

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
АМУРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
(ФГБОУ ВО «АмГУ»)

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ
сборник учебно-методических материалов
для специальности 37.05.01 – Клиническая психология

Благовещенск, 2017

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

Составитель: Закаблук А.Г.

Психофизиология: сборник учебно-методических материалов для специальности 37.05.01 Клиническая психология. – Благовещенск: Амурский гос. ун-т, 2017. – 74 с.

© Амурский государственный университет, 2017

© Кафедра психологии и педагогики, 2017

© Закаблук А.Г., составление

СОДЕРЖАНИЕ

1. Краткое изложение лекционного материала	4
2. Методические рекомендации (указания) к практическим занятиям	6
	9
3. Методические указания для самостоятельной работы студентов	7
	2

КРАТКОЕ ИЗЛОЖЕНИЕ ЛЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА

Тема 1. Введение. Методы психофизиологических исследований.

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

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

К тому же, все более многочисленными становятся доказательства того, что формы взаимодействия организма со средой, эволюционно возникшие более поздно, не отменяют предыдущие. Они сохраняются и сосуществуют вместе, наслаиваясь друг на друга. Примером может служить взаимодействие в передаче информации двух классов информационных молекул: медиаторов и пептидов. Медиаторы, появившиеся в эволюции много позже пептидов, передают информацию на близкое расстояние и по анатомическому адресу: по цепочке от нейрона к нейрону. Пептид действует на большие расстояния и по химическому адресу. 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. соотношением мозга и психики).

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.

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 «физиологическая 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 невробиологии (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.

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 рефлексy.

В настоящее время широко используются следующие методы исследования:

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

ЭЭГ отражает колебания во времени разности потенциалов между двумя электродами. Для расположения электродов используют международную схему «10–20». Отведение 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 био-токов мозга* (brainmapping). 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 кровоток в данном участке мозга, тем быстрее в нем будет накапливаться содержание радиоактивной метки и быстрее происходить ее вымывание. Увеличение кровотока коррелирует с ростом уровня метаболической активности мозга. Регистрация метки производится с помощью многоканальной гамма-камеры. Используют шлем со специальными сцинтилляционными датчиками (до 254 штук). Применяют два метода введения изотопов. При инвазивном методе изотоп вводят в кровяное русло через сонную артерию. Регистрацию начинают через 10 с после инъекции и продолжают в течение 40–50 с. Недостаток этого метода состоит в том, что можно исследовать только одно полушарие, которое связано с той сонной артерией, в которую сделана инъекция. Кроме того, не все области коры снабжаются кровью через сонные артерии.

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

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

Пространственное разрешение методов, применяемых для измерения локального мозгового кровотока, достаточно хорошее: для изотопных датчиков – 2 см, для измерения водородного клиренса – 250 мкм. Существенным недостатком этих методов является их низкое временное разрешение. Каждое измерение длится около 2 мин. Поэтому техника измерения локального мозгового кровотока хороша для оценки тонических изменений или характери-

стики фоновой мозговой активности и малопригодна 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 деоксигемоглобина. Существование многих локусов активации отражается в неравномерном распределении в

мозге деоксигемоглобина, что создает неоднородность магнитного поля, которую используют для получения карт локальных активаций. Функциональная МРТ позволяет выявлять участки мозга с активно работающими нейронными клетками. Данный метод вытесняет ПЭТ, так как ему не нужен изотоп и его временное разрешение выше, чем у ПЭТ.

5) Термоэнцефалоскопия – измерение локального метаболизма мозга и кровотока по теплопродукции. Мозг излучает теплотелуи 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 кодировки информации в нервной системе.

Общие принципы кодирования информации. Принцип специфичности и меченая линия. Частотный способ кодирования информации об интенсивности стимула. Степенные зависимости между стимулом и реакцией. Паттерн ответа нейрона. Роль ансамбля нейронов в кодировании информации. Принцип кодирования информации номером детектора (детекторного канала). Векторная психофизиология. Механизмы передачи и переработки сенсорных сигналов. Механизмы восприятия информации. Передача и преобразование сигналов. Механизмы опознания образов. Адаптация и взаимодействие сенсорных систем. Механизмы переработки информации в сенсорной системе.

