

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
DEPARTMENT OF PHYSIOLOGY

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОТДЕЛЕНИЕ ФИЗИОЛОГИИ

FOUNDATION
OF THE MODERN PHYSIOLOGY

MECHANISMS
OF HUMAN BRAIN
FUNCTIONING

PART ONE

HUMAN
NEUROPHYSIOLOGY

LENINGRAD
,NAUKA" PUBLISHING HOUSE
LENINGRAD BRANCH
1988

ОСНОВЫ
СОВРЕМЕННОЙ ФИЗИОЛОГИИ

МЕХАНИЗМЫ
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
МОЗГА ЧЕЛОВЕКА
ЧАСТЬ ПЕРВАЯ
НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ
ЧЕЛОВЕКА

ЛЕНИНГРАД
„НАУКА“
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1988

Механизмы деятельности мозга человека. Часть I. Нейрофизиология человека) Ред. Н. П. Бехтерева. — Л.: Наука, 1988. — 677 с. — (Основы современной физиологии).

В коллективной монографии приводятся данные о формировании психофизиологических функций в онтогенезе, о психофизиологических основах индивидуально-типологических особенностей человека, а также об изучении осознаваемых и неосознаваемых форм высшей нервной деятельности человека. Обсуждаются нейрофизиологические основы взаимодействия сигнальных систем, психоакустические аспекты изучения речи и нейрофизиологические основы речевой деятельности. Особое внимание уделяется рассмотрению методологических принципов в физиологии мозга человека и перспектив развития исследований в этой области знаний. Библиогр. 1637 назв. Ил. 107. Табл. 5.

Авторы:

Н. П. Бехтерева, И. А. Вартанян, Н. Н. Василевский,
Ю. Л. Гоголицын, Н. В. Дубровинская, А. М. Зингерман,
А. М. Иваницкий, В. А. Илюхина, Д. К. Камбарова, Э. А. Костандов,
Ю. Д. Кропотов, В. И. Медведев, С. В. Медведев, В. П. Морозов,
С. Н. Раева, Т. Н. Резникова, В. М. Смирнов, С. И. Сороко,
Н. Н. Трауготт, Д. А. Фарбер, А. Н. Шеповальников

Редакционная коллегия серии «Основы современной физиологии»:

П. Г. Костюк (отв. редактор), Н. П. Бехтерева (зам. отв. редактора),
Т. М. Турпаев (зам. отв. редактора), К. А. Ланге (отв. секретарь),
В. М. Хрущова (отв. секретарь), А. С. Батуев, А. Л. Вызов, О. Г. Газенко,
В. А. Говырин, В. И. Медведев, Ю. В. Наточин, В. Л. Свидерский,
П. В. Симонов, Б. И. Ткаченко, А. М. Уголев

Редакционная коллегия тома:

Н. П. Бехтерева (отв. редактор), Ю. Л. Гоголицын, В. А. Илюхина,
Д. К. Камбарова, Ю. Д. Кропотов (зам. отв. редактора), Э. А. Костандов,
„д. К. А. Ланге (отв. секретарь), В. И. Медведев, А. Н. Шеповальников

Рецензенты:

Г. А. Вартанян, Н. Ф. Суворов

Серия выпускается с 1988 года

2007020000-605
М—042(02) 88 251.88 ~ 1

^
© Издательство «Наука», 1988 г.

ISBN 5-02-025634-X

ПРЕДИСЛОВИЕ

В 1972 году в серии «Руководство по физиологии» вышел том «Клиническая нейрофизиология», посвященный физиологии здорового и больного мозга человека. Название тома определило в то время еще молодую область нейронаук, вызванную к жизни успехами практической медицины и имевшую отчетливую клиническую направленность.

К моменту выхода в свет «Клинической нейрофизиологии» уже были проведены первые успешные исследования импульсной активности одиночных нейронов и их групп при двигательной и мыслительной деятельности у человека. Эти работы, существенно повлиявшие на последующее развитие нейрофизиологии человека, стали возможными благодаря внедрению в клиническую практику метода вживленных электродов, использовавшегося для диагностики и лечения ряда нервно-психических заболеваний. На основе данных, полученных в рамках этого направления, была сформулирована гипотеза об обеспечении психической деятельности корково-подкорковой системой с гибкими и жесткими звеньями связи.

В то же время достижения вычислительной техники, позволившие обрабатывать большие объемы нейрофизиологической информации, дали мощный импульс в исследованиях вызванных потенциалов, регистрируемых с помощью электродов, расположенных на коже головы. К началу 70-х годов были открыты новые явления: условно-негативная волна и компонент Р₃₀₀ вызванных потенциалов, возникающие в определенных условиях и отражающие различные стороны когнитивных процессов. Вся совокупность данных, полученных к тому времени в этом направлении, вселяла надежду в реальную возможность изучения материальных основ психики человека и инициировала во всем мире огромное число исследований функционального смысла компонентов вызванных потенциалов.

С того времени прошло 15 лет. В эти годы развитие нейрофизиологии человека происходило на основе совершенствования старых и разработки новых методических подходов. Появление нового поколения вычислительных машин способствовало созданию новых методов обработки вызванных потенциалов и импульсной активности [нейронов, направленных, в частности, на выделение компонентов реакций как в групповых, так и в одиночных наблюдениях; новые физические идеи, подкрепленные развитием вычислительной техники, привели к созданию целого направления компьютерной томографии, в рамках которого, в частности, разработаны ядерно-магнитно-резонансные и позитронно-эмиссионные томографы, открывающие качественно новые возможности в изучении мозга человека и в диагностике нервно-психических заболеваний.

Важно подчеркнуть, что развитие методов нейрофизиологии человека определялось не только требованиями практической медицины. Самые разнообразные области деятельности человека все в большей степени нуждаются в сведениях о нервных процессах, составляющих основу мотиваций, эмоций, мышления, обучения, распознавания образов, управления движением. Это трудовая деятельность человека, включающая задачи профориентации и профориентации; это педагогика, перед которой остро стоит задача совершенствования методов обучения; это проблема взаимодействия человека с современной техникой и его адаптации ко все усложняющимся условиям¹ окружающей среды; это проблемы воспитания, коррекции отклоняющегося поведения и многие другие задачи, задаваемые современной жизнью и требующие все более точных знаний в области физиологии мозга человека.

Человек освоил космос, Антарктиду, Мировой океан, овладел ядерной энергией, создал такие современные технологии, о которых несколько лет назад и не мечтали писатели-фантасты. Но, к сожалению, нередко человек оказывается не в состоянии справиться с теми силами, которые он сам же и вызвал к жизни. В условиях использования больших мощностей и сложнейших технологических процессов небольшая ошибка или неосторожный шаг могут привести к катастрофе. Поэтому сейчас, как никогда остро, стоит задача создания роботов нового типа, лишенных возможности совершать субъективные ошибки. Эти роботы могут не только заменить человека на простейших операциях в трудовой деятельности, но и выполнять более сложные программы поведения, в том числе распознавать образы, принимать оптимальные решения, гибко изменять действия в зависимости от изменений окружающей среды.

Информационный взрыв, наблюдающийся в последние годы, увеличение числа стрессорных ситуаций как в быту, так и в трудовой деятельности, постоянная угроза ядерной войны и многие другие психологические факторы современной жизни привели к увеличению числа нервно-психических заболеваний. Это в свою очередь послужило социальным заказом для разработки новых методов профилактики и лечения функциональной патологии нервной системы (неврозов, психосоматических заболеваний), а также патогенетического лечения психопатологий.

Неудивительно поэтому, что последние годы знаменовались бурным ростом числа фундаментальных и прикладных исследований в области нейрофизиологии человека. Одной из отличительных черт этих исследований явился небывалый приток специалистов из других областей естествознания: физиков, биохимиков, кибернетиков. В содружестве этих специалистов с физиологами и врачами предпринимается попытка количественного описания и моделирования материальных процессов мозга в обеспечении высших функций. Это обстоятельство может в будущем поставить нейрофизиологию человека в ряд точных наук, использующих для изучения законов природы современные математические методы.

Другой важной особенностью современных исследований в об-

[ласти нейрофизиологии человека является тот факт, что предметом [изучения становятся самые сложные и интригующие вопросы, которые когда-либо стояли перед человечеством — вопросы об отражении в материальных процессах мозга свойств внешнего мира (см. первый и второй разделы главы 2), о нейронных кодах мышления (см. третий раздел главы 2), о физиологическом базисе сознательного и бессознательного (см. главу 7). Таким образом, проблемы, которые ранее были предметом дискуссий и спекуляций философии, в настоящее время становятся предметом объективного экспериментального изучения. Это обстоятельство важно не только в чисто научном плане — оно имеет и социальные последствия, поскольку исследования последних лет дают реальный ключ к изучению человеческого фактора, необходимость понимания и учета которого на современном этапе ставится во главу угла.

Предлагаемый читателю том «Механизмы деятельности мозга человека. Часть I. Нейрофизиология» значительно отличается от тома «Клиническая нейрофизиология», вышедшего 15 лет назад. И дело не только в количественном увеличении материала. За этот период произошли качественные изменения в идеином и методическом плане: существенно трансформировались представления о функциях различных (и прежде всего подкорковых) зон мозга; получила полное подтверждение гипотеза о гибких и жестких звеньях системы обеспечения психической деятельности; представлены убедительные данные о существовании различных последовательных этапов в процессе переработки сенсорной информации; показаны взаимодополняющие нейронные коды мыслительной деятельности; найден ключ к исследованию осознаваемых и неосознаваемых форм высшей нервной деятельности; разработаны новые методы описания нейрофизиологических данных, позволяющие учитывать и изучать вариабельность реакций включения мозга человека в однотипную психическую деятельность; открыты новые подходы к изучению функциональных состояний и реакций мозга человека, в том числе эмоций; изучены психофизиологические основы индивидуально-типологических особенностей человека и особенности формирования психофизиологических функций в онтогенезе. Все перечисленные выше достижения современной нейрофизиологии человека нашли свое отражение во втором издании Руководства.

Пройденный путь был далеко не легким и не свободным от недоценок одних¹ и переоценок других фактов. Много сделано на этом пути, но, оглядываясь назад, следует признаться, что не все надежды оправдались, а некоторые проблемы после длительного их изучения представляются значительно более сложными, чем это казалось 15—20 лет назад. Сказанное прежде всего касается проблем, связанных с пониманием механизмов зрительного и слухового восприятия, распознавания образов, принятия решения.

Сейчас особенно отчетливо проявилась недостаточность только одного подхода — нейрофизиологического — для понимания сущности процесса переработки информации головным мозгом. Без преувеличения можно сказать, что в современной нейрофизиологии

как человека, так и животных преобладает аналитический подход к изучению функционирования мозга. Суть этого подхода заключается в регистрации биоэлектрической активности отдельных нейронов или их групп в ответ на изменения свойств окружающей среды и/или на изменения поведения. В то же самое время огромный опыт сравнительных исследований показывает, что свойства отдельных нейронов различных животных (от низших до приматов) существенно не отличаются от таковых у человека.

Качественное отличие мозга человека следует искать в организации связей между нервными клетками. Можно согласиться с П. Г. Ко-стиком в том, что усложнение функций живых организмов происходит за счет усложнения конструкции связей между нейронами головного мозга, причем определенному типу межнейронной организации соответствуют определенные коллективные свойства системы, которые присущи только этому типу организации. Законы объединения нейронов в системы у человека сейчас являются предметом пристального внимания. Материалы такого рода частично представлены в данном томе Руководства (см. главу 2). Предложенный способ решения проблемы заключается в широком подходе к изучению мозга, требующем сочетания знаний о различных иерархических уровнях организации мозга и психических процессов. Этот подход включает изучение импульсной активности одиночных нейронов, корреляционных взаимоотношений между импульсными потоками дистантно расположенных нейронов, изучение медленноволновой активности нейронов и их групп, а также психофизические исследования, дающие сведения о временных характеристиках информационных процессов на системном уровне. Наряду с экспериментальным изучением вопроса другой способ изучения законов объединения нейронов в системы заключается в разработке новых методов синтеза, интеграции многочисленных экспериментальных данных в рамках теоретического направления исследований информационных процессов мозга, создания моделей и алгоритмов работы нейронных сетей в процессе переработки информации.

Опыт исследований мозга человека, накопленный за последние 15 лет, поднимает еще одну важную проблему — соответствие методов поставленным задачам. В каждой конкретной ситуации эта проблема должна решаться особым образом в зависимости от временных характеристик изучаемого процесса, от степени его сложности и от целей исследования. Так, например, для изучения нейронных механизмов опознания человеком зрительных образов — психического процесса, занимающего в естественных условиях всего десятье доли секунды, адекватным показателем динамики нервных процессов является импульсная и градуальная биоэлектрическая активность одиночных нейронов. В то же время изучение нейрофизиологических механизмов эмоциональных реакций, протекающих в течение более длительных периодов времени, требует регистрации наряду с биоэлектрической активностью нейронов так называемых сверхмедленных электрических процессов мозга, адекватно отражающих функциональное состояние нервной ткани. Результаты применения ме-

[года регистрации сверхмедленных электрических процессов мозга юля изучения эмоций и других функциональных состояний человека представлены в главе 4 и последнем разделе главы 2.

I В первой главе описано открытие, которое было сделано на пути [использования такого широко известного метода, каким является [метод электрической стимуляции, применяемый для диагностики и [лечения больных. Удалось показать, что одновременная электрическая стимуляция двух участков мозга человека может привести |к возникновению между этими точками канала связи, селективного 1к частоте стимуляции. Таким образом был обнаружен способ формирования искусственных функциональных связей между различными областями мозга, который дает в руки врача метод восстановления утраченных функций мозга. Этот метод, в частности, был успешно применен для лечения больных паркинсонизмом.

Отличительной чертой мозга человека является огромное разнообразие функций, позволяющее быстро и легко адаптироваться к изменениям окружающей среды. К числу уникальных функций человека относится речь — средство общения, принципиально отличающее человека от других животных, в том числе и от приматов (см. главы 9 и 10). С помощью речи устанавливается контакт между испытуемым и исследователем, обеспечивающий возможность избирательно исследовать определенные психические процессы. Так, например, человеку можно объяснить, что в одной ситуации он должен оценивать форму предмета и изменять свое поведение в зависимости от этого релевантного свойства, а в другой ситуации релевантной характеристикой будет выступать положение предмета в пространстве и изменение поведения будет зависеть от этого свойства. Таким образом, меняя условия исследования, можно изучать влияние различных установок и различных программ оценочных действий на характер реакций нейронов, т. е. изучать функциональные свойства нейронов. Эта особенность мозга человека широко используется в психофизиологических исследованиях. Именно в рамках этого подхода впервые были открыты поздние компоненты нейронных [реакций, связанные с когнитивными функциями (см. первый и второй разделы главы 2).

I В монографии, предлагаемой читателю, представлены разнообразные подходы к изучению нейрофизиологии мозга человека, имеющие различные цели, методы и отражающие различные уровни иерархической организации мозга: от отдельных нервных клеток до сложных психических процессов. Проведенные в рамках этих подходов исследования указывают на большую сложность и недостаточность ранее знаний о явлениях, протекающих в головном мозгу человека. Однако весь ход развития нейрофизиологии человека позволяет к оптимизму смотреть в будущее.

I Академик Н. П. Бехтерева
и доктор биологических наук Ю. Д. Кропотов

ИЗУЧЕНИЕ МЕХАНИЗМОВ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МОЗГА ЧЕЛОВЕКА: ПРОШЛОЕ, НАСТОЯЩЕЕ И БУДУЩЕЕ

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Переломный момент в развитии физиологии мозга человека наступил во второй половине настоящего столетия. Он обусловлен результатами фундаментальных и прикладных исследований, творческим приложением теоретических положений экспериментальной физиологии к организму человека с учетом его качественного своеобразия, специальной разработкой тех направлений физиологии мозга, изучение которых в эксперименте принципиально невозможно.

Развиваясь на основе синтеза знаний о процессах жизнедеятельности организма здорового и больного человека, обеспеченных чрезвычайно быстрым ростом методических возможностей изучения молекулярных, клеточных, органных и организменных механизмов, физиология мозга человека превращается в наиболее плодотворную для практики область теоретической медицины. Результаты идеально полноценных и адекватно организованных нейрофизиологических исследований используются в нейрохирургии и неврологии. Разработка отдельных направлений фундаментальных физиологических исследований приближает к пониманию и физиологически обоснованному лечению психических болезней. Данные о физиологическом обеспечении психических процессов все шире используются философами для решения проблемы материальных основ идеального.

Прогресс в физиологии мозга человека важен для медицинской! лечебной практики. Он настоятельно необходим также для расширения возможностей превентивной медицины и правильной организация педагогического процесса в век научно-технической революции. I

Интерес к механизмам деятельности человеческого мозга — бесконечно давний. По существу именно этот вопрос лежит в основе различных мировоззрений и философских построений. I

Первые собственно научные представления о мозговом обеспечении специальными человеческих функций относятся к XIX веку. Мы имеем в виду хорошо известные результаты клинико-анатомических сопоставлений, давшие опорные, хотя — как сейчас мы уже имеем право сказать — грубые данные о том, какие структуры мозга преимущественно связаны с этими функциями. Опыт внес существен-

|ные поправки в первые представления, однако их позиции в истории
ВИОЛОГИИ мозга человека неоспоримы.

Огромное значение для физиологии мозга человека имеют труды И. М. Сеченова и И. П. Павлова. Не вызывает сомнения положение о том, что творческое развитие их учения должно и может еще приносить новые зрелые плоды практической медицине. Концепция П. К. Анохина о механизмах мозга, имеющая значение общебиологической закономерности, также может, особенно при ее практической ориентации, дать много ценного не только для понимания, но и для направленной мобилизации резервов мозга. Анализируя механизмы здорового и больного мозга, необходимо учесть представления Д. К. Беляева о роли факторов внешней среды и вызываемых ими перестроек организма в проявлении его генетических свойств.

Физиология мозга человека все теснее смыкается с психологией, причем одна из ветвей психологии — нейропсихология — может рассматриваться как пограничная дисциплина, равно обогащающая и психологию, и физиологию и обогащаемая ими. Однако было бы неправомерно недооценивать в развитии физиологии мозга человека и роль ее связей с биохимией, молекулярной биологией, математикой, физикой и кибернетикой. Таким образом, не только данные клинико-анатомических сопоставлений, но и общебиологические теории и широкие возможности различных наук стали фундаментом, на котором строится здание физиологии мозга человека.

Эти возможности и полученные с их помощью данные приобрели особую ценность сейчас, когда именно для физиологии человека открылись свои подступы к мозгу, новые способы проникновения в его механизмы.

До самого последнего времени, до последних десятилетий этого столетия физиологи не имели ключа к изучению тонких нейрофизиологических механизмов мозга человека, его нейрофизиологической динамики. Сейчас — и прежде всего на основе использования возможностей, открытых стереотаксической нейрохирургией и современной техникой, — открылись реальные пути изучения структурно-функциональной организации и нейрофизиологии мозга человека. В физиологии мозга человека накоплен уже большой материал, открыты новые направления.

