего наблюдателя, передача сведений от одного человека к другому может происходить лишь путем абстракции, т.е. в виде знаков. Такой знаковой формой общения является речь, формирующаяся в процессе общения. На основе общения возникает и сознание как высшая форма психического, свойственная только людям.

Непосредственная связь сознания с речью показана в исследованиях на людях, выходящих из состояния комы. В этом случае речевой контакт с больным, что, как известно клиницистам, является важным признаком возвращения сознания, совпадает с образованием когерентных связей между электрической активностью гностических (теменно-височных) и моторно-речевых (нижнелобных) отделов левого полушария. Э.А. Костандов считает передачу сигналов на моторные речевые центры решающим условием для перехода от бессознательных к осознаваемым формам восприятия внешних сигналов.

Особая роль левого, речевого полушария в механизмах сознания была показана Сперри в исследованиях на больных с перерезкой мозолистого тела. Было установлено, что в первые недели после операции у подобных больных проявлялся характерный когнитивный дефект, не наблюдаемый при других воздействиях. Об участии речевых зон коры в процессах осознания свидетельствует и работа Р. Салмелин и др. Авторы регистрировали магнитные поля мозга при рассмотрении субъектом картинок различного содержания. При этом, даже если называть изображенный объект не следовало, реакция все равно переходила на вербальные зоны левого полушария.

В то же время положение о связи сознания с речью не следует понимать упрощенно. Об этом свидетельствуют, в частности, данные наблюдений над больными с временным выпадением речевых функций, например в результате мозгового инсульта. После возвращения речи больные в этом случае, как правило, помнят все события, происходившие во время утраты речи, и могут рассказать о них, что свидетельствует о сохранности у них сознания в этот период болезни. Выход из этого противоречия заключается в том, что при этом остаются не нарушенными другие функции лобных долей, связанные со способностью к абстракции и запоминанием последовательности событий. Больной, следовательно, мог кодировать события в иной, неречевой, форме и запоминать их. Поэтому правильнее связывать сознание не только с речью, но вообще с функциями префронтальной коры.

Сознание является феноменом субъективного мира человека. Именно поэтому, анализируя проблему связи сознания с речью, необходимо ответить и на вопрос о том, каким образом возникает субъективное переживание речевых функций, т.е. способность слышать как слова другого человека, так и свою собственную внутреннюю речь. Попытки объяснить механизм внутренней речи были предприняты в ряде исследований. По одной из гипотез, внутренняя речь основана на проприоцептивных ощущениях, возникающих при небольшом произвольном сокращении артикуляционных мышц во время вербального мышления. Однако эта гипотеза была отвергнута, так как при введении добровольцам больших доз курареподобных препаратов, полностью блокировавших сокращение мышц, возможность думать и использовать внутреннюю речь у них не изменялась.

Таким образом, можно предположить, что глубинные механизмы, обеспечивающие довербальные формы психики в виде процессов информационного синтеза, могут быть достаточно универсальными и обеспечивать, при известном усложнении, субъективное переживание речевых функций, выполняя тем самым важную роль в механизмах сознания.

5. Функции сознания.

Вопрос о функциональном смысле субъективных переживаний, их роли в поведении — одна из важнейших проблем науки о мозге. Представляя собой результат синтеза информации, психические феномены содержат интегрированную оценку ситуации, способствуя тем самым эффективному нахождению поведенческого ответа. Элементы обобщения содержатся в самых простых психических феноменах, таких, как ощущение. При мышлении информационный синтез включает не только соединение, но и перекомбинацию уже известных сведений, что и лежит в основе нахождения решения. Это относится как к перцептивному решению, т.е. опознанию стимула, так и к решению о действии. Эти положения соответствуют представлениям П.К. Анохина о том, что психика возникла в эволюции потому, что психические переживания содержат обобщенную оценку ситуации, благодаря чему они выступают в качестве важных факторов поведения.

Возникновение речи и связанного с ней человеческого сознания принципиально изменяют возможности человека. Кодирование мира внутренних переживаний абстрактными символами делает доступным этот мир с его мыслями и чувствами для других людей, создавая единое духовное пространство, открытое для общения и накопления знаний. Благодаря этому каждое новое поколение людей живет не так, как предыдущее, что составляет резкий контраст с жизнью животных, образ жизни которых не меняется тысячелетиями.

Более труден вопрос о роли психических феноменов как факторов, влияющих на протекание мозговых процессов или даже управляющих ими. Этот вопрос тесно связан с понятием свободы воли, т.е. свободы выбора того или иного решения и поступка, — одного из основных субъективно переживаемых феноменов.

В решении этой проблемы можно наметить два подхода. Согласно точке зрения П.В. Симонова, свобода воли представляет собой лишь иллюзию, которая, тем не менее, объективно способствует более полному и всестороннему анализу информации мозгом при принятии решений. В действительности же посту-

пок строго детерминирован внешней ситуацией, прошлым опытом индивида и наиболее важной, доминирующей в данный момент мотивацией. Лишь при некоторых особых обстоятельствах решение может определяться возникновением новых комбинаций хранящихся в памяти сведений. Такие нестандартные решения возникают в процессе творчества в особой сфере психического, которую П.В. Симонов определяет как сверхсознание.

В соответствии с другими представлениями (Стлориг, Сперри), смысл психических переживаний заключается в том, что, возникая на базе более сложной организации мозговых процессов, психические феномены приобретают и новое качество. Это новое качество проявляется в другой логике развития событий, которая подчиняется закономерностям высшего порядка (по сравнению с закономерностями физиологического уровня). Так, цепь мыслей определяется их внутренним содержанием и развивается по законам дедуктивного мышления. Можно сказать и о правилах грамматики, определяющих построение фразы, в которой род существительного управляет формой глагола и родом прилагательного. Это реализуется в отдаче соответствующих команд артикуляционным мышцам, что может рассматриваться как проявление контроля со стороны психики над событиями физиологического уровня. Особая логика психических событий свойственна, очевидно, и так называемым неосознаваемым психическим явлениям, которые, собственно, только на основании такого критерия и могут быть отнесены к категории психических, а не физиологических феноменов, так как они не сопровождаются субъективными ощущениями.

Два приведенных подхода к проблеме функционального значения психических феноменов и свободы воли основаны, главным образом, на логических построениях философского характера. Решение о том, какой из них правилен, может быть найдено только на основе точного эксперимента, однако это решение еще не найдено.

Тема 5. Психофизиология памяти.

План:

1. Временная организация памяти.
2. Состояния энграммы.
3. Гипотеза о распределенности энграммы.
4. Процедурная и декларативная память.
5. Молекулярные механизмы памяти.

1. Временная организация памяти.

Научение может быть рассмотрено как последовательность сложных процессов, вовлекаемых в приобретение, хранение и воспроизведение информации. В результате научения происходит модификация поведения, а память проявляется как сохранение этой модификации.

Энграмма — след памяти, сформированный в результате обучения. Описание энграммы может быть выполнено как минимум по трем параметрам: динамике развития процессов, приводящих к становлению следа; параметру состояния энграммы, характеризующему ее готовность к воспроизведению; по устройству

энграммы, характеризующему механизмы, которые лежат в основе ее создания. Эти три разных аспекта описания энграммы составляют основу трех направлений в изучении памяти. Первое исходит из принципа временной организации памяти и описывает динамику формирования энграммы в терминах кратковременного и долговременного хранения; второе, исключая временной компонент создания энграммы, оценивает степень ее готовности к воспроизведению; третье, анализируя нейронные и молекулярные механизмы памяти, может опираться как на принцип временной организации, так и на концепцию состояния энграммы.

Временная организация следа памяти подразумевает последовательность развития во времени качественно разных процессов, приводящих к фиксации приобретенного опыта. Основные понятия, которыми оперирует теория консолидации и другие теории, созданные в рамках концепции временной организации памяти, следующие: консолидация — процесс, приводящий к физическому закреплению энграммы, и реверберация — механизм консолидации, основанный на многократном пробегании нервных импульсов по замкнутым цепям нейронов. Длительность консолидации — интервал времени, необходимый для перехода следа памяти из кратковременного хранения, в котором он находится в виде реверберирующей импульсной активности, в долговременное, обеспечивающее длительное существование энграммы.

Основными в концепции временной организации являются понятия о кратковременной и долговременной памяти. Подразумевается, что при фиксации происходит смена одной формы существования энграммы на другую. Представления о кратковременной и долговременной форме существования следа базируются на предположении о разных нейрофизиологических, молекулярных, биохимических и морфофункциональных основах энграммы на разных стадиях ее жизни. Центральной проблемой в концепции временной организации памяти является определение продолжительности периода консолидации энграммы и количества этапов ее становления.

Основной способ исследования временной организации памяти заключается в искусственном воздействии на один из предполагаемых этапов становления энграммы, поэтому такое широкое применение получил метод экспериментальной ретроградной амнезии. Экспериментальная ретроградная амнезия вызывается самыми разными воздействиями. К.Р. Дункан и Р.В. Джерард впервые сообщили что электросудорожный шок влияет на хранение недавно приобретенного опыта. Многочисленные экспериментальные данные показывают, что электрическая стимуляция может и усиливать, и прерывать хранение следа.

1.1. Градиент ретроградной амнезии

Зависимость эффективности модуляции памяти от интервала времени между обучением и применением амнестического агента характеризует градиент ретроградной амнезии, который показывает эффективность данного воздействия по отношению к сохранению энграммы. Интервал времени, в течение которого след памяти уязвим для действия амнестических агентов, меняется в зависимости от условий эксперимента и вида используемого воздействия (при одном и том же виде обучения). Нарушение памяти зависит от места приложения стимула, его интенсивности и интервала времени, прошедшего после обучения.

Эффективность определенного амнестического воздействия изменяется обратно интервалу времени, прошедшего от момента применения данного агента, и прямо пропорционально его силе. Каждый параметр амнестического воздействия и каждый вид амнестических агентов демонстрирует наличие «своего» градиента ретроградной амнезии. Именно поэтому амнестический градиент демонстрирует только уязвимость определенной фазы существования энграммы для характеристик влияющего на память воздействия. Результаты опытов показывают множество амнестических градиентов для одной и той же энграммы.

1.2. Стадии фиксации памяти

Гипотеза о двух последовательно развивающихся следах: формирование энграммы осуществляется в два этапа: первый характеризуется неустойчивой формой следа и существует в течение непродолжительного периода (этап кратковременной памяти). Именно на этом этапе след уязвим для действия модулирующих память влияний. Второй этап — переход следа в устойчивое состояние, которое не изменяется в течение продолжительного периода (этап долговременной памяти). Фиксация энграммы осуществляется при помощи процесса консолидации, который начинает развиваться во время пребывания следа в фазе кратковременного хранения. Последовательная смена состояний следа является необходимым условием для фиксации энграммы. В завершеном виде данная гипотеза была сформулирована Д.О. Хеббом и Р.В. Джерардом. На основе экспериментальных фактов и клинических наблюдений были сформулированы основные положения теории консолидации энграммы.

1. Фиксацию следа памяти обеспечивает процесс консолидации.
2. След памяти тем устойчивее, чем больший интервал времени проходит от момента завершения обучения до момента предъявления амнестического агента.
3. След памяти можно разрушить, если он еще не консолидировался или консолидировался частично.
4. Прерывание процесса консолидации приводит к физическому уничтожению энграммы.
5. Разрушенный след памяти не восстанавливается, так как действие амнестических агентов необратимо.

Гипотеза одного следа и двух процессов. Эта гипотеза была предложена Дж. Л. Мак-Го и П.Е. Гоулдом. В основе ее лежит предположение о том, что при обучении развиваются два процесса — один из них специфический, инициируемый приобретенным опытом, а другой неспецифический. След памяти нестабилен до тех пор, пока неспецифическая физиологическая активность не закрепит состояние мозга, которое способствует научению и хранению следа. Неспецифические явления, сопровождающие научение и формирование следа, включают изменения уровня бодрствования и уровня определенных гормонов. Особенностью этой модели является отсутствие независимой кратковременной памяти; то, что обычно называют кратковременной памятью, является особым случаем существования следа, когда действие неспецифического компонента научения ослаблено или заблокировано. Так как проявление энграммы связано с деятельностью многих структур мозга, «чистый след» может оказаться за порогом воспроиз-

ведения. Это единственная гипотеза, в которой процесс образования энграммы и ее воспроизведения ставится в зависимость от общего состояния ЦНС. В качестве энграммы в данной гипотезе выступает совокупность явлений, прямо и косвенно участвующих в процессе слеодообразования, а само слеодообразование рассматривается как специфический процесс. Остальные процессы, выполняющие регуляторную функцию, рассматриваются как неспецифические.

Гипотеза о трех последовательных этапах фиксации энграммы. Идентификация стадий формирования памяти при действии различных фармакологических средств и ингибиторов синтеза белков привела к предположению о существовании не двух, а трех последовательных этапов в закреплении энграммы. В основе такого «трехкомпонентного» подхода лежат результаты опытов, в которых изучалось действие ингибиторов синтеза белков через разное время после обучения, и предположение о том, что каждая стадия фиксации имеет особое метаболическое обеспечение. Так, например, обнаружено, что интрацеребральное введение хлористого лития или хлористого калия вызывает развитие ретроградной амнезии уже через 5 мин после обучения. Авторы гипотезы сделали вывод о существовании трех стадий развития энграммы.

1.3. Кратковременная и долговременная память

Понятие о кратковременной и долговременной памяти является общим для всех теорий, опирающихся на концепцию временной организации. Именно поэтому особенно важно найти критерий для определения принадлежности энграммы к той или иной стадии ее развития. Естественно, что в рамках временного подхода критериями являются «времена жизни» энграммы в определенной форме хранения. Тем не менее, отсутствуют объективные критерии для определения принадлежности следа к кратковременной или долговременной памяти — по мнению одних исследователей, в кратковременной памяти след удерживается от нескольких секунд до нескольких часов, а в долговременной — от нескольких часов до нескольких дней, после чего переходит в постоянное хранение. Согласно другим представлениям, в кратковременной памяти след находится несколько секунд, а в долговременной — от нескольких секунд до нескольких лет.

Основные характеристики кратковременной памяти следующие:

1. Кратковременная память необходима для перехода следа в долговременную память.
2. Содержимое кратковременной памяти быстро угасает (оно может быть разрушено различными амнестическими воздействиями).
3. Объем кратковременной памяти ограничен, в отличие от долговременной памяти, которая практически постоянна, а объем ее неисчерпаем

2. Состояния энграммы.

В опытах были получены факты, которые невозможно объяснить, оставаясь в кругу представлений временной организации памяти — действие амнестических агентов не приводит к физическому уничтожению следов памяти, о чем свидетельствует обнаружение спонтанных восстановлений энграммы. Кроме того, продемонстрировано развитие ретроградной амнезии для «старых», заведомо прошедших период консолидации энграмм.

Факты о спонтанном восстановлении памяти после действия амнестического электрошока были известны еще в 50-е гг. Сообщалось о восстановлении навыка после применения электрошока при обучении животных пробегать Г-лабиринт. Восстановление памяти было обнаружено и после применения множественных электрошоков. Результаты, полученные многими исследователями, показывают, что динамика восстановления памяти может быть чрезвычайно сложной. Например, при тестированиях состояния памяти через 24, 48 и 72 ч, через 1, 2, 4 и 6 недель восстановление энграммы обнаружено через 48 ч, 1 и 4 недели, а через 24 и 72 ч и 2 и 6 недель показана ретроградная амнезия (каждая группа животных подвергалась тестированию только один раз).

Многие исследователи сообщили о восстанавливающем действии вторично предъявленной комбинации «наказание (стимул, который применяется при обучении) — электрошок». Обнаружено, что если на следующий день после предъявления амнестического агента животному снова повторить эту комбинацию, то произойдет восстановление навыка. Восстанавливающий эффект комбинации «наказание — электрошок» сохраняется даже через 2 недели после развития ретроградной амнезии. М. Нечман и Р.О. Мейнике показали, что если в качестве амнестического агента использовать двуокись азота, то ее повторное применение в сочетании с отрицательным подкреплением также окажется эффективным для восстановления памяти.

В работе Р. Дж. Коппенаала и др. был впервые применен метод «напоминания». Он заключается в том, что перед тестированием сохранения навыка животным предъявляли электрическое раздражение, сила которого значительно меньше силы «наказания», которое применяли при обучении, и не обладает дополнительным обучающим эффектом. Восстанавливающее действие «напоминания» не зависит от интервала времени между тестированием и предъявлением «напоминания». «Напоминание» обладает специфическим действием в отношении повторной активации энграммы, сформированной в предыдущем обучении, а затем депрессированной электрошоком. Обстановка, в которой животное находится после эксперимента, может выполнять роль «напоминания». Обнаружено также, что «наказание» и «напоминание» могут иметь разную физическую природу. Электрошок переводит энграмму в латентное состояние. «Напоминание» может выполнять функцию стимула, активирующего энграмму.