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 предположение, 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 ос-*

нового 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 сложных признаков, *избирательно реагирующим на определенный физический признак или их комплекс.*

Идея о том, что информация кодируется номером канала, присутствовала уже в опытах И.П. Павлова с кожным анализатором собаки. Выработывая условные рефлексy на раздражение разных участков кожи лапы через «касальки», 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 locus возбуждения на карте смещается. Для объяснения организации нейронной сети, работающей как детекторная система, Е.Н. Соколов предложил *механизм векторного кодирования сигнала.*

Принцип векторного кодирования информации впервые был сформулирован в 50-х годах шведским ученым Г. Йохансоном, который и положил начало новому направлению в психологии – векторной психологии. Г. Йохансон основывался на результатах детального изучения восприятия движения. Он показал, что если две точки на экране движутся навстречу друг другу – одна по горизонтали, другая по вертикали, – то человек видит движение одной точки по наклонной прямой. Для объяснения эффекта иллюзии движения Г. Йохансон использовал векторное представление. Движение точки рассматривается им как результат формирования двухкомпонентного вектора, отражающего действие двух независимых факторов (движения в горизонтальном и вертикальном направлениях). В дальнейшем векторная модель была распространена им на восприятие движений корпуса и конечностей человека, а также на движение объектов в трехмерном пространстве. Е.Н. Соколов развил векторные представления, применив их к изучению нейронных механизмов сенсорных процессов, а также двигательных и вегетативных реакций.

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

Механизмы передачи и переработки сенсорных сигналов.

Механизмы восприятия информации. Сенсорные сигналы несут в мозг внешнюю информацию, необходимую для ориентации во внешней среде и для оценки состояния самого организма. Эти сигналы 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 преобразованиями и перекодированием на всех уровнях сенсорной системы и завершается опознанием сенсорного образа.

Основные функции сенсорной системы. Каждая сенсорная система выполняет ряд основных функций, или операций с сенсорными сигналами. Эти функции таковы: обнаружение сигналов, их различение, передача, преобразование 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 осуществляют нейроны всех уровней системы.

Общие механизмы возбуждения рецепторов. При действии стимула в рецепторе происходит преобразование энергии внешнего раздражения в рецепторный сигнал (трандукция сигнала). Этот процесс включает в себя три основных этапа: 1) взаимодействие стимула с рецепторной белковой молекулой, которая 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 раздражители. Абсолютную чувствительность измеряют **порогом** той или иной реакции организма на сенсорное воздействие. Чувствительность системы и порог реакции – обратные понятия: чем выше порог, тем ниже чувствительность, и наоборот. Порогом реакции считают ту минимальную интенсивность, длительность, энергию или площадь воздействия, которая вызывает данную реакцию. Обычно принимают за пороговую такую силу стимула, вероятность восприятия которого равна 0,5–0,75. Более низкие значения интенсивности 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 возбуждали 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.

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 временных 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.

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.

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 (кроссmodalное) взаимодействие на корковом уровне создает условия для формирования «схемы мира» (или «карты мира») и непрерывной увязки, координации с ней собственной «схемы тела» данного организма.

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 реакции 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 возбуждавшего 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.

Тема 3. Психофизиология восприятия (сенсорных процессов).

Общие принципы организации сенсорных систем. Строение и функции оптического аппарата глаза. Структура и функции сетчатки. Аккомодация и зрительная адаптация. Аномалии рефракции глаза. Теория цветового зрения Г. Гельмгольца. Психофизиология восприятия пространства. Структура и функции наружного, среднего и внутреннего уха. Психофизиологические особенности вестибулярного аппарата. Анализ слуховых ощущений. Особенности кожной, болевой, проприоцептивной, температурной рецепции. Психофизиология обонятельного аппарата. Кодирование и декодирование обонятельной информации. Психофизиология вкуса.

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. Маунткаслем, 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 ак-

сонного 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 глазо-доминантности 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 глазо-доминантности во всей толщине коры, связан с использованием *меченой дезоксирибозы*. Метод предложен в 1976 г. Л. Соколоффым в Национальном институте здоровья в Бетезде.

Кроме колонок глазо-доминантности, 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, глазо-доминантности 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.

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 элементы, 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, раздельно 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 ретиноптопической 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.