Однако сложнейший орган — мозг человека — еще очень долго будет создавать предпосылки для гораздо большего количества вопросов, чем будет получено ответов. Непредвзятое сопоставление результатов только физиологических и морфологических исследований иногда не столько раскрывает тайны мозга, сколько ставит нас в тупик. Так, несомненно нуждаются в специальном рассмотрении проблемы передачи информации в мозгу человека. Данные об этом, полученные аналитическим путем, очень трудно интерпретируются при попытках интегративного подхода. Так же сложно обстоит дело с сопоставлением свойств одного нейрона и сообщества нейронов, ибо функционально объединенное сообщество приобретает новое качество, которое не является результатом простого суммирования свойств отдельных единиц.

В мозгу человека и животных, по-видимому, есть врожденные, генетически детерминированные и отсюда онтогенетически преимущественно развертывающиеся свойства детекции некоторых простых сигналов. В процессе онтогенетического развития человек научается различать множество сигналов внешнего мира, в том числе и достаточно сложных — речевых. И не только различать, а и использовать далее мозговое отражение сигнала в качестве оперативных единиц. Это происходит прежде всего на основе влияния на нервные сообщества и системы индивидуально формирующейся памяти, организующей активность указанных сообществ для выполнения деятельности. Какие звенья цепи сейчас известны? В арсенале биохимиков наиболее вероятными кандидатами, отражающими процессы обучения, являются белки, специфичные для мозга (белок S-100 и др.), однако при этом «специфичность» пока все еще относится к пространственной организации системы (Hyden, 1978), а специфичность самого биохимического уровня, таким образом, еще неясна. И в то же время значение этого вопроса таково, что, неизбежно постулируя влияние памяти на функции мозга, приходится развивать исследования по модуляции, управлению механизмами памяти, хотя сами механизмы этих влияний еще не изучены. В этом направлении намечаются определенные успехи, причем одной из перспективных линий развития кажется сейчас использование с этой целью нейропептидов. На сегодняшний день, однако, еще нет оснований для ожидания скорой, легкой и главное полной победы.

Труднейших вопросов к мозгу много, в том числе и глобального порядка. Современная социология обеспокоена тем, как человеческий мозг справится с обилием информации, с возросшими и все растущими требованиями к нему. Созданные мозгом гениев и талантов предпосылки к научно-технической революции, сама научно-техническая революция, обеспеченная трудом и талантом миллионов, предъявили в свою очередь огромные требования к мозгу. Через глаза и уши, практически мало зависимо от желания человека, к нему поступает огромный поток сведений. Его мозг, хочет человек этого или нет, реагирует на этот поток. Существует ли реальная угроза того, что мозг человека может не справиться с этой сложностью?

Теоретики экспериментальной физиологии показали предположительные основные принципы, по которым во взаимодействии с внешней средой развился мозг. Нейрофизиология человека должна попытаться ответить на вопрос: каким образом оказывается возможным не только колossalное индивидуальное усовершенствование, проявление возможностей индивидуального мозга, но и резкий переход на новые ступени взаимодействия со средой во все усложняющейся обстановке, как мозг человека меньше чем за два поколения оказался способным адаптироваться в практически совершенно новом мире?

Что будет с человеческим мозгом, если и дальше с огромным ускорением будет увеличиваться нагрузка на него? Существуют ли в мозгу механизмы самосохранения, самозащиты? Какие ого обра-

' зования и системы именно в этом плане более уязвимы? Сдаст ли первой система обеспечения эмоций и повлечет за собой крах связанной с ней теснейшим образом системы, обеспечивающей интеллектуальную деятельность? Или, наоборот, ее полом защитит интеллектуальные функции мозга от перегрузки? Надо ли «обезвреживать», подавлять систему обеспечения эмоций и предположительно тем самым открывать простор интеллекту или стоит прислушаться к сигналам бедствия этого предохранительного клапана (и слушаться их!)?

Сложнейшие проблемы требуют решения в клинике длительно текущих заболеваний мозга. Действительно, почему нередки в этих случаях ситуации, когда болезнь как бы начинает бороться против врача, против лечения?

Так, например, удален очаг эпилептогенеза и его источник — область анатомического повреждения мозга. А врач вынужден настойчиво продолжать противоэпилептическое лечение, бороться с эпилептической болезнью, всегда готовой сформировать новый очаг эпилептогенеза. И не всегда, к сожалению, побеждает врач. Очаг эпилептогенеза подавлен местно, без нанесения мозгу провоцирующей новый очаг травмы — та же ситуация! В других, ранее спокойных, областях мозга загорелись очаги эпилептогенного пожара. Эпилептический мозг — что в нем обусловлено генетически, что влиянием различных внешних и внутренних причин, в том числе самой болезни, изменившей организм, изменившей мозг?

Удачно прошла операция по поводу паркинсонизма. Доволен больной и хочет радоваться врач. Только хочет, потому что знает: надо подождать. За успехом на операционном столе через несколько недель могут вновь появиться все или многие признаки изнуряющей болезни, появиться в то время, когда отек в мозгу, по-видимому, уже давно прошел, а для настоящего прогресса этой, к счастью, медленно текущей болезни еще не настал срок. Болезнь упорно сопротивляется, обходя хирургические и фармакологические ловушки, расставляемые ей врачом.

Примерами этого рода полна соматическая клиника. Их можно наблюдать при гипертонической болезни, в процессе лечения которой препараты и их дозировки приходится все время варьировать, при язвенной болезни и при многих других длительно текущих заболеваниях. Но в клинике болезней мозга они, если вдуматься, особенно неожиданны. В мозгу человека так много клеток, так много связей, многие клетки и клеточные ансамбли исходно полифункциональны, т. е. готовы служить и движению, и эмоциям, и интеллекту. Где же они эти резервы, когда они особенно нужны? Можно ли управлять ими? Существуют ли в мозгу механизмы не только профилактической защиты, о которой говорилось выше, защиты от повреждения, но и защиты, борющейся с уже имеющимся поражением? Предположительно да, но какими воспользоваться врачу?

Приведенными вопросами не исчерпывается хотя бы часть их никогда никем не составленного списка. А отвечать на них приходится и придется. И чем раньше — тем лучше.

Прекрасное ощущение сознавать, что ты внес вклад в сокровищницу фундаментальной науки, по праву связал свое имя с каким-то фактом или теорией, все-таки приоткрыл тяжелую дверь к тайнам живой природы. На пути к этому — радость и отчаяние, взлеты мысли и борьба за ее права с самим собой, с коллегами и оппонентами, живыми и мертвыми авторитетами. Все это так. Есть свои беды в самой удачной судьбе ученого-теоретика. Однако же те, кому довелось работать и в области теории, и в непосредственной близости к больному человеку, делить с врачом ответственность за его судьбу или отвечать за него, могут сравнить разные меры трудности и беды.

Не признано правильное решение в науке (еще не признано!). Сам обнаружил ошибку или ее обнаружили свои или чужие (кстати, еще неизвестно, что больнее). Не сумел спасти больного. Делал все, но не все предвидел, не все учел. Не все, что уже известно, знал или принял во внимание. Или не рискнул сразиться с болезнью. Или не смог помочь потому, что, как говорят в таких случаях, — медицина сейчас бессильна. В первом случае — это, к счастью, судьба единиц. Во втором — сегодняшняя неизлечимость определенных болезней. И ответственность ученых за нерешенные проблемы.

Проблема несделанного всегда имеет точный адрес в сфере производства. И, как правило, безадресна в науке. Вопрос этот очень сложен. Нерешенные и нерешимые сегодня проблемы есть. Их еще порядочно останется и нашим потомкам.

Следует подчеркнуть, что, как и во многих других областях науки, в области физиологии здорового и больного мозга человека сейчас особенно важно обобщить и критически рассмотреть имеющийся актив, перспективы, оценить уровень и степень решения проблем и постановку их.

За прошедшие два—два с половиной десятилетия накоплен большой многоплановый материал в области физиологии мозга человека, проведены и проводятся обобщения, выдвинуты и подтверждаются новые концепции, открыты новые научные направления. Наибольший эффект в этой области науки, как и во многих других, дает комплексный подход, когда вместе с физиологами работают врачи, биохимики, специалисты технического профиля.

Подавляющее большинство проблем нейрофизиологии может быть решено только при проведении исследований у человека. Тонкое изучение механизмов мозга человека возможно и проводится сейчас преимущественно у людей, лечение и диагностика болезней которых осуществляются с помощью приемов стереотаксической нейрохирургии.

Незыблым законом в этом случае является абсолютный приоритет решения лечебных и диагностических задач. Ни одно сколько-нибудь спорное по влиянию на больного мероприятие не должно осуществляться, если оно вне интересов каждого данного больного. Никакая потенциальная польза «большой науке» или «другим больным» не служит пропуском и индульгенцией для действий, неоправданных именно его интересами. Как же в условиях такого режима возможно накопление данных по физиологии мозга? Ответ в самой

организации диагностических и лечебных исследований, в формах сбора, накопления и анализа материала. При этом безопасность больного и медицинскую этику обязательно контролируют врачи, а все остальное решается в творческом содружестве физиологов с инженерами, математиками, физиками и кибернетиками.

Особенно тонкие сведения о функциях мозга человека получены при лечебно-диагностическом применении метода множественных долгосрочных вживленных электродов. Этот прием до 60-х годов использовался без применения точных расчетов, без сочетания со стереотаксической техникой (Уолтер, Кроу и др.).

Введение электродов с 1963 года в нашей стране осуществлялось не только на основе стереотаксических расчетов, но и с использованием для этой цели ЭВМ, что ускорило расчеты и сделало их более точными, а со временем привело к созданию стереотаксического метода, конкурентоспособного со всеми другими такого рода приемами (Аничков, 1977, 1980; Аничков и др., 1980; Полонский, 1981). Все получаемые у одного больного материалы исследования уже только в результате применения расчетов при введении электродов оказывались принципиально сопоставимыми с теми, что получались у следующего и следующих. Большое значение имело предложение и применение комплексного метода исследования мозга. Если ранее процесс исследования у больных осуществлялся с помощью одной (ЭЭГ или нейронная активность), максимум двух-трех (ЭЭГ+нейронная активность+ВП) методик, то с 1965—1966 годов в рамках комплексного метода изучения мозга регистрировались уже все возможные физиологические показатели мозга: электроэнцефалограмма, электросубкортиковая грамма, нейронная активность, вызванные потенциалы, сверхмедленные физиологические процессы, напряжение кислорода, импеданс, кровоток и др. (Бехтерева, 1966, 1967). Эти показатели записывались в покое, при различных физиологических состояниях обследуемого лица, при заданных интеллектуальных, эмоциогенных, двигательных и других тестах. При этом сведения, полученные в условиях прямого контакта с мозгом через вживленные электроды, дополнялись результатами исследования состояния капилляров, данными пневмограммы, миограммы, кожно-гальванической реакции, электрокардиограммы и т. д. Те же показатели регистрировались при диагностических и лечебных электрических воздействиях через вживленные электроды. Все это оценивалось комплексно, с учетом данных клиники и биохимических показателей. Такой подход не только и не просто увеличивал объем получаемой информации, а давал возможность корректировать расположение электродов в соответствии с индивидуальными вариациями мозга, получать взаимодополняющие данные о состоянии различных структур мозга и, наконец, обеспечивал выбор оптимального приема или субкомплекса приемов для исследования тех или иных функций, преодолевал ограниченность монометодического подхода к изучению различных проявлений активности мозга. Работа в тесном творческом контакте с представителями точных наук позволила применять

адаптированные и разрабатывать оптимальные оригинальные приемы целенаправленного извлечения информации из данных физиологических наблюдений, а применение телеметрии — расширить круг исследуемых физиологических и патологических состояний больных. Полиметодичность и корректность исследований позволили значительно развить существующие научные направления и создать принципиально новые в различных областях физиологии мозга человека.

Так, например, если в отношении изучения структурно-функциональной организации мозга человека накапливаемые таким образом данные в первую очередь существенно дополняли то, что было известно ранее, то стереотаксическая неврология (Смирнов, 1976), созданная на базе изучения структурно-функциональной организации мозга, явилась по своей точности и тонкости уже качественно новым направлением, соотносящимся с первым, как клиническая биохимия с молекулярной биологией.

Если первоначально изучение мозгового обеспечения психической деятельности сводилось к выяснению роли глубоких структур мозга в этом процессе, то в дальнейшем были вскрыты общие принципы мозговой организации данной системы, показано наличие в ней аппарата жестких и гибких звеньев. Углубление в данную проблему в свою очередь привело к разработке уже принципиально нового направления — изучения мозгового кода психических процессов.

Исследование нейрофизиологии психических процессов, естественно, потребовало углубления и в проблему памяти — первоначально в том ее объеме, который был *conditio sine qua non*. Результаты электрической стимуляции мозга и регистрации его физиологических показателей позволили более серьезно поставить эту проблему. К настоящему времени нейрофизиологическое изучение памяти представляет самостоятельное направление исследований, стимулирующим ядром которого является представление о регуляции и саморегуляции процессов памяти.

Как известно, исследование эмоциональной сферы породило и порождает множество концепций, акцентирующих разные аспекты проблемы. Многие из них могут рассматриваться как взаимодополняющие представления, однако ни одна из взятых и не взятых на вооружение психологией и физиологией концепций не базировалась до наших исследований на знании внутримозговой нейродинамики человека, развивающейся при эмоциональных реакциях и состояниях. Если изучение мозгового обеспечения интеллектуально-ментических процессов в эксперименте на животных просто невозможно, то в отношении мозгового обеспечения эмоций экстраполяция экспериментальных данных на человека правомерна далеко не всегда. Пожалуй, правильнее сказать, что данные о мозговом обеспечении эмоций человека помогают многое понять в далеко не всегда ясных результатах экспериментов на животных.

Уже первые нейрофизиологические исследования у больных с вживленными электродами принесли исключительно интересные и

ценные материалы, которые позволили показать принципиальное сходство функционирования мозговых систем обеспечения эмоциональной и собственно мыслительной деятельности и выявить их различия. Неразделимая эмоционально-психическая сфера человека может и должна изучаться и с позиций аналитического подхода с нейрофизиологической препаровкой отдельных ее компонентов, и — обязательно — с позиций интегративного подхода. К настоящему времени накоплен действительно уникальный материал о мозговой нейродинамике, прямо связанной с обеспечением эмоциональных реакций и состояний. Но, конечно, изучение нейрофизиологического обеспечения эмоций далеко не закончено. Оно, как и работа в области других упомянутых проблем, естественно, должно продолжаться. Было бы опасным и неправомерным считать, что о мозговом обеспечении эмоций получены новые данные. Однако имеющиеся к настоящему времени результаты позволяют говорить о качественно новом уровне изучения этой проблемы.

В теоретическом плане одной из важнейших является далеко не новая, хотя и не решенная до последнего времени, проблема характеристики функционального состояния мозга и зависимости реализации мозговых функций от этого состояния. Эта проблема получила особое звучание с накоплением данных о полифункциональности нейронов и нейронных популяций и о проявлении различных свойств этих образований в прямой зависимости от местного и общего функционального состояния мозга. Хорошо известно, как много сил было потрачено при очень низком коэффициенте полезного действия на попытку использовать с целью получения однозначной характеристики функционального состояния мозга ЭЭГ. Использование инструментально-математических приемов извлечения информации, требующее в оптимальном варианте полной автоматизации исследований, и сейчас еще также не дает полноценного ответа на поставленный вопрос. Возможности надежного изучения мозаики и динамики функционального состояния мозга появились с применением строго определенных составляющих сверх- | медленных физиологических процессов — их относительно стабильной составляющей и более слабых и соответственно более динамичных сигналов (Илюхина, 1977, 1982а). Этот подход не только | открыл новые возможности теоретического изучения проблемы, но | КИ позволил на основе доступных методических приемов уже сейчас | обеспечивать целый ряд запросов практики. Полиметодический | подход к изучению мозга создал предпосылки не только к познанию | физиологических закономерностей здорового и больного мозга. | Он позволил накопить материал, во многом еще не полностью про- | • анализированный и обобщенный, о соотношении и взаимозависи- | мости различных физиологических процессов головного мозга, соз- | идал новые возможности для проникновения в физиологическую | природу регистрируемых электрических и неэлектрических про- | цессов. Как видно из приведенного далеко не полного перечня на- | Иправлений физиологии мозга человека, их развитие должно и мо-

жет служить разработке указанных выше важнейших вопросов теоретической физиологии мозга.

Накопление фактов в области динамики длительно текущих патологических процессов позволило выдвинуть концепцию о роли устойчивого патологического состояния и реакций, его поддерживающих, в патогенезе хронических заболеваний мозга, раскрывающую некоторые особенности его физиологии. На основе этой концепции предложены новые методы и приемы лечения заболеваний мозга, открылись научно обоснованные возможности использования не только резервов, но и защитных сил мозга.

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ В ФИЗИОЛОГИИ МОЗГА ЧЕЛОВЕКА

Если просмотреть научную литературу 30—50-х годов по нейрофизиологии человека, то окажется, что ответы почти на все вопросы пытались найти с помощью электроэнцефалографии. При этом с целью получения достаточно надежных данных исследовалась в основном та полоса частот ЭЭГ, которая позволяла регистрировать колебания в пределах дельта-, тета-, альфа- и бета-диапазонов. Большинство электроэнцефалографов, выпускаемых промышленностью, создавалось таким образом, чтобы минимально искажались именно эти частоты. Запись более низких и особенно более высоких частот в связи со слабостью сигнала на обычных электроэнцефалографах была очень несовершенной, и ее либо не производили, либо полученным данным не придавалось серьезного значения.

Лишь позднее в ряде лабораторий появляется стремление расширить диапазон исследуемых сигналов, используя для более низких частот электроэнцефалографы с большой постоянной времени или усилители, пригодные для регистрации более медленных физиологических процессов. Все шире, особенно в последние годы, начинают записывать наиболее слабый сигнал высокочастотной ЭЭГ. Вопросы методики и техники записи физиологических показателей мозга человека освещены в вышедшем в 1977 г. в серии «Руководство по физиологии» томе «Методы клинической нейрофизиологии» (под ред. В. Б. Гречина), а также в многотомном руководстве, изданном I Международной федерацией обществ электроэнцефалографии (Hand-J book. . ., 1974). Это позволяет избежать изложения методических деталей в настоящей книге. В то же самое время именно поэтому! здесь возможно и целесообразно более подробно остановиться на I принципиальных вопросах методического изучения мозга человека. I

Нередко и не без оснований говорят, что новое — это иногда хорошо забытое старое. Действительно, в экспериментальных исследованиях электрической активности мозга в конце XIX века записывалась в основном медленно меняющаяся разность потенциалов I (Caton, 1875; Данилевский, 1876). Эти работы и сейчас еще нередко I цитируются.