Если перед обучением животное поместить в экспериментальную камеру и дать возможность свободно передвигаться по ней, то после применения амнестического агента ретроградная амнезия не возникает. Существует оптимальное время пребывания животных в экспериментальной камере до обучения. Это влияние на устойчивость следа памяти получило название эффекта «ознакомления». Применение «ознакомления» в экспериментах по изучению стабильности следа памяти оказалось эффективным способом восстановления энграммы после применения амнестического воздействия и предоставило новые факты, которые невозможно объяснить с позиций концепции временной организации памяти.

В экспериментах показана эффективность «ознакомления» для задач, мотивированных страхом и голодом. Применение этого метода привело к сокращению времени от момента завершения обучения до применения амнестического

электрошока, вызывающего ретроградную амнезию. Оно уменьшилось до 200 мс. Но и при столь малом интервале времени предварительное «ознакомление» животных с экспериментальной камерой приводило к предотвращению нарушения памяти.

Результаты применения специальных методов восстановления памяти, депрессированной применением амнестических агентов, показывают, что ни один из известных в настоящее время агентов не может полностью разрушить однажды сформированный след памяти, а причина ретроградной амнезии заключается в нарушении воспроизведения энграммы.

Обнаружено, что после перехода памяти в долговременное хранение можно вызвать ретроградную амнезию. Развитие ретроградной амнезии повторно активированной энграммы показано во многих работах, выполненных на животных и на людях. Следы «старой» памяти, реактивированной экспозицией установки, в которой проводилось обучение, также чувствительны к действию амнестического агента. Новая энграмма депрессируется только действием сильного амнестического агента. Уязвимость следа памяти определяется его состоянием.

Основные положения концепции активной памяти заключаются в следующем. Память выступает как единое свойство, т.е. не существует деления на кратковременную и долговременную. Временной градиент ухудшения памяти показывает влияние на воспроизведение энграммы. При обучении фиксация памяти происходит во время обучения. Динамика научения отражает и динамику фиксации памяти. Память существует в активной форме, готовой к реализации в данный момент времени, и в пассивной — не готовой к непосредственному воспроизведению. Воспроизведение энграммы, извлеченной из активной памяти, может блокироваться применением амнестического агента. В этом заключается причина ретроградной амнезии. Ретроградная амнезия возникает только для энграмм, находящихся в активном состоянии в момент применения амнестического агента. Активная память — совокупность активных энграмм. О состоянии энграммы можно судить только по результатам воспроизведения. Активная энграмма существует на уровне электрической активности нейронов. Электрошок изменяет электрическую активность нервных клеток, и воспроизведение энграммы по этой причине становится невозможным. В опытах на отдельных нейронах показано, что электрошок приводит к нарушениям процессов электрогенеза и потере химической чувствительности, что вызывает нарушение функции коммуникации между нейронами. Электрошок не только дезорганизует паттернизированную электрическую активность — он нарушает функциональную целостность электровозбудимой мембраны. Изменения активности нейронов носят временный характер. После восстановления нормальной электрической активности нейронов происходит и восстановление памяти. Для воспроизведения энграммы нужна нормальная электрическая активность. После применения амнестических агентов след памяти не воспроизводится, т. к. нарушены средства его выражения — электрические процессы нейронов, участвующих в воспроизведении энграммы.

Организация активной памяти. Вся память рассматривается как постоянная и долговременная. Некоторая часть долговременной памяти становится активной в требуемой ситуации момент времени. Другая ее часть находится в латентном

или неактивном состоянии и потому является недоступной для реализации. В зависимости от условий формирования энграммы новые следы памяти могут поступать в хранение в активном или неактивном состоянии (см. ранее). Активная энграмма — след памяти, находящийся в состоянии, готовом для реализации в поведении и существующий на уровне электрической активности определенных нервных элементов. Часть энграмм в требуемые ситуацией моменты времени реактивируется и переходит в активное состояние, доступное для актуализации. Реактивация может происходить как спонтанно, так и под влиянием различных внутренних и внешних факторов. О состоянии энграммы можно судить только по результатам тестирования.

Долговременная память организована в систему, в которой вновь приобретенный опыт занимает определенное место. Память усиливается и дополняется в течение всей жизни. Если новая энграмма вошла в систему памяти, то для ее актуализации достаточно не только ее непосредственной активации, но и активации через «подсказку». Память проявляется в возможности модифицировать поведение в зависимости от прошлого и настоящего опыта. Всякий раз повторно активированная энграмма отличается от нее самой, воспроизведенной на другом отрезке времени в прошлом.

Концепция состояний памяти свободна от условного деления на кратковременную и долговременную и потому может объяснять феномены, которые остаются непонятными с точки зрения временного подхода к организации памяти. То, что принято называть кратковременной памятью, является активной частью памяти, в которой в определенных ситуациях доминирует вновь приобретенный опыт. Именно поэтому законы, сформулированные исследователями для кратковременной памяти, остаются справедливыми, так как они характеризуют новую часть активной памяти.

3. Гипотеза о распределенности энграммы.

Опыты с локальными раздражениями мозга показали, что развитие ретроградной амнезии при стимуляции определенной структуры зависит от интервала времени, прошедшего от момента завершения обучения до применения амнестического агента. Разные участки мозга эффективны для нарушения памяти через разное время. Обнаружено перемещение таких критических точек по структурам мозга и по ядрам одной структуры. Возникает предположение о том, что след памяти через разное время реализуется разными нейронами. «Плавание» энграммы по структурам мозга отражает принцип организации памяти.

3.1. Распределенность энграммы в опытах с локальными раздражениями мозга Исследования, выполненные с использованием электрошоков, которые вызывают развитие электрической судорожной активности, показывают сложную динамику перемещений активной энграммы по структурам мозга. Для понимания механизмов формирования следа памяти большое значение имеет локальное электрическое раздражение определенных структур, которое позволяет получить модуляцию памяти при низких интенсивностях электрического раздражения. Регистрация электрической активности показывает, что действие таких токов затрагивает только активность нейронов, расположенных в непосредственной

близости от стимулирующих электродов. Такой метод наиболее перспективен для получения знаний о нейроанатомической локализации энграммы.

Эффективность электрического раздражения одной и той же структуры мозга изменяется в зависимости от интервала времени, прошедшего после обучения. В то же время через разное время после обучения критичной для нарушения памяти становится стимуляция разных структур мозга. Было выдвинуто предположение о существовании специальных нейронных систем, обеспечивающих кратковременную и долговременную память. Для идентификации таких нейронных систем были использованы локальные раздражения разных структур головного мозга: ретикулярной формации среднего мозга, гиппокампа и миндалина. Стимуляция токами малой силы гиппокампа, миндалина, срединного центра у кошек или хвостатого ядра у крыс прерывает долговременную память для задач пассивного избегания (имеются в виду энграммы, сформированные за несколько часов до электрической стимуляции). Раздражение ретикулярной формации приводит к нарушению кратковременной памяти, хвостатого ядра — кратковременной и долговременной, миндалина и гиппокамп — долговременной. Предполагается, что кратковременная и долговременная память развиваются параллельно и обеспечиваются разными нейронными системами.

В опытах с экстирпациями различных участков мозга было показано участие разных областей в кратковременной памяти: хвостатое ядро и другие базальные ядра, гиппокамп, септум, ядра таламуса, височная кора, ретикулярная формация среднего мозга. Использование методов электростимуляции подтвердило эти данные и позволило обнаружить ряд новых фактов, которые принципиально не могли быть получены путем разрушений или охлаждения мозговых образований. Функциональное значение одной и той же структуры мозга изменяется в различные моменты времени. Эти изменения говорят о существовании временного паттерна взаимодействий между отдельными структурами мозга, о подвижности самого мнестического процесса и о критической необходимости участия определенной структуры в различные моменты реализации энграммы в зависимости от интервала времени после обучения.

Удаляя определенные участки мозга, исследователи пытались понять, насколько они необходимы для процессов обучения и памяти. Оказалось, что даже при экстирпации значительных участков мозга обучение происходило, а память нарушалась относительно мало. Именно поэтому К.С. Лешли пришел к выводу о том, что «памяти нигде нет, но в то же время она всюду». Экстирпации, выполняемые в лабораторных условиях на животных и в клинике во время нейрохирургических операций на мозге человека, предоставили много фактов, говорящих о том, что удаление определенных областей мозга специфически влияет как на состояние «старых» энграмм, так и на способности к приобретению «новых».

3.2. Распределенность энграммы по множеству элементов мозга

Представление о том, что след памяти не имеет определенной локализации, а считывается с нейронов разных структур мозга в зависимости от обстоятельств, подтверждено экспериментами. Факты, полученные в опытах, указывают на принцип распределенности энграммы как основу организации памяти. Анализ экспериментальных данных дает возможность говорить не об единственном пункте

локализации памяти, а об определенном множестве таких мест, размещенных по различным структурам мозга. Полученные факты демонстрируют изменчивость их пространственного расположения. При выполнении животными отсроченной задачи происходит перемещение функционально активных пунктов (локусов) мозга, содержащих критичные для реализации энграммы нервные клетки. А. Дж. Флекснер предполагал, что энграмма распространяется по структурам мозга, когда след памяти «старееет». Конфигурация ансамбля активно действующих локусов не остается застывшей, а изменяет пространственную структуру в зависимости от потребностей регуляции целостного поведения в данный отрезок времени. Это дает основание для принятия принципа динамичности в организации морфофункциональной системы обеспечения процессов кратковременной памяти.

Принцип динамичности предполагает нестабильность самой системы во времени. Нестабильность определяется текущими изменениями функциональной значимости образующих систему мозговых структур в ходе реализации энграммы. Топография системы, обеспечивающей воспроизведение, меняется от момента к моменту. Мы предполагаем, что эти изменения связаны с достижением максимума активности энграммами иных элементов, расположенных в других структурах. Постоянная смена активностей следа памяти на разных элементах системы является причиной постоянного «блуждания» активных мнестических центров.

Нейрофизиологические исследования распределенности энграммы. В опытах на изолированных нейронах виноградной улитки обнаружены клетки, у которых формирование следа памяти происходит во время ассоциативного обучения, так что после определенного числа сочетаний условного и безусловного стимула формируется энграмма, достигающая уровня актуализации по электрофизиологическим показателям. Количество таких нейронов относительно невелико — менее 15% от общего количества зарегистрированных в ситуации ассоциативного обучения (687 нейронов). Более 80% клеток продемонстрировали феномен отсроченного обучения — он заключался в том, что во время предъявления ассоциированных стимулов ответ на «условный» стимул или не изменялся, или же ухудшался при любой частоте предъявления пары. Основная особенность заключалась в том, что увеличение ответа на «условный» стимул после обучения развивалось постепенно. Достижение максимальной величины ответа, которая зависит от количества предъявленных сочетаний и от количества проведенных циклов обучения, у разных клеток происходит через неодинаковое время. После выполнения первой серии, состоявшей из предъявления 15—20 пар ассоциированных стимулов, время достижения максимальной величины ответа на условный стимул составляло от 5 до 40 мин. Опыты на идентифицированных нейронах показали, что независимо от вида ассоциируемых стимулов и от особенностей предъявления сочетаний данный конкретный нейрон всегда обучается по одному и тому же способу — или во время обучения, или отсроченно. Это качество является его индивидуальной характеристикой в отношении данного вида обучения. В основе этого феномена лежат особенности внутриклеточных процессов, опосредующих ассоциативное обучение, и эти процессы различны по скорости своего развития.

Время сохранения следа памяти в состоянии наивысшей активности на изолированных нейронах не слишком велико — так, после выполнения первой серии обучения у клеток, обучающихся во время предъявления ассоциированных стимулов, оно не превышает 20 мин, а у отсроченно обучающихся нейронов — 40 мин. Время достижения максимума ответа после выполнения второй и последующих серии обучения изменяется. У нейронов первой группы все события развиваются традиционно — при выполнении каждой следующей серии требуется все меньшее количество ассоциированных стимулов, а время сохранения следа на максимальном уровне актуализации увеличивается (после выполнения 2—4 серий оно может достигать 90 мин). У нейронов же второй группы выполнение каждой следующей серии значительно продлевает время «жизни» следа — после второй серии оно может увеличиться в 2 раза — и, как ни удивительно, увеличивает время достижения максимальной активности следа памяти. Например, если след после первой серии обучения достигал наиболее высокого уровня актуализации через 10 мин, то после второй или третьей серии — только через 30—40 мин. Кажется вероятным, что такие характеристики пластичности нейронов могут лежать в основе распределенности энграммы по популяции клеток, опосредующих конкретную форму поведения. Воспроизведение следа памяти через разное время после обучения происходит с различных нейронов, отличающихся временными характеристиками достижения максимальной активности, инициированной обучением.

Факты, полученные в опытах на изолированных нейронах, совпадают по существу с данными экспериментов, проведенных на полу-интактном препарате улитки. В частности, для командного идентифицированного нейрона ЛПаЗ в этих опытах получили весьма похожие временные параметры актуализации активной энграммы — около 90 мин после выполнения трех серий предъявлений ассоциированных стимулов. Так как на поведенческом уровне этот условный ответ обнаруживается непосредственно после обучения, то, следовательно, он осуществляется ансамблем нервных клеток, в котором не участвует командный нейрон ЛПаЗ (его энграмма актуализируется отсроченно). Это наблюдение заставляет предполагать, что в зависимости от времени, прошедшего после обучения, реализацию следа памяти осуществляют разные по своему составу нейронные ансамбли. Изменение элементов системы обеспечивает функциональную неоднородность энграммы, воспроизводимой через разное время после обучения.

4. Процедурная и декларативная память.

В последнее время стало приобретать все большее значение представление о множественности систем памяти. Это представление сформировалось на основе данных, полученных при исследовании больных с различными поражениями мозга, а также в опытах на здоровых испытуемых, выполненных с использованием регистрации вызванных потенциалов, и в опытах на животных с различными повреждениями мозговых структур.

Эти системы памяти имеют разные оперативные характеристики, участвуют в приобретении знаний разного рода и осуществляются разными мозговыми структурами. Исследователи предположили, что переработка по крайней мере двух видов информации ведется в мозгу раздельно и каждый из этих видов хранится также отдельно. Данные, полученные как на амнезированных пациентах,

так и на людях с обычной памятью и на животных, позволили разделить системы памяти на две большие группы: процедурную и декларативную память.

Процедурная память — это знание того, как нужно действовать. Процедурная память, вероятно, развивается в ходе эволюции раньше, чем декларативная. Привыкание и классическое обусловливание — это примеры приобретения процедурной памяти. Процедурная память основана на биохимических и биофизических изменениях, происходящих только в тех нервных сетях, которые непосредственно участвуют в усвоенных действиях.

Декларативная память обеспечивает ясный и доступный отчет о прошлом индивидуальном опыте. В отличие от имплицитной процедурной памяти, она является эксплицитной, сознательной. Память на события и факты включает запоминание слов, лиц и т.д. Содержание декларативной памяти может быть декларировано. Она зависит от интеграции в мозговых структурах и связей с медиальной височной корой и диэнцефалоном, повреждение которых становится причиной ее нарушения. Организация декларативной памяти требует переработки информации в височных долях мозга и таламусе. Структурой, важной для декларативной памяти, является гиппокамп (включая собственно гиппокамп и зубчатую извилину, субикулярный комплекс и энторинальную кору) вместе с парагиппокампальной корой. Внутри диэнцефалона важные для декларативной памяти структуры и связи включают медиодорзальные ядра таламуса, передние ядра, маммилло-таламический тракт и внутреннюю медуллярную пластинку.

В то время как декларативная память относится к биологически значимым категориям памяти, зависящим от специфических мозговых систем, недеklarативная память охватывает несколько видов памяти и зависит от множества структур мозга.

5. Молекулярные механизмы памяти.

В нейронауках исследование механизмов научения и памяти ведется преимущественно в контексте пластичности. Именно поэтому многие исследования имели своей целью идентификацию пластических изменений активности и морфологии мозга во время обучения и запоминания. Так как пластичность стала доступной для исследований на клеточном и молекулярном уровнях, в настоящее время идентифицировано множество механизмов нейронной пластичности, которые, как предполагается, вносят свой вклад в разные формы обучения.