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

Свойства цветовых нейронов различных зон коры обезьяны подробно изучены С. Зеки. В стриарной коре (VI) он нашел два типа цветоочувствительных нейронов: цветоопponentные нейроны и нейроны с избирательной чувствительностью к определенному и узкому диапазону длин волн. Цветоопponentные клетки по своим свойствам совпадают с аналогичными нейронами сетчатки и ЛКТ. Исключение составляет группа нейронов с двойной опponentностью, у которых и центр и периферия рецептивного поля приобрели способность отвечать по опponentному типу. Нейроны в 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 цветоочувствительных 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 цветовых колонок не совпадают с границами колонок, организованных по другим признакам (ориентации, глазо-доминантности). 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 subsystemы (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 цветооппозитных 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 направленностью в виде соотношения возбуждений внутри ансамбля нейронов (направлением вектора).

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

Проблема внимания в психофизиологии. Модели внимания. Исследования внимания в когнитивной психологии. Характеристика и виды внимания. Автоматические и контролируемые процессы обработки информации. Локализация основных центров внимания. Функции сознания. Основные концепции сознания. Концепции коммуникативной природы сознания П.В. Симонова. Индикаторы осознаваемого и неосознаваемого восприятия. Функциональная асимметрия полушарий мозга и бессознательное.

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, завершённую 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 па-

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

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 реакции сокращается. При формировании предупреждающим сигналом ошибочной установки на место появления императивного стимула время реакции на него удлиняется. Правильное ожидание стимула гарантирует «успех», ошибочное ведет к потерям при обнаружении релевантного стимула.

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

Авторы утверждают, что большое количество сложных, но привычных мыслительных процессов могут протекать автоматически. В качестве примера они приводят эффект Струппа, который демонстрирует, что субъект не может избежать обработки тех свойств, которые он и хотел бы проигнорировать. Эффект Струппа показывает, что обработка сенсорной и семантической информации может протекать параллельно и автоматически. Испытуемому предъявляются слова – названия цветов, написанные чернилами разного цвета. Его задача – называть цвет чернил. Устное выполнение задания замедляется, если семантический компонент слова не совпадает с перцептивным, и ускоряется, если название цвета и цвет чернил совпадают. Таким образом, семантическая информация обрабатывается независимо от установки субъекта, параллельно анализу перцептивных свойств стимула. Интерференция возникает не между процессами обработки сенсорной и семантической информации, а на этапе запуска исполнительной реакции: между речевой реакцией, которую требует задание, и импульсом, стимулирующим непроизвольное речевое воспроизведение прочитанного слова – названия цвета. При несовпадении одновременно иницилируемых 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 зрительного поиска). Обработка сенсорной информации нейронными детекторными системами, создающими базу сенсорных данных для формирования соответствующих образов и их следов в памяти, также протекает автоматически. Р. Наатанен связывает эти процессы с досознательным этапом обработки информации –

предвниманием. В составе вызванных потенциалов оно представлено *негативностью рассогласования* (см. раздел «Непроизвольное внимание»). Предвнимание обнаружено не только в состоянии бодрствования, но и во сне. Еще один пример автоматических процессов – это перевод сенсорной информации в сенсорную память (эхоическую, иконическую). Известно, что цифры, поступающие через игнорируемый канал, могут быть воспроизведены не позже чем через 5 с – время, в течение которого след от стимула сохраняется в сенсорной памяти.

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

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 выска-

зывание 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 сопровождает-

ся, 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 «сознание», т.е. совместное знание. Оно возникло в процессе эволюции на базе потребности в общении, передаче знаний и объединении 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 рассматривании 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.

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 поступок 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.

Понятие памяти в психологии и психофизиологии. Память и научение. Подход к исследованию научения в бихевиоризме и деятельностном подходе. Виды памяти. Временная организация памяти. Проблема несовпадения временных характеристик памяти, принятых в психологии и психофизиологии. Состояние энграммы. Механизмы консолидации следов памяти. Механизмы восстановления памяти. Распределенность энграммы. Нейронные и молекулярные механизмы памяти. Нейронные коды памяти. Дискретность мнемических процессов. Константа Ливанова. Объем и быстрое действие памяти.

Память – психический познавательный процесс, заключающийся в запечатлении, сохранении и последующем воспроизведении информации (того, что человек отражал, делал, переживал), что делает возможным его повторное использование в деятельности или возвращение в сферу сознания. К памяти относится и процесс забывания.

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 реверберующей 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.

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.

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, иницируемый 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 воспроизведения. 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 следообразования, а само следообразование 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.

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.

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 разделения 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 требуемый ситуацией 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.

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 предполо-

жение 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 миндалин. Стимуляция токами малой силы гиппокампа, миндалин, 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, миндалин и гиппокампа – 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».

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 серий 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.