В начале 60-х годов появляется обобщение исследований Н. А. Аладжаловой (1962) о сверхмедленных физиологических процессах (СМФП) мозга, вызвавшее уже значительно меньшее число возражений, чем ее первоначальные публикации. Сейчас исследование СМФП начинает быстро завоевывать все более прочное место в нейрофизиологии человека. Результаты работ В. И. Илюхиной (1977, 1982а) не только подтверждают неоднородность этих процессов, но и определяют место разных составляющих, разных типов этого сигнала в ряду физиологических показателей мозга.

Появляются работы, показывающие практическую ценность измерения импеданса (Laitinen, 1970; Гречин, 1972; Гречин, Боровикова, 1982) и предполагающие теоретическое значение различных его составляющих (Adey, 1977; Михальцев, 1978).

В Берденском неврологическом институте (Англия) уже в 50-х годах наряду с электрическими показателями активности мозга регистрируется показатель напряжения кислорода в ткани мозга человека на основе полярографической методики (Cooper et al., 1969). Вызванные потенциалы регистрируются с различных областей поверхности и глубоких структур мозга и наряду с данными функциональной анатомии представляют подчас существенные сведения о местном и общем функциональном состоянии головного мозга. В 60-х годах начинают регистрировать импульсную активность отдельных нейронов и нейронных популяций, причем в этой области сразу четко выделяются прикладной и теоретический аспекты (Ward, Thomas, 1955; Ward, 1961; Waller, Rayport, 1963; Rayport, Waller, 1964, 1965а, 1965б; Трохачев, 1965, 1966, 1971; Albe-Fessard, 1965; Бехтерева и др., 1967; Раева, 1977).

И все же без преувеличения можно сказать, что электроэнцефалограмма (ЭЭГ) и электросубкортиковограмма (ЭСКоГ) регистрируются практически везде, где изучается нейрофизиология здорового и больного мозга человека. Все другие показатели, более или менее широко используемые в эксперименте, лишь постепенно входят в клиническую практику, причем даже в наиболее современно оборудованных клиниках регистрируется обычно не более двух-трех физиологических показателей активности мозга. Может быть, такая в основном монометодичность, особенно характерная для 40—50-х годов, и определила сравнительно небольшой объем сведений о механизмах деятельности мозга человека, полученный в те годы в уникальных условиях прямого контакта с живым мозгом человека у больных, лечение и диагностика у которых осуществлялись с помощью вживленных электродов в 50-е годы (Heath, Hodes, 1952; Sem-Jacobsen et al., 1953, 1956, 1961; Heath, 1954, 1963; Bickford et al., 1958).

С другой стороны, весьма вероятно, что именно методическая ограниченность подходов в этих условиях не позволила выйти в клинике за рамки поставленных *a priori* задач. Пожалуй, лишь прием длительных электрических стимуляций — слишком длительных, чтобы можно было рассчитывать в этом случае именно на эффект стимуляции мозга (хотя и в других случаях этот вопрос не всегда

решается однозначно), — эпизодически использованный в работах Хиса (Heath, Hodes, 1952; Heath, 1954), явился предшественником новых, уже значительно более прочно вошедших в клинику методов лечения.

Изучение механизмов мозга человека осложнено и сравнительно небольшим числом исследований у больных с вживленными электродами. Так, например, с 1950 по 1964 г. Хис приводит данные о 54 больных. В клинике в отличие от эксперимента диапазон исследований с помощью вживленных электродов строго ограничен рамками диагностических и лечебных задач в каждом конкретном случае. Это определяет и характер, и количество получаемой информации.

Далее, если эксперимент позволяет проводить исследования на животных чистых линий или с достаточно сходными характеристиками, то сравнивать результаты, полученные при исследовании у больных с помощью вживленных электродов, достаточно сложно, а иногда и невозможно даже у лиц, страдающих одним и тем же заболеванием. Хорошо известны трудности, с которыми встречается исследователь при попытке получить те или иные физиологические (биохимические и т. д.) характеристики и у здоровых испытуемых людей. Как же сложно получение корректных нейрофизиологических данных, если принять во внимание, что метод вживленных электродов применяется в диагностических и лечебных целях у наиболее тяжелого контингента больных с хроническими заболеваниями. Тяжесть заболевания, а отсюда состояние мозга и организма обследуемых больных определяются нередко очень большим числом составляющих, в том числе и не всегда поддающихся учету.

Стремление разработать новые приемы, пути и принципы диагностики и лечения болезней мозга и четкое понимание того, что ключом к решению этой проблемы является прежде всего теория физиологии, определили полиметодическую постановку исследований в самом начале нашей работы.

Эта полиметодичность была реализована в виде комплексного метода изучения мозга человека (Бехтерева и др., 1967), который мы сами долгое время рассматривали лишь как адекватную задачам компиляцию методик. Не отказываясь полностью от такого определения, сейчас мы уже вправе говорить, что этот комплексный метод завоевал право на самостоятельное значение и в свою очередь насчитывает уже ряд дочерних приемов, представляющих собой целенаправленное, ориентированное сужение или расширение метода, обогащение его возможностями биохимии, фармакологии и клиники.

В целях удобства и наглядности изложения комплексный метод изучения мозга первоначально представлялся нами в виде двух основных составляющих: 1) регистрации различных физиологических показателей жизнедеятельности мозга в динамике физиологических состояний обследуемого лица и при применении функциональных тестов и 2) регистрации различных показателей жизнедеятельности мозга и организма при диагностических и лечебных

электрических воздействиях через вживленные электроды (Бехтерева, 1974).

Такое деление было и остается правомерным, но, может быть, сейчас, когда путевка в жизнь этому методу уже давно подписана, целесообразно выделить принципиальную сущность метода, которая заключается в регистрации и анализе наиболее оптимального для каждого данного исследования комплекса показателей, характеризующих спонтанные и заданные изменения физиологического состояния больного в ответ на сигналы, поступающие через сенсорные входы, и в том числе при эмоционально-психических реакциях, фармакологических пробах, при электрическом точечном модулирующем и разрушающем воздействии на мозг.

Понятно, что в связи с задачами научных исследований анализировалась динамика отдельных показателей или, наоборот, проводилось углубленное изучение связи различных физиологических процессов. Однако уже само выделение результатов, полученных при использовании какой-либо составляющей комплексного метода, было производным возможности выбора оптимального показателя для решения определенной проблемы. При этом, как правило, дальнейшей оптимизации исследований служило наилучшим образом обеспечиваемое тем же комплексным методом сочетание результатов анализа избирательно двух, трех и более физиологических показателей. Примером служит научное направление, созданное сотрудником нашего отдела В. М. Смирновым, — стериотаксическая неврология (Смирнов, 1976). Взяв за основу данные регистрации различных показателей жизнедеятельности мозга и организма при точечных электрических воздействиях через вживленные электроды, он использует результаты регистрации медленной электрической и неэлектрической активности мозга, а также периферического показателя — КГР — вне электростимуляций.

Углубление в проблему органически определило необходимость использования данных о динамике активности нейронных популяций. По ходу дальнейшего изложения материалов предполагается рассмотреть результаты использования многих методов, применяемых при изучении физиологии здорового и больного мозга, но уже под другим углом зрения. В данной главе, где рассматриваются не методики, а принципиальные возможности изучения физиологии здорового и больного мозга человека с их помощью, будут рассмотрены прежде всего те традиционные или нетрадиционные приемы, возможности которых в последние годы существенно расширились.

Каковы же сейчас возможности и границы основных составляющих комплексного метода изучения механизмов мозга здорового и больного человека?

Электроэнцефалограмма (ЭЭГ) является информативным показателем местных и общих патологических и в известных рамках физиологических перестроек функционального состояния мозга. Основные положения, определившие ее клиническую ценность, были открыты в 30-х годах, а в последующем дополнены и развиты. Со времени открытия медленных волн в области опухоли (Walter,

1936) электроэнцефалография широко используется для выявления местного поражения мозга, что нашло отражение в обширной литературе. Конкурирующим с ней методом диагностики при очаговых органических поражениях мозга становятся различные варианты вычислительной томографии (Ghazy et al., 1978). Однако ценность электроэнцефалографии не исчерпывается выявлением области поражения, поэтому этот метод остается на вооружении в клинике поражений ЦНС (опухолей, травм и сосудистых заболеваний мозга), а при эпилепсии продолжает быть ведущим. Более того, по-видимому, применение адекватного математического и технического аппарата извлечения полезной информации из данных ЭЭГ может определить в ближайшем будущем и некоторые принципиально новые возможности управления состоянием больного мозга.

Более 20 лет назад мы провели исследование по выявлению диагностических критериев у больных с опухолями мозга путем сопоставления электроэнцефалограмм, записанных до и после операции (Бехтерева, Орлова, 1957). Обнаружилось на первый взгляд неожиданное явление — непосредственный послеоперационный исход был наилучшим у той группы больных, у которых в области расположения опухоли регистрировались выраженные медленные волны. В результате анализа полученных данных мы пришли к выводу о защитной роли медленных волн в зоне опухоли и дали практические рекомендации по фармакологической подготовке к операции больных с наиболее сохранной дооперационной ЭЭГ. Такого рода целенаправленный анализ был предпринят нами впервые, но справедливость требует отметить, что идея возможной защитной роли очаговых медленных волн была высказана в 1953 г. Греем Уолтером (Walter, 1953). Этому аспекту вопроса и далее уделяется сравнительно немного внимания, по крайней мере до тех пор, пока не начинается интенсивное нейрофизиологическое изучение проблемы памяти и не выдвигается представление о распределенности матрицы хранения памяти (Бехтерева, 1977), открывшее новые перспективы использования данных ЭЭГ больного мозга.

Одним из путей изучения памяти являются поиски ее местных физиологических коррелятов — воспроизведения и краткосрочного хранения сигнала, долгосрочного хранения, считывания из долгосрочной памяти и того, что могло бы быть соотнесено с процессами забывания. И хотя в данной книге исследованию памяти посвящена специальная глава, мы считаем целесообразным рассмотреть некоторые аспекты проблемы именно здесь в связи с оценкой методических возможностей электроэнцефалографии. Наименее доступны нейрофизиологические корреляты хранения информации в долгосрочной памяти, и до сих пор не были описаны нейрофизиологические феномены, соотносимые с забыванием. Этот вопрос, как вполне понятно, имеет существенное теоретическое значение. Сейчас он становится все более и более важным для клиники в связи с новыми возможностями лечения заболеваний мозга. Действительно, можно ли, если мозг сформировал и «запомнил» матрицу памяти, поддерживающую устойчивое патологическое состояние (Бехтерева, Бондарчук, 1968),

попытаться наиболее физиологичным способом стереть ее или ее компоненты тогда, когда это устойчивое состояние в связи с проводимым лечением уже не будет компонентом адаптации больного организма к среде?

Многолетние исследования физиологических процессов головного мозга человека дают основания для известного оптимизма в оценке перспектив проблемы. И в этом плане болезнь, как нередко (но не всегда!) случается, дает не меньше, а больше для понимания механизмов мозга, в данном случае — механизмов памяти. Так, стойкие эпилептогенные очаги, по-видимому, могут рассматриваться как местное проявление патологической долгосрочной памяти (Бехтерева и др., 1978). Проявляясь на ЭЭГ эпилептиформной активностью, они отражают местную реакцию эпилептизированного мозга на его структурное поражение. Множественные очаги свидетельствуют об очень значительной общей эпилептизации мозга. Длительные наблюдения больных эpileпсией показывают, что эпилептиформная активность удерживается строго в одной и той же зоне на протяжении дня, реже—нескольких дней и лишь иногда в течение нескольких недель и более. Говорить о стойкости эпилептогенного очага позволяет не столько непрерывность его функционирования, сколько упорное его восстановление в одной и той же зоне даже тогда, когда у больного эпизодически или периодически регистрируется почти нормальная ЭЭГ или медленноволновая активность. При тонких морфобиохимических исследованиях этой зоны после ее хирургического удаления в ней выявляются изменения (Ионтов, Дубикайтис, 1952), которые могут равно быть и причиной, и следствием эпилептогенеза. В очаге изменен аминокислотный баланс (Поздеев, Ильин, 1978). И в то же самое время опыт показывает, что признаки эпилептогенного очага при эффективном лечении могут исчезнуть из ЭЭГ. Кроме того, по мере роста больного эpileпсией ребенка может наблюдаться феномен передвижения зоны очагового эпилептогенеза. Таким образом, эпилептогенный очаг дает особые возможности наблюдения нейрофизиологических коррелятов долгосрочной памяти, наиболее труднодоступной, а нередко считающейся и недоступной для физиологических исследований.

С помощью электроэнцефалографии можно исследовать и процессы забывания. Как известно, при целом ряде заболеваний мозга наблюдаются местные, распространенные, более или менее постоянные и пароксизмально возникающие волны. Пароксизмальная активность может наблюдаться в диапазоне бета-, альфа-, тета- и дельта-волн или иметь смешанный характер, включая острые волны или сочетания острых и медленных волн. При эpileпсии этот феномен имеет место не всегда, но если он обнаруживается, динамика его номере утяжеления заболевания характеризуется замедлением составляющих пароксизмальной активности (речь не идет в данном случае о комплексах пик—волна и комплексных вспышках, определяемых термином «гипсокритмии»), повышением их амплитуды и учащением пароксизмов. Местные эпилептиформные проявления и пароксизмальная активность длительное время рассматривались как биоэлектрически раз-

личные, но объединенные болезнью патологические признаки. Однако пароксизмальная активность наблюдается не только при патологических процессах, но и во сне у здоровых лиц. Исследование Д. К. Камбаровой вызванных потенциалов при проявлении медленной активности (Бехтерева и др., 1978) обнаруживает их исчезновение или значительное изменение в зоне медленных волн, косвенно свидетельствующее о нарушении восприятия сигналов. Дополнительно к этому можно отметить, что при пароксизмальной медленной активности, не сопровождающейся видимой потерей сознания, обнаружилось изменение его уровня в виде нарушения восприятия раздражителей. Так, слежение за движущейся целью на экране у больных немедленно нарушается при развитии пароксизмов (данные лаборатории, цит. по: Бехтерева и др., 1978). В связи с этим высказано предположение, что пароксизмальная активность при болезнях мозга (в частности, при эпилепсии) представляет собой производное физиологического феномена, наблюдающегося во сне у здоровых лиц, значение которого заключается в угнетении взаимодействий различных мозговых структур, создании условий их временной автономии. При эпилепсии этот феномен, по-видимому, следует расценивать как исходно защитное явление, нейрофизиологическое отражение борьбы собственно защитных механизмов мозга с возникшей вредностью. При соотношении сил в пользу этой защиты создаются условия для угашения эпилептогенных очагов. Не исключено, что в большинстве случаев травм эпилепсии не возникает именно благодаря диэпилептизирующему противодействию пароксизмальной активности. Многие исследователи наблюдали при травме головного мозга появление на ЭЭГ эпилептиформных признаков, исчезающих с течением времени без развития судорожных проявлений.

Таким образом, в условиях болезни мозга оказывается возможным наблюдать не только биоэлектрические корреляты долгосрочной памяти, но и более полно — явления, связанные с забыванием. Конечно, эти дискуссионные пока трактовки могут быть приемлемыми лишь в случае, если не рассматривать важнейшее свойство живого мозга — способность к сохранению следов раздражителей — узко, только в форме психонервной памяти. Исследование ЭЭГ не только у здоровых, но и у различных больных в динамике заболеваний позволяет преодолевать ограниченность взглядов, неизбежно формирующихся у исследователя, использующего для изучения сложнейшего органа — мозга — один метод, да еще нередко в ограниченных рамках какой-то одной задачи. Здесь важно подчеркнуть, что действительное проникновение в механизмы мозга человека требует если не всегда широкого полиметодического подхода, то по крайней мере многопланового материала, полученного с помощью одного метода.

Целесообразно дальнейшее изучение значения различных видов медленноволновой активности в процессах торможения (дезинтеграции, угашения) следов памяти, а также всей динамики этих феноменов: от физиологического явления, возникающего во время сна, до биоэлектрических коррелятов грубых болезненных перестроек мозга. При таком рассмотрении пароксизмальной активности, регистрируе-

мой на ЭЭГ, она окажется интересной моделью для исследования наименее изученных физиологических аспектов памяти в широком понимании данного процесса. Изучение динамики этой активности важно и для познания закономерностей перехода физиологических явлений в патологические. Следует отметить, что указанный феномен интересен и в сравнительно-физиологическом аспекте. Дело в том, что разрыв между многими физиологическими моделями и физиологией здорового и больного мозга человека может быть преодолен с помощью сравнительно-физиологического рассмотрения не только собственно физиологической и морфологической филогенетической динамики, но и сравнительного рассмотрения физиологической и патофизиологической роли одних и тех же, в частности биоэлектрических, феноменов в филогенетическом ряду. Такой подход также весьма перспективен. Опорными данными могут служить результаты экспериментов на животных, свидетельствующие как будто не об ухудшении, а об улучшении запоминания при медленноволновой тета-активности (Wetzel et al., 1977).

Могут возразить, что в реальных условиях при эпилепсии на ЭЭГ проявляются не только эпилептиформная активность, медленные волны и пароксизмальная, все замедляющаяся активность. При некоторых формах эпилепсии наиболее характерным оказывается феномен пароксизмальной пик-волновой активности, воспроизводящийся при электрическом раздражении таламических структур (Jung, 1954). Однако его, по-видимому, вполне правомерно можно рассматривать как частный случай, подтверждающий правило. В этом случае в связи с расположением эпилептогенного очага в области одного из звеньев синхронизирующей системы и собственно болезненные, и защитные проявления оказываются неразрывно связанными. Данные о динамике нейронной активности во время острой и медленной фаз феномена могут рассматриваться в пользу выдвигаемой концепции (Pollen, 1964; Gloor, 1972). Реальной проверкой верности рассмотренных выше представлений явилось воздействие через вживленные электроды на эпилептогенные очаги слабым синусоидальным током, не периоду сопоставимым с дельта-волнами ЭЭГ (Бехтерева, 1980а). Это воздействие приводило к местному значительному уменьшению выраженности или исчезновению эпилептогенеза.

ЭЭГ очень широко использовалась и для изучения нейрофизиологических механизмов условнорефлекторной деятельности животных и человека и мыслительной деятельности человека. Начало этому положено основополагающей экспериментальной работой М. Н. Ливанова и К. Л. Полякова (1945). Многочисленные дальнейшие исследования уточняли и развивали основные положения условнорефлекторной теории. Однако в физиологию высшей нервной (психической) деятельности человека электроэнцефалография в сочетании с условнорефлекторной методикой и простейшими психологическими тестами внесла сравнительно небольшой вклад. Широко известна публикация Гасто с соавторами (Gastaut et al., 1957), в которой обобщены результаты работ разных, одновременно и по одной программе работавших лабораторий. В статье показано, как в зависимости от

исходного фона изменяется альфа-ритм на ЭЭГ при реализации положительных и тормозных условных рефлексов, но не вскрыты какие-либо новые механизмы условного рефлекса. Оценивая эти работы, наиболее правомерно констатировать, что в них описаны электроэнцефалографические корреляты условного рефлекса у человека. Новые материалы к характеристике взаимодействия различных областей мозга человека при психической деятельности, по данному ЭЭГ, были получены при использовании приема электроэнцефалоскопии с обработкой данных на ЭВМ М. Н. Ливановым с сотрудниками (Ливанов, 1972). Электроэнцефалография в этом случае как будто мало себя оправдывала.