Обычно в качестве основного изменения при формировании памяти рассматривают модификацию синаптических связей. Эта идея была разработана до теории клеточных ансамблей Д.О. Хеббом. Интересы современных исследователей направлены не только на синапсы, но и на внутриклеточные процессы. Эксперименты, в которых изучаются механизмы долговременной пластичности, показывают, что по нейрофизиологическим показателям «старые» и «новые» следы памяти неразличимы, а качественно электрическая активность нейронов одинакова. Выдвигается предположение, согласно которому в основе длительно сохраняющихся следов памяти лежат долговременные изменения хемореактивных свойств мембраны нейронов. Это предположение поддерживается результатами экспериментов, в которых осуществляется прямой контроль за состоянием хемочувствительной мембраны на разных этапах ее формирования и последующего

сохранения во времени. Полученные факты позволяют рассматривать длительно сохраняющиеся изменения хемочувствительных мембран нейронов в качестве одного из реальных механизмов, лежащих в основе сохранения энграмм.

По этой причине в современных исследованиях одно из наиболее разрабатываемых направлений — это изучение структуры и функции синаптических мембран и их роли в передаче, фиксировании и хранении информации. Мембрана может рассматриваться как двойной посредник в передаче информации: состояние мембраны определяет чувствительность к стимулу, а перестройка мембраны после получения сигнала определяет силу, специфичность и адекватность ответа. Исключительная роль мембран в передаче и хранении информации связана с кооперативными структурными переходами в них. Эти переходы могут индуцироваться изменениями в липидах и белках. Не только кратковременная, но и долговременная память связана с изменением структуры липидного бислоя синаптических мембран. И кратковременная, и долговременная память зависят от перехода липидов в одно и то же новое жидкокристаллическое состояние.

Современный уровень понимания природы синаптической пластичности и эндонейрональных процессов позволяет успешно изучать целенаправленное воздействие на метаболические процессы нервных клеток, обеспечивающие привыкание, ассоциативное обучение, долговременную потенциацию, длительно сохраняющееся изменение синаптической эффективности и другие разнообразные формы пластичности нервных клеток. Наиболее интересные результаты получают в опытах по изучению пластичности и ее изменений под влиянием высокоспециализированных веществ при регистрации электрической активности нейронов. Идентификация тонких внутриклеточных биохимических механизмов научения позволила понять особую роль ионов кальция. По предположению кальций осуществляет взаимосвязь между метаболизмом нейрона и его мембраной, являясь метаболически зависимым компонентом клеточной проводимости; он принимает непосредственное участие в формировании пластических реакций нейронов.

Тема 6. Психофизиология эмоций.

План:

1. Эмоция как отражение актуальной потребности и вероятности ее удовлетворения.
2. Структуры мозга, реализующие основные функции эмоций.
3. Индивидуальные особенности взаимодействия структур мозга, реализующих функции эмоций как основы темпераментов.
4. Влияние эмоций на деятельность и объективные методы контроля эмоционального состояния человека.

1. Эмоция как отражение актуальной потребности и вероятности ее удовлетворения.

Уильям Джеймс — автор одной из первых физиологических теорий эмоций — дал своей статье, опубликованной более 100 лет тому назад, весьма выразительное название: «Что такое эмоция?». По мнению Б. Райма, современное со-

стояние изучения эмоций представляет «разрозненные знания, непригодные для решения конкретных проблем». К выводу о кризисном состоянии исследования эмоций склоняется и И.А. Васильев.

В 1964 г. результаты психофизиологических экспериментов и анализ имевшихся к тому времени литературных данных привели к заключению о том, что эмоции высших животных и человека определяются какой-либо актуальной потребностью и оценкой вероятности (возможности) ее удовлетворения на основе филогенетического опыта. Эту оценку субъект производит произвольно и зачастую неосознанно сопоставляет информацию о средствах и времени, предположительно необходимых для удовлетворения потребности, с информацией, которой он располагает в данный момент. Низкая вероятность достижения цели ведет к отрицательным эмоциям, активно минимизируемым субъектом. Увеличение вероятности того, что потребность будет удовлетворена, порождает положительные эмоции удовольствия, радости и торжества, которые субъект стремится максимизировать. Придавая решающее значение оценке вероятности удовлетворения потребности в генезе эмоций, П.В. Симонов назвал свою концепцию «потребностно-информационной теорией эмоций».

В наиболее общей форме правило возникновения эмоций может быть представлено в виде следующей структурной формулы: $\mathcal{E} - [- \Pi \{ I_n - I_c \}]$, где \mathcal{E} — эмоция, ее сила, качество и знак; Π — сила и качество актуальной потребности; $(I_n - I_c)$ — оценка вероятности (возможности) удовлетворения потребности на основе филогенетического и ранее приобретенного индивидуального опыта, где I_n — информация о средствах и времени, прогностически необходимых для удовлетворения потребности; I_c — информация о средствах и времени, которыми субъект располагает в данный момент.

В 1984 г. Д. Прайс и Дж. Баррелл воспроизвели опыты П.В. Симонова в психологическом варианте. Соответствие информационной теории эмоций реально наблюдаемым и экспериментально полученным фактам было многократно продемонстрировано в авиакосмической (Лебедев, Береговой, Пономаренко), управленческой (Котик, Емельянов) и педагогической (Конев) практики.

2. Структуры мозга, реализующие основные функции эмоций.

Потребности, мотивации и эмоции имеют различный морфологический субстрат. В зонах самораздражения латеральной преоптической области и латерального гипоталамуса зарегистрирована активность нейронов, специфически изменяющих свою активность при мотивационных и эмоционально позитивных состояниях, вызываемых электрическими и натуральными стимулами, изменением уровня пищевой и водной мотивации. Нейроны первого типа (мотивационные) обнаружили максимум активации при силе тока, вызывающей мотивационное поведение, и тормозили свою активность при снижении уровня естественной мотивации. Нейроны второго типа (подкрепляющие) достигали максимума активации при стимуляции силой тока, вызывающей самораздражение, и активировались при насыщении. Мотивационные и эмоционально позитивные состояния находятся между собой в конкурентных отношениях и вызывают противофазные перестройки нейронов первого и второго типов.

Как показали эксперименты Н.Г. Михайловой и М.И. Зайченко в лаборатории П.В. Симонова, нейроны этих двух типов по-разному участвуют в реализации классических и инструментальных оборонительных условных рефлексов у крыс, когда условный сигнал (свет) сочетается с эмоционально негативным внутримозговым раздражением дорзолатеральной покрышки. Осуществление классического условного рефлекса и реакции избавления сопровождается усилением активности мотивационных нейронов и подавлением импульсации подкрепляющих. В случае классических рефлексов и реакций избавления подкреплением служит эмоционально негативное состояние страха. При успешном осуществлении реакции избегания в процесс вовлекается механизм положительных эмоций.

Влияние эмоций на поведение определяется отношением животного к своему эмоциональному состоянию, причем подчинено принципу максимизации положительных эмоций и минимизации отрицательных. Этот принцип реализуется влиянием мотивационно-эмоциональных структур гипоталамуса на информационные (когнитивные) и организующие движение отделы новой коры.

Как показали исследования Р.А. Павлыгиной и Ю.В. Любимовой, мотивационные влияния гипоталамуса на новую кору носят асимметричный характер. Эта асимметрия проявляется после односуточной пищевой депривации кроликов не только в преимущественной активации левого полушария, но и в усилении взаимосвязи электрических процессов левого полушария. Преобладающая активность левого полушария при возникновении голода у человека зарегистрирована в альфа- и дельта-диапазонах его электроэнцефалограммы.

Кора левого полушария более активна у голодных кроликов, а кора правого полушария — у сытых. Наиболее выраженные различия наблюдались в активности нейронов фронтальных областей, наименее выраженные — в сенсомоторных нейронах. В ходе этих исследований была впервые установлена функциональная асимметрия самого «пищевого» гипоталамуса. При стимуляции левого гипоталамуса пороги пищевых реакций были меньше, а сами реакции более стабильны, чем при стимуляции правого гипоталамуса, причем «пищевая» асимметрия латерального гипоталамуса не коррелировала с моторной и сенсорной асимметрией у этих животных.

Гипоталамус является ключевой структурой для реализации наиболее древней подкрепляющей функции эмоций, для решения универсальной поведенческой задачи максимизации-минимизации возникшего эмоционального состояния: приближения или избегания.

В отличие от гипоталамуса, сохранность второго «мотивационного» мозгового образования — миндалина — необязательна для формирования сравнительно простых форм временных связей. По данным М.Л. Пигаревой, двухсторонняя амигдалэктомия не препятствует выработке пищевых и оборонительных условных рефлексов. При этом миндалина «безразлична» к вероятности подкрепления, к его информационному компоненту.

Сохранность миндалина наиболее существенна в том случае, когда возникает конкуренция между сосуществующими мотивациями и становится необходимым выбор доминирующей потребности, подлежащей удовлетворению в данный момент. Иными словами, миндалина играет решающую роль в осуществле-

нии переключающей поведение функции эмоций, т.е. в выборе мотивации, которая соответствует не только той или иной потребности, но и внешним условиям ее удовлетворения в данной ситуации и в данный момент.

Миндалина реализует свою переключающую функцию через хвостатое ядро. Миндалина вовлекается в процесс организации поведения на сравнительно поздних его этапах, когда актуализированные потребности уже сопоставлены с перспективой их удовлетворения и трансформированы в соответствующие эмоции. Поскольку неophobia представляет конкуренцию между пищевой и ориентировочно-оборонительной мотивацией и определяется потоками информации из миндалины и гиппокампа в прилежащее ядро, становится понятно, почему разрушение миндалины ослабляет страх перед незнакомой пищей.

Что касается прогнозирования вероятности удовлетворения потребности (вероятности подкрепления), оно реализуется «информационными» структурами мозга — гиппокампом и фронтальными отделами новой коры.

Наиболее ярким дефектом гиппокампа млекопитающих животных оказалась их чувствительность к ситуациям с низкой вероятностью подкрепления условных сигналов. Способность гиппокампа реагировать на сигналы маловероятных событий позволяет рассматривать его как ключевую структуру для реализации компенсаторной (замещающей недостаток информации) функции эмоций. Эта функция проявляется не только в гипермобилизации вегетативных сдвигов как правило, превышающих реальные нужды организма. Возникновение эмоционального напряжения сопровождается переходом к иным, чем в спокойном состоянии, формам поведения, механизмам оценки внешних сигналов и реагирования на них в соответствии с принципом доминанты А.А. Ухтомского. Эмоционально возбужденный мозг реагирует на широкий круг предположительно значимых сигналов, истинное значение которых выясняется лишь по мере стабилизации условного рефлекса.

Если процесс упрочения условного рефлекса сопровождается уменьшением эмоционального напряжения и одновременно переходом от доминантного (генерализованного) реагирования к строго избирательным реакциям на условный сигнал, то возникновение эмоций ведет к вторичной генерализации. Нарастание эмоционального напряжения, с одной стороны, расширяет диапазон извлекаемых из памяти энграмм, а с другой — снижает критерии «принятия решения» при сопоставлении этих энграмм с наличными стимулами. Чем сильнее тревога, тем чаще субъект отвечает на нейтральный стимул как на аверсивный.

В отличие от гиппокампа, вторая «информационная» структура мозга — фронтальная новая кора — ориентирует поведение на сигналы высоковероятных событий. Выработка условного рефлекса происходит тем медленнее, чем ниже вероятность подкрепления. После разрушения передних отделов новой коры процесс формирования условного рефлекса при низкой вероятности подкрепления заметно ускоряется.

Отметим, что у собак нарушение вероятностного прогнозирования наблюдается после удаления дорсолатеральных, а не медиобазальных областей префронтальной коры. Такому разделению функций соответствуют анатомические связи этих двух отделов фронтальной коры: дорсального — с гиппокампом, а вен-

трального — с миндалиной. Префронтальная кора обезьян получает зрительную информацию из нижневисочной коры, слуховую — из верхней, а соматосенсорную — из задней теменной. Информация, связанная с мотивацией и памятью, поступает из гипоталамуса, миндалины и гиппокампа. Префронтальная кора имеет две функции: извлечение из памяти необходимой информации и организация целенаправленного поведения путем взаимодействия с премоторной корой и базальными ганглиями. Блокада переднего стриатума и переднего бледного шара нарушает приобретение нового навыка у обезьян при сохранении ранее выработанного. Блокада заднего стриатума нарушает выполнение выработанного навыка, не препятствуя приобретению нового.

Интенсивность эмоционального напряжения безотносительно к его знаку связывают с активностью теменновисочных отделов правого полушария. Именно от нее зависит выход эмоционального напряжения на вегетативные функции, проявляясь сдвигами кожногальванического рефлекса, частоты сердечных сокращений, кровяного давления, секреции кортизона и т.п. Важная роль височной коры правого полушария в осуществлении эмоциональных реакций обнаружена и у животных. Знака эмоций (положительного или отрицательного) по мнению Дейвидсон и Геллер, зависит от соотношения активности левой фронтальной коры (ЛФК) и правой фронтальной коры (ПФК). Это правило В.Геллер представила в виде двух неравенств: ЛФК > ПФК — положительные эмоции; ПФК > ЛФК — отрицательные эмоции. При подаче субъекту неосознаваемых (невербализуемых) стимулов правое полушарие более чувствительно к эмоционально отрицательным, а левое — к эмоционально положительным.

Согласно потребностно-информационной теории эмоций положительная эмоция возникает, когда имеющаяся информация превышает прогностически необходимую, а отрицательная — когда необходимая больше имеющейся. Если сопоставить эти неравенства с неравенствами В. Геллер, то можно сделать вывод о преимущественной связи **ПФК** с прагматической информацией, необходимой для удовлетворения потребности, т.е. приобретенной ранее и хранящейся в памяти, а **ЛФК** — с информацией, имеющейся в данный момент, которая поступила недавно. Это предположение имеет ряд экспериментальных доказательств.

Судя по электрической активности мозга, на первом этапе выработки классического условного рефлекса у собак преобладает левое полушарие, а по мере его закрепления — правое. Аналогичные данные получены и у человека с помощью позитронно-эмиссионной томографии. Вся совокупность полученных в настоящее время данных позволяет утверждать, что «закон Геодакяна» о формировании в процессе эволюции новых функций первоначально в левом полушарии с последующим их перемещением в правое справедлив не только для филогенеза, но и для процесса индивидуального обучения. Именно учет специфики информационных (когнитивных) функций, осуществляемых левым и правым фронтальным неокортексом, позволяет ответить на вопрос о латерализации положительных и отрицательных эмоций и о той роли, которую эти мозговые структуры играют в генезе эмоциональных состояний.

Исключительно велика коммуникативная функция эмоций — порождение и восприятие выражения эмоций в мимике, голосе, физических характеристиках ре-

чи. Оценка эмоционального состояния партнера по его мимике имеет собственный мозговой механизм, отличный от механизма идентификации партнера. Так двухстороннее повреждение височной коры нарушает узнавание знакомого лица, а одностороннее повреждение правой височной области достаточно для нарушения распознавания эмоциональной экспрессии. Двухстороннее повреждение миндалин, препятствует распознаванию мимики страха, не влияя на идентификацию знакомых и незнакомых лиц, а также интонационных признаков страха и гнева.

Эмоциональное состояние субъекта преимущественно отражается на мимике левой половины лица, что свидетельствует о преобладающей активности правого полушария. Аналогичные данные получены и в опытах на макаках, что указывает на общность обнаруженной закономерности для всех приматов. Естественно, что эмоции распознаются лучше на фотографиях лиц, составленных из двух левых половин изображения. Правое полушарие (его центральная височная область) преобладает и при восприятии эмоциональной мимики. Правда, тщательно выполненное исследование обнаруживает достаточно сложную и динамичную картину взаимодействия полушарий при опознании эмоциональной лицевой экспрессии. При правильном опознании выражений радости, печали или эмоционально нейтральных лиц последовательно активируются фронтальная кора правого полушария, а затем — фронтальная кора левого. При ошибочных опознаниях активация левого полушария опережает активацию правого.

Рассмотрим взаимодействие мозговых структур в процессе организации поведенческого акта. Внутренние (метаболизм) и внешние (боль, запах и т.п.) побуждающие стимулы активируют мотивационные структуры гипоталамуса, который, в свою очередь, активирует гиппокамп и передние отделы новой коры. Благодаря гиппокампу широкий круг внешних стимулов усиливает доминантное состояние. В случае совпадения этих стимулов с действием подкрепляющих факторов гиппокамп оказывается первым местом «встречи» сочетаемых афферентаций. При сформированном поведенческом акте в результате совместной деятельности гиппокампа и фронтальной коры отбираются те внешние стимулы или их энграммы, которые ранее сопровождалось удовлетворением данной потребности. Путем сопоставления мотивационного возбуждения с наличными стимулами и с энграммами, извлеченными из памяти, в миндалине формируется эмоциональная окраска этих стимулов и энграмм, что ведет к выделению доминирующей мотивации, подлежащей первоочередному удовлетворению. Сложившаяся во фронтальной коре программа поступает в базальные ганглии, где путем взаимодействия с теменной корой вписывается в пространственные координаты предстоящего двигательного акта. Отсюда через моторную кору возбуждение поступает на эффекторные органы, реализующие целенаправленное поведение.