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 медулярную 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.

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.

Понятие эмоций в психологии и психофизиологии. Роль исследований Ч. Дарвина в изучении психологии и психофизиологии эмоций. Эмоция как отражение актуальной потребности и вероятности ее удовлетворения. Структуры мозга, реализующие подкрепляющую, переключающую компенсаторно-замещающую и коммуникативную функции эмоций. Механизмы возникновения эмоций. Индивидуальные особенности взаимодействия структур мозга, реализующих функции эмоций как основу темпераментов. Лицевая экспрессия и эмоции. Влияние эмоций на деятельность. Объективные методы контроля эмоционального состояний человека.

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 состояние 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. Симон назвал свою концепцию «потребностно-информационной теорией эмоций».

В наиболее общей форме правило возникновения эмоций может быть представлено в виде следующей структурной формулы: $\mathcal{E} - [-P \{ I_n - I_c \}]$, где \mathcal{E} – эмоция, ее сила, качество и знак; P – 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.

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 – миндалины – 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 миндалины 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 осуществлении переключающей поведенческой 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 гиппокампеэктомированных 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 вентрального – 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 не-

окортексом, 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 речи. 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. Гипотеза 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.

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 миндалина – у меланхоликов и сангвиников. Действительно, введение средних доз диазепама, угнетающих активность нейронов миндалина 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 малопривлекательным, но высоковероятным подкреплением.

Диаметрально противоположная картина наблюдалась при невро-тизации 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 миндалина 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 миндалина.

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, миндалина и гипоталамуса дает эффекты, сходные с повреждением одноименных структур. Деактивирующее влияние эмбриональной ткани фронтальной коры и гиппокампа ведет к сдвигу в направле-

нии интроверсии: чувствительность к крику партнера падает. Трансплантация ткани миндалина 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.

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. Благотворное 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.

Понятия мышления и речи в психологии и психофизиологии. Первая сигнальная система. Вторая сигнальная система. Взаимодействие первой и второй систем. Развитие речи. Функции речи. Межполушарная асимметрия и речь. Структура процесса мышления. Взаимосвязь развития мышления и речи. Вербальный и невербальный интеллект. Функциональная асимметрия мозга и особенности мыслительной деятельности. Половые различия интеллектуальных функций.

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 действи-

тельность в обобщенном и символьном 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-жестикоуляционные 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.

Развитие речи.

Слово становится «сигналом сигналов» не сразу. У ребенка раньше всего формируются условные пищевые рефлексы на вкусовые и запаховые раздражители, затем на вестибуляр-

ные (покачивание) и позже на звуковые и зрительные. Условные рефлексy на словесные раздражители появляются лишь во второй половине первого года жизни. Общаюсь 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 рефлексy 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 рефлексy на отношения величин, весов, расстояний, окраски предметов. В возрасте 3–4 лет вырабатываются различные двигательные и некоторые речевые стереотипы.

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 коммуника-

тивные 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 премоторной 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 афазия* – нарушение понимания логико-грамматических конструкций, отражающих пространственные отношения предметов.

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.

Психофизиология мышления. 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 внут-

ренных 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 подтверждает справедливость выдвинутого предположения, эквивалентно *этапу осуществления реального действия*. В случае неудачи активизируется 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.

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.

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.

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 одномоментно 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 когни-

тивной 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. Орнстейна, 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.

Сон и сновидения. Механизмы наступления сна. Стадии сна. Специфика активности мозга во время различных стадий сна. Нейронные структуры, ответственные за развитие стадий сна. Соотношение сна и сновидений. Физиологически и психологически обусловленные

нарушения сна. Сон в онто- и филогенезе. Потребность в сне и депривация сна. Функциональное значение сна.

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 антагонистиче-

ских механизмов – десинхронизирующего (пробуждающего) и синхронизирующего (вызывающего сон), – поэтому сон не пассивное состояние отсутствия бодрствования, а результат активного торможения деятельности мозга. Морuzzi 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 нейрогормональных 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.

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), тонусу 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 организована 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.

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 не-

сколько 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.

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 сравнению 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.

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 процес-

сы, 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 функций, 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 бодрст-

вования 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 C – 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 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 бодрствования 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 филогенетического 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 ориентировочно-исследовательской деятельности. Научение.

Понятия деятельность, действие, операция. Управление движениями. Структура двигательного акта. Два принципа построения движения. Механизмы инициации двигательного акта. Векторная модель управления двигательными реакциями. Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность. Психологические и биологические теории научения. Облигатное и факультативное научение. Системная психофизиология научения. Проблема элементов индивидуального опыта.