Следует учитывать, однако, что для изучения нейрофизиологических механизмов сложнейших видов деятельности человека до самых последних лет использовалась та же ЭЭГ, что и в клинико-физиологических исследованиях, т. е. ЭЭГ сравнительно узкого спектра и наибольшей амплитуды сигнала. В последние годы для этой цели стали регистрировать слабые высокочастотные сигналы (Brown et al., 1976). Результаты первых исследований показали, что, по-видимому, этот путь перспективен и позволяет перешагнуть через «ограничения ограниченного спектра» — ЭЭГ. Расшифровка записи биотоков, осуществляющей при достаточном продуманном психологическом эксперименте, позволила обнаруживать признаки семантической дифференциации слов. В этом направлении предстоит еще большая работа, которая определит перспективы и ограничения указанного вида исследований. Очевидно, удастся также уточнить, в каких соотношениях находятся так называемая обычная ЭЭГ и этот слабый сигнал, отражают ли они один процесс или речь идет не только о расширении спектра, но и о регистрации несколько иного явления.

Как видим, возможности ЭЭГ не так уж ограничены, причем с новыми техническими решениями открываются и новые перспективы ее применения. Появляются все более совершенные приемы анализа ЭЭГ, как повышающие общую информативность данных, так и целенаправленно извлекающие информацию, адекватную определенной задаче. В этом аспекте интересны исследования, проводимые К. К. Монаховым (1981) и Е. А. Григорьевой с соавторами (Григорьева и др., 1981). Е. А. Григорьева показала возможность выделения при компьютерном анализе ЭЭГ нейрофункциональных структур, на основе которых возможна дифференциальная диагностика различных форм депрессии. Однако ошибочно думать, что именно в этом случае примат принадлежит техническим возможностям исследователя. Как и в подавляющем большинстве других направлений биологических исследований, в развитии нейрофизиологии примат принадлежит физиологической (или общебиологической) идеи, хотя возможности выдвижения и, особенно, подтверждения ее действительно в значительной мере зависят от методики и технических условий эксперимента. Это положение можно проиллюстрировать следующим примером.

Одной из современных задач лечения эпилепсии и других болезней

мозга является управление его функциональным состоянием. Общая идея заключается в том, чтобы, ориентируясь на какой-то определенный электрический показатель мозга, подать на модулирующие зоны мозга электрический сигнал через внешнюю цепь, в которую включено и анализирующее устройство, и прибор для подачи тока (в данном случае неважно, идет ли речь о телеметрическом или стационарном управлении состоянием мозга). Разработаны приемы анализа ЭЭГ с выделением эпизодически проявляющихся эпилептиформных признаков. Наиболее оптимальным является закладывание в ЭВМ формализованного описания именно этих признаков и осуществление в дальнейшем в реальном времени исследования поиска его аналогов на текущей ЭЭГ (эталонный поиск). Предположительная схема была такой: возникает состояние, которое детектируется на основе слежения за ЭЭГ и затем подавляется.

Технические решения были приемлемыми. Техническая сторона схемы работала. Однако успех в модуляции состояния больного мозга, подавлении эпилептогенеза был переменным. В связи с этим предложено использовать для подобных целей электроэнцефалографический коррелят не уже развившегося или развивающегося состояния, а того отрезка (или — и того отрезка) ЭЭГ, который по времени непосредственно предшествовал патологической реакции (Данько и др., 1976). Именно этот путь, основанный на физиологической идеи — ориентации на наиболее активный процесс формирования реакции, — как будто открывает новые перспективы воздействия на больной мозг. И именно этот прием, предложенный на основе физиологической идеи, нашел полное подтверждение в исследованиях активности нейронных популяций мозга человека. Сигнал, управляющий словесным ответом, появляется в мозгу ранее ответа (Бехтерева и др., 1971). Для того чтобы использовать при анализе импульсной активности тот же эталонный машинный поиск, оказалось необходимым включить в эталон формализованные описания импульсной активности с обязательным учетом краткого (40—60 мс в этих условиях) периода, предшествующего собственно нейрофизиологическому корреляту реакций — произнесенному слову. (Иными словами, чтобы отыскать с помощью ЭВМ и соответствующих программ момент, когда произнесено слово или когда то же состояние возникло в мозгу, но по каким-либо внутренним или внешним причинам слово не было произнесено, необходимо в эталон включать и важнейший период формирования, предшествующий внешнему проявлению реакции).

Вполне понятно, что переходу на этот новый уровень техники, позволившая реализовать эталонный поиск, безусловно, способствовала. Но именно физиологическая мысль определила новый этап разработки проблемы модуляции состояния мозга.

Как указывалось выше, ЭЭГ является одним из очень распространенных физиологических приемов оценки функционального состояния мозга. Однако, если попробовать дать пространственно-временную и особенно количественную оценку функционального состояния, это нередко окажется очень сложным и при исследовании больного и здорового мозга. В то же самое время, обсуждая проблему харак-

теристики функционального состояния мозга, с самогоначала, чтобы не возникло ненужных недоразумений, необходимо подчеркнуть, что, хотя и может быть предложен ряд физиологических показателей, более удобных, особенно для количественной характеристики функционального состояния мозга, они оказываются уступающими ЭЭГ в информативности или в общности. Короче, использование других приемов характеристики функционального состояния мозга не альтернативно по отношению к ЭЭГ.

Длительное изучение динамики сверхмедленных физиологических процессов в рамках комплексного метода изучения мозга, позволяющего сравнивать возможности разных физиологических методов, обнаружило, что наиболее просто и вполне приемлемо по точности для решения многих задач количественные данные о пространственной мозаике и временной динамике могут быть получены с помощью одной Из составляющих величин медленных электрических процессов головного мозга — уровня относительно стабильного функционирования (Илюхина, 1977), омега-потенциала (Илюхина, 1982б).

Измерения величин омега-потенциала возможны технически одновременно с большого количества точек. Естественно, запись оказывается более надежной в случае, если контакт электродов с мозгом прямой, но практика показывает, что и при записи с поверхности черепа оказывается возможным получить достаточно убедительные данные именно о медленных электрических процессах и, в частности, об омега-потенциале и других СМФП, меньшей амплитуды и более динамичных (дзета-, тау- и эпсилон-волн). Исследование мозаики и динамики наиболее медленных физиологических процессов позволяет получать количественные профили функционального состояния различных отделов мозга — трехмерный паттерн, представляющий данные об интенсивности, продолжительности изменений в мозгу и распределенности этих изменений в пространстве мозга (Илюхина и др., 1981).

Физиологические исследования показывают, что уровень относительно стабильного функционирования является физиологическим процессом, определяющим состояние мозговых структур и протекание целого ряда других биоэлектрических процессов. «Включение» или «невключение» структуры в деятельность в значительной мере определяется или опосредуется сверхмедленным процессом — уровнем омега-потенциала, изменение которого меняет функциональный спектр структуры (Бехтерева и др., 1970).

Так, принципиально полифункциональное нейронное сообщество может проявляться в зависимости от уровня данного сверхмедленного электрического процесса как звено системы обеспечения эмоциональных реакций, собственно мыслительной деятельности **ШИ** движения, а в определенном диапазоне некоторые структуры оказываются не только потенциально, но и реально полифункциональными. Сам уровень относительно стабильного функционирования зависит от ряда факторов и, в частности, определяя реакцию на приходящий сигнал, может вслед за этим меняться; он изменяется под влиянием

средств, которые действуют на центральную биохимическую медиацию, и может быть свидетельством изменений как этой медиации, так и других биохимических процессов в мозгу, с которыми теснейшим образом связан. Он определяет условия для реализации деятельности и меняется при ее протекании.

Создается впечатление, что взаимосвязанные в разных областях мозга изменения относительно стабильного омега-потенциала существенно участвуют в важнейшем процессе организации («действовании») сложных многозвеньевых мозговых систем при деятельности — до конца не расшифрованном процессе, который на основе одной только импульсной передачи не всегда находит достаточно удовлетворяющее реальности объяснение.

Подробное изучение СМФП при различных функциональных состояниях и заболеваниях мозга — дело настоящего и ближайшего будущего, тот методический и смысловой путь, по которому несомненно пойдет большое количество исследований динамики функционального состояния мозга. Сейчас накапливается все большее количество данных о динамике СМФП в различных органах и тканях организма (Илюхина и др., 1981, 1983; Илюхина, 1982а, 1983; Илюхина, Хабаева, 1984). Эти материалы закладывают основы для изучения на принципиально новом уровне соотношения состояний и динамики активности мозга и печени, мозга и мышц и т. д. Иными словами, при использовании, по-видимому, универсальных для многих тканей организма СМФП окажется возможным оптимально адекватно исследовать центральную регуляцию, взаимовлияние органов и, более того, межсистемные взаимодействия.

Медленные электрические процессы используются с успехом и для других целей. Более слабый сигнал — колебания в пределах милливольт и сотен микровольт — является одним из наиболее оптимальных приемов изучения мозговой системы обеспечения различных процессов и прежде всего эмоций.

Н. П. Бехтерева и Д. К. Камбарова (1984, 1985) в многочисленных работах показали, что СМФП являются наиболее адекватным физиологическим «языком» исследования структурно-функциональной и нейрофизиологической организации мозговой системы обеспечения эмоций, пригодным и для клиники, и для эксперимента. Работами В. М. Смирнова и других сотрудников лаборатории было показано соотношение этого мозгового показателя развития эмоций с традиционным периферическим показателем — кожно-гальванической реакцией (Грекова, 1975).

Надежный прием — запись СМФП при эмоциональных реакциях — сейчас используют в процессе лечения больных с целью предупреждения воздействий на эмоционально значимые зоны, не позволяя развиться нежелательным поведенческим реакциям. Ту же задачу он может выполнить и при других болезнях мозга. А при тех болезнях, где целесообразна именно модуляция эмоционального состояния, данный прием служит нахождению зон предположительного воздействия.

В спектре возможностей медленных электрических процессов для изучения механизмов здорового и больного мозга нельзя не учесть условное медленное негативное отклонение, волну ожидания (7?-волну), открытую в 1963 г. Уолтером. Уолтер, а за ним многие другие (Walter, 1964; Кануников, 1982; Кануников, Дорошенко, 1982) показали, что в состоянии готовности к действию, в период, когда человек принимает решение, с коры мозга и соответственно с поверхности кожи черепа можно зарегистрировать слабый медленный сигнал, по интенсивности соизмеряемый с сигналом ЭЭГ. По-видимому, феномен отклонения медленных электрических процессов большей интенсивности при эмоциональных реакциях и волна ожидания — физиологически принципиально события одного порядка, но разного количественного выражения, хотя каждый из них имеет не только количественные различия. Уточнение сходства и различия этих процессов — несомненно важная задача, хотя бы потому, что она позволит по ходу исследований расширить возможности использования медленных процессов при изучении здорового и больного мозга. Так, например, волна ожидания рассматривалась первоначально и, в частности Уолтером, как исключительно корковый электрический феномен. Наши исследования (Бехтерева, Чернышева, 1968) показали, что этот процесс может быть зарегистрирован и в подкорке, причем раньше, чем в коре. Если в коре он может не проявиться сразу, а как бы вырабатываться по мере повторения тестов, создающих желаемую ситуацию, то в подкорке его нередко удается обнаружить уже при первом (или самых первых) сочетаниях индифферентного стимула со стимулом, побуждающим к действию. При этом появление аналогичного феномена в коре может запаздывать, причем большой интерес представляет соотношение появления во времени волны ожидания в разных структурах мозга. Дальнейшее изучение этого процесса позволит показать, за счет каких структурно-функциональных образований организуется процесс принятия решения, уточнить иерархию и, хотя бы частично, физиологический вклад различных образований мозга в этот процесс. Исследование сдвигов медленных электрических процессов при эмоциональных реакциях по аналогии с возможностями, обнаруженными при изучении волны ожидания, может быть проведено не только для изучения пространственной организации системы обеспечения эмоций в мозгу. Большой интерес может представить изучение этих событий во времени. Не исключено, что в этих условиях, на протяжении одного исследования, удастся подсмотреть не только вовлечение дополнительных структур мозга в обеспечение эмоционально-психической реакции, но и явление минимизации звеньев системы по мере повторения сходных реакций. Если это удастся, наблюдения могут оказаться одним из ключей к расшифровке процесса минимизации звеньев мозговых систем в онтогенезе, важность чего для физиологии здорового и больного мозга обсуждалась нами ранее (Бехтерева и др., 1977, 1978) и будет обсуждена более подробно и в данной главе. Отсутствие минимизации по крайней мере гибких звеньев системы обеспечения эмоциональной реакции и, наоборот, увеличение их числа, если оно обнаружится!,

будут служить поводом к оценке данного эмоционального состояния как труднокорригируемого, а с учетом некоторых представлений, в частности П. К. Анохина (1968), как предпосылки к вовлечению мозга (организма) в невротическое состояние.

Исследование СМФП открывает широкие перспективы для понимания механизмов мозга. Их избирательность для определенных процессов выявила в рамках комплексного метода изучения мозга. В свою очередь при оценке перспектив изучения медленных электрических процессов важно подчеркнуть, что использование ряда показателей в пределах самих СМФП и сочетанное применение всех или адекватного набора из ряда составляющих комплексного метода повышают эффективность исследований. Результаты сочетанного использования ряда методик для изучения физиологических процессов больше суммы результатов использования каждой методики в отдельности.

Все большее место при изучении физиологии здорового и больного мозга занимает метод вызванных потенциалов, и особенно при одновременной записи не только вызванных потенциалов (ВП), но и ЭЭГ. Регистрация ВП долгое время была одним из признанных методов изучения функциональной анатомии мозга, способом оценки вызванных ответов на адекватный сигнал, подаваемый через сенсорные входы или электрическое раздражение периферических или центральных нервных структур. Значение метода ВП в этом отношении осталось тем же, но сфера его применения все расширяется. Так, например, метод ВП, зарегистрированных вместе с ЭЭГ, представил в клинике, в частности при эпилепсии, данные той степени надежности, на основе которых оказывалось возможным достаточно точно характеризовать состояние больных, функциональное состояние эпилептизированного мозга. Регистрация и анализ ВП и ЭЭГ одновременно со многих отведений поверхности кожи черепа предлагаются в качестве основного метода для предварительной компьютерной статистической диагностики поражений мозга (John[^] 1977). Есть все основания полагать, что это методическое сочетание окажется полезным при многих патологических состояниях.

Сейчас накапливается все больше сведений (Королькова и др.е 1981; Альтман, 1984; Жирмунская, Анохина, 1984) о возможности соотносить характеристики вызванного потенциала с эмоциональной реакцией и достаточно сложным, семантически значимым входным сигналом. Развитие исследований неизбежно отсеет увлечения в этом вопросе, однако полученные данные свидетельствуют о большой информативности метода для изучения физиологических возможностей здорового мозга и позволяют получать материалы к оценке нарушений переработки информации при развитии заболевания. Так, в частности, с помощью метода ВП объективно подтверждено, что неблагоприятное течение эпилепсии характеризуется нарушением и тех механизмов мозга, которые связаны с восприятием и переработкой информации.

Как указывалось выше, в методическом руководстве под редакцией В. Б. Гречина (1977) рассмотрены результаты и возможности

использования практически всех физиологических методов, применяемых при изучении физиологии здорового и больного мозга. В данном томе Руководства, где рассматриваются не сами методики, а принципиальные возможности, открывающиеся в физиологии здорового и больного мозга человека при их использовании, рассматриваются соответствующие аспекты подробно лишь в отношении тех, традиционных или нетрадиционных, где в последние годы произошел более или менее существенный пересмотр возможностей, и прежде всего в сторону их расширения.

Регистрация неэлектрического показателя — напряжения кислорода — сейчас все шире используется по прямому назначению для оценки напряжения кислорода в ткани мозга (Cooper et al., 1966; Гречин, 1972; Шахнович и др., 1974; Гречин, Боровикова, 1982). Этот метод дает ориентировочные данные относительно близости внутримозгового электрода в сером или белом веществе. Колебания напряжения кислорода неодинаковы в различных структурах, и поэтому характеристики спектра этих колебаний могут быть использованы как дополнительные данные при уточнении расположения электрода. Так же как и медленные колебания, этот показатель можно использовать при соответствующих пробах для изучения структурно-функциональной организации мозга, для выявления звеньев мозговой системы обеспечения той или иной деятельности. Так, в частности, регистрируя напряжение кислорода при интеллектуально-мнестических пробах, удалось выявить изменения в состоянии отдельных мозговых структур, а затем все большего их числа при пробах на краткосрочную и долгосрочную память.

Если данные о структурно-функциональном обеспечении краткосрочной памяти представили материал о вовлечении первоначально достаточно большого числа мозговых зон в упомянутый процесс, то путем удлинения сроков между предъявлением пробы и ее воспроизведением удалось обнаружить реорганизацию системы, участвующей в обеспечении этой деятельности, и прежде всего в сторону уменьшения числа ее звеньев. В этих исследованиях вновь выявились необходимость повышения информативности применяемого метода, использования методического комплекса. Сочетанное измерение напряжения кислорода в тканях и скорости кровотока позволило более точно судить о близости электрода к артериальному сосуду и способствовало пониманию физиологической сущности направления колебаний напряжения кислорода в тканях. С этой же целью проводилось исследование импеданса в тканях мозга (Гречин, 1975; Гречин, Боровикова, 1982). Можно надеяться, что в таком расширенном варианте данный методический комплекс позволит глубже проникнуть в физиологические аспекты долгосрочной памяти (Adey, 1977; Михальцев, 1978). Для расшифровки физиологической сущности фаз колебаний напряжения кислорода в тканях применяется одновременная регистрация этого показателя и мультиклеточной импульсной активности (Бундзен и др., 1975). При этом оказывается возможным получить одновременно материалы и о физиологических свойствах различных нейронов, и о механизмах па-

мия. В этом отношении нуждаются в дальнейшем подтверждении и расшифровке материалы об участии в процессах памяти по крайней мере двух типов нейронов, играющих разную физиологическую роль и работающих соотносимо с разными фазами колебаний напряжения кислорода. Ю. Д. Кропотов (1979) описывает нейроны, активность которых учащается на восходящей и нисходящей фазах волн напряжения кислорода.

Методические трудности изучения свойств отдельных нейронов в начале этих исследований были значительными в эксперименте и значительно большими при исследованиях у человека. Однако постоянно оправдывающий себя тезис о возможности прогресса лечения и диагностики заболеваний, понимания генеза общих и частных проявлений болезней мозга лишь на основе фундаментальных исследований ставил задачу использования наиболее тонких методов изучения мозга человека. Так, клиника настоятельно требует достаточно надежных методов, с помощью которых можно решать вопрос и о лечебно оправданных деструктивных воздействиях на различные зоны мозга. Для уточнения расположения диагностико-лечебного электрода в головном мозге в числе других способов в ряде клиник применяется регистрация импульсной активности (Albe-Fessard, 1965; Раева, 1977, Бехтерева., 1980б; Гоголицын, Кропотов, 1983; Бехтерева и др., 1985а).