Индивидуальные особенности соотношения «информационной» системы (фронтальная кора и гиппокамп) с «мотивационной» системой (миндалины и гипоталамус) лежат в основе параметра экстра-интроверсии. Соотношение систем «фронтальная кора — гипоталамус» и «гиппокамп — миндалина» определяет другой параметр индивидуальных особенностей поведения, близкий по своим характеристикам параметру невротизма — эмоциональной стабильности. Ги-

потеза о том, что отношения между так называемой информационной системой (неокортекс и гиппокамп) и мотивационной системой (миндалины и гипоталамус) представляют биологический субстрат интроверсии — экстраверсии и что отношения между новой корой и гипоталамусом, с одной стороны, и гиппокампом и миндалиной, с другой, формируют основу невротизма, получила признание. Причем считается, что хотя эти идеи извлечены главным образом из опытов на крысах, они определенно обеспечивают достоверность концепции.

3. Индивидуальные особенности взаимодействия структур мозга, реализующих функции эмоций как основы темпераментов.

В качестве методов диагностики устойчивых (типологических) индивидуальных особенностей поведения использовались две поведенческие модели: тест на предпочтение вероятности, или ценности подкрепления и тест на сравнительную эффективность искусственных или зоосоциальных аверсивных стимулов. В опытах на собаках после разрешающего сигнала животное имело возможность подхода к одной из двух кормушек со 100%-ной мясосухарной смесью или 20%-ным подкреплением чистым мясом. При сопоставлении типологических особенностей собак, диагностированных с помощью методик, которые приняты в школе Павлова, обнаружилось, что холерики и флегматики предпочитают высоковероятное, хотя и менее ценное подкрепление, а меланхолики и сангвиники — менее вероятное получение предпочитаемой пищи. Это правило приобретает тем больший интерес при сопоставлении античных темпераментов (типов Павлова) с параметрами типологии Г. Айзенка, в которой эмоционально нестабильный экстраверт соответствует холерику, стабильный экстраверт — сангвинику, нестабильный интроверт — меланхолику, а стабильный интроверт — флегматику.

Факты, полученные ранее при избирательном хирургическом повреждении мозговых структур, позволяют предполагать относительное функциональное преобладание фронтальной коры и гипоталамуса у холериков и флегматиков, а гиппокампа и миндалины — у меланхоликов и сангвиников. Действительно, введение средних доз диазепама, угнетающих активность нейронов миндалины и гиппокампа, не повлияло на поведение собак первой группы. Что касается меланхоликов и сангвиников, то под влиянием диазепама их выбор полностью изменился: подобно холерикам и флегматикам, они стали выбирать кормушку с малопризывательным, но высоковероятным подкреплением.

Диаметрально противоположная картина наблюдалась при невротизации собак: у холериков и флегматиков отмечен переход к выбору маловероятного подкрепления, который мы склонны приписать усилению активности гиппокампа и ядер миндалевидного комплекса. Подтверждение высказанным ранее предположениям было получено при трансплантации эмбриональной ткани в интактный мозг крыс, поскольку в ранние сроки после пересадки трансплантат оказывает избирательное деактивирующее влияние на соответствующую структуру. В этих опытах в одну из поилок в 33% случаев подавали чистую воду, а во вторую — в 100% случаев 0,15%-ный раствор хинина. Пересадка эмбриональной ткани гиппокампа и миндалины в интактный мозг крыс привела к предпочтению того рукава лабиринта, посещение которого подкреплялось в 100% случаев слабым

раствором хинина, что можно объяснить подавлением функций гиппокампа и миндалины.

Ценный материал для суждения о роли мозговых структур в детерминации индивидуальных особенностей поведения получен Симоновым с помощью теста на сравнительную эффективность искусственных и зоосоциальных аверсивных стимулов. Опыты на крысах проводились в камере, разделенной на три части: 1) относительно просторная часть, постоянно освещенная рассеянным светом; 2) плексигласовый «домик» с открытой дверью и полом-педалью, давление на которую автоматически включало счетчик времени, усиление освещения и звук частотой 220 Гц при громкости 80 дБ или электрическое раздражение лап крысы-партнера силой в 1-2 мА; 3) расположенное рядом с «домиком» за тонкой прозрачной звукопроницаемой перегородкой помещение для партнера с полом в виде металлической решетки. Регистрировалось время пребывания исследуемой крысы в «домике» на педали и вне ее, т.е. реакция активного избегания искусственных (свет плюс звук) и зоосоциальных (крик, двигательное возбуждение и выделение феромонов) аверсивных стимулов. Если по аналогии с данными Г. Айзенка и К. Юнга использовать сравнительную эффективность двух аверсивных воздействий — усиления освещенности и звучания тона или сигналов оборонительного возбуждения партнера в качестве показателя степени экстра-интроверсии, — то обнаружится, что трансплантация ткани фронтальной коры и гиппокампа, миндалины и гипоталамуса дает эффекты, сходные с повреждением одноименных структур. Деактивирующее влияние эмбриональной ткани фронтальной коры и гиппокампа ведет к сдвигу в направлении интроверсии: чувствительность к крику партнера падает. Трансплантация ткани миндалины и гипоталамуса, напротив, усиливает чувствительность к сигналам аверсивного состояния другой особи, т.е. экстравертированность подопытных крыс.

Говоря о роли мозговых макроструктур в индивидуальных (типологических) особенностях поведения, мы имели в виду эмоциональную сферу, т.е. темперамент, не касаясь таких индивидуальных черт, как личность и характер. Именно с эмоциональностью, регулируемой миндалиной, гипоталамусом и другими частями лимбической системы, связывает темперамент К.Клонингер. Под характером он понимает индивидуальные особенности целей и ценностей, формируемых гиппокампом и неокортексом. С нашей точки зрения, личность — это индивидуально неповторимая композиция и внутренняя иерархия основных (витальных, социальных и идеальных) потребностей человека, включая их разновидности сохранения и развития, «для себя» и «для других». Главенствующая, т.е. чаще других и продолжительнее других доминирующая, потребность — вот подлинное ядро личности, ее самая существенная черта. В свою очередь, характер есть индивидуальная выраженность и композиция дополнительных потребностей преодоления препятствий на пути к достижению цели, вооруженности знаниями и умениями, подражания и экономии сил, присущих данному человеку. Если темперамент в значительной мере задан генетически, то при всем значении природных задатков и способностей личность и характер формируются под решающим влиянием конкретной социальной среды.

4. Влияние эмоций на деятельность и объективные методы контроля эмоционального состояния человека.

Сам факт генерирования эмоций в ситуации прагматической неопределенности предопределяет и объясняет их адаптивное компенсаторное значение. Дело в том, что при возникновении эмоционального напряжения объем вегетативных сдвигов, как правило, превышает реальные нужды организма. По-видимому, процесс естественного отбора закрепил целесообразность этой избыточной мобилизации энергетических ресурсов. Когда неизвестно, сколько и чего потребуется в ближайшие минуты, лучше пойти на излишние траты, чем в разгар напряженной деятельности — борьбы или бегства — остаться без достаточного метаболического обеспечения.

Но компенсаторная функция эмоций отнюдь не исчерпывается гипермобилизацией вегетатики. Возникновение эмоционального напряжения сопровождается переходом к иным, чем в спокойном состоянии, формам поведения, принципам оценки внешних сигналов и реагирования на них. Физиологически суть этого перехода можно определить как возврат от тонко специализированных условных реакций к реагированию по принципу доминанты А.А. Ухтомского. Так, в ситуации потенциальной, но неясной угрозы человек (охотник, сыщик, разведчик) начинает реагировать на любое событие в окружающей среде — щорох, треск ветки, мелькнувшую тень — как на сигнал опасности. Он замирает, прячется, направляет оружие, иными словами, демонстрирует множество «ложных тревог», чтобы избежать тот «пропуск сигнала», ценой которого может оказаться собственная жизнь.

Закономерные изменения количества и характера ошибок по мере увеличения эмоционального напряжения были систематически исследованы в лаборатории М.В. Фролова. Перцептивную деятельность операторов — начинающих парашютистов — регистрировали на нескольких этапах приближения к моменту парашютного прыжка: сразу же после посадки в самолет, при взлете, в период набора высоты, во время прыжков других парашютистов, прыгавших по очереди до исследуемого лица, а также непосредственно перед прыжком. Тахистоскопически предъявляемые зрительные образы представляли собой арабские цифры с уровнем шумов от 10 до 30%; половина кадров экспонировала «чистый» шум.

Анализ изменения вероятности ошибок, допускаемых оператором по мере увеличения эмоционального напряжения на последовательных этапах полета, показал, что увеличение эмоционального напряжения и переход к реагированию по принципу доминанты сопровождается уменьшением количества ошибок типа «пропуск сигнала», когда субъект принимает цифру за шум, и увеличением количества «ложных тревог», когда субъект принимает шум за объективно несуществующую цифру. Что касается ошибочных идентификаций символа, их количество сперва уменьшается, а потом начинает увеличиваться.

Ошибки разного типа характеризуются специфическими особенностями когерентных характеристик предстимульных ЭЭГ. При «ложных тревогах» когерентность в диапазоне бета-частот максимально возрастает в передних отделах правого полушария, а при «пропусках сигнала» повышается синхронность альфа-

активности в передне-задних отделах того же правого полушария Лидирующая роль этого полушария в генезе ошибок перцептивной деятельности на фоне эмоционального напряжения хорошо согласуется с многочисленными данными о преимущественном отношении правого полушария к отрицательным эмоциям человека.

Устойчивость оператора к дезорганизующему влиянию чрезмерного эмоционального напряжения зависит и от его индивидуально-типологических особенностей. В экспериментах с влиянием экзаменационного стресса на распознавание зрительных образов была выявлена повышенная уязвимость лиц, диагностированных с помощью психологических опросников в качестве интровертов с высоким уровнем тревоги, по сравнению с представителями других исследованных групп, не обнаруживших достоверных различий в качестве выполняемой деятельности.

До сих пор мы говорили о влиянии на эффективность деятельности сравнительно высоких степеней эмоционального напряжения. Но деятельность ухудшается и при уменьшении активации и исчезновении ее эмоциональной окраски, что нередко наблюдается в условиях монотонии. При падении уровня активации ниже определенного оптимума, когда состояние оператора утрачивает эмоциональную окраску, а его деятельность становится утомительно монотонной, наблюдается картина, прямо противоположная таковой в условиях эмоционального стресса. «Ложных тревог» нет, но количество пропущенных значимых сигналов неуклонно увеличивается.

Полученные экспериментальные факты показывают, что даже в том случае, когда эмоциональное напряжение связано с мотивацией, посторонней для выполняемой человеком работы, это напряжение не оказывает однозначно дезорганизующего влияния. Умеренная степень эмоционального напряжения способна повысить эффективность деятельности и уменьшить количество допускаемых субъектом ошибок. Благоприятное влияние эмоций особенно отчетливо проявляется в случае, когда эти эмоции возникают на базе потребности, мотивирующей данную деятельность субъекта, и органически с ней связаны.

Тема 7. психофизиология мышления и речи.

План:

I. Психофизиология речи.

1. Первая и вторая сигнальные системы.
2. Развитие речи.
3. Функции речи.
4. Межполушарная асимметрия и речь.

II. Психофизиология мышления

1. Структура процесса мышления.
2. Вербальный и невербальный интеллект.
3. Центры мозговой активности и мышление.
4. Межполушарная асимметрия и мышление.

I. Психофизиология речи.

1. Первая и вторая сигнальные системы.

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. Специфические особенности высшей нервной деятельности человека представлены второй сигнальной системой, которая возникла в результате развития речи как средства общения между людьми в процессе труда. Развитие речи привело к появлению языка как новой системы отображения мира. Вторая сигнальная система 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.

Слово, обозначающее предмет, не является результатом простой ассоциации по типу «слово — предмет». Слово, хотя и является реальным физическим раздражителем, принципиально отличается от них тем, что в нем отражаются не конкретные, а наиболее существенные свойства предметов и явлений.

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-жестикуляционные и эмоциональные голосовые реакции, обобщенные образы, возникающие на основе абстрактных понятий, и т.п.

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 сигнальной системы во вторую впервые была получена О.П. Капустник в лаборатории И.П. Павлова в 1927 г.

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 в зависимости от особенностей передачи процессов возбуждения и торможения из одной сигнальной системы в другую выделил 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. 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.

Семантические связи могут быть изучены также с помощью ориентировочного рефлекса. 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.

Выделяют два варианта связи сигнальных систем: 1) «словесный раздражитель — непосредственная реакция» (реализация функции управления); 2) «непосредственный раздражитель — словесная реакция» (лежит в основе функции называния). Оба варианта связи формируются в онтогенезе.

2. 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 (к концу первого года жизни и началу второго) слово начинает заменять обозначаемый им предмет. Однако слово сначала замещает лишь конкретный предмет, выступая *интегратором первого порядка*.

Преобразование 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. Между третьим и четвертым годами жизни формируются понятия — *интеграторы третьего порядка*. Ребенок 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. Во втором полугодии ребенок начинает реагировать на словесные раздражители непосредственными вегетативными и соматическими реакциями. 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. 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.

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.

3. Функции речи.

Исследователи выделяют 3 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.

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 сигналы. Т.о., 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). 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.

Человек осваивает язык в течение жизни. После 10 лет способность к развитию нейронных сетей, необходимых для построения центров речи, утрачивается. Человек может владеть многими языками. При изучении второго и последующих языков используются те же нервные сети, сформированные при овладении родным языком. Языковые знания не передаются по наследству.

Регулирующая функция речи реализует себя в высших психических функциях — сознательных формах психической деятельности. Понятие ВПФ введено Л.С. Выготским и развито А.Р. Лурия и другими отечественными психологами. Отличительной особенностью ВПФ является их произвольный характер. Речи принадлежит важная роль в развитии произвольного, волевого поведения.

А.Р. Лурия и Е.Д. Хомская 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. Показано также решающее участие медиобазальных отделов лобных долей в регуляции избирательных локальных форм активации, необходимых для осуществления произвольных действий.

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. Оно необходимо и для речевого высказывания, и для построения самых различных движений и действий. Программирующая функция речи страдает при поражениях передних отделов речевых зон — заднелобных и премоторных отделов полушария.

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.

Наиболее важные данные об организации речевых процессов получены при изучении локальных поражений мозга. А.Р. Лурия выделяет 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.

К передним отделам речевых зон коры относится и *центр Брака*. Он расположен в нижних отделах третьей лобной извилины, у большей части людей в левом полушарии. Эта зона контролирует осуществление речевых реакций. Ее поражение вызывает *эфферентную моторную афазию*, при которой страдает собственная речь больного, а понимание чужой речи в основном сохраняется.

Поражение другой части передних речевых зон (в нижних отделах пре-моторной коры) сопровождается *динамической афазией*, когда больной теряет способность формулировать высказывания, переводить свои мысли в развернутую речь. 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*). С поражением задних отделов речевых зон коры связывают также *акустико-мнестическую, оптикомнестическую афазии*, в основе которых лежит нарушение памяти, и *семантическую афазию* — нарушение понимания логико-грамматических конструкций, отражающих пространственные отношения предметов.

4. 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 и У. Левицкий 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 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. 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, правое полушарие также обладает некоторыми языковыми функциями: правое полушарие может понимать письменную речь.

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 животного, которая ухудшается после удаления левой коры. Звуковые сигналы, издаваемые обезьянами 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. Признаки латерализации полушарий появляются у человека с момента его рождения, тогда как у ребенка речь возникает в возрасте 1 —2 лет.

II. Психофизиология мышления

1. 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.

Суть мышления — в выполнении некоторых когнитивных операций с образами во внутренней картине 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 переводит 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 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 под-

тверждает 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.

2. Вербальный и невербальный интеллект.

На основании соотношения первой и второй сигнальных систем И.П. Павлов предложил классификацию специально человеческих типов ВНД, 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. Большинство людей принадлежат к среднему типу. По мнению И.П. Павлова, крайние типы 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. М.Н. Борисова исходила из описания И.П. Павловым особенностей отражения действительности у «художников» и «мыслителей». Для своей методики она выбрала два вида деятельности — узнавание и словесное описание зрительно запоминаемых объектов, полагая, что узнавание зрительно запоминаемых 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.

Два специально человеческих типа высшей нервной деятельности тяготеют к разным типам темперамента. Испытуемые с меланхолическим темпераментом 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 ВНД образуют своего рода различные эмоционально-познавательные комплексы.