В общем виде под деятельностью понимается активность живого организма, направленная на удовлетворение потребностей и регулируемая осознанной целью. *Деятельность* – это внутренняя (психическая) и внешняя (физическая) активность человека, регулируемая сознаваемой целью. Цель деятельности не равнозначна мотиву, хотя иногда мотив и цель совпадают.

Каждый относительно законченный элемент деятельности при достижении цели, направленный на выполнение одной промежуточной текущей задачи, называют *действием*. *Действия* – это процесс, направленный на реализацию цели.

Следующий уровень структуры деятельности – *операции*, каждое действие состоит из системы движений или операций, подчиненных определенной цели. Операции характеризуют частичную сторону выполнения действий, они мало осознаются или совсем не осознаются. Операции могут возникать в результате адаптации, непосредственного подражания или путем автоматизации действий.

Движения (включая речь и письмо) – главное средство взаимодействия организма человека с окружением. В этом взаимодействии рефлекторные ответы, побуждаемые стимулами внешней среды, составляют лишь часть двигательной активности; другая её часть – это активность, иницируемая «изнутри».

Структура двигательного акта. Наиболее совершенная модель структуры поведения изложена в концепции функциональных систем П.К. Анохина. Центральная архитектура функциональных систем, определяющих целенаправленные поведенческие акты различной степени сложности, складывается из следующих последовательно сменяющих друг друга

стадий: афферентный синтез, принятие решения, акцептор результатов действия, эфферентный синтез, формирование действия и, наконец, оценка достигнутого результата.

Управление двигательными актами строится на *двух основных принципах*— принципе сенсорных коррекций текущего движения по цепи обратной связи и принципе прямого программного управления. Последний особенно важен для тех случаев, когда имеются быстрые изменения в системе, ограничивающие возможность сенсорных коррекций.

Изучение процессов, определяющих выполнение моторных программ, привело к представлению о двух системах *инициации движения*. Одна из них – это лимбическая система мозга, по терминологии Ю. Конорского, «эмоциональный мозг». С помощью этой системы осуществляется «трансляция мотивации в действие», т.е. в действия, которые связаны с утолением голода, устранением страха и удовлетворением других биологических потребностей. С появлением ассоциативной коры у высших животных увеличивается роль когнитивных процессов. Появляется вторая система инициации движения – «когнитивный мозг». Он обеспечивает запуск различных специфических движений в соответствии с инструкцией, установкой на ответ, прошлым опытом и обучением.

Векторная модель управления двигательными реакциями. Согласно представлению о векторном кодировании информации в нейронных сетях реализацию двигательного акта или ее фрагмента можно описать следующим образом, обратившись к концептуальной рефлекторной дуге Е.Н. Соколова. Исполнительная ее часть представлена командным нейроном или полем командных нейронов. Возбуждение командного нейрона воздействует на ансамбль премоторных нейронов и порождает в них управляющий вектор возбуждения, которому соответствует определенный паттерн возбужденных мотонейронов, определяющий внешнюю реакцию. Поле командных нейронов обеспечивает сложный набор запрограммированных реакций. Это достигается тем, что каждый из командных нейронов поочередно может воздействовать на ансамбль премоторных нейронов, создавая в них специфические управляющие векторы возбуждения, которые и определяют разные внешние реакции. Все разнообразие реакций, таким образом, можно представить в пространстве, размерность которого определяется числом премоторных нейронов, возбуждение последних образуют управляющие векторы.

Структура концептуальной рефлекторной дуги включает блок рецепторов, выделяющих определенную категорию входных сигналов. Второй блок – детекторы, трансформирующие сигналы рецепторов в форму, эффективную для селективного возбуждения детекторов, образующих карту отображения сигналов. Все нейроны-детекторы проецируются на командные нейроны параллельно. Имеется блок модулирующих нейронов, которые характеризуются тем, что они не включены непосредственно в цепочку передачи информации от рецепторов на входе к эффекторам на выходе. Образую «синапсы на синапсах», они модулируют прохождение информации. Модулирующие нейроны можно разделить на локальные, оперирующие в пределах рефлекторной дуги одного рефлекса, и генерализованные, охватывающие своим влиянием рефлекторных дуг и тем самым определяющие общий уровень функционального состояния. Локальные модулирующие нейроны, усиливая или ослабляя синаптические входы на командных нейронах перераспределяют приоритеты реакций, за которые эти командные нейроны ответственны. Модулирующие нейроны действуя через гиппокамп, куда на нейроны «новизны» и «тождества» проецируются детекторные карты.