Регистрация импульсной активности во время так называемых одномоментных стереотаксических операций при паркинсонизме проводится непосредственно в операционной по ходу погружения электрода. Характер импульсной активности в разных структурах различен, что дает опорные данные для их опознания. При этом в ряде таламических структур обнаруживаются вспышки ритмических разрядов нейронов, совпадающих с ритмом трепора конечностей, опирающихся его и запаздывающих по отношению к нему. Работы С. Н. Раевой показывают, что такого рода исследования не только позволяют выявлять в мозгу так называемую трепорогенную систему, но и уточнить значение этих зон в обеспечении двигательной функции (Раева и др., 1982; Раева, Лукашев, 1985).

Хотя ритм трепора в мозгу при других заболеваниях с такой четкостью не обнаруживается, путь использования характеристик импульсной активности для идентификации не только отдельных мозговых структур, но и конкретных зон этих структур несомненно перспективен. Привлечь внимание к этому вопросу особенно важно теперь, когда методические сложности регистрации импульсной активности у человека уже преодолены.

Так, например при целом ряде заболеваний мозга, лечение которых осуществляется приемами стереотаксической нейрохирургии, бывает важно уточнить не только очаги болезни, но и активирующие и тормозящие зоны. Казалось бы, все эти зоны вполне можно найти с помощью электрической стимуляции. В действительности дело обстоит далеко не так просто, поэтому нетравматическим для больных методом[^] регистрации и анализа импульсной активности нейронных популяций нельзя пренебрегать. Значение того, о чём говорилось

сейчас, может быть проиллюстрировано на примере поиска зон для лечебной электрической стимуляции при эпилепсии.

Известно эмпирически найденное правило, что каждый предыдущий припадок облегчает возникновение последующего, проторяет ему дорогу. С позиций феномена раскачки (Hoddart, 1985) все это в полной мере относится и к электрической стимуляции мозга, которая далеко не всегда безопасна в плане дальнейшей эпилептизации мозга. Это особенно важно учитывать, так как очень богатый опыт наблюдения эпилепсии свидетельствует, что у большой группы больных количество припадков с годами увеличивается незначительно, не увеличивается и, наоборот, под влиянием адекватно подобранного лечения может уменьшаться вплоть до их исчезновения, хотя клиника именно эпилепсии изобилует и обратными примерами.

Одна из защитных реакций мозга рассмотрена нами на примере пароксизмальной активности ЭЭГ. Опыт лечебного применения электрических стимуляций показывает, что в мозгу имеется по крайней мере еще один механизм защиты и, в частности, наряду с эпилептизирующими и эпилептогенными (как частный случай первых) существует ряд образований, активация которых ведет к деэпилептизации. (Вполне понятно, что в норме и при эпилепсии данные функции не отражают всего функционального спектра этих структур.) Деэпилептизирующие (тормозящие?) зоны мозга выявляют путем его пробных электрических стимуляций. При этом лечебный эффект стимуляций более надежен, если большее число зон мозга удается использовать для подавления эпилептогенеза. Неудивительно, что применение лечебных электрических стимуляций при эпилепсии и других тяжелых, длительно текущих заболеваниях возможно еще в очень немногих клиниках и не получило такого широкого распространения, какого заслуживает этот эффективный и щадящий, в лучшем смысле этого слова, физиологичный метод. Не только при эпилепсии, но и при некоторых других заболеваниях врач должен не только найти зоны мозга, на которые следует воздействовать при лечении, но и не вызвать при этом дальнейших нарушений его деятельности.

В наших работах (Бехтерева и др., 1978) показано, что угнетение патологических проявлений при электрической стимуляции может развиться по крайней мере в двух случаях: 1) если под электродом находится «истинная» тормозящая структура, активация которой проявляется хотя и различными, но только угнетающими эффектами; 2) если в результате стимуляции развивается конкурирующее возбуждение (Анохин, 1968; Камбарова, 1977).

При стимуляции зон первого типа осторожность необходима для того, чтобы не вызвать повреждения под электродом, не ухудшить баланс в системе угнетающих и поддерживающих болезнь структур. Хорошим физиологическим контролем наличия или отсутствия повреждающего действия стимуляции (Трохачев, 1965, 1966) является регистрация импульсной активности нейронных популяций. При стимуляции зон второго типа добавляется и вполне реальная опасность формирования нежелательной поведенческой реакции (Бех-

терева и др., 1963; Смирнов, 1976). Дело в том, что зоны этого второго типа вызывают эмоциональные реакции, на базе которых наряду с желаемым лечебным эффектом может возникнуть стойкая побочная патологическая реакция, связанная с кем-либо или с чем-либо из окружения больного во время электрического воздействия на мозг.

Выявить зоны, ответственные за развитие эмоций, можно и без стимуляции, с помощью регистрации колебаний медленных электрических процессов. Выявить зоны эмоционально нейтральные без стимуляции сложно. Можно попытаться использовать для этой цели данные анализа импульсной активности. Как осуществляется это практически? По изменению рисунка медленных электрических процессов при эмоциогенных пробах выявляют эмоционально активные зоны. В процессе лечения их или используют, воздействуя на них электрическим током определенных параметров, или, напротив, исключают из числа стимулируемых структур в зависимости от конкретных задач. Зоны угнетающего типа выявляют пробной слабой электрической стимуляцией, причем важно и нужно найти первоначально одну из этих зон. Затем должен быть использован комплекс приемов описания и анализа импульсной активности и поисков структур, активность которых обнаруживает черты сходства с данной структурой или связь с ней. Труден или легок этот путь, но его или какой-то другой, принципиально аналогичный, придется пройти, чтобы щадящий и эффективный метод лечебных электрических стимуляций перестал быть преимущественно искусством врача, а встал бы на строго научные основы. Это особенно важно сейчас, когда электрическая стимуляция на основе данных, полученных при стимуляции головного мозга, применяется при стимуляции зрительного нерва (Шандурина и др., 1984; Бехтерева и др., 1985б) и спинного мозга (Гурчин и др., 1986). Все более широкое и адекватное использование вычислительной техники облегчит и эту задачу. Тем не менее, если будет предложен методически более простой путь нахождения значимых для лечения зон мозга без электрической стимуляции, ему, естественно, также окажут предпочтение. Интенсивно регистрируя и анализируя физиологические показатели мозга человека в течение многих лет, мы пока останавливаемся на данной рекомендации, тем более что исследование импульсной активности при всех условиях, если не решит этот вопрос, то представит ценные данные для суждения о механизмах больного мозга, а возможно, и не только больного.

Примерно десять лет тому назад возникло новое направление, представляющее на сегодня вариант количественной электрофизиологии, — нейрометрика (John, 1977). Нейрометрика как способ оценки данных, мечта электрофизиологов 40—50-х годов, реализуется тогда, когда это обеспечено и идеально, и технически. Сейчас нейрометрика проникает еще не во все области экспериментальной и клинической нейрофизиологии, и не только в связи с недооценкой ее, а и в связи с сегодняшним несовершенством методов анализа. В первую очередь это относится к анализу активности отдельных нейронов, и особенно нейронных популяций. Надо «подстраиваться» к мозгу

глубже понимать его механизмы, чтобы выйти за пределы возможностей методов типа постстимульной гистограммы, ибо при всех его несомненных достоинствах неизбежно упускается ценнейшая информация о сложном узоре активности живого мозга. Например, можно использовать все эти приемы, набирая статистику при оценке реакции на простые сигналы. И в то же время нужно искать методы, адекватные механизмам мозга, для анализа его так называемой собственно человеческой деятельности. В наших исследованиях это решается применением компонентного анализа (Гоголицын, Пахомов, 1984, 1985).

Как указывалось выше, данные, полученные при изучении мозга животных, чаще всего дают лишь опорный материал для суждения о наиболее сложных функциях мозга человека. И в то же время методические решения экспериментальной физиологии представили для физиологии мозга человека существенную ценность. Однако было бы ошибочно представлять, что физиология человека не вносит своего вклада в методический аспект вопроса и не требует творческого пересмотра по крайней мере некоторых методических принципов физиологии экспериментальной.

Так, в частности, напомним уже неоднократно обсуждавшийся в данной главе вопрос об использовании результатов исследования медленных процессов для изучения мозговой системы обеспечения эмоций. Сам комплексный метод изучения мозга созрел именно в исследованиях у человека, хотя вполне понятно, что его применение будет весьма плодотворным и в эксперименте.

Специальных решений потребовал вопрос изучения активности нервных клеток мозга человека, хотя в одном из двух основных направлений, по которым пошло это исследование, адаптирован технический аспект экспериментальных исследований, а второй, несмотря на некоторую экспериментальную предысторию, потребовал разработки всего аппарата анализа практически заново.

Первое направление — исследование активности отдельных нервных клеток или очень небольшого их числа — уже рассматривалось, оно имеет свои задачи и перспективы. Второе направление именно в физиологии мозга человека является производным задач, которые встали перед исследователем. Оно потребовало создания целой системы математико-технического обеспечения.

Поведение отдельных клеток давно и интенсивно изучается экспериментальной физиологией. Результаты этих исследований много дали для понимания прежде всего функций самих клеток и структур, в которые они входят. Вопрос о поведении сообщества нейронов в той или иной ситуации сегодня можно решать лишь в эксперименте с помощью множества одиночных отведений. В клинике это будет возможным лишь в перспективе в связи с задачами зрительного и слухового протезирования — направления, которое в сегодняшнем его варианте оценивается весьма противоречиво. Однако в клинике и в таком случае зоны, где окажется возможным применить этот методический прием, всегда будут строго ограничены.

Сейчас клиническим задачам диагностических и лечебных' хрони-

ческих исследований отвечают электроды с диаметром 50—100 мкм и рабочей поверхностью от 0.01 до 0.15 мм². С помощью таких электродов удается улавливать активность большей или меньшей группы нейронов и первоначально с помощью функциональных проб при простейшей обработке данных определять предположительное наличие или отсутствие связи данного сообщества нейронов с какой-то деятельностью. С этой целью используются данные о динамике частоты и структуры импульсного потока, получаемые на основе частотной и интервальных гистограмм. Практически для этого оказывается пригодной и так называемая интегральная запись активности, представляющая собой огибающую динамики текущей частоты нейронных разрядов. Существенно подчеркнуть, что опорные данные об отношении структуры к деятельности могут быть получены, как указывалось выше, и с помощью других методических приемов и комплексов приемов. Но если тем или иным путем предварительно уточнено, что данная структура участует в обеспечении, например, психической деятельности, дальнейшая расшифровка физиологических механизмов этой деятельности может осуществляться за счет нейронов, а не одного нейрона, хотя данные такого рода, безусловно, интересны и не должны отвергаться. Один нейрон не является элементом системы обеспечения психической деятельности, он — элемент элементов этого звена. Речь идет об исследовании именно активности нейронов, а не более медленных процессов: они слишком инертны для обеспечения тончайших механизмов той деятельности, которая объединяется под общим понятием «мыслительные процессы» и базируется на воспринимаемых, произносимых и непроизносимых, но возникающих в мозге словах и образах, а точнее — различных формах их нейрофизиологической основы.

Здесь уместно, по-видимому, остановиться на некоторых общих положениях такого рода исследования, хотя частные его аспекты и предполагается рассмотреть в соответствующих главах данного тома Руководства. Подобное рассмотрение важно для определения значения каждой из его основных составляющих: собственно нейрофизиологического исследования, психологического компонента и математико-технического аппарата.

Как это происходит в реальных условиях?

Больной с вживленными в мозг электродами лежит на кровати или сидит в удобном кресле. На экране осциллографа отражается динамика импульсной активности, регистрируемая с помощью этих электродов. Импульсная активность записывается на магнитную ленту и/или обрабатывается непосредственно с помощью аналоговой и цифровой вычислительной техники. С этой целью используются большие и малые ЭВМ («Didac-4000», «Linc-8», «Hewlett-Packard», «Plurimat», «IN-ИО», «M-6000» и др.), применяются типовые и адаптированные к данным задачам и разработанные специально программы.

Импульсная активность нейронных популяций анализируется в покое и при выполнении испытуемым психологических проб. Как правило, психологические тесты также адекватны задачам, так как

«центром тяжести» исследования является анализ нейрофизиологических механизмов процессов, для которого необходимы и получение сопоставляемых данных, и набор известной статистики. Так, например, если задачей исследования является изучение процесса восприятия — удержания в памяти и воспроизведения слов и их элементов, применяются тесты, сходные с тестами Бине: предъявляется случайный ряд цифр, случайный набор слов, известных или неизвестных, в том числе иностранных, словоподобных сигналов (квазислов, построенных по законам словообразования, но не имеющих смысла), случайный набор фонем, слогов и триграмм.

Тесты задаются устно исследователем, находящимся в одной комнате с больным, подаются с предварительной магнитной записи через микрофон из другой комнаты или предъявляются в виде зрительного изображения с помощью тахистоскопа и т. д. В соответствии с предварительной инструкцией больной непосредственно после окончания задания или по приказу исследователя воспроизводит тест или в какой-то другой форме отвечает исследователю.

Если задачей исследования является нейрофизиологическая оценка процесса обобщения или изучение нейрофизиологических коррелятов процесса смысловой (семантической) дифференциации и общности, то в тесте перечисляются слова, которые могут быть обобщены по смыслу: например, названия различных деревьев — словом «деревья», названия различных предметов мебели — словом «мебель» и т. д. Названия деревьев, кроме того, могли быть обобщены и по их типу — лиственные, хвойные, фруктовые.

При исследовании сравнительных нейрофизиологических коррелятов слов, обозначающих конкретные предметы и абстракции, перечислялись соответственно слова типа «сосна», «стол», «дом», ряд случайных цифр и т. п.

Одной из поставленных задач было изучение нейрофизиологических коррелятов принятия решения, что является более сложным по отношению к предыдущим вариантам, хотя сам психологический аспект исследования в соответствии с возможностями нейрофизиологического анализа упрощался. Так, например, больному показывали цветной слайд с изображением корзины свежих грибов или берега моря с купающимися людьми и т. п. Задание формулировалось примерно таким образом: определить, в какое время (сезон года) сделан этот снимок. Такой подход позволял накапливать данные о том, корреляты каких слов и в какой форме появляются в мозге в связи с предъявленным слайдом и, таким образом, каковы условия принятия решения.

Мы привели примеры используемых нами типов психологических тестов. С позиций задач, для решения которых они применяются, можно выделить тесты для изучения нейрофизиологического выражения слов, их элементов и словоподобных звукосочетаний в мозгу как сложных звуковых сигналов и как сигналов, имеющих смысловое значение, и тесты, применяемые для изучения простейших мыслительных операций: обобщения, умозаключения, принятия решения.

Очень важно использовать такие тесты, нейрофизиологические корреляты которых могут анализироваться и сопоставляться. Мы специально подчеркиваем это не потому, что в психологии не применяются тесты такого рода. Они используются, данные ответов подвергают специальной обработке, строят различные графики и кривые на основе статистической обработки данных. Но в психологии и, в частности, в ее ветви, наиболее близкой к нейрофизиологическому исследованию психической деятельности, — нейропсихологии — применяются и рекомендуются тесты, в которых задание представляет собой рассказ, ответ больного — пересказ этого рассказа* а о тех или иных нарушениях судят на основе близости пересказа к заданию или степени различных отклонений от него. Такой прием оказался очень эффективным для изучения нарушений психической деятельности и памяти при массивных поражениях лобных долей и их зон (Лурия, Хомская, 1966; Лурия, 1969, 1970, 1975; Хомская, 1972). Исследования, осуществленные с помощью такого метода, как видно из трудов А. Р. Лурия и его учеников, существенно обогатили нейропсихологию. Они в то же время не только сегодня, но и в ближайший период вряд ли окажутся пригодными для сочетанного нейрофизиологического и психологического изучения нейрофизиологических коррелятов психических процессов. Это же относится и к ряду других собственно психологических исследований, что и определило включение данного психологического экскурса в главу, посвященную нейрофизиологическим исследованиям.

С целью накопления достаточного для убедительной статистики количества данных использовались простые тесты в виде сравнения по величине двух предъявляемых с помощью тахистоскопа или свето-диодной матрицы цифр, причем варьировали цифры, а сравнение их проводилось в том случае, если между ними был определенный знак (буква). Появление другого знака по условиям исследования требовало повторения второй цифры.

Исследование нейронной активности оказалось эффективным нейрофизиологическим приемом для изучения мозговых механизмов опознания образов. При решении этой задачи предъявлялись (обычно с помощью тахистоскопа) значимые и незначимые изображения, физические характеристики которых были сходны или сопоставимы. Придание значения исходно незначимому изображению, квазислову, неизвестному больному иностранному слову позволяло исследовать нейрофизиологические корреляты процесса обучения и т. д. (Гоголицын, Кропотов, 1983; Бехтерева, Кропотов, 1984).

Но вернемся к собственно нейрофизиологической стороне исследования. Запись импульсной активности нейронных популяций проводилась до предъявления различных, и в частности психологических, тестов во время их реализации и после. За редким исключением наблюдение за динамикой импульсной активности на экране осциллографа не давало убедительных представлений о наличии или отсутствии перестроек. Иногда заметно было увеличение или уменьшение количества разрядов, что, как правило, в так называемой интегральной кривой — огибающей текущей частоты — отра-

жалось в виде значительных отклонений от фонового уровня. Изменения в импульсной активности отдельных нейронов и нейронных популяций выявлялись при усреднении данных, полученных при предъявлении достаточно большого числа (до 100 и более) однотипных тестов методом постстимульной гистограммы. Однако важной задачей анализа импульсной активности было обнаружение наиболее тонких, динамичных перестроек ее — паттернов — и расшифровка их, соотнесение со свойствами предъявляемого сигнала и в более общем виде — теста.

Решение этой задачи потребовало применения системы приемов анализа, одним из вариантов которого было выделение этого паттерна, его расщепление на элементы и представление его и его элементов в той форме, в которой они могли далее использоваться в качестве эталонов, закладываемых в ЭВМ, для обнаружения в других отрезках импульсной активности аналогичных паттернов, реализации эталонного поиска. Этalonный поиск обеспечил возможность, выявляя паттерны, соотносимые с различными словами, находить в импульсной активности мозговые корреляты слов, не присутствующих прямо ни в задании, ни в ответе. При всей динамичности, неустойчивости и отсюда трудности усреднения данных паттернов именно это позволило решать более сложные задачи нейрофизиологического исследования процессов типа умозаключения и принятия решения, перейти к изучению [^]собственно мыслительной деятельности человека.