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.

Межполушарная асимметрия мозга по-разному представлена у мыслительного и художественного типов. 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. 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.

3. Центры 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 различных мыслительных задач — позволяют выявить структуры мозга, причастные к процессам мышления.

Корреляция количества спонтанно генерируемых мыслей с активностью различных мозговых структур была изучена с помощью измерения *скорости локального мозгового кровотока*. Была выявлена ведущая роль средней префронтальной и ростральной, передней поясной (цингулярной) коры в генерации стимулнезависимых мыслей. Небольшая положительная корреляция также была найдена с кровотоком в левой нижневисочной коре. Частота генерации стимулнезависимых мыслей служит индикатором степени произвольности субъекта, так как она связана с уровнем *активации префронтальной коры*. 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.

Для изучения структуры корковых связей при решении различных мыслительных задач А.М. Иваницкий предложил *метод картирования внутрикоркового взаимодействия*. Метод основан на выявлении связей между участками коры по признаку совпадения частотных пиков в их спектрах ЭЭГ. 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.

А.М. Иваницкий приходит к выводу, 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. 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 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.

4. Межполушарная асимметрия и мышление.

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»: в сонную артерию на одной стороне шеи вводят тонкую трубку для последующего введения раствора барбитуратов. 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 различением ориентации линий, кривизны, многоугольников неправильных очертаний, пространственного расположения зрительных сигналов, глубины в стереоскопических изображениях. Однако левое полушарие 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. «Пространственное» правое и «временное» левое полушарие вносят важный вклад в большинство видов когнитивной деятельности. У левого полушария больше возможностей во временной и слуховой областях, а у правого — в пространственной и зрительной.

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, 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. 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. 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.

При исследовании творческих способностей была высказана гипотеза о повышенной способности творческих личностей к интеграции функций обоих

полушарий. 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.

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. 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 различаются между собой по степени использования способностей правого и левого полушарий, однако асимметрия в восприятии тонов, силы звука, аккордов, темпа и ритма у них значительно меньше, чем у обычных людей. Накопленный у людей искусства творческий опыт усиливает структурно-функциональное сходство и взаимодействие их полушарий.

Тема 8. психофизиология сна и сновидений.

План:

1. Теории сна и история его изучения.
2. Стадии сна.
3. Сон в онто- и филогенезе.
4. Природа потребности в сне. Депривация сна.
5. Функциональное значение сна.

1. Теории сна и история его изучения.

Уже в самых ранних исследованиях механизмов сна четко намечаются две основные точки зрения на эту проблему. Первая — сон возникает в результате активного процесса, возбуждения определенных структур («центров сна»), которое вызывает общее снижение функций организма (**активные теории сна**). Вторая

— это **пассивные теории сна**, или теории деафферентации, согласно которым сон наступает пассивно в результате прекращения действия каких-то факторов, необходимых для поддержания бодрствования.

В первых неврогенных теориях сна, возникших в конце 19в. и начале 20в. в результате клинических наблюдений после эпидемии летаргического энцефалита, отражаются эти две противоположные тенденции. Так, Л. Маутнер пришел к выводу, что причиной наступления сна при этом заболевании была опухоль в области среднего мозга, вызывавшая сдавление афферентных путей и прекращение потока сенсорных импульсов в высшие отделы мозга. Фон Экономо же считал, что сон наступает в результате торможения таламуса и коры больших полушарий «центром сна». Исходя из противоположного характера ведущих симптомов заболевания (сонливости или бессонницы) он полагал, что центр сна состоит, по крайней мере, из двух частей — каудальной части, являющейся как бы центром бодрствования, и ростральной, действующей как центр сна.

Первыми экспериментальными исследованиями, свидетельствующими о существовании центра сна, явились работы В. Гесса. Показав, что слабое электрическое раздражение четко ограниченной области промежуточного мозга у подопытных кошек вызывало сон со всеми подготовительными фазами (потягивание кошки, умывание, принятие характерной позы), В. Гесс высказал предположение, что существует центр, возбуждение которого обеспечивает наступление естественного сна. В дальнейшем опыты В. Гесса были подтверждены многочисленными исследователями, которые вызывали наступление сна у подопытных животных при помощи электрического и химического раздражения гипоталамуса и прилежащих структур.

Однако против подобного локализационистского объяснения механизма возникновения сна решительно выступал И.П. Павлов. Он рассматривал сон как результат торможения коры больших полушарий; при этом его теория сна не исключала участия и подкорковых структур в возникновении сна. В качестве основных этапов в дальнейшем развитии «пассивных» теорий можно отметить работы Н. Клейтмана, который пришел к выводу о том, что сон — это «легко обратимая пассивность высших функциональных центров коры», которая наступает в результате уменьшения потока афферентной импульсации. Эксперименты Ф. Бремера с поперечными перерезками на разных уровнях ствола мозга кошки подтверждали представление о сне как результате деафферентации коры больших полушарий. В результате опытов с разрушением различных областей промежуточного мозга у обезьян, приводивших к наступлению сна, С. Рэнсон пришел к выводу о том, что гипоталамус является центром «интеграции эмоционального выражения» и сон наступает в результате периодического снижения активности этого центра бодрствования.

Открытие Дж. Моруцци и Х. Мэгуном в 1949 г. **восходящего активирующего влияния неспецифической ретикулярной системы (ВРАС)** значительно усилило позиции пассивных теорий сна. Поддержание бодрствующего состояния объяснялось теперь тоническим влиянием ВРАС. Дальнейшие исследования привели к открытию и других активирующих систем

— диффузной и специфической таламической систем и активирующих структур заднего гипоталамуса.

Впоследствии в целом ряде работ было показано, что раздражение ретикулярных структур ствола мозга может вызывать не только пробуждение, но и сон. Так, низкочастотное раздражение почти всех исследуемых пунктов ретикулярной формации (область среднего мозга, моста и продолговатого мозга) у кошек вызывало наступление сна, что позволило Дж. Росси и А. Цанкетти предположить существование в стволе мозга двух антагонистических механизмов — десинхронизирующего (пробуждающего) и синхронизирующего (вызывающего сон), — поэтому сон не пассивное состояние отсутствия бодрствования, а результат активного торможения деятельности мозга. Моруцци также привел экспериментальные доказательства того, что в нижних отделах ствола мозга имеются синхронизирующие структуры, действующие как антагонисты ВРАС. К синхронизирующим структурам, раздражение которых может вызвать наступление сна у животного, позже были отнесены и хвостатое ядро, и неспецифическая таламическая система, и структуры базальной части переднего мозга, в частности, преоптическая область.

Одна из попыток создания единой теории сна была предпринята П.К. Анохиным. Состояние сна он представлял как результат проявления целостной деятельности организма, строго координирующей корковые и подкорковые структуры в единую функциональную систему. В своей гипотезе П.К. Анохин исходил из того, что гипоталамические «центры сна» находятся под тоническим угнетающим влиянием со стороны коры больших полушарий. Именно поэтому при ослаблении этого влияния вследствие снижения рабочего тонуса корковых клеток («активный сон» по Павлову) гипоталамические структуры как бы «высвобождаются» и определяют всю ту картину перераспределения вегетативных компонентов, которая характерна для состояния сна. При этом гипоталамические центры оказывают угнетающее влияние на восходящую активирующую систему, прекращая доступ в кору всего комплекса активирующих воздействий (наступает «пассивный сон» по Павлову). Эти взаимодействия представляются циклическими, поэтому состояние сна может быть вызвано искусственно (или в результате патологического процесса) воздействием на любую часть этого цикла.

В настоящее время после открытия целого ряда активирующих и синхронизирующих структур мозга, а также многочисленных пептидов и нейротрансмиттеров, участвующих в регуляции цикла «сон—бодрствование», эта схема наполняется новым содержанием.

В 1953 г. Е. Азеринский и Н. Клейтман открыли феномен «быстрого» сна. Если раньше пассивные и активные теории регуляции сна рассматривали бодрствование как состояние, противоположное сну, а сон сам по себе считался единым феноменом, то теперь идея монолитного сна оказалась разрушенной и стали изучаться механизмы как медленного, так и быстрого сна. В итоге в настоящее время регуляторные процессы медленного сна связываются со структурами промежуточного мозга, а быстрого сна — главным образом со стволовыми структурами моста.

В 60—70 гг. 20в. Жуве, основываясь на обширных исследованиях с пересечениями и повреждениями мозга, а также фармакологических и нейроанатомических данных, предложил моноаминергическую теорию регуляции цикла «сон—бодрствование», согласно которой медленный и быстрый сон связаны с активностью различных групп моноаминергических нейронов — в регуляцию медленного сна включены серотонинергические нейроны, в то время как норадренергические нейроны ответственны за наступление быстрого сна. Впоследствии было показано участие различных нейротрансмиттеров в регуляции медленного и быстрого сна.

Различие механизмов медленного и быстрого сна подтверждается также и в нейрогуморальных концепциях сна, основоположником которых является А. Пьерон. Еще в начале 20в., на основании результатов своих экспериментов на собаках, у которых сон вызывался введением спинномозговой жидкости других собак, лишенных сна в течение нескольких суток, А. Пьерон предположил, что наступление сна связано с накоплением в организме определенных веществ (гипнотоксинов). Впоследствии «фактор сна» многочисленные исследователи выделяли из спинномозговой жидкости, крови и мочи различных животных, и с каждым годом увеличивался список обнаруженных в организме веществ, связанных со сном. Р. Друкер-Колин и Н. Мерчант-Нэнси, суммировав полученные данные, объясняют обилие этих веществ тем, что все они действуют через посредство какого-то еще неизвестного механизма, ответственного за наступление сна, а единственного фактора сна в понимании А. Пьерона реально не существует. Ко всем перечисленным веществам нужно добавить мелатонин, который выделяется эпифизом только ночью и также играет важную роль в поддержании сна.

Таким образом, результаты обширных нейрофизиологических, нейрохимических и нейрогуморальных исследований свидетельствуют не только о сложности и многообразии взаимодействия различных факторов в регуляции цикла «сон—бодрствование», но и о различии механизмов медленного и быстрого сна.

2. Стадии сна.

Сон — не перерыв в деятельности мозга, это просто иное состояние. Во время сна мозг проходит через **несколько различных фаз**, или стадий, **активности, повторяющейся с примерно полуторачасовой цикличностью**. Сон состоит из двух качественно различных состояний, называемых **медленным** и **быстрым** сном. Они отличаются по суммарной электрической активности мозга (ЭЭГ), двигательной активности глаз (ЭОГ), тону мышц и многочисленным вегетативным показателям (частоте сердечных сокращений и дыхания, электрической активности кожи и т.д).

Медленный сон подразделяется на несколько стадий, выделенных на основании изменений ЭЭГ и отличающихся по глубине. В первой стадии исчезает основной биоэлектрический ритм бодрствования — альфа-ритм. Он сменяется низкоамплитудными колебаниями различной частоты. Это стадия дремоты, засыпания. При этом у человека могут возникать сноподобные галлюцинации. Вторая стадия (поверхностный сон) характеризуется регулярным появлением веретенообразного ритма 14—18 колебаний в секунду («сонные» веретена). С появлением

первых же веретен происходит отключение сознания; в паузы между веретенами человека легко разбудить. Третья и четвертая стадии объединяются под названием **дельта-сна**, потому что во время этих стадий на ЭЭГ появляются высокоамплитудные медленные волны — дельта-волны. В третьей стадии они занимают от 30 до 50% всей ЭЭГ. В четвертой стадии дельта-волны занимают более 50% всей ЭЭГ. Это наиболее глубокая стадия сна, здесь наивысший порог пробуждения, самое сильное отключение от внешнего мира. При пробуждении в этой стадии человек с трудом ориентируется, в наибольшей степени компрессирует время (недооценивает длительность предшествующего сна). Дельта-сон преобладает в первую половину ночи. При этом снижается мышечный тонус, становятся регулярными и урежаются дыхание и пульс, понижается температура тела (в среднем на 0,5°), отсутствуют движения глаз, может регистрироваться спонтанная кожно-гальваническая реакция.

Быстрый сон — самая последняя стадия в цикле сна. Она характеризуется быстрыми низкоамплитудными ритмами ЭЭГ, что делает ее похожей на ЭЭГ при бодрствовании. Усиливается мозговой кровоток, на фоне глубокого мышечного расслабления наблюдается мощная активация вегетатики. Помимо тонических компонентов стадии быстрого сна, выявляются фазические компоненты — быстрые движения глазных яблок при закрытых веках (БДГ), мышечные подергивания в отдельных группах мышц, резкие изменения частоты сердечных сокращений (от тахикардии к брадикардии) и дыхания (серия частых вдохов-выдохов, потом пауза), эпизодические подъемы и падения кровяного давления. Порог пробуждения колеблется от высокого до низкого. Именно в этой стадии возникает большая часть запоминающихся сновидений. Синонимы быстрого сна — **парадоксальный** (активированный характер ЭЭГ при полной мышечной атонии), **REM**, или **БДГ-сон, ромбэнцефальный** (в связи с локализацией регулирующих механизмов).

Весь ночной сон состоит из 4—5 циклов, каждый из которых начинается с первых стадий медленного и завершается быстрым сном. Каждый цикл продолжается около 90—100 мин. В двух первых циклах преобладает дельта-сон, эпизоды быстрого сна относительно коротки. В последних циклах преобладает быстрый сон, а дельта-сон резко сокращен и может отсутствовать. В отличие от многих животных, человек не просыпается после каждого цикла сна. Структура сна у здоровых людей более или менее сходна — 1-я стадия занимает 5—10% сна, 2-я — 40—50%, дельта-сон — 20—25%, быстрый сон - 17-25%

Таким образом, каждую ночь 4—5 раз мы видим сны, и «разглядывание» сновидений занимает в общей сложности от 1 до 2 ч. Люди, утверждающие, что они видят сновидения очень редко, просто не просыпаются в фазе сновидений. Интенсивность самих сновидений, степень их необычности и эмоциональной насыщенности может быть различной, но факт их регулярного возникновения во время сна не вызывает сомнений.

Во время сна в целом не происходит уменьшения средней частоты активности нейронов по сравнению с состоянием спокойного бодрствования. В быстром же сне спонтанная активность нейронов может быть выше, чем в напряженном бодрствовании. В медленном и быстром сне активность различных нейронов ор-

ганизована по-разному. Кроме электрофизиологических, для отдельных стадий сна характерны определенные гормональные сдвиги. Так, во время дельта-сна увеличена секреция гормона роста, стимулирующего тканевой обмен. Во время быстрого сна усилена секреция гормонов коры надпочечников, которая в бодрствовании возрастает при стрессе. Интенсивность энергетического обмена в мозговой ткани во время медленного сна почти такая же, как в состоянии спокойного бодрствования, а во время быстрого сна значительно выше.

3. Сон в онто- и филогенезе.

В онтогенезе соотношение «сон—бодрствование» изменяется. Так, у новорожденных состояние бодрствования составляет лишь незначительную часть суток, и значительную часть сна занимает быстрый сон. По мере взросления уменьшается общее количество сна, изменяется соотношение фаз внутри цикла сна — сокращается быстрый сон и относительно возрастает медленный сон, к 14 годам цикл сна достигает 90 мин. У взрослого человека быстрый сон занимает около 1/4 всего времени сна. В старческом возрасте происходит уменьшение общего количества сна, при этом сокращается и медленный, и быстрый сон. После 75 лет часто наблюдается невротическая бессонница — редуцируется медленный сон, сон становится прерывистым, нарушаются циклы сна.

Чередование периодов активности и покоя происходит у всех живых существ. В том или ином виде сон наблюдается у всех позвоночных. Но сон, состоящий из нескольких циклов, внутри которых разворачиваются стадии медленного и быстрого сна, присущ только теплокровным. По своей организации сон млекопитающих и птиц не отличается от сна человека, хотя медленный сон у животных менее дифференцирован, процентное соотношение медленного и быстрого сна различно у разных животных, а циклы сна, как правило, короче. У крысы цикл сна продолжается 12 мин, у собаки — 30 мин, у слона — около 2 ч. Особенности организации сна связаны с экологией животных.

У птиц периоды быстрого сна очень короткие — при этом, в связи с полной мышечной атонией, опускается голова, падают крылья. Если птица сидит на ветке, то при падении тонуса мышц ног сжимаются пальцы, и птица может спать, не падая с ветки.

Сон копытных также связан с их образом жизни — стадностью, боязнью хищников — и имеет характер «рваного» сна (после каждого цикла сна животное поднимает голову и осматривается, поэтому в каждый данный момент некоторые особи обязательно бодрствуют). Характер растительной пищи требует длительного пережевывания, и поверхностные стадии сна протекают у жвачных во время жевания.