Реакция командного нейрона определяется скалярным произведением вектора возбуждения и вектора синаптических связей. Когда вектор синаптических связей в результате обучения совпадает с вектором возбуждения по направлению, скалярное произведение достигает максимума и командный нейрон становится селективно настроенным на условный сигнал. Дифференцировочные раздражители вызывают векторы возбуждения, отличающиеся от того, который порождает условный раздражитель. Чем больше это различие, тем меньше вероятность вызова возбуждения командного нейрона. Для выполнения произвольной двигательной реакции требуется участие нейронов памяти. На командных нейронах сходятся пути не только от детекторных сетей, но и от нейронов памяти.

Управление двигательными и вегетативными реакциями осуществляется комбинациями возбуждений, генерируемыми командными нейронами, которые действуют независимо друг от друга, хотя, по-видимому, некоторые стандартные паттерны их возбуждений появляются более часто, чем другие.

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 непроявляющейся 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. Морuzzi 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 компонентам 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 (arousalreaction). 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 тауритма, 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 нейронная 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 – совме-

стное 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 обнаружены 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 рецеп-

торную 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 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 непроизвольного 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 послед-

нем 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 мостаоидов (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 непроизвольного 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 непроизвольного 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, непроизвольное внимание, которое представлено негативностью рассогласования и неспецифическим компонентом Н.

2. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ (УКАЗАНИЯ) К ПРАКТИЧЕСКИМ ЗАНЯТИЯМ

Основная цель проведения практического занятия заключается в закреплении знаний, полученных в ходе прослушивания лекционного материала.

Практические занятия проводятся в форме заслушивания докладов и обсуждения материала. Обсуждение направлено на лучшее усвоение изученного материала, освоение научных основ, эффективных методов и приемов решения конкретных практических задач, на развитие способностей к творческому использованию получаемых знаний и навыков.

Практическое занятие по данной дисциплине проводится также в форме устного опроса студентов по плану практических занятий, предполагающего проверку знаний усвоенного лекционного материала.

В ходе подготовки к практическому занятию студенту следует просмотреть материалы лекции, а затем начать изучение учебной литературы. Следует знать, что освещение того или иного вопроса в литературе часто является неполным, ориентированным в большей степени на одни разделы дисциплины, и в меньшей – на другие. Поэтому не следует ограничиваться одним учебником, научной статьей или монографией, а рассмотреть как можно больше материала по интересующей теме, представленного в системе ЭБС.

Студенту рекомендуется следующая схема подготовки к практическому занятию:

1. Проработать конспект лекций;
2. Прочитать основную и дополнительную литературу, рекомендованную по изучаемому разделу;
3. Ответить на вопросы плана практического занятия;
4. Выполнить домашнее задание;
5. При затруднениях сформулировать вопросы к преподавателю.

При подготовке к практическим занятиям следует руководствоваться указаниями и рекомендациями преподавателя, использовать основную литературу из представленного им списка. Для наиболее глубокого освоения дисциплины рекомендуется изучать литературу, обозначенную как «дополнительная» в представленном в рабочей программе дисциплины списке.

При подготовке доклада на практическое занятие желательно заранее обсудить с преподавателем перечень используемой литературы, за день до практического занятия предупредить о необходимых для предоставления материала технических средствах, напечатанный текст доклада предоставить преподавателю.

Если при изучении отдельных вопросов возникнут трудности, студент может обратиться к преподавателю за консультацией (устной или письменной).

Таим образом, значительную роль в изучении предмета выполняют практические занятия, которые призваны, прежде всего, закреплять теоретические знания, полученные в ходе прослушивания и запоминания лекционного материала, ознакомления с учебной и научной литературой, а также выполнения самостоятельных заданий. Тем самым практические занятия способствуют получению наиболее качественных знаний, помогают приобрести навыки самостоятельной работы.

Практические занятия

Тема 1. Введение. Методы психофизиологических исследований.

- 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.

Тема 2. Принципы кодировки информации в нервной системе.