Статистически наиболее значимые [^]результаты, сопоставимые с результатами экспериментальной нейрофизиологии, были получены при использовании приема построения постстимульных гистограмм (Гоголицын, Кропотов, 1983). Исследовались также интервальные последовательности, причем если первоначально акцент делался на изучение абсолютных значений интервалов в последовательных разрядах нейронов, то далее в связи с динамичностью этого показатели учитывались соотношения интервалов между последовательными разрядами (Шкурина, 1984).

В связи с обеспечением мыслительной деятельности многозвеньевой системой важным аспектом исследований было изучение соотношений нейронных разрядов в активных зонах, звеньях этой системы, расположенных в различных корковых и подкорковых структурах (Медведев и др., 1986). В связи с тем что мозг взрослого человека опознает объекты, слова и т. д. с одного предъявления, была поставлена и в первом приближении решена задача изучения мозговой нейродинамики не способами накопления, а в ходе одной мыслительной операции (Гоголицын, Пахомов, 1984, 1985; Бехтерева и др., 1985а). Это принципиально новый этап изучения все еще молодой научной проблемы нейрофизиологии мыслительных процессов.

Математико-инструментальной обработке подвергались результаты исследования и других физиологических процессов с помощью приемов, составляющих комплексный метод изучения мозга, причем аппарат обработки варьирует в зависимости от задач исследования.

Запись физиологических процессов проводилась при бодрствующем спокойном состоянии больного, при засыпании и во время сна, а также при выполнении простых по сравнению со всей сложностью психической деятельности и сложных по сравнению с другими тестами психологических проб. Больному предлагали сжимать руку в кулак и разжимать ее, сгибать и разгибать в локте, поднимать и опускать. При этом предлагалось проделывать все это правой или левой рукой, как правило, повторяя однотипные движения много-кратно. Двигательные пробы этого активного типа включали и движения ног. В отдельных исследованиях конечности в разных суставах сгибались исследователем или для этого использовались простые аппаратурные решения — пробы так называемого пассивного типа. Двигательные пробы максимально разнообразились, особенно у тех больных, у которых нарушения в первую очередь касались двигательной сферы.

Специального внимания заслуживает вопрос применения эмоциогенных тестов. Последние широко известны в психологии и очень разнообразны. Они применялись в наших исследованиях и подробно описаны В. М. Смирновым (1976). Однако, рассматривая нейрофизиологический аспект вопроса, анализируя не собственно эмоциональные реакции, а выявляя их мозговую основу, следует подчеркнуть, что именно изучение нейрофизиологических механизмов эмоциональных реакций таит в себе некоторые подводные камни. Перефразируя известный философский тезис о том, что в одну реку нельзя войти дважды, можно сказать, что, применяя сходный и даже один и тот же эмоциогенный тест, нельзя вызвать дважды аналогичную реакцию. Устрашающее в картах Роршаха быстро перестает устрашать, страшная новость второй раз воспринимается иначе, чем первый раз, и т. д., и т. п. А кроме того, все то, что с грехом пополам этически приемлемо в исследованиях у здоровых (искусственное создание эмоционально положительных и эмоционально отрицательных ситуаций и т. п.), с большой осторожностью и только по прямым показаниям может применяться у больных. Если нужно уточнить эмоциогенную зону в мозгу, необходимо и оправданно применить эмоциогенный тест. Еще один-два раза повторить сходную пробу нужно для дифференцирования неспецифической и собственно эмоциогенной перестройки в мозговых зонах. Но для убедительности нейрофизиологического анализа очень неплохо было бы повторить тест еще несколько раз. Медицинская этика — против. Действительно, вряд ли будет способствовать успеху лечения плохое настроение больного. А ведь важно проанализировать не только положительные, но и отрицательные эмоции, вернее, их механизм. Но, с другой стороны, плохо повторять принципиально те же эмоциогенные пробы. . . Но об этом уже было сказано. Отсюда большая часть исследования мозгового обеспечения эмоциональных реакций строится на индивидуальных наблюдениях и, таким образом, для обобщений требует очень трудоемких массивных исследований.

Не очень просто обстоит дело с вегетативными коррелятами »мо-

ций, причем лишь отчасти по мотивам этического порядка, а в основном из-за быстрой адаптации к допустимым по медико-этическим соображениям воздействиям. Именно в связи с этими факторами собственно нейрофизиологическое изучение эмоциональных и вегетативных реакций ведется и будет проводиться и далее, но основным оказывается сейчас исследование мозговой структурно-функциональной организации обеспечения эмоций.

Когда говорилось о значении комплексного метода изучения мозга, акцент был очень определенным — на изучении его собственно физиологических показателей. Этот акцент по вполне понятным причинам останется, однако очень важно подчеркнуть, что комплексный метод — это физиологическое исследование мозга в разных физиологических и патологических состояниях и обязательно при реализации заданной деятельности. Это — прием изучения не только нейрофизиологии, но и в более широком плане функции мозга. Возможность изучать нейрофизиологию психической деятельности обусловлена не только прогрессом нейрохирургии, обеспечившим исследования в условиях прямого контакта с мозгом человека. В большой степени она обусловлена приходом в последние годы в медицину и физиологию одаренных представителей точных наук. Не тех, которых отторгла своя специальность, а тех, что не побоялись сложности трудно формализуемых закономерностей, имеющих большое количество причинно не уточненных исключений в далеко не до конца созревших как науки медицине и биологии, действующих при многих, не всегда поддающихся точному учету условиях. Эти специалисты сумели выжать максимум из традиционных методов анализа и приборов и без ненужного драматизма пошли нетрадиционными для биологии и медицины путями там, где они сумели наибольшую адекватность подхода. Сначала это был путь расширения приемов анализа на каждой ступени логической его цепи, а затем путь кристаллизации системы анализа, имеющей необходимый и достаточный элемент избыточности, целесообразный жесткий скелет, обрастающий гибкими ветвями при любой новой необходимости. Таким образом создавались и создаются методы, все более адекватные сложным проблемам физиологии мозга человека. Это — не славословие технике. Это — подчеркивание тех новых возможностей в комплексном изучении мозга, которые открываются при сближении наук о человеке с так называемой точной ветвью естествознания.

Как специально подчеркивалось во всех наших предыдущих публикациях, комплексный метод включает не только более или менее подробно рассмотренные выше методики. В него входят регистрация и изучение физиологических и патологических показателей деятельности мозга и организма при диагностических и лечебных эletro-терапевтических воздействиях.

Надо сказать, что результаты таких исследований наиболее полно представлены в литературе. Достаточно упомянуть монографии Умбаха (Umbach, 1966), Сем-Якобсена (Sem-Jacobsen, 1968), Н. П.-Бехтеревой (1971, 1974, 19806), Дельгадо (Delgado, 1971),

Валенштейна (Valenstein, 1973), В. М. Смирнова (1976), Н. П. Бехтеревой с соавторами (1977в, 1978) и главы в монографиях и сборниках (Данько, Каминский — в кн.: Бехтерева и др., 1978; Ojemann, 1979). Кроме того, большое количество результатов стимуляций мозга описано в статьях тех исследователей, которые осуществляли электрическую стимуляцию при так называемых острых, одномоментных открытых и стереотаксических операциях по поводу гиперкинезов (Hassler et al., 1960, 1965; Umbach, 1961; Umbach, Ehrhart, 1965). Стереотаксическая неврология — новое научное направление, созданное В. М. Смирновым (1976), учение о функциональных спектрах, потенциях отдельных зон различных структур мозга человека, почти целиком базируется на результатах точечной электрической стимуляции мозга при паркинсонизме. Электрическая стимуляция, как указывалось выше, широко применяется при эпилепсии для уточнения эпилептогенных очагов и зон, тормозящих эпилептогенез. Полученные данные позволяют судить и о функциональных спектрах структур, и об изменениях физиологических показателей мозга. Предполагается, что электрическая импульсная стимуляция вызывает активацию стимулируемой структуры. Действительно, по-видимому, при оптимальных параметрах тока по отношению к структуре такого рода эффект возможен. Однако изменение параметров стимуляции может не только вызывать эффекты разного знака, но и просто различные эффекты.

Так, например, не только нами (Бехтерева и др._1966), но и другими авторами (Van Buren, 1963; Sem-Jacobsen, 1968) показано, что электрическая стимуляция редкими импульсами одной из зон хвостатого ядра вызывает распространенный эффект типа тормозного, причем угнетаются и патологические паркинсонические проявления. Эффект частой стимуляции был противоположным. Который же из них отражает активацию структуры? Аналогия с раздражением нервов здесь вряд ли уместна, так как при электрической стимуляции мозга оказывается одновременное воздействие на множество нервных клеток, имеющих исходно разные характеристики и находящихся к моменту стимуляции в разном состоянии.

Мы говорим и пишем — диагностическая, лечебная стимуляция. А стимуляция ли? Может быть, точнее — мягкое, повторное угнетающее воздействие? Пытаемся спорить: при воздействии током наблюдаются так называемые эффекты возбуждения. Возражаем: а при паркинсонизме мы видим симптомы — трепор, повышение тонуса, причем в патогенезе паркинсонизма важную роль играет нарушение в тормозящих дофаминергических структурах. И так далее, и тому подобное. Pro и contra при решении вопроса не в оценке внешнего эффекта, а в физиологическом контроле за состоянием нервной ткани в области электрического воздействия до, во время (желательно!) и после него. Измерив медленные электрические процессы и оценив состояние активности нейронов, ответить на эти вопросы **можно**. Дальнейшее накопление материалов даст возможность более уверенно говорить об истинной стимуляции в тех случаях, **когда как будто создаются** электрические предпосылки для нее, и, **наоборот**,

в тех же условиях воздействия предполагать скорее тормозной эффект. В клинике нередко принимается точка зрения, согласно которой механизм действия не анализируется, так как важен лишь ко-нечный положительный лечебный эффект. Такая точка зрения имеет право на существование, но она же дает возможность оспаривать прежде всего сами клинические, все еще далекие от идеала результаты. Только зная, что именно происходит в нервной ткани при воздействии на нее, можно реально управлять лечением.

Так называемое стимулирующее электрическое воздействие может усиливаться или ослабляться с изменением интенсивности и частоты воздействия. Это, вероятно, результат того, что структура активируется или угнетается, происходит вовлечение меньшего или большего числа нервных элементов. Развиваются разного рода дистантные эффекты как результат вовлечения в реакцию других звеньев той же системы, как результат активации тех структур, эффект которых не проявляется, если активна та зона мозга, к которой приложено воздействие, или, наоборот, дистантного торможения активности под электродом, через который подается ток. Дистантные эффекты того типа, когда одна структура тормозит или активирует другую, или более общего типа, когда в результате электрического воздействия на модулирующие зоны мозга меняется функциональное состояние сразу большого числа мозговых образований, все шире используются в клинике. При этом можно надеяться, что расшифровка физиологического состояния подвергающейся воздействию структуры позволит также более надежно направлять эффект в желаемое русло.

Но бывает, как указывалось выше, что при электрическом воздействии в зависимости от его параметров и исходного состояния структуры ответные реакции различаются не по знаку, не по интенсивности и многообразию, а по качеству. Так, например, при одном исходном состоянии стимуляция зоны обуславливает эмоциональную реакцию, при другом — ее отсутствие или изменение мышечного тонуса и т. д. В чем дело?

Как уже говорилось выше, функциональный спектр мозговых зон в значительной мере определяется медленным электрическим процессом — уровнем относительно стабильного функционирования, омега-потенциалом. Эта результирующая исходного функционального состояния и воздействия может определять эффект за счет активации или угнетения определенных типов клеток нейронной популяции под электродом, через который подается ток, или за счет поливалентности самих клеток. В этом случае данный уровень относительно стабильного функционирования проявляет какую-то одну (или несколько) из валентностей.

Зачем об этом, таком простом и давнем в клинике и эксперименте методе — электрическом импульсном воздействии на мозг — писать здесь, где затрагиваются в основном общие вопросы, так подробно? Затем, чтобы подчеркнуть: механизм явления не только значительно сложнее, чем кажется, но и, что очень важно, настоятельно нуждается в дальнейшем изучении, может и должен быть изучен на совре-

менном уровне возможностей физиологического исследования, и прежде всего на основе применения в клинике и эксперименте комплексного, полиметодического подхода. А если и не всегда изучен, то в каждом конкретном случае исследован. В свою очередь это позволит пересмотреть очень многие данные о свойствах и функциональных спектрах мозговых структур.

В клинике и эксперименте применяется не только импульсное электрическое воздействие, но и воздействие плавно нарастающим и плавно убывающим постоянным током. В данном случае в зависимости от интенсивности и продолжительности его действия и исходного состояния ткани возможна ее активация под электродом, угнетение (торможение?) и разрушение. Слабый постоянный ток, соизмеримый по интенсивности с собственными токами мозга, применяется для местного (через внутримозговые электроды) и общего (через внемозговые электроды) воздействия — микрополяризации. Ток интенсивностью до одного миллиампера вызывает ограниченное местное разрушающее воздействие с перифокально распространяющимся и после прекращения его действия эффектом угнетения. Микрополяризация применяется для уточнения функционального значения зоны и для лечения, макрополяризация, как правило, — лишь как проба перед собственно деструктивным, более массивным лизическим воздействием, для того, чтобы, используя это преимущественно обратимое воздействие, избежать возможных необратимых эффектов более массивной деструкции.

Микрополяризация казалась первоначально идеальным модулирующим воздействием. Она не поколебала в этом отношении своего реноме: она действительно может очень мягко и локально влиять на состояние нервной ткани. Однако более, чем при каком-либо другом методе электрического воздействия, при внутримозговой микрополяризации необходима возможность воздействия не только на одну, но на несколько на расстоянии друг от друга расположенных точек мозга. Это связано с тем, что, почти физиологично изменяя состояние структуры мозга, микрополяризация вызывает к жизни одно из основных свойств мозга как целого: как только изменяется состояние одной его зоны, более или менее быстро развивается общая его перестройка. Эта перестройка, улавливаемая по сверхмедленным электрическим процессам и другим физиологическим показателям, требует для достижения желаемого эффекта микрополяризации различных точек. Важным свойством микрополяризационного воздействия является и его своеобразная способность при некоторой длительности воздействия вызывать местный, развивающийся во времени эффект. Такое развитие первоначально местного эффекта, а затем и распространение его наблюдается, как указывалось, обычно при воздействии более сильным постоянным током — макрополяризации. При макрополяризации местный и распространяющийся эффекты оказываются настолько выраженным, что их можно выявить, не прибегая к регистрации сверхмедленных электрических процессов: пространственную динамику отражает медленноволновая активность и на ЭЭГ. В случае, если важно уточнить и

количественную сторону эффекта, целесообразно ориентироваться на сверхмедленные процессы.

Как указывалось выше, далеко не просто ответить на вопрос о физиологической сущности эффекта импульсной электрической стимуляции. С этой целью рекомендовалось использовать физиологические показатели состояния мозга. Дополнительные сведения могут быть получены при сопоставлении эффектов импульсного электрического воздействия и воздействия слабым постоянным током и путем анализа изменения физиологических показателей в этих условиях.

Эта проблема — проблема оценки физиологической природы явления, которое мы вызываем в мозгу, несомненно интересует клиницистов, решающих на основе результатов предварительных электрических воздействий вопрос — делать или не делать деструкцию (электролизис), продолжать ли электрическую стимуляцию или. . .

Очень нередкая в клинике ситуация. Электрическая стимуляция зоны «Х» дает тот же клинический эффект, что и макрополяризация, заведомо вызывающая в неэпилептизированном мозге угнетение. По аналогии остается предположить, что и стимуляция вызвала угнетение (торможение) нервной ткани под электродом! Дальнейшие действия в клинике основываются на характере эффекта с учетом состояния нервной ткани, его вызвавшего. А если бы не было поляризации? Что же — разрушать зону или, наоборот, всемерно оберегать ее? Или продолжать стимулировать для получения лечебного эффекта?

Сейчас на основе подтвердившихся и подтверждающихся представлений о роли устойчивого патологического состояния в патогенезе хронических заболеваний и о значении в переходе к новому состоянию фазы дестабилизации основным критерием в клинике для дальнейших действий следует считать развитие колебаний симптомов заболевания (при гиперкинезах — мышечного тонуса, тремора) — степень дестабилизации их. Но критерий плюс-, минус-реакции (усиление или угнетение болезненных проявлений) в клинике при электрических воздействиях не отпал, а потому очень важно знать, что же действительно происходит в результате этих воздействий в точке их приложения, на расстоянии и во всем мозгу. Здесь, в связи с этими положениями и рассуждениями, и прежде всего — как поводы для дискуссии, целесообразно привести два рода достаточно недавно полученных результатов. 1. Электрическая стимуляция была применена при поражениях спинного мозга у наиболее сложно поддающегося терапии контингента больных. Оказалось, что эффект стимуляции зависит в этом случае от мощности подаваемого тока, определяясь его интенсивностью, частотой и длительностью импульсов лишь при «прочих равных условиях» (Гурчин и др. 1986). А так же ли обстоит дело при стимуляции головного мозга? Нерва? 2. Повторные лечебные электрические стимуляции положительных эмоциогенных зон у больных эпилепсией приводили к подавлению (угнетению? торможению?) большого количества разных собственно мозговых и организменных проявлений, наблюдавшихся при первых стимуляциях этих зон, и увеличению количества зон в мозгу, стиму-

Ляния которых вызывала эмоциональный эффект (Бехтерева, Камба-Рова, 1984). Как такого рода факты смотрятся с позиций физиологов, Применяющих электрическую стимуляцию, в том числе повторную, как основной прием исследования?

По обеим этим позициям можно было бы привести ряд соображений, но, может быть, целесообразнее отложить это до времен более полной интеграции данных, полученных у человека и в эксперименте у животных.

Проблема электрических воздействий на мозг обсуждается и с физико-химической стороны в плане рассмотрения тех возможных молекулярных перестроек, которые развиваются под действием тока и других раздражителей в клетках мозговой ткани (Воронцов, 1961а, 1961б; Гречин, 1976; Хон, 1976). Это, существенно расширяя возможности физиологического анализа процессов, повышает вероятность его дальнейшей оптимизации.

По разным поводам в данной главе постоянно упоминаются возможности комплексного метода. Они действительно очень велики, хотя именно при сопоставлениях данных о структурно-функциональной организации больного мозга, полученных в результате исследования его физиологических процессов при адекватной и электрической стимуляции, были отмечены первоначально не всегда ясные расхождения. Так, например, электрическая стимуляция какой-то зоны мозга приводит к эффектам в двигательной сфере. И в то же самое время ни пассивные, ни активные движения больного не сопровождались воспроизведимыми изменениями физиологических показателей мозга в той же зоне (Бехтерева и др., 1975, 1977в).

Первоначально казалось, что периферическая реакция на электрическое воздействие, вероятно, развивалась за счет дистантного эффекта. Этого действительно никогда нельзя исключить. Однако при варьировании интенсивности электрического тока расхождение между реакцией на электрический и адекватный стимул нередко сохранялось. Подобное явление имеет, очевидно, не только одно объяснение. На второе место после указанного выше можно уверенно поставить связь его с метаболическими перестройками, вызванными болезнью мозга.