У норковых млекопитающих хорошо выражена цикличность, они много спят, и быстрый сон занимает до 1/3 всего времени сна. Для многих из них характерна сезонная спячка. Она характеризуется потерей способности к терморегуляции, резким уменьшением количества дыхательных движений и сердечных сокращений, падением общего уровня обмена веществ. У некоторых крупных млекопитающих (медведи, еноты, отчасти барсуки) наблюдается сезонный сон, или факультативная спячка. В этом случае температура тела, количество дыхательных

движений и общий уровень обменных явлений снижаются мало. При изменении внешних условий подобный сон легко может быть прерван.

У тюленей и морских львов, которые только часть жизни проводят в воде, весь цикл сна развивается в течение дыхательной паузы. Они хорошо «продыхиваются», делая несколько глубоких вдохов, и ныряют. За 15—20 мин происходит смена стадий медленного сна и быстрый сон, и они выныривают для следующего «продыхивания».

Таким образом, сон является жизненно необходимым для высокоорганизованных животных. При этом особенности сна различных животных отражают его приспособительный характер к условиям обитания и факторам внешней среды.

4. Природа потребности в сне. Депривация сна.

Многие люди хотели бы спать меньше, так как сон, по их мнению, — это потерянное для жизни время. Другие, наоборот, хотели бы спать больше, так как недостаточно хорошо себя чувствуют.

Одна из обычных сентенций в медицине сна состоит в том, что наше современное общество сильно недосыпает, и это отражается на состоянии человека и общества, являясь в значительной мере причиной аварий и катастроф. Эта точка зрения подтверждается многочисленными исследованиями, свидетельствующими о негативных эффектах недосыпания на настроение испытуемых и выполнение ими психомоторных задач. С использованием различных психологических тестов показано, что если длительность ночного сна уменьшена на 1,3—1,5 ч, то это сказывается на состоянии бдительности днем. Последние исследования по выяснению необходимой длительности сна показали, что потребность сна у молодежи в среднем составляет 8,5 ч за ночь. Продолжительность ночного сна в 7,2—7,4 ч является недостаточной, а сон менее 6,5 ч в течение длительного времени может подорвать здоровье. Другая точка зрения состоит в том, что у большинства людей нет хронического недосыпания, но они могут спать больше, также как мы едим и пьем свыше физиологических потребностей. Основанием служат значительные индивидуальные вариации потребности во сне, а также тот факт, что после длительного сна улучшение дневной бдительности минимально, а усталость успешно устраняется кратковременными перерывами в работе.

Эффект «накопления нехватки сна» полностью исчезает уже после первого 10-часового периода «восстановительного» сна. Поэтому хроническое недосыпание по рабочим дням и пересыпание по утрам в выходные — явления взаимосвязанные. Тем не менее в заявлении созданного в США комитета «Катастрофы, сон и общественная политика» подчеркивается, что даже небольшое хроническое недосыпание на 1—2 ч чревато серьезными нарушениями в работе, если она постоянно требует высокого уровня сосредоточенности и внимания.

Эксперименты с депривацией (искусственным лишением сна) позволяют предполагать, что организм особенно нуждается в дельта-сне и быстром сне. После длительной депривации сна основным эффектом является увеличение дельта-сна. Так, после 200-часового непрерывного бодрствования процент дельта-сна в первые 9 ч регистрации восстановительного сна увеличивался в 2 раза по срав-

нению с нормой, а длительность быстрого сна увеличилась на 57%. Депривация менее 100 ч не вызывала увеличения длительности быстрого сна в первую восстановительную ночь. При уменьшении общего количества сна продолжительность дельта-сна не меняется или даже увеличивается, а длительность быстрого сна уменьшается.

В целях изучения роли отдельных фаз сна разработаны способы, позволяющие избирательно предотвращать их появление. Для подавления дельта-сна используют метод «подбуживания» — при появлении дельта-волн на ЭЭГ подаются звуковые сигналы такой интенсивности, чтобы обеспечить переход к более поверхностным стадиям сна. При этом у испытуемых появляется чувство разбитости, усталости, ухудшается память и снижается внимание. Исследованиями В. Ротенберга показано, что чувство разбитости и повышенной утомляемости, особенно нарастающее ко второй половине дня, у больных неврозом обусловлено хроническим дефицитом дельта-сна.

5. Функциональное значение сна.

Лучшим доказательством необходимости сна является то, что «вечно занятое и постоянно спешащее население современных городов не смогло освободиться от этой «привычки» (Рожанский). Дж. Моруцци, отвечая на вопрос о том, почему мы спим, сказал, что главным считает восстановительные процессы мозга, но не быстрые, связанные с синаптической передачей и совершающиеся по закону «все или ничего», а медленные, тонические процессы, лежащие в основе обучения, восприятия и сознания. Это предположение косвенно подтверждается экспериментальными данными, свидетельствующими о том, что импульсная активность небольших нейронов моторной коры, для которых характерна тоническая активность при отсутствии движений, уменьшается во время сна. Л. Латаш считает, что психическая активность в медленном сне сохраняет «нормальное взаимодействие в сфере бессознательного между эмоциональными процессами, влечениями и собственно интеллектуальной деятельностью», а целостная психическая активность сна связана «с формированием, на основе видовой и индивидуального опыта, витальных мозговых механизмов стратегии поведения».

Функциональное значение цикла «сон-бодрствование» в связи с эволюцией биологической регуляции рассматривает Н. Моисеева. То, что выраженная картина сна сформировалась в процессе эволюции с появлением теплокровных млекопитающих и (независимо) в классе птиц, она оценивает как свидетельство необходимости сна в цепи эволюционных преобразований, обеспечивающих повышение уровня организации живых систем.

«Восстановительные» функции обычно приписывают медленному сну, а для объяснения функций быстрого сна последнее время все больше привлекаются информационные теории, сущность которых сводится к пониманию задач сна по переработке поступающей в бодрствовании информации. Так, М. Жуве предположил, что быстрый сон обеспечивает процессы программирования в мозге, необходимые для развития и поддержания генетически предопределенных функции, таких, например, как инстинкты. Фазическая активность нервных клеток подкорковых структур, проявляющаяся в сновидениях и быстрых движениях глаз в быстром сне, отражает информацию, касающуюся главным образом врожденного,

инстинктивного поведения; во время быстрого сна происходит ее объединение с информацией, приобретенной в бодрствовании.

Согласно гипотезе В. Ротенберга и В. Аршавского, в быстром сне осуществляется поисковая активность, задачей которой является компенсация состояния отказа от поиска в бодрствовании. Они приводят целый ряд фактов в пользу этой точки зрения. Прежде всего тот факт, что **в состоянии отказа от поиска повышается потребность в быстром сне**. Об этом свидетельствует уменьшение латентного периода фазы быстрого сна, обнаруженное при депрессиях и невротической тревоге (что является конкретным проявлением отказа от поиска у человека). Так, время от начала засыпания до наступления быстрого сна может сокращаться до 40 мин, в то время как в норме оно колеблется от 70 до 90 мин. У животных после пассивно-оборонительного поведения, вызванного неизбежным электрическим раздражением определенных зон мозга, доля быстрого сна в последующие часы увеличивалась почти в 2 раза по сравнению с фоном. В то же время выраженное поисковое поведение и у человека, и у животных приводит к уменьшению фазы быстрого сна. При маниакальных состояниях, характеризующихся высокой, хотя совершенно неупорядоченной поисковой активностью, явно доставляющей удовольствие самим больным, быстрый сон сокращен до 15—18 мин за ночь (при норме 90—100 мин).

Всем известно, что потребность в сне усиливается при удлинении бодрствования. Между тем многочисленные наблюдения за людьми и животными, помещенными в условия световой изоляции, свидетельствуют о том, что потребность в сне определяется также мощным влиянием циркадного процесса. Циркадный процесс рассматривается обычно как филогенетическая адаптация к временной структуре окружающего мира, благодаря которой происходит опережающее отражение; организм заранее приспосабливается к ожидаемому изменению условий существования.

Некоторые авторы рассматривают цикл «сон-бодрствование» как одно из проявлений эндогенной циркадной периодичности. А. Борбели считает, что это самостоятельные процессы. В соответствии с его гипотезой, **потребность в сне определяется двумя процессами — процессом расслабления, утомления, который нарастает во время бодрствования, и циркадным процессом, циклом «активности—покоя»** (пик покоя — около 4 ч утра, пик активности — около 4 ч дня). Уровень потребности в сне (процесс *S* — sleep) увеличивается во время бодрствования и уменьшается во время сна (по мере снижения доли дельта-сна), циркадный же ритм (процесс *C* — circadian) независим от предшествующего сна или бодрствования, он находится под воздействием «внутренних, биологических часов организма». Таким образом, потребность в сне в каждый данный момент представляет собой сумму процессов *S* и *C*; нормальный сон наступает при максимальном *S* и совпадает с периодом покоя. Именно нарушением взаимоотношения этих процессов можно объяснить тяжелые субъективные переживания в связи со смещением суточного ритма при резкой смене часовых поясов — цикл «сон—бодрствование» (процесс *S*) смещается в соответствии с новыми условиями, в то время как процесс *C* не изменяется. Поэтому время

засыпания приходится на период активности и человек не может уснуть, а днем чувствует постоянную сонливость из-за нарастающей потребности во сне, так как по S — это период покоя.

Взаимодействием этих же процессов можно объяснить лечебный эффект депривации сна на состояние больных эндогенной депрессией. Угнетенное состояние этих больных, особенно выраженное по утрам, связано с тем, что ко времени засыпания процесс S не достигает своего максимума. Депривация же сна приводит к повышению процесса S до нормы и, тем самым, временно (до следующего периода сна) устраняет депрессивное состояние.

Примером нарушения баланса систем «сна—бодрствования» является и нарколепсия (состояние, характеризующееся дневными приступами непреодолимого сна). В самые неподходящие моменты, например во время еды или езды на велосипеде, возникает внезапная потеря мышечного тонуса и наступает сон, часто сопровождаемый яркими сновидениями. После короткого сна человек просыпается, чувствуя себя свежим и бодрым. Характерные черты приступов засыпания (мышечная атония, яркие сновидения) свидетельствуют о том, что на фоне бодрствования внезапно наступает быстрый сон. При длительной регистрации периодов активности и покоя у больных нарколепсией обнаружены отклонения от нормального соотношения между дневным и ночным уровнем активности.

Рассматривая процессы S и C в эволюции, Борбели отмечает, что наличие циркадных биоритмов создает не только преимущества, так как эти ритмы обычно жестко запрограммированы и при внезапном изменении внешних условий не могут быстро перестроиться. По-видимому, цикл «сон—бодрствование» возник в эволюции как дополнительный механизм, дающий возможность более гибко приводить время активности и отдыха в соответствие с окружающими условиями и текущими потребностями организма.

П.К. Анохин с позиций имевшихся в то время системных представлений об организации активности мозга, рассматривал наступление сна как итог интегративной деятельности мозга, объединяющей все — и нервные, и нейрохимические, и гуморальные — «гипногенные» механизмы в единую функциональную систему, деятельность которой «обеспечивает перевес ассимиляторных процессов и создает условия для покоя тех нервных элементов, которые своей тонической деятельностью поддерживают бодрствование».

В настоящее время с позиций системной психофизиологии активность нейрона рассматривается как отражение актуализации системы, по отношению к которой данный нейрон специализирован. В бодрствовании актуализация систем определяет достижение результатов внешнего и внутреннего поведения. Каждый поведенческий акт, направленный на достижение конкретного результата, может быть охарактеризован через набор актуализированных в нем систем разного возраста и динамику межсистемных отношений.

Можно предположить, что во время сна актуализация систем обуславливает реорганизацию сложившихся к моменту сна межсистемных отношений. Во сне, по-видимому, **могут быть сняты запреты**, существующие в поведении бодрство-

вания на совместную актуализацию оппонентных систем — элементов опыта, и **опробованы даже такие комбинации актуализированных систем и отношений между ними, которые нарушили бы адаптивное поведение, будучи реализованными в состоянии бодрствования.** Перебор, «тестирование» комбинаций, приводящие к согласованию вновь сформированных в состоянии бодрствования систем с уже имеющимися в памяти индивида системами разного фило- и онтогенетического возраста, может привести к неожиданным решениям, затрудненным в бодрствовании. Этим объясняется то, что во сне может осуществляться проверка гипотез, решение важных проблем, постоянно волнующих человека и занимающих все его мысли.

Тот факт, что потребность в сне увеличивается при возникновении проблем и сложных периодов в жизни человека, можно объяснить с наших позиций необходимостью устранения противоречий между отдельными частями индивидуального опыта, которое почему-либо не может быть достигнуто в бодрствовании.

Из приведенных соображений, с одной стороны, следует, что запоминание материала, включающее «вписывание» новых элементов опыта в структуру уже имеющегося индивидуального опыта, будет улучшаться, если интервал между обучением и тестированием заполнен естественным сном, во время которого осуществляется перебор новых комбинаций элементов опыта. С другой стороны, было бы логично ожидать, что блокирование активности нейронов новых систем, т.е. уменьшение материала для комбинаций, должно сказаться на потребности в сне.

Повторные реализации акта дефинитивного поведения отличаются друг от друга за счет модификации межсистемных отношений, которая, в частности, может лежать в основе совершенствования поведения. Эти экстренные модификации, по-видимому, должны согласовываться с межсистемными отношениями, характеризующими весь опыт индивида. Именно поэтому важным материалом для опробования новых вариантов объединения нейронов во сне могут быть нейроны не только вновь сформированных систем, но также систем, реализовавшихся в период бодрствования, который предшествует данному эпизоду сна.

Таким образом, сон является многосторонним, сложным функциональным состоянием, обеспечивающим полноценную жизнедеятельность человека.

Тема 9. Психофизиология ориентировочной деятельности.

План:

1. Ориентировочный рефлекс.
2. Ориентировочная деятельность.

1. Ориентировочный рефлекс.

Ориентировочный рефлекс, или рефлекс «Что такое?» был открыт И.П. Павловым. Он описал его как комплекс двигательных реакций, который возникал на неожиданное появление нового стимула. Собака поворачивала голову, глаза, настораживала уши в направлении нового раздражителя. В работах Ю. Конорского этот комплекс соматических реакций называется рефлексом прицеливания.

Рассматривая ориентировочный рефлекс как реакцию, направленную на восприятие нового стимула, И.П. Павлов обратил основное внимание на его тормозную, прерывающую функцию в отношении текущей условно-рефлекторной деятельности. Во время ориентировочной реакции условный рефлекс либо полностью подавлялся, либо его выполнение ухудшалось.

Хотя вначале ОР и представлялся И.П. Павлову и его коллегам преимущественно как внешний тормоз условного рефлекса, они описали многие его особенности, которые выходили за пределы тормозной функции. Так был открыт растормаживающий эффект ориентировочной реакции. Он состоял в том, что ранее выработанные, а затем угашенные условные связи под влиянием ОР вновь восстанавливались. Сегодня мы интерпретировали бы эти данные как способность восстанавливать подавленные связи в процедурной долговременной памяти. В лаборатории И.П. Павлова также были получены первые факты о влиянии ОР на формирование условного рефлекса. Во время процедуры выработки условной связи, а также при формировании ассоциации между двумя индифферентными раздражителями было отмечено усиление или появление ориентировочных реакций. Однако на том этапе изучения ориентировочного рефлекса еще не сложилось полного представления о его взаимоотношениях с условным рефлексом и о физиологических механизмах и структуре самого ориентировочного рефлекса.

П.К. Анохин выделил три формы взаимоотношений ориентировочного рефлекса с текущей деятельностью. К первой он относит «конфликтные отношения», когда ориентировочная активность оказывает тормозный эффект. Эти отношения детально были изучены в лаборатории И.П. Павлова. Вторая форма отражает ассимиляцию ориентировочной реакции доминирующей деятельностью. В этом случае ОР не тормозит, а усиливает текущую деятельность. Например, в ситуации оборонительной доминанты' появление нового стимула вызывает не ориентировочный, а оборонительный рефлекс. К третьей форме отношений относится трансформация ОР в поведенческую реакцию, связанную со скрытой, внешне не проявляющейся доминантой. Анализируя эти данные, П.К. Анохин пришел к выводу том, что эффект ОР существенно зависит от предыдущего опыта животного и от ранее сформировавшихся и зафиксированных в памяти доминант.

Открытие в 1929 г. Г. Бергером альфа-ритма человека и последующее совершенствование техники записи волновой активности мозга позволили связать ОР с депрессией альфа-ритма. Важное значение для изучения ОР имело открытие Г. Моруцци и Х. Мэгуном ретикулярной активирующей системы мозга, позволившее связать блокаду альфа-ритма с реакцией активации, регулируемой этой системой. Наиболее всесторонне ориентировочный рефлекс был исследован в работах Е.Н. Соколова и его коллег.