- 1) Общие принципы кодирования информации.
- 2) Механизмы передачи и переработки сенсорных сигналов.
- 3) Механизмы восприятия информации.
- 4) Передача и преобразование сигналов
- 5) Механизмы опознания образов
- 6) Адаптация и взаимодействие сенсорных систем.
- 7) Механизмы переработки информации в сенсорной системе.

Тема 3. Психофизиология восприятия (сенсорных процессов).

- 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 обонятельного аппарата. Кодирование и декодирование обонятельной информации.
- 10) Психофизиология вкуса.

Тема 4. Психофизиология внимания и сознания.

- 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.

Тема 5. Психофизиология памяти.

- 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 быстродействие памяти.
- 8) Влияние эмоциональной значимости информации на память.

Тема 6. Психофизиология эмоций.

- 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 эмоционального состояний человека.

Тема 7. Психофизиология мышления и речи.

- 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.

Тема 8. Психофизиология сна и сновидений.

- 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.

Тема 9. Психофизиология ориентировочно-исследовательской деятельности. Научение.

- 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.

Тема 10. Направления прикладной психофизиологии.

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

3. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ СТУДЕНТОВ

Для работы со студентами рекомендуют к применению следующие формы самостоятельной работы.

Работа с литературой

Важной составляющей самостоятельной внеаудиторной подготовки является работа с литературой по всем формам занятий: семинарским, практическим, при подготовке к зачетам, экзаменам, тестированию, участию в научных конференциях.

Один из методов работы с литературой – повторение: прочитанный текст можно заучить наизусть. Простое повторение воздействует на память механически и поверхностно. Полученные таким путем сведения легко забываются.

Более эффективный метод – метод кодирования: прочитанный текст нужно подвергнуть большей, чем простое заучивание, обработке. Чтобы основательно обработать информацию и закодировать ее для хранения, важно провести целый ряд мыслительных операций: прокомментировать новые данные; оценить их значение; поставить вопросы; сопоставить полученные сведения с ранее известными. Для улучшения обработки информации очень важно устанавливать осмысленные связи, структурировать новые сведения. При изучении дисциплины «Психофизиология» важным вариантом кодирования информации является составление схем и таблиц. Также продуктивным является зарисовывание в тетрадь схематических изображений отделов нервной системы. В этом случае помимо вербальной (словесной), задействуется моторная память, что способствует более полному усвоению материала.

Изучение научной учебной и иной литературы требует ведения рабочих записей. Форма записей может быть весьма разнообразной: простой или развернутый план, тезисы, цитаты, конспект.

План – структура письменной работы, определяющая последовательность изложения материала. Он является наиболее краткой и потому самой доступной и распространенной формой записей содержания исходного источника информации. По существу, это перечень основных вопросов, рассматриваемых в источнике. План может быть простым и развернутым. Их отличие состоит в степени детализации содержания и, соответственно, в объеме.

Выписки представляют собой небольшие фрагменты текста (неполные и полные предложения, отделы абзацы, а также дословные и близкие к дословным записи об излагаемых в нем фактах), содержащие в себе основную идею (идеи) прочитанного текста. Выписки представляют собой более сложную форму записи содержания исходного источника информации. По сути, выписки – не что иное, как цитаты, заимствованные из текста. Выписки позволяют в концентрированной форме и с максимальной точностью воспроизвести наиболее важные мысли автора, статистические и фактологические сведения.

Тезисы – сжатое изложение содержания изученного материала в утвердительной (реже опровергающей) форме. Отличие тезисов от обычных выписок состоит в том, что тезисам присуща значительно более высокая степень концентрации материала. В тезисах отмечается преобладание выводов над общими рассуждениями. Записываются они близко к оригинальному тексту, т.е. без использования прямого цитирования.

Аннотация – краткое изложение основного содержания исходного источника информации, дающее о нем обобщенное представление. К написанию аннотаций прибегают в тех случаях, когда подлинная ценность и пригодность исходного источника информации исполнителю письменной работы окончательно неясна, но в то же время о нем необходимо оставить краткую запись с обобщающей характеристикой.

Резюме – краткая оценка изученного содержания исходного источника информации, полученная, прежде всего, на основе содержащихся в нем выводов. Резюме весьма сходно по своей сути с аннотацией. Однако, в отличие от последней, текст резюме концентрирует в себе данные не из основного содержания исходного источника информации, а из его заключительной части, прежде всего выводов. Но, как и в случае с аннотацией, резюме излагается своими словами – выдержки из оригинального текста в нем практически не встречаются.