Впервые этот феномен был обнаружен при одной из длительно текущих болезней мозга — паркинсонизме, заболевании, важнейшим фактором в патогенезе которого является нарушение биохимической медиации в мозге, ведущее к функциональному выключению структуры как звена системы обеспечения определенной деятельности. Дофаминовый дефицит угнетает или выключает важнейшие звенья системы обеспечения движений. Движение — естественный проприоцептивный раздражитель — не включает данное звено в работу. А электрическая стимуляция вызывает к жизни реакции, свойственные структуре в норме, которые могут восстановиться при нормализации биохимической медиации, что еще раз подчеркивает важность многостороннего подхода для получения достоверных сведений о состоянии мозговых образований. Факты, которыми оперирует сейчас нейрофизиология человека, в подавляющем большинстве

случаев получены при исследовании больного мозга. В связи с этим возникает и другой вопрос: в какой мере эти факты приложимы к здоровому мозгу?

Представим себе, что на основе любого из приведенных выше физиологических подходов получены данные о мозговом обеспечении интеллектуально-мнестических функций и движений при исследовании психически сохранных больных паркинсонизмом. При достаточном числе исследований данные о структурно-функциональном обеспечении интеллектуально-мнестической деятельности могут быть приняты за основу для дальнейших исследований. Естественно, весьма желательно провести аналогичные исследования у больных с другими заболеваниями и сопоставить полученные данные. Иначе обстоит дело с результатами изучения структурно-функционального обеспечения движений у больных паркинсонизмом, так как двигательная сфера у них страдает очень существенно. В связи с наличием расстройств вегетативной сферы при паркинсонизме необходимо осторожно оценивать данные о мозговом обеспечении вегетативных реакций. Даже очень большое количество исследований у значительного числа больных, страдающих одним заболеванием, хотя и внесет некоторую коррекцию в оценку результатов, далеко не решит вопроса полностью.

Среди многих представлений о патогенезе паркинсонизма по крайней мере два элемента их выдерживают проверку временем — представление о гиперфункции холинергической медиации и гипофункции дофаминергической — в той степени, в какой эта медиация обслуживает структуры мозга, имеющие отношение к двигательной сфере. На этой основе базируется практически все фармакологическое лечение паркинсонизма. Далеко не полный успех этого лечения и соответственно необходимость вводить в фармакологические противоаркисонические препараты дополнительные компоненты свидетельствуют о том, что биохимический профиль паркинсонизма не может быть сведен к нарушениям указанных двух систем. Это обнаруживается и при направленном изучении отражения мозгового медиаторного обмена этих больных способом исследования продуктов распада медиаторов в биохимических жидкостях. Так, сейчас уже получены данные об изменениях пептидного спектра у больных паркинсонизмом (Бехтерева и др., 1984). Не исключено, что дальнейшие более тонкие биохимические и молекулярно-биологические исследования вскроют существенное патогенетическое звено этого заболевания, способствуя тем самым повышению эффективности фармакологического лечения. Однако и в этом случае останется действенной возможность некоторой коррекции нарушений двигательной сферы у больных паркинсонизмом с помощью холинолитических и дофаминергических препаратов.

Далее. При судорожных формах эпилепсии в бессудорожный период нарушения в двигательной сфере могут отсутствовать. Однако нет оснований предполагать идентичность организации мозговой системы обеспечения движений в норме и при эпилепсии. Изменения биохимической медиации при эпилепсии не однотипны, имеется мно-

жество их вариантов, так же как и вариантов клинических проявлений эпилепсии. В. К. Поздеевым выделено пять типов этих нарушений (Бехтерева и др., 1978). Некоторые из них противоположны, что свидетельствует о неправомерности общего подхода к лечению. Принципиально такая же проблема встает при исследовании у больных с нарушениями эмоциональной сферы: полученные при этом данные о мозговой структурно-функциональной и нейрофизиологической организации системы обеспечения эмоций не могут быть без коррекции учтены для суждения о механизмах мозгового обеспечения этих функций в норме.

Таким образом, именно с развитием стереотаксической техники появились уникальные возможности исследовать тончайшие механизмы мозга в условиях прямого контакта с различными его зонами у больных. Получаемые данные представляют ценнейшие материалы для суждения о механизмах больного мозга, а некоторые закономерности в связи с сохранностью определенных функций у этой категории больных и корректностью анализа вполне могут быть экстраполированы на здоровый мозг. Но не все. Очень многие данные относятся прежде всего к больному мозгу и нуждаются в дополнительной проверке для того, чтобы их можно было использовать для суждения о механизмах здорового мозга. Одним из приемов проверки может быть, как уже указывалось, сравнение данных, получаемых при исследовании разных больных, другим — широко распространенные и имеющие большое клиническое значение фармакологические пробы. В данном случае им является применение фармакологических проб в рамках комплексного метода при регистрации физиологических показателей мозга, клинических проявлений и биохимической динамики, отражающей целесообразность применяемых препаратов (приближение или отдаление от нормы в этих условиях) и соответствие их дозировки.

Фармакологические пробы применяются в клинике давно, причем назначение их может быть самым различным. Так, ряд препаратов, и в первую очередь коразол (метразол), используется для уточнения очага (очагов) эпилептогенеза и степени эпилептогенности мозга. Фармакологические пробы служат для уточнения состояния биохимической медиации — ее избыточности или, наоборот, недостаточности. Таким образом, в общей форме они способствуют диагностике и создают предпосылки для оптимизации фармакологического лечения. Во многих работах обсуждались принципы и конкретные формы применения угнетающих и активирующих биохимическую медиацию препаратов (Бехтерева и др., 1978; Бехтерева, 1971, 1974), однако здесь важно подчеркнуть не только несомненную ценность фармакологических проб для уточнения места и характера биохимического полома в центральной нервной системе, но и для изучения механизмов здорового мозга, а также сегодняшних границ этих возможностей, которые, очевидно, завтра будут расширены.

Для того чтобы уточнить, в какой мере выражен и каким препаратом может быть оптимально скомпенсирован весьма вероятный избыток холинергических медиаторов при паркинсонизме, больному

вводятся холиполитические средства, а затем в течение определенного периода регистрируют физиологические показатели мозга (причем у больного с вживленными электродами — многие физиологические показатели). Можно ли при первой же фармакологической пробе именно по физиологическим показателям сказать, что у данного больного произошла их нормализация? Об этом первоначально лучше всего судить по ЭЭГ, как правило, исходно измененной у этих больных. Однако, как вполне понятно, в этом случае можно будет говорить лишь о направленности сдвига. Динамика остальных физиологических показателей в этих условиях вначале скорее исследуется, чем используется, как свидетельство нормализации. Регистрация медленных электрических процессов и импульсной активности нервных клеток дает возможность и качественной, и количественной характеристики развивающихся в различных зонах мозга под влиянием фармакологических средств перестроек. В сопоставлении с ЭЭГ эти данные могут оценивать как проявление тенденции к нормализации или, напротив, ухудшению функционального состояния структуры.

Что же является основным критерием характера влияния фармакологических проб? По-видимому, при исследовании у больных об этом в первую очередь следует судить по клиническим проявлениям и данным биохимических исследований, какими бы совершенными ни казались другие методы оценки состояния. У больных паркинсонизмом измерение мышечного тонуса и регистрация трепора могут наиболее наглядно свидетельствовать о качественной стороне развивающихся сдвигов. Результаты исследования экскреции продуктов распада мозговых биохимических медиаторов характеризуют качественную и количественную стороны развивающихся в мозге перестроек. Именно эти показатели вместе с клиническими данными смогут свидетельствовать в пользу нормализации или ухудшения состояния мозга, что позволит оценить изменения физиологических процессов в различных зонах мозга и, естественно, в первую очередь тех, которые в наибольшей мере зависимы от данного типа биохимической медиации.

Предположим, клинические и биохимические данные говорят о нормализации холинергической медиации в преимущественно холинергических структурах у больного паркинсонизмом. Что явится в этих исследованиях важнейшим этапом уже для суждения о структурно-функциональной организации движений в здоровом мозге? Пространственная организация реакций различных зон мозга на двигательные пробы, регистрируемая по воспроизведимой динамике физиологических показателей. Однако применен холинолитический препарат. Гиперактивность холинергических структур снижена. Но остаются другие нарушения, и в частности дефицит дофаминергической медиации. Что же, можно остановиться на первом этапе — скажем условно — нормализации преимущественно холинергических зон? Нет, конечно. И проводится новый ряд фармакологических проб, в первую очередь компенсирующих дофаминергическую медиацию со всеми теми же принципами оценки эффекта. Так шаг за шагом подбирается наилучшее фармакологическое лечение больных паркинсо-

низмом. И также постепенно накапливаются данные о мозговой системе организации движений, приближенной к норме.

Однако, если стремиться получить сведения именно о мозговой организации системы обеспечения движений, недостаточно проводить исследования даже по очень расширенной схеме только при паркинсонизме. Необходимо иметь аналогичные данные и при других заболеваниях мозга. И что же, в этом случае будет полностью приемлема приведенная выше схема? Здесь при применении фармакологических препаратов с диагностической целью роль биохимического контроля останется по-прежнему важной. А вот ценность клинических показателей будет зависеть от степени их постоянства в картине болезни, тогда как значение физиологических параметров определится их выразительностью. Так, если речь пойдет об эпилепсии, хорошим контролем действия фармакологических проб наряду с биохимическими показателями окажутся ЭЭГ и ее производные — ЭКоГ и ЭСКоГ и динамика СМФП. Клинические данные могут быть использованы лишь приprovокации припадка или выраженных эмоционально-психических проявлениях, так как введение препарата, компенсирующего биохимические нарушения, чаще всего не вызовет в межприступном периоде видимых клинических проявлений. При психических заболеваниях с устойчивой клиникой психопатологических нарушений вновь наряду с биохимическими выступят на первый план клинические, а не электрофизиологические показатели.

Об этих, казалось бы, ясных вопросах здесь говорится по двум причинам. Во-первых, чтобы подчеркнуть принципиальную возможность получения при исследовании больного мозга данных, пригодных для суждения о здоровом мозге, и показать типовые пути решения этого вопроса, различные при разных заболеваниях. Во-вторых — и это очень важно именно для перспектив изучения здорового мозга — не просто подчеркнуть значение, но и показать место многоплановых физиологических исследований при фармакологических корректирующих пробах. Те физиологические данные — и прежде всего динамика медленной электрической и импульсной активности нервных клеток, — которые сейчас характеризуют функциональное состояние мозга в этих условиях, завтра, тогда, когда будут получены биоэлектрические характеристики нормального состояния различных структур мозга и его вариаций, начнут использоваться для контроля за состоянием мозга. Эта перспектива вполне реальна, и поскольку, безусловно (к счастью!), не будут проводиться исследования здорового мозга с помощью вживленных электродов, углубление и расширение сведений о физиологических характеристиках различных зон мозга имеет большое теоретическое и практическое значение.

В отношении фармакологических проб можно было бы сказать еще очень много. С учетом исключительно быстрого развития нейрофармакологии спектр этих проб, применяемых в клинике, не только может, но и должен быть расширен потому, что при правильной организации исследования они дают исключительно важные и для диагностики, и для лечения результаты. При возросших возможностях коррекции

нарушений обмена не только классических биохимических медиаторов, аминокислот, но и других биологически активных веществ (здесь речь пойдет несомненно и о пептидах) возможности использования полученных у больных данных для суждения о механизмах здорового мозга будут возрастать.

Заканчивая этот раздел следует, по-видимому, подчеркнуть еще одно обстоятельство, имеющее сейчас теоретическое обоснование и объяснение. Как это ни парадоксально, не всегда, но в очень многих случаях наиболее близкие к норме данные о структурно-функциональной организации мозговых систем могут быть получены именно в условиях фармакологических проб или после курса эффективного фармакологического лечения. В начале даже рационально обоснованного фармакологического лечения могут развиваться внутримозговые перестройки, отражающие фазу дестабилизации устойчивого патологического состояния и включения механизмов, его поддерживающих, что, естественно, очень важно в первую очередь для познания механизмов не здорового, а больного мозга и нейрофизиологических путей преодоления устойчивого патологического состояния.

Материал, изложенный в настоящем разделе главы, даже в тех случаях когда разбираются вполне конкретные примеры, не должен рассматриваться в качестве чего-то близкого к рецептурному справочнику или методическому руководству. Поводом к написанию этого раздела послужило стремление осветить некоторые сегодняшние и завтрашние возможности изучения мозга человека и подчеркнуть принципиально важные аспекты этого направления.

БЛИЖАЙШИЕ ПЕРСПЕКТИВЫ В ФИЗИОЛОГИИ МОЗГА ЧЕЛОВЕКА НА ОСНОВЕ ЕЕ СЕГОДНЯШНИХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ

В середине 30-х годов был заложен первый камень фундамента диагностики очаговых поражений мозга с помощью электроэнцефалографии. И хотя, по-видимому, электроэнцефалография и далее будет использоваться для локальной диагностики при эпилепсии, для оценки местного и общего функционального состояния мозга при других его заболеваниях, роль этого метода станет несколько иной. То, что было первоначально и наукой, и в большей мере искусством, результатом личного, обычно не формализуемого и не всегда даже вербализуемого опыта исследователей, постепенно, с созданием совершенных приборов, становится доступным все большему кругу специалистов. С введением компьютерной томографии диагностика не только значительно уточняется, но и упрощается (Ghazy et al., 1978; Верещагин, 1980). Диагностика очаговых поражений мозга в будущем без этого метода, в том числе и при эпилепсии, будет по праву считаться несовершенной и, пожалуй, архаичной. Еще большие возможности диагностики не только так называемых органических, но и тех заболеваний, которые относятся к функциональным, где изменения в мозге или частично обратимы или компенсируемы, сулит использование ядерно-магнитно-резонансного и позитронн»-

эмиссионного томографов (Russell, Wolf, 1984). Что же, развитие **техники** таким образом лишает куска хлеба физиологов, исследующих мозг человека!?

Ничуть не бывало! Развитие техники освобождает физиологов от рутинной работы, вооружает их новыми общими и частными приемами анализа материала и позволяет сегодня решать задачи, сама постановка которых несколько десятилетий назад казалась фантастикой. Так, например, благодаря научно-техническому прогрессу, обеспечившему возможности телеметрического наблюдения за больным и использования данных регистрации физиологических показателей, стало возможным выявить те условия возникновения припадка при эпилепсии, те состояния мозга, при которых события еще можно повернуть в желаемое русло, конкретно — не допустить развития припадка со всеми вытекающими из него тяжелыми последствиями для мозга и организма. Достижения в области клинической нейрофизиологии не исчерпываются этим примером. Он приведен только для того, чтобы показать, что научно-технический прогресс, как бы сужа[^] какие-то области использования физиологических методов, не только расширяет другие, но и создает предпосылки к постановке и решению принципиально новых задач.

Конкретное проявление научно-технического прогресса в физиологии человека — это и новая техника, и новые методы анализа физиологических данных, и ставшая привычной совместная работа физиологов, физиков, математиков. Комплексные лаборатории становятся рабочими коллективами на основе длительных рабочих контактов, причем время и силы, потраченные на выработку взаимопонимания при достаточно высоком профессиональном и творческом уровне сотрудничающих специалистов, как правило, с лихвой себя окупают, позволяя переходить на новые уровни исследования. Только в условиях рабочего содружества специалистов разного профиля оказалось возможным исследование так называемых местных и дистантных перестроек импульсной активности нейронных популяций мозга человека на разных этапах реализации психической деятельности и влияния долгосрочной памяти на протекание самых различных процессов в мозге. Сейчас дело вновь за техникой: разработанный математический аппарат при достаточно совершенной усилительной технике позволит, по-видимому, извлечь дополнительную информацию из других электрических процессов мозга. Но творческое содружество физиологов, физиков, математиков, инженеров не самоцель. Оно должно привести к созданию новых стандартизованных методов исследования, с помощью которых физиолог сможет осуществить исследование уже без постоянной посторонней помощи, хотя контакты с физиками и математиками будут для него полезными при решении новых проблем.

Физики, математики и инженеры сейчас охотно идут в те области физиологии, где они являются полноправными творческими участниками исследований. Рабочее общение с физиологами обогатит не только физиологию. Познание законов работы мозга и, в частности, того, как менее двух килограммов живого вещества с легкостью ре-

шают задачи, лишь частично посильные самим совершенным машинам, послужит и развитию точных наук. Прежде всего это поможет созданию новых, более совершенных технических систем, искусственного интеллекта по образу и подобию естественного, но с выигрышем возможностей за счет быстродействия технических систем. Пожалуй, хотя сейчас самая совершенная ЭВМ и прошла от своего прообраза 30-х годов (Turing, 1937) довольно длинный путь, ей еще очень много немеренных верст осталось до мозга человека. Именно поэтому в области технических систем в выигрыше оказываются те специалисты, которые используют не только возможности своего мозга, но и механизмы, лежащие в основе его деятельности.

Механизмы живого мозга, как известно, не делятся на физические, физиологические, биохимические, молекулярно-биологические и т. д. Это исследователи, как правило, вынужденно изучают какой-то определенный аспект, поскольку в биологии аналитический подход все еще более разработан по сравнению с интегративным. Но, изучая одни проявления процесса, мы не только не видим его в целом, но нередко, именно в результате такого подхода, процесс непрерывный превращается в дискретный. Примером является изучение памяти. Примат физиологического подхода к изучению мозговых механизмов памяти до самого последнего времени был оправдан принципиально разными возможностями исследования процессов живого мозга методами физиологии и биохимии. Изучая то, что поддавалось исследованию, физиологи стремились окружать никогда не познаваемые полностью только физиологическими методами механизмы памяти все более тесным «физиологическим кольцом». С помощью физиологических методов удается исследовать процесс восприятия и более или менее короткий след от него — не процесс, а результат считываивания из долгосрочной памяти в оперативную, по-видимому, нейрофизиологические корреляты забывания, а также, прямо или косвенно, влияние долгосрочной памяти на различные мозговые механизмы и процессы, в том числе и на психонервную память. Сама же долгосрочная память, ее субстрат и процесс формирования были лишь предметом изучения в специально ориентированных экспериментах, до последнего времени дававших значительно больше отрицательных, чем положительных, результатов. Надо сказать, что и сейчас изучение физиологико-биохимических механизмов памяти не всегда возможно, несмотря на полученные данные о медиаторных системах (Бородкин, Крауз, 1978).