Полиграфическая регистрация электроэнцефалографических, вегетативных и двигательных реакций животных и человека в условиях многократного повторения индифферентных стимулов привела к представлению об ориентировочном рефлексе как о многокомпонентной реакции активации. Е.Н. Соколов в 1960, а затем Р. Линн описали систему компонентов ОР. На уровне неокортекса ОР представлен ЭЭГ-реакцией активации, коррелирующей с увеличением возбудимости, реактивности и лабильности у нейронов коры. К вегетативным компо-

нентам ОР относят расширение зрачков, увеличение кожной проводимости, снижение ЧСС, изменение дыхания, увеличение дыхательной аритмии в частотном спектре ритмограммы сердца, расширение сосудов головы и сужение сосудов рук. В моторной сфере ориентировочный рефлекс представлен поворотом головы, движением глаз, настораживанием ушей в направлении нового стимула и увеличением мышечного тонуса, обеспечивающего повышенную готовность к моторным реакциям. Под влиянием ОР сенсорная чувствительность анализаторов, измеряемая по субъективным реакциям, увеличивается, что получило название сенсорного компонента ориентировочного рефлекса.

Характер электроэнцефалографических, вегетативных и моторных реакций во время ОР позволяет понять суть рефлекса «Что такое?». Ориентировочный рефлекс обеспечивает лучшее восприятие вызвавшего его стимула и готовность быстро реагировать, если того потребует ситуация. Ради этого прерывается текущая деятельность и ресурсы внимания обращаются на новый стимул.

Отличительной особенностью ОР является его привыкание или угашение, развивающееся при повторении индифферентного стимула. Е.Н. Соколов в 1958 выделил две формы ориентировочной реакции: генерализованную и локальную, которые выражают разные этапы процесса угашения ОР. В зависимости от длительности ОР различают тонический и фазический ориентировочный рефлекс.

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. Ее легко увидеть у субъекта, находящегося в дремотном состоянии. Тогда говорят о реакции пробуждения (*arousal reaction*). Подобную реакцию также наблюдали Шарплесс и Джаспер у кошек и назвали ее тонической реакцией пробуждения. Генерализованный ориентировочный рефлекс быстро угасает, обычно после 10—15 применений индифферентного стимула.

Это позволяет выявить локальный ориентировочный рефлекс, который более устойчив к угашению и требует 30 и более применений стимула. Его генерацию 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. Продолжая повторять стимул, можно добиться полного угашения ОР. Ориентировочный рефлекс с полным набором компонентов возникает не у всех испытуемых, что выражает их индивидуальные различия.

Хотя ориентировочный рефлекс, и относится к безусловным рефлексам, он обнаруживает способность к угашению. Это сближает его с условным рефлексом, который сам по себе является продуктом обучения. Именно поэтому угашение ОР рассматривается как особая форма обучения, получившего название негативного

обучения, которое ведет к потере способности у данного стимула вызывать ориентировочные реакции.

Угашение ОР характеризуется высокой избирательностью к физическим характеристикам стимула: даже небольшое изменение любого из параметров повторяющегося стимула ведет к восстановлению ОР. Стимулы, сильно отличающиеся от угашаемого, вызывают более сильные ориентировочные реакции, а стимулы, близкие ему — более слабые. Величина ОР увеличивается пропорционально количеству одновременно измененных параметров стимула.

Для объяснения этого явления Е.Н. Соколов предположил, что в процессе повторения индифферентного стимула без специального подкрепления в мозге формируется его нейрональная модель. Мозг замечает малейшее отклонение от параметров повторяющегося стимула благодаря сравнению с его моделью, хранящейся в памяти, будь то изменение интенсивности, длительности, цвета, формы, частоты и т.д. В нервной модели запечатлеваются не только элементарные, но и сложные признаки, например комплексы раздражителей — совместное или последовательное применение нескольких раздражителей. Исключение одного из элементов комплекса или изменение их порядка вызывают ориентировочные реакции. Нервная модель стимула многомерна, она фиксирует одновременно все его параметры, что доказывается восстановлением ОР при изменении любого физического свойства повторяющегося стимула даже в случае уменьшения интенсивности или укорочения его длительности.

Новизна как специфический триггер безусловного ОР определяется сигналом рассогласования, генерируемым при несовпадении нервной модели стимула с возбуждением от предъявляемого раздражителя. Схема взаимодействия основных функциональных блоков с нервной моделью, по Е.Н. Соколову, объясняющая угашение и восстановление ОР, включает воспринимающее устройство, исполнительное устройство ОР, блок с моделью стимула, компаратор (устройство, в котором осуществляется операция сравнения стимула с сигналом, поступающим от блока с моделью), блок активирующей системы, определяющий уровень активности исполнительного устройства ориентировочного рефлекса. По мере формирования модели она усиливает свое тормозное влияние на неспецифическую систему мозга. Торможение носит избирательный характер, оно ухудшает восприятие только повторяющегося стимула. В случае несовпадения стимула с моделью в компараторе возникает сигнал рассогласования, который активирует исполнительное устройство ОР.

Следует отметить, что некоторые исследователи увеличивают количество факторов, вызывающих ОР. Класс явлений, названных Д. Берлайном «сличительными признаками», которые стимулируют ориентировочно-исследовательское поведение, включает, помимо новизны, удивление, неопределенность, двусмысленность и сложность. Однако, по мнению Р. Линна, они могут быть интерпретированы как разные формы новизны. Так, удивление связано с появлением чего-то нового в последовательности стимулов, а сложность, необычность и двусмысленность представляют новизну в паттерне стимулов.

Изучение нейронных коррелятов ориентировочного рефлекса выявило существование особого класса нейронов — нейронов новизны, которые были об-

наружены в разных структурах мозга. Впервые нейроны новизны были найдены в зрительной покрывке лягушки Дж. Летвиным и др. Эти клетки переставали отвечать на повторяющееся движение зрительного объекта, совершаемое в одном и том же направлении. Изменение траектории движения восстанавливало ответ нейрона в виде спайковых разрядов. Нейроны новизны были эфферентными, а их длинные аксоны оканчивались в сетчатке. Эти нейроны сходны с «нейронами внимания», выделенными Д. Хьюбелом и др. в слуховой коре кошки. Нейроны со сходными характеристиками были также найдены в ретикулярной формации ствола мозга кошки. Изучение неспецифического таламуса кролика показало существование особой формы нейронной реакции активации, отличной от простого учащения спайковых разрядов. Новые стимулы вызывали десинхронизацию спайковой активности нейрона, которая состояла из разрушения его пачечной активности, коррелирующей с волнами ЭЭГ, и замены ее на рандомизированные одиночные спайки, появление которых совпадало с блокадой альфа-подобной активности. Реакция десинхронизации нейронов таламуса демонстрирует все свойства ориентировочной реакции.

Вначале формирование нервной модели стимула Е.Н. Соколов связывал с функцией корковых нейронов. Однако после открытия О.С. Виноградовой в поле САЗ гиппокампа двух групп нейронов, реакции которых обнаружили характеристики ОР (S-нейроны, реагирующие возбуждением, и Т-нейроны, отвечающие на новый стимул торможением), он связал нервную модель стимула с нейронами гиппокампа.

Е.Н.Соколов рассматривает эти две группы нейронов гиппокампа как «нейроны новизны» (S-нейроны) и «нейроны тождества» (Т-нейроны). Их совместное действие позволяет подчеркивать новые раздражители и ослаблять действие привычных стимулов за счет противоположного влияния на активирующую и инактивирующую части модулирующей системы мозга. Формирование нервной модели определяется тем, что множество нейронов-детекторов конвергируют на нейроны поля САЗ гиппокампа (нейроны новизны и тождества). Они создают на каждом из них универсальное рецептивное поле, охватывающее всю рецепторную поверхность животного. При действии стимула происходит селективное включение детекторов. С повторением раздражителя возбуждение детекторов сохраняется прежним. Однако меняются их синаптические контакты на нейронах гиппокампа. Веса задействованных пластических синапсов на гиппокампальных нейронах уменьшаются пропорционально силе приходящего возбуждения. В результате возбудительный ответ нейрона новизны на повторяющийся стимул подавляется и от него регистрируется лишь фоновая активность. С повторением стимула параллельно меняется и реакция нейронов тождества, с которыми детекторы связаны не возбуждающими, а тормозными пластическими синапсами. Их тормозная реакция на новый стимул постепенно уменьшается, и нейрон сохраняет свою фоновую активность. Е.Н. Соколов предположил, что реципрокные сигналы от нейронов новизны и тождества противоположно воздействуют на активирующую и синхронизирующую системы мозга. Новый раздражитель вызывает реакцию активации, так как возбуждает активирующую и тормозит синхронизирующую (инактивирующую) системы мозга. Привычный стимул перестает возбуждать активирующую

щую неспецифическую систему и при этом через нейроны тождества стимулирует неспецифические тормозные влияния.

Таким образом, нервная модель стимула представлена на нейронах новизны и тождества матрицами потенцированных синапсов, связанных со свойствами раздражителя и отражающими его конфигурацию. Новый стимул активирует новые синапсы нейронов новизны и тождества, еще не подвергнувшихся пластическим перестройкам. Это определяет появление ориентировочного рефлекса за счет возбуждения активирующей и подавления инактивирующей систем мозга. Величина ОР увеличивается пропорционально величине различия (рассогласования) между новым стимулом и сформированной нервной моделью.

Дальнейший прогресс в понимании механизма ОР связан с применением компьютерной техники усреднения при изучении потенциалов мозга, связанных с событиями. Значительный вклад в идентификацию и классификацию различных компонентов ССП и в поиски мозговых аналогов сигналов рассогласования внесли работы Р. Наатанена и его коллег. Им выявлена специфическая мозговая волна, названная негативностью рассогласования (НР). Она получена в опытах, в которых в случайном порядке и с короткими межстимульными интервалами, (не более 10—14 с) следовали стандартный (часто повторяющийся, 80—90%) и девиантные (несколько отклоняющиеся от стандарта и редко предъявляемые, 20—10%) стимулы. При этом внимание испытуемого было направлено на чтение интересной книги. Р. Наатанен для извлечения НР предложил процедуру вычитания ССП на стандартный стимул из ССП на девиантный стимул. Им представлено большое количество экспериментальных доказательств связи НР с операцией сличения действующего стимула с короткоживущим (не более 20 с) следом стандартного стимула в памяти. Чем сильнее они отличаются, тем больше амплитуда и короче латенция НР.

Исследователями выявлено два компонента НР: модально-специфический и фронтальный. Определяя локусы генерации модально-специфической НР для звуковых стимулов с помощью МЭГ, они нашли их в специфической слуховой коре, где, как предполагает Р. Наатанен, хранятся короткоживущие сенсорные следы. Для разных параметров звуковых стимулов (частоты, интенсивности и пространственного расположения) обнаружены разные НР с несовпадающими локусами их генерации. Предполагают, что сенсорно-специфическая НР трансформируется во фронтальную НР.

Процесс сличения стимула с короткоживущим следом памяти, который представлен в НР, протекает автоматически и не требует сознания. В частности, это подтверждается тем, что НР может возникать и на подпороговые девиации. При этом чем больше амплитуда подпороговой НР, тем ниже субъективный порог различения испытуемого. НР рассматривается как начальная фаза обработки информации о сигнале, за которой может следовать фаза произвольного внимания (безусловный ориентировочный рефлекс) к девиантному стимулу. Р. Наатанен связывает его с волной НР как выражение сигнала рассогласования отличается от классического ОР, который, как уже упоминалось, также возникает в результате рассогласования нервной модели стимула и наличного возбуждения от раздражителя. Однако в последнем случае время жизни нервной модели значительно

больше, что позволяет при угашении ОР и формировании нервной модели использовать длительные межстимульные интервалы порядка нескольких десятков секунд.

Сравнивая НР с классическим ОР, Р.Наатанен отмечает, что процесс генерации сенсорно-специфической НР имеет очевидное сходство с процессом рассогласования, постулируемым Е.Н. Соколовым для возникновения ОР, и в то же время между ними имеется существенное различие. НР — первое событие, возникающее в активности мозга, которое направлено на инициацию ОР в ответ на физическое изменение стимула, когда стимулы предъявляются с достаточно короткими межстимульными интервалами, чтобы вызвать НР. Появление ОР в начале стимульной последовательности и в ответ на изменение стимула при длительных межстимульных интервалах имеет другой механизм, отличный от вызова ОР на основе НР.

Другой сигнал рассогласования, который более тесно связан с классическим ОР, был выявлен М. Фербатеном и др. Для этого был использован не метод усреднения ССП, а процедура удаления шумового компонента, что позволило исследовать динамику одиночных ССП на стимулы, предъявляемые с большими интервалами. Исследователи нашли, что при угашении ОР (его компонента в виде увеличения кожной проводимости пальцев) параллельно идет процесс уменьшения неспецифической части волны. Новый стимул восстанавливает неспецифический компонент, и реакцию повышения кожной проводимости. Выделенная часть компонента Н, демонстрирует неспецифические свойства ОР и зависимость от долгоживущего следа памяти (десятки секунд).

Таким образом, сигналы рассогласования, участвовавшие в генерации произвольного ОР, возникают по крайней мере на двух разных типах следовых процессов: короткоживущей и долгоживущей моделях стимула. Следует отметить, что теория ориентировочного рефлекса Е.Н. Соколова, несмотря на ее большую популярность, все же подвергалась критике. Так, отмечалось, что с ее позиций трудно объяснить появление ОР в случаях когнитивного рассогласования, т.е. когда не подтверждается ожидание относительно последовательности стимулов. Например, ориентировочная реакция возникает на цифру «9» в последовательности 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9. Другое направление критики связано с утверждением о том, что теория ОР Е.Н. Соколова не объясняет появления ОР на значимые стимулы. Сторонники концепции значимости считают, что решающее значение для появления ОР имеют корковые процессы интерпретации и усиления. С этих позиций теория ОР, возникающего на любое физическое изменение стимула, рассматривается как не ориентированная на реальное поведение и деятельность.

Однако участники полемики относительно значимости ОР не учитывают, что наряду с безусловным ОР Е.Н. Соколов в 1958 вводит понятие условного ориентировочного рефлекса, возникающего на значимый сигнальный стимул. Он показал, что придание раздражителю сигнального значения (обычно с помощью инструкции или речевого подкрепления, побуждающих человека отвечать определенной реакцией на определенный стимул) восстанавливает и

усиливает ОР на условный сигнал. Эффект усиления ОР сохраняется до тех пор, пока условный рефлекс не достигнет стадии автоматизации.

Сравнивая форму ССП на редко предъявляемые девиантные стимулы, когда они были релевантными и испытуемый должен был на них как-то реагировать и когда те же стимулы им игнорировались (испытуемый читал книгу), Р. Наатанен выделил среди компонентов ССП особый потенциал, который коррелировал с произвольным вниманием. Эта волна получила название процессной негативности (ПН). Под влиянием инструкции быть внимательным к особым стимулам, ПН усиливается на все стимулы, но особенно на релевантные. Чем короче межстимульный интервал, тем раньше возникает ПН (в среднем ее ЛП около 150 мс, но она может появляться и через 50 мс). ПН не тождественна Н, хотя и совпадает с ней *по* латенции. Критическим признаком, отличающим Н, от ПН, является его инверсия при смещении активного электрода по слуховой коре относительно мостадоидов (сосцевидных отростков). Объясняя ПН, Р. Наатанен вводит понятие «следа селективного внимания», который связан с памятью. Он полагает, что произвольное внимание актуализирует в сенсорной памяти (по-видимому, во вторичной ассоциативной коре) след релевантного стимула. «След внимания» понимается им как механизм опознания стимула, так как входной сигнал всякий раз сличается со следом релевантного стимула, который непрерывно поддерживает в активном состоянии произвольное внимание. Чем ближе стимул к релевантному, тем больше ПН. Р. Наатанен выделяет раннюю ПН с локусом в ассоциативной коре, выражающей завершение процесса сличения, и позднюю ПН с фронтальной локализацией. Последняя отражает произвольное усилие, направленное на дальнейшую обработку стимула, включающее произвольный ОР на значимый стимул.