Конспект представляет собой сложную запись содержания исходного текста, включающая в себя заимствования (цитаты) наиболее примечательных мест в сочетании с планом источника, а также сжатый анализ записанного материала и выводы по нему.

При выполнении конспекта требуется внимательно прочитать текст, уточнить в справочной литературе непонятные слова и вынести справочные данные на поля конспекта. Нужно выделить главное, составить план. Затем следует кратко сформулировать основные положения текста, отметить аргументацию автора. Записи материала следует проводить, четко следуя пунктам плана и выражая мысль своими словами. Цитаты должны быть записаны грамотно, учитывая лаконичность, значимость мысли.

В тексте конспекта желательно приводить не только тезисные положения, но и их доказательства. При оформлении конспекта необходимо стремиться к емкости каждого предложения. Мысли автора книги следует излагать кратко, заботясь о стиле и выразительности написанного. Число дополнительных элементов конспекта должно быть логически обоснованным, записи должны распределяться в определенной последовательности, отвечающей логической структуре произведения. Для уточнения и дополнения необходимо оставлять поля. Необходимо указывать библиографическое описание конспектируемого источника.

Самостоятельная работа студентов является обязательной для каждого студента, а её объём определяется учебным планом. Формы самостоятельной работы студентов определяются содержанием учебной дисциплины, степенью подготовленности студентов.

Самостоятельная работа – одна из важнейших форм овладения знаниями. Самостоятельная работа включает многие виды активной умственной деятельности студента: слушание лекций и осмысленное их конспектирование, глубокое изучение источников и литературы, консультации у преподавателя, подготовка к практическим занятиям, экзаменам, самоконтроль приобретаемых знаний и т.д.

Изучение дисциплины следует начинать с проработки рабочей программы, особое внимание уделяя целям и задачам, структуре и содержанию курса.

Тематика заданий для самостоятельной работы включает в себя задания для самостоятельной работы.

Задания для самостоятельной работы:

1. Подготовка материала по теме «Введение. Методы психофизиологических исследований»:

1) Выполнение заданий, полученных в ходе лекции.

2) Повторение лекционного материала, поиск дополнительной информации, подготовка конспекта.

2. Подготовка материала по теме «Принципы кодировки информации в нервной системе»:

1) Выполнение заданий, полученных в ходе лекции.

2) Повторение лекционного материала, поиск дополнительной информации, подготовка конспекта.

3. Подготовка материала по теме «Психофизиология восприятия (сенсорных процессов)»:

1) Выполнение заданий, полученных в ходе лекции.

2) Повторение лекционного материала, поиск дополнительной информации, подготовка конспекта.

3) Создание рисунка по теме «Физиологические основы ощущения и восприятия» с использованием необходимых материалов (цветные карандаши, ручки, и т.д.).

4. Подготовка материала по теме «Психофизиология внимания и сознания»:

1) Выполнение заданий, полученных в ходе лекции.

2) Повторение лекционного материала, поиск дополнительной информации, подготовка конспекта.

5. Подготовка материала по теме «Психофизиология памяти»:

1) Выполнение заданий, полученных в ходе лекции.

- 2) Повторение лекционного материала, поиск дополнительной информации, подготовка конспекта.
6. Подготовка материала по теме «Психофизиология эмоций»:
 - 1) Выполнение заданий, полученных в ходе лекции.
 - 2) Повторение лекционного материала, поиск дополнительной информации, подготовка конспекта.
 - 3) Составление блок-схемы: психофизиологические теории эмоций.
7. Подготовка материала по теме «Психофизиология мышления и речи»:
 - 1) Выполнение заданий, полученных в ходе лекции.
 - 2) Повторение лекционного материала, поиск дополнительной информации, подготовка конспекта.
8. Подготовка материала по теме «Психофизиология сна и сновидений»:
 - 1) Выполнение заданий, полученных в ходе лекции.
 - 2) Повторение лекционного материала, поиск дополнительной информации, подготовка конспекта.
9. Подготовка материала по теме «Психофизиология ориентировочно-исследовательской деятельности. Научение»:
 - 1) Выполнение заданий, полученных в ходе лекции.
 - 2) Повторение лекционного материала, поиск дополнительной информации, подготовка конспекта.
10. Подготовка материала по теме «Направления прикладной психофизиологии»:
 - 1) Выполнение заданий, полученных в ходе лекции.
 - 2) Повторение лекционного материала, поиск дополнительной информации, подготовка конспекта.