Сказанное относится, естественно, не только к памяти, но и к исследованию различных систем, функций и процессов головного мозга. И в то же самое время наряду с методическими сложностями и вопросами, во многом сегодня уже решаемыми, нельзя не остановиться вкратце на идейном, проблемном аспекте физиологии здорового и больного мозга человека, и главным образом на примере изучения нейрофизиологии психики. Сегодняшний день физиологии отличается от вчерашнего тем, что по многим линиям, в том числе и ненамечаемым вчера, уже идет накопление результатов, их анализ, систематизация и обобщение. Получено много новых, в большой мере недостаточно

интегрированных (часто даже противоречащих друг другу!) данных в области структурно-функциональной организации мозга. Есть результаты исследования физиологических процессов, позволяющих качественно и количественно оценивать функциональное состояние мозга. Началось и развивается изучение тончайших нейрофизиологических перестроек, тесно связанных с характером деятельности организма. Настало время — и это одна из важных задач завтрашнего дня — вплотную подойти к решению вопроса о механизмах взаимодействия различных зон мозга, звеньев мозговых систем в процессе обеспечения различных и в том числе наиболее сложных видов деятельности. Сегодня было бы неправомерно умолчать и о важности изучения роли нейропептидов в обеспечении различных видов деятельности мозга человека.

Здесь нет необходимости освещать состояние всех проблем физиологии здорового и больного мозга человека. Выбор проблем в данном случае определяется прежде всего их значением для данного научного направления.

Вчера, сегодня и завтра несомненно важнейшим вопросом физиологии мозга являлась и является проблема соотношения структуры и функции в мозге человека. Изучение этой проблемы осуществляется сегодня в условиях непрямого, а также, что очень важно, прямого двустороннего контакта с мозгом человека.

Много лет назад при электрической стимуляции височной доли Пенфилд (Penfield, 1958) (а позднее и другие исследователи) наблюдал приведенный выше своеобразный феномен типа раздвоения личности с воспроизведением картин прошлого опыта. Возникновение этого эффекта относили за счет активации поверхности конвекситальной или медиобазальной области височной долы. Однако эти результаты, хотя и повторялись в ряде исследований, были и остались скорее уникальными наблюдениями, чем началом систематического изучения структурно-функциональной организации мозга и психических функций, в частности. Так же редко, к счастью для врача и больных, наблюдается одномоментное, практически все еще трудно предсказуемое формирование стойких поведенческих реакций при электрической стимуляции отдельных зон в глубоких структурах мозга. (Следует попутно еще раз подчеркнуть, что сейчас также с помощью электрических стимуляций других зон мозга возможно их срочное торможение!)

Сегодня электрическая (диагностическая и лечебная) стимуляция мозга в связи с организацией исследований представляет материалы, которые ложатся в основу знания о том, из каких структур состоят мозговые системы обеспечения различных функций. Результаты изменения психических функций при электрической стимуляции мозга приведены выше. Например, изменения речи, в том числе и вполне сопоставимые, могут наблюдаться при стимуляции коры, и подкорки, причем в подкорке — при стимуляции различных таламических зон и структур стриопаллидарной системы. Они могут отмечаться изолированно или, осторожнее, как основной феномен, или в связи с нарушениями памяти, сознания и другими реакциями. Трактовка

этих данных в значительной мере еще субъективна. Так, на основании данных об остановке речи при стимуляции корковой области Оджемани (Ojemann, 1979, 1983) пишет о роли коры как высшего образования для обеспечения речевой функции. Однако остановку речи Сем-Якобсен (Sem-Jacobsen, 1968) и В. М. Смирнов (1976) наблюдали при стимуляции таламических зон и других структур мозга. При стимуляции различных зон конвекситальной коры и таламических ядер показана возможность вызывания и сочетанных, и изолированных нарушений речи и речевой памяти. При стимуляции лобно-височной коры показано, что мозговое обеспечение разных языков — родного и иностранного — может осуществляться не только одними и теми же, но и разными зонами. Эти данные принципиально подтверждают то, что было показано нами ранее на основе анализа физиологических процессов подкорковых зон мозга (Гоголицын, 1976; Бехтерева и др., 1977а).

^

Результаты электрической стимуляции показывают, что мозговая структурная организация обеспечения речи и формирующихся на ее основе психических функций включает и общие, и различные зоны мозга. При этом данные, полученные в отношении тех лее функций при стимуляции коры и подкорки, пока еще скорее сходны, чем различны. Точечная электрическая стимуляция шаг за шагом пополняет сведения о структурно-функциональном обеспечении различных и в том числе психических функций. Однако было бы существенной методологической ошибкой полагать, что одна электрическая стимуляция, равно как и в общем виде один какой-либо метод, может представить полноценные сведения о физиологии мозга и, конечно, о структурной организации обеспечения психики. В изучении сложнейших проблем психофизиологии монометодический подход особенно противопоказан.

Данные электростимуляции существенно дополняются при сопоставлении с результатами многоканальной регистрации физиологических процессов мозга при выполнении функциональных проб.

Большая литература посвящена использованию с этой целью методов электроэнцефалографии и вызванных потенциалов в условиях непрямого контакта с мозгом, т. е. при регистрации этих процессов с поверхности кожи черепа.

«Взрывы» работ в этой области, показавшей типовые изменения ЭЭГ при условнорефлекторных и психологических пробах, подчеркнул значение исследования взаимодействия биопотенциалов в разных зонах мозга для изучения межцентральных отношений. Сейчас число психофизиологических исследований, проводимых с помощью ЭЭГ, значительно уменьшилось, и примат в этой проблеме в условиях непрямого контакта с мозгом отдается методу ВП. Исследования методом ВП показывают возможность оценки функционального состояния мозга, в том числе эмоционального состояния обследуемого лица, и позволяют выявлять в этих процессах отражение смысловой дифференцировки психологических тестов, а также объективна оценивать нейродинамику в зависимости от других характеристик задания. Отдавая должное и методу, и результатам, следует вновь под-

черкнуть в этом случае ограничения монометодического подхода, и в частности тогда, когда непрямой контакт с мозгом определяет одновременно свободу в выборе контингента обследуемых лиц и ограничения в тонкости получаемых результатов. Удачное выражение Прибрама (Pribram, 1975) — «языки мозга» — имеет не только привлекательную форму, но и глубокий внутренний смысл, далеко не полностью раскрытый в собственных работах автора.

Обобщение практически всех возможных данных регистрации физиологических процессов мозга при психологических тестах, в том числе во многих случаях при их одновременной многоканальной регистрации, показало, что значительно большее число зон мозга, чем это обнаруживается с помощью электрической стимуляции, воспроизводимо активируется при выполнении даже относительно простых видов психической деятельности.

Сейчас уже показаны общие принципы структурно-функционального обеспечения психической деятельности системой с жесткими и гибкими звеньями. При исследовании структурно-функционального обеспечения психической деятельности важно подчеркнуть, что звенья обеспечения этой деятельности есть и в коре, и в подкорке, причем на сегодня критерии оценки их как активационных или информационных не всегда совершенны. Структурно-функциональная организация обеспечения психической деятельности имеет типовые вариации, количественно наиболее полно представленные в работах по межполушарной асимметрии. И в то же самое время это обеспечение имеет значительные индивидуальные вариации и — дополнительно — некоторые зоны мозга (гибкие звенья) могут включаться или не включаться в зависимости от функционального состояния структуры. Необходимо также учитывать, что в обеспечении психической деятельности всегда действуют две формально экстремальные тенденции: деятельность нестереотипная и деятельность относительно кратковременная протекают в условиях активации существенно большего числа зон, чем деятельность стандартизированная и длительно текущая. Иными словами, в физиологических исследованиях удается уловить тенденцию к минимизации территорий, участвующих в деятельности, для которой конкурирующим фактором явится новизна и динамичность деятельности.

Несомненно важной в "физиологии мозга человека является проблема того, как физиологические перестройки отражают специфику реализуемой деятельности. Рассматривая ее, следует подчеркнуть, что, хотя в электрических и неэлектрических процессах мы чаще (или как правило) регистрируем следствие, а не причину, уже в отношении процессов, отражающихся на ЭЭГ, высказывалась и частично подтверждалась точка зрения об их управляющей роли по отношению к состоянию мозга. Наверное, в общем виде, по крайней мере в отношении электрических явлений, наиболее близким к действительности будет положение о том, что они отражают состояние мозга и оказывают на него влияние, т. е. теснейшим образом связаны с динамикой этого состояния во времени и пространстве. Следовательно, в психофизиологии правомерно дальнейшее изучение тончайших нейрофизи-

ологических коррелятов, кодов мозга. В данном случае, как и во всех предыдущих, термин «код» используется нами для обозначения нейрофизиологических коррелятов, наиболее тесно связанных с характером деятельности, а не только с функциональным состоянием мозга. Этот термин использован и для подчеркивания нового уровня изучения проблемы.

Отражение и передача сигналов в нервной системе осуществляются различными путями, причем целесообразно сегодня подчеркнуть неальтернативность различных форм кодирования. Так, изученными на простых организмах формами кодирования являются кодирование системой структур (меченные линии) и частотой импульсации. По-видимому, в представления о кодировании так называемыми мечеными линиями придется, хотя и не хотят того исследователи, придерживающиеся этой точки зрения на основе изучения наиболее простых организмов, у высокоорганизованных животных и человека включить не только генетически, но и онтогенетически сформированные, «обученные» центральные структуры, системы или центральные компоненты функциональных систем. На основе известной, не абсолютной, но все же имеющейся анатомической предопределенности, как показывают исследования у разных лиц, звенья системы обеспечения психических функций статистически достоверно располагаются в определенных структурах. Зоны в пределах этих структур индивидуально варьируют, но аппарат не только жестких, но и гибких звеньев системы обеспечения психической деятельности, сформировавшись у данного лица, далее имеет свою достаточно определенную, приуроченную к структуре, географию. Кодирование частотой импульсных разрядов нервных клеток имеет существенное значение в обеспечении психической деятельности. Постстимульная гистограмма, позволяющая не только судить о связи структуры с функцией, но и обнаруживать тонко дифференцированные структурно-функциональные отношения, свидетельствует одновременно о достаточно характерных изменениях в ряде зон мозга частоты импульсации нейрона и нейронной популяции в зависимости от вида психической деятельности. Однако постстимульная гистограмма относится к тем распространенным приемам, где достоверность реакции определяется не в условиях однократного исследования, а статистической обработки, в частности, накопления импульсации за 50—60 и более проб. В связи с этим важно подчеркнуть одно существенное всем известное, но нередко как бы упускаемое положение — исследователь идет разными путями, но пользуется обычно накоплением сигнала для надежного выделения его на фоне шума. Мозг человека с легкостью проделывает эту операцию — опознает слово, расшифровывает фразы, не нуждаясь, как правило, в построении ни элементов слова, ни слова, ни фразы. В исследовании этого вопроса очень перспективно оказывается применение метода разложения на компоненты, построение диаграмм рассеяния (Гоголицын, Пахомов, 1984, 1985), позволяющих буквально «вскрыть» то, что кроется за постстимульной гистограммой.

Попытка исследования всего того, что происходит в коре и выс-

ших подкорковых структурах мозга в момент однократного предъявления словесных сигналов и психологических тестов на простые и более сложные (принятие решения) мыслительные операции, показывает, что имеет место: 1) активация определенных, хотя и различных в разных условиях структур, т. е в известной мере сохраняется принцип меченых линий; 2) изменение частоты импульсных разрядов нейронов, т. е. действует принцип частотного кодирования. Кроме этих двух факторов, происходит: 3) перестройка структуры импульсного потока, по-видимому отражающая прежде всего перестройку взаимодействия между нейронами рабочего ансамбля нейронов, и 4) перестройка взаимодействия звеньев мозговых систем обеспечения психических функций. Все эти процессы возможны при определенном общем функциональном состоянии мозга. Различия групповых последовательностей разрядов в фоне и в момент теста характеризуются увеличением их количества, появлением соообществ этих последовательностей соответственно фазам теста в одной и, что очень важно, в нескольких зонах мозга, являющихся звенями мозговых систем обеспечения психических функций.

В связи с этими данными важно, по-видимому, подчеркнуть, что проведенные исследования еще раз показали общность принципа работы и макро-, и микроуровня мозга. Так же как и на макроуровне (система), на микроуровне (популяция, ансамбль) в процессе деятельности развиваются связанные со структурой пространственно-временные перестройки активности ее элементов. То, что мы наблюдаем в структурах высшей интеграции, есть в первую очередь проявление участия в деятельности уже онтогенетически обученного мозга, местные процессы в звеньях мозговых систем. Говоря о роли структуры, необходимо учитывать не только физиологические, но и все еще труднодоступные для динамического изучения биохимические и молекулярно-биологические изменения в ней.

Весь опыт наших и других исследований показывает, что в обеспечении психической деятельности проблема взаимодействия между различными зонами мозга должна рассматриваться как одна из тех, решение которых имеет значение и само по себе, и для правильной оценки всего запаса знаний о структурно-функциональной и тонкой нейрофизиологической организации мозга.

В идейном плане в этой проблеме есть уже некоторый актив. Так, выдвинуто представление о динамическом пейсмекере и возможной иерархической организации обеспечения психической деятельности (Бехтерева, 1980). Предполагается, как указывалось выше, что описанные пространственно-временные перестройки взаимодействия между нейронами являются прежде всего местными феноменами, местными оперативными единицами, а взаимодействие между структурами осуществляется на другой основе.

В чем сложность проблемы? Исследования показывают, что если в обеспечении психической деятельности принимает участие и не весь мозг (а и такого рода гипотезы еще бытуют), то количество зон, включающихся во время решения даже относительно простых задач, все же очень велико. В этих условиях необходима не только передача

сигнала, а динамическое взаимодействие различных зон мозга, в каждой из которых по отношению к другой и другим происходят местные, преимущественно различные и лишь частично сходные перестройки, причем в микроинтервалы времени. При этом следует учитывать, что реализация психической деятельности, хотя и происходит на основе базиса памяти, все же по сравнению с другими видами деятельности при этом, как правило, относительно менее используются стереотипные, трафаретные решения, в которых структурно-функциональная основа может быть достаточно строго заданной и реализация деятельности может идти на основе фиксированного анатомического пути (меченої линии). Если представить себе, что количество участвующих в сложной нестереотипной деятельности зон в мозге может быть порядка (именно порядка!) 10 000, вся система очень динамична не только во времени, но и в пространстве, то вполне понятно, что с помощью всех известных в физиологии форм взаимодействия такая задача вряд ли может легко решаться. Не случайно поэтому некоторые исследователи ищут для объяснения такого взаимодействия и другие принципы (например, «тоннельный эффект» и т. п.), срочное появление временных электрических контактов подобно тому, что в отношении ганглиев наблюдал О. С. Сотников (1985).

Традиционные физиологические пути изучения взаимодействия зон мозга известны. Исследование корреляций биоэлектрических процессов при реализации психической деятельности человека подтвердило значение фактора взаимодействия близлежащих и дистантно расположенных зон мозга. В настоящее время в технических решениях исследователей, прошедших через своего рода пик точности, наметились как будто некоторые уступки точности. Речь идет о последнем или одном из последних методических предложений Герштейна (Gerstein et al., 1978) — о приеме исследования совпадения разрядов нейронов в разных зонах мозга в микроинтервале времени. Использование такого метода как будто дает интересные результаты. Так, в частности, этим способом была показана возможность выделять сигналы по смысловым характеристикам и на основе пространственного фактора.

Накопление существенно новых данных в физиологии мозга человека, как указывалось, в значительной мере обусловлено возможностями прямого контакта с мозгом. Справедливости ради следует сказать, однако, что исследования живого мозга человека, несмотря на их огромный интерес, не всегда могут быть осуществлены из-за сложностей самого разного порядка. В связи с этим, несмотря на огромное количество различных нейрохирургических и в том числе стереотаксических операций (а их число сейчас в мире уже много десятков тысяч!), количество направленных психофизиологических исследований все еще относительно невелико. С другой стороны отдельные физиологические исследования у больного человека, проводимые без учета медико-этических ограничений, подверглись справедливой критике и на сегодня прекращены. Речь идет об очень скрупулезных, тщательных исследованиях Сем-Якобсена, не сумевшего доказать, что его исследования вписывались в комплекс необходимых

лечебно-диагностических мероприятий. Отсюда ясно, что и безусловно недостаточная, и неоправданно избыточная активность физиологов в изучении мозга человека равно обедняет в конечном счете и теорию физиологии мозга человека, и возможности расширения обоснованного лечения нервных и психических заболеваний.

Клинико-физиологические симбиозы должны не только расширяться, но и обязательно регламентироваться. Ни одно сколько-нибудь спорное по своим последствиям для больного вмешательство — а это главным образом электрические воздействия и само введение дополнительных, не оправданных лечебно-диагностическими задачами электродов — не должно проводиться в интересах Науки. И в то же самое время при перенесении центра тяжести физиологических исследований на соответствующую организацию работы (в частности, ее адекватную стандартизацию) и анализ данных видно, что эта область, безусловно, таит в себе поистине огромные перспективы. Следует подчеркнуть, что именно организация физиологических исследований позволила предложить существенно новые, щадящие методы лечения длительно текущих болезней нервной системы. Это — точечная электрическая стимуляция, формирование так называемых официальных стабильных функциональных связей, применение воздействий, аналогичных собственным защитным механизмам мозга, предложение новых стереотаксических мишеней. Эти методы дают известные основания думать и о возможных новых перспективах лечения психических болезней.

Исследование мозгового обеспечения психических функций уже сегодня и, безусловно, завтра — это не только прямой инструментальный контакт с мозгом, но и контакт с ним новых биологически активных веществ. Речь идет в данном случае прежде всего о нейропептидах и их возможной роли в физиологии психических явлений.

Представление о близости нервных и гуморальных влияний, наметившееся в конце 20-х годов работами Шарера (Scharrer, 1928 — цит. по: Flerko, 1979), показавшего инкреторную активность гипоталамуса, сейчас является одной из наиболее горячих точек науки. Нейроэндокринология и ее производные научные ветви сейчас по праву выходят на передовые позиции не только при изучении механизмов мозга, но и при воздействии на них. Как видно из обзоров проблем, представленных И. П. Ашмариным (1984), Гюлемином (Guillemin, 1982), Кригером (Krieger, 1983) и др., сейчас быстро накапливаются сведения о том, что гипоталамические гормоны могут влиять на поведение прямо, независимо от их гипофизотропного эффекта, причем такая же двойная роль показана в отношении некоторых пептидных гормонов гипофизарного и периферического происхождения. Пептиды, являющиеся нейрорегуляторами, модуляторами деятельности нервной системы, объединяются в класс нейропептидов. Их находят в синаптосомальных фракциях, они обнаруживаются в области рецепторов. Нейропептиды вовлечены в реализацию различных поведенческих процессов. Некоторые пептиды прямо и избирательно влияют на пищевое и сексуальное поведение. Другие нейропептиды действуют опосредованно, через

базисные процессы, определяющие возможность реализации и характер протекания поведенческих реакций. Они влияют на способность воспринимать раздражители внешней среды, различные стороны памяти (консолидацию, удержание в памяти, считывание). Нейрогормоны—нейропептиды—нейромедиаторы сейчас все более используются при изучении физиологии поведения. Эта цепочка может лечь в основу и нового этапа психофизиологии и прежде всего изучения памяти, внимания и эмоций. Сегодня уже неправомерно рассматривать в общем виде и реализацию условных рефлексов без привлечения сведений о влиянии на эти процессы нейропептидов.

Уже получены результаты о возможности переноса устойчивого патологического состояния от пораженного