Суммируя результаты собственных исследований с данными Р. Наатанена и его коллег, Е.Н. Соколов выделяет два типа энграмм, с которыми связано возникновение произвольного и произвольного ОР. Когда единицы кратковременной памяти подключены к нейронам новизны и тождества прямо в виде потенцированных синапсов от детекторов-признаков, сигнал рассогласования, возникающий при несовпадении стимула с энграммой, определяет генерацию произвольного ОР. Его сигнал рассогласования представлен в НР и неспецифическом компоненте Н. Если же к нейронам новизны и тождества подключены единицы долговременной памяти и они обеспечивают произвольное удержание шаблона, то совпадение стимула с шаблоном порождает сигнал согласования или совпадения. В терминах нейронных популяций он представлен ПН. Сигнал совпадения достигает нейронов активирующей системы и вызывает условный ОР, направленный на значимый стимул. В случае несовпадения стимула с шаблоном сигнал совпадения и ПН не возникают и ОР на значимый стимул не появляется. При этом стимулы, отличающиеся от релевантного, вызывают безусловный ОР, произвольное внимание, которое представлено негативностью рассогласования и неспецифическим компонентом Н.

2. Ориентировочно-исследовательская деятельность

Ориентировочную реакцию (как настройку анализаторов на лучшее восприятие нового стимула) следует отличать от исследовательских реакций и ори-

ентировочно-исследовательского поведения. Последние могут следовать за ОР — они направлены на более детальное ознакомление с вызвавшим их объектом.

Сегодня можно считать доказанным, что ориентировочно-исследовательская деятельность животного и человека побуждается самостоятельной потребностью в получении новой информации. П.В. Симонов [1993] относит ее к группе идеальных потребностей, создающих основу для саморазвития индивида. На основе ориентировочно-исследовательского подкрепления (получения новой информации) возможна выработка самых различных условных инструментальных рефлексов у животных. Крысы обучаются различать цвета слайдов, чтобы попасть в более сложную часть лабиринта. Обезьяны выучивают сложные действия, чтобы иметь возможность выглядывать через окошко камеры в помещение лаборатории [Дьюсбери, 1981]. Подкрепляющая функция ориентировочно-исследовательской активности обусловлена активацией эндогенных опиатов [Katz, Gelbart, 1978; Kavaliers, 1988]. Подтверждена связь ОР с положительными эмоциями и активацией бета-эндорфинов, снижающих болевую чувствительность и тормозящих оборонительные реакции [Kanfer, Goldfoot, 1966; Izquierdo et al., 1985]. Во время исследовательского поведения активируются нейроны удовольствия центров самораздражения [Kanki et al., 1983].

Согласно Д. Берлайну, существуют две группы детерминант ориентировочно-исследовательского поведения. С одной стороны, это дефицит активации в организме, который побуждает к поиску стимулов, удовлетворяющих эту потребность. Он называет этот тип поведения, который направлен на поиск стимуляции, разнонаправленным исследованием. Примером может служить поведение крысы, которая начинает нажимать на педаль, чтобы получить кратковременное освещение в лабиринте. Обезьяна, содержащаяся в клетке и часами открывающая окно, чтобы увидеть, что происходит за ее пределами, также стремится поднять свой уровень активации. С другой стороны, исследовательская деятельность побуждается неопределенностью ранее полученной информации. Это стимулирует особую форму активности в виде целенаправленной любознательности. Ее цель — получить недостающие уточняющие сведения и тем самым снизить неопределенность ситуации.

Тема 10. Прикладная психофизиология.

План:

1. Педагогическая психофизиология.
2. Социальная психофизиология.
3. Экологическая психофизиология.
4. Психофизиология профессиональной деятельности.

1. 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. В настоящее время управление процессом обучения осуществляется глав-

ным образом с учетом результатов успеваемости, на основе тестирования обучения. При этом вне поля внимания остается вопрос о том, является ли выбранный педагогом режим обучения оптимальным с точки зрения биологических критериев.

Большинство людей достаточно осведомлены о влиянии стресса и его отрицательных последствиях. 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 функционального состояния учащегося, а также через компьютеризированную оценку его индивидуальных психофизиологических характеристик. Особое внимание должны привлекать те индивидуальные особенности, которые наиболее тесно связаны с механизмами регуляции 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.

Важность мониторинга функционального состояния учащихся для оптимизации обучения вытекает из роли и места мозговых механизмов, регулирующих состояние, 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.

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. Необходимость автоматизированного контроля за функциональным состоянием учащегося в процессе обучения вытекает из роли и места ФС в составе психической деятельности.

Соединение психофизиологии с компьютеризированным 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 ФС на основе полиграфической регистрации ряда физиологических параметров

и для оптимизации обучения на основе манипулированием состоянием учащегося.

Наиболее эффективно эта задача может быть решена на базе компьютерной техники. На основе компьютеризированного тестирования уровня усвоенных знаний и непрерывного компьютерного мониторинга ФС ученика предъясняется такой режим предъявления информации, 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.

Компьютеризированная 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. Компьютеризированная технология обучения уникальна для создания обучающих программ на основе процедуры «обучение через обучение».

2. 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 группу 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.

Одной из важных биологических потребностей, определяющих зоосоциальные отношения животных, является потребность в привязанности, в социальном контакте, в общении. Наиболее фундаментальна социальная связь - это отношение матери и ребенка. Они складываются по-разному в зависимости от того, как удовлетворяется потребность в привязанности.

При воздействии отрицательных эмоциональных факторов (голод, страх, боль) усиливается потребность в социальном контакте. На этом фоне ускоряется процесс социализации и формирование привязанности. Существование самостоятельной потребности в привязанности подтверждается также тем, что ее удовлетворение может служить положительным подкреплением (наградой).

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. 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, но и кожные оральные контакты. Особую роль играют улыбка, разговор с ребенком, поглаживание.

Привязанность, которая формируется между ребенком и матерью, существенно влияет на его будущее эмоциональное и социальное развитие и определяет его коммуникативные способности.

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. 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, вызванную физическим стрессом; по данным других, присутствие посторонних лиц ухудшает состояние человека. Изучение влияния социального присутствия на ФС 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 отмечались случаи, когда пальпация устраняла даже желудочковую аритмию сердца. У женщин, которые до операции имели более

частные контакты с другими пациентами в виде касания плеч и спины, в послеоперационный период обнаруживались лучшие показатели артериального давления.

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 на эмоции и функциональное состояние субъекта может быть причиной затруднений, возникающих при деловом общении.

3. 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, через почву, растения и продукты питания также попадают в организм 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. Таковы 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 паковки. Даже низкие его концентрации, но при длительном воздействии 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.

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.

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 параметрам может быть реализована в составе экологической службы.

4. Психофизиология профессиональной деятельности.

На границах естественных наук и психологии сформировался ряд специальных научных дисциплин и направлений, в том числе психология труда, инженерная психология и эргономика, объектом исследования которых является человек труда. Основной задачей этих дисциплин является изучение широкого круга психофизиологических, психологических и социально-психологических свойств человека, которые проявляются в конкретной деятельности, оказывают влияние на эффективность и качество этой деятельности, определяют надежность и работоспособность человека, его психическое состояние, удовлетворенность трудом и психофизиологические ресурсы. В связи с постоянным изменением характера труда, насыщением его интеллектуальным содержанием и увеличением напряженности существенными направлениями гуманизации и повышения надежности труда становятся психофизиологический анализ деятельности человека, оптимизация его психофизиологических состояний, решение задач профессионального отбора и профпригодности, определение и формирование индивидуально-психофизиологических качеств человека, важных для выполнения той или иной конкретной деятельности и оптимизация неблагоприятных психических состояний.

Применение психофизиологических методов в психологии труда было вызвано необходимостью разработки объективных и количественных критериев психофизиологического отбора, которая как проблема возникла в связи с развитием техники и ее усложнением, а также появлением профессий, предъявляющих к психическим качествам и психофизиологическим возможностям работающего человека все более жесткие требования.

В процессе профотбора процедура выявления статической картины наличных знаний, навыков и умений человека была заменена системой проверки и измерения у данного индивида его способностей к приобретению новых, специфических для данной деятельности, функций и навыков к обучению. Кроме того, в систему профотбора стали включать испытания, оценивающие индивидуально-психологические и личностные качества человека, одни из которых поддаются целенаправленному воздействию или воспитанию, а другие являются более стойкими и практически не меняются под влиянием жизненного опыта человека. Последние находятся в более тесной связи с нейрофизиологическими особенностями субъекта и поэтому были охарактеризованы как «психофизиологические качества индивидуальности» (как эмоциональная уравновешенность, самообладание, выдержка, способность к сосредоточению, психическая выносливость, переключаемость, объем и распределение внимания и т.п.). Особенностью этих качеств «психофизиологической группы» является то, что они сами и свойства нервной системы (НС), их определяющие, поддаются экспериментальному изучению и количественной оценке. В число методов, используемых в задачах профотбора и определения профпригодности, принято включать методы определения основных и частных (парциальных) свойств НС и особенностей вегетативной регуляции (по параметрам пульса, дыхания и КГР).

В основу психофизиологической системы профотбора вошли такие представления, достаточно теоретически и практически проработанные, как связь силы НС с порогами ощущения, с концентрацией внимания, со спонтанной отвлекаемостью и помехоустойчивостью; зависимость скорости переключения с одной деятельности на другую от подвижности нервных процессов в микроинтервалы времени; влияние на пропускную способность оператора и реакцию на предвиденные стимулы/появление периода «психической рефрактерности» и принятие логических решений/уравновешенности нервных процессов и отношения силы НС по отношению к возбуждению; связь силы НС по отношению к процессу возбуждения или к процессу торможения и таких особенностей НС, как подвижность и «уравновешенности нервных процессов».

Позже количество профессионально значимых психофизиологических свойств НС было расширено за счет включения в систему профотбора такого параметра, как «концентрируемость» нервных процессов, который определяет реакции индивида на некоторые особые ситуации, например аварийную сигнализацию при дежурстве у распределительных щитов электростанций. Еще одним практически важным свойством НС является «прочность» однажды образованных связей, составляющая основу прочности запоминания.

В целом в настоящее время исследования по психологическому отбору или профессиональной профпригодности базируются на методологических принци-

пах системно-структурного подхода к оценке функционального соответствия компонентов системы «человек—техника—профессиональная среда», разрабатываемого в отечественной психологии и означающего применительно к данным задачам необходимость целостного познания структурной взаимосвязи — «ансамбля» профессионально-значимых статистических и динамических свойств и качеств личности, параметров структуры и условий деятельности, показателей ее эффективности и надежности.

Еще одним важным направлением психофизиологии труда является изучение работоспособности. Способность человека к выполнению конкретной деятельности в рамках заданных временных лимитов и параметров эффективности определяет содержание работоспособности как основной составляющей надежности человека. При рассмотрении работоспособности как сложного многопланового явления, для ее оценки применяется комплексный подход, при котором используются показатели, относящиеся к разным системам: показатели эффективности или продуктивности деятельности, показатели самочувствия человека и психофизиологические показатели состояния систем и функций организма, которые входят в качестве обеспечивающих и оперативных компонентов в функциональную систему деятельности. В качестве психофизиологических показателей используются преимущественно ЧСС, ЭПГ, ЭМГ, ЭОГ, КГР и др.

Только на основании совместного анализа данных по соотношению изменений в продуктивности деятельности и в психофизиологических показателях в процессе рабочего дня как для физической, так и умственной деятельности на кривой работоспособности были выделены следующие стадии: 1) Стадия вработывания. 2) Стадия оптимальной работоспособности. 3) Стадия полной компенсации. 4) Стадия неустойчивой компенсации (или выраженного утомления). 5) Стадия «конечного порыва». 6) Стадия декомпенсации.

Как показывают эти данные, построение кривой работоспособности для конкретного субъекта возможно только с привлечением психофизиологических измерений. Эти исследования имели исключительное практическое значение для разработки режимов труда, для оценки эффективности и надежности человека, работающего в системах «человек—техника—среда».

Психофизиологический анализ содержания профессиональной деятельности. Психофизиологические особенности отдельных видов трудовой деятельности вошли составной частью в профессиографию — психологическое описание профессий, что позволило сделать более объективным психологический анализ деятельности. Совершенствование методов психофизиологического анализа преимущественно физических видов труда было в основном связано с анализом движений и таких их характеристик, как скорость, сила в определенные интервалы времени одновременно с параллельной регистрацией тех физиологических функций, которые преимущественно обеспечивают выполнение этих работ: электромиография, электрокардиография, пневмография и т.п. В результате было показано, что физическая работа сопровождается выраженными функциональными сдвигами вегетативных функций, степень которых отражает тяжесть и интенсивность физической работы. Полученные данные послужили основанием

для рационализации труда, разработки режимов труда и отдыха, рекомендаций по безопасности труда и профессиональному обучению.

В отличие от физической работы, умственная деятельность характеризуется большим разнообразием и становится основной в целом классе операторских профессий. Важность психофизиологического анализа деятельности специалистов-операторов в системах управления подчеркивалась многими психологами. В связи с тем, что содержанием подобной деятельности является прием информации, ее переработка и принятие решения, функциональные изменения, происходящие в организме человека, отражаются преимущественно не в изменениях вегетативных процессов, а в динамике изменений характеристик ЦНС.

Изучение психофизиологии профессиональной деятельности позволяет более продуктивно осуществлять организацию труда.

4. УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА ДИСЦИПЛИНЫ ДЛЯ СПЕЦИАЛЬНОСТИ 030301

5 семестр

Но- мер не- де- ли	Но- мер темы	Наименование вопро- сов, изучаемых на лекции	Занятия (номер)	Самостоятельная работа студентов		
			Семи- нарские	Содержание	Часы	Форма контроля
1	2	3	4	5	6	7
2	1	Введение. Методы психофизиологических исследований.	1	Рефераты: 1. История становления психофизиологии в лицах. 2. Психофизиология в 21в.: в России и за рубежом. 3. Обзор новейших методов психофизиологических исследований. 4. Ассоциативный эксперимент и детекция лжи.	2	Заслуши- вание на семинаре
4	3	Психофизиология вос- приятия (сенсорных процессов).	2	Рефераты 1. Развитие сенсорных систем человека в филогене- незе. 2. Онтогенетическое развитие сенсорных систем. 3. Механизмы возникновения иллюзий воспри- ятия. 4. Восприятие при органических поражениях раз- личных участков анализатора (на примере одной из сенсорных систем). 5. Особенности восприятия в различных возрастах.	2	Заслуши- вание на семинаре

6	4	Психофизиология внимания и сознания.	3	Рефераты 1. Роль левого и правого полушарий мозга в процессе внимания. 2. Внимание как ориентировочный рефлекс. 3. Экспериментальное изучение внимания. 4. Сознание и функциональная асимметрия мозга. 5. Психофизиология неосознаваемых процессов.	2	Заслушивание на семинаре
8	5	Психофизиология памяти.	4	Рефераты 1. История изучения физиологических основ памяти. 2. Множественность систем памяти как условие ее функционирования. 3. Научение и его экспериментальное изучение. 4. Сравнительный анализ памяти животных и человека.	2	Заслушивание на семинаре
10	6	Психофизиология эмоций.	5	Рефераты 1. Сравнительная характеристика эмоций животных и человека. 2. История изучения психологических и физиологических параметров эмоций. 3. Экспериментальное изучение эмоций. 4. Эмоции и функциональная асимметрия мозга. 5. Эмоции и эффективность коммуникации. 6. Психофизиология стресса.	2	Заслушивание на семинаре

12	7	Психофизиология мышления и речи.	6	Рефераты 1. Развитие речи (и ее физиологической основы) в онтогенезе. 2. Физиология нарушений речи. 3. Экспериментальное изучение физиологических основ мышления. 4. Механизмы творческой деятельности.	2	Заслушивание на семинаре
14	8	Психофизиология сна и сновидений.	7	Рефераты 1. Теории происхождения сна. 2. Методы изучения сна. 3. Позы спящих людей. 4. Нарушения сна и методы их преодоления. 5. Методики обучения во сне: физиологическая основа и границы применимости. Составление обзора публикаций по теме на основе анализа монографий, периодических изданий и информации из Internet.	2	Заслушивание на семинаре
16	9	Психофизиология ориентировочно-исследовательской деятельности. Научение.	8	Рефераты 1. Экспериментальное изучение ориентировочно-исследовательской деятельности. 2. Рефлекторная дуга и рефлекторное кольцо как модели описания двигательного акта. 3. Современные теории научения.	2	Заслушивание на семинаре

18	10	Направления прикладной психофизиологии.	9	<p>Рефераты</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Использование психофизиологических знаний для оптимизации учебного процесса. 2. Психофизиологические требования к обучающим компьютерным программам. 3. Механизмы возникновения дидактогений и их предотвращение. 4. Связь индивидуальных различий людей и социальных процессов. 5. Профилактика и коррекция психофизиологических нарушений, вызванных экологическими факторами. <p>Составление обзора публикаций по теме на основе анализа монографий, периодических изданий и информации из Internet.</p>	2	Заслушивание на семинаре
----	----	---	---	--	---	--------------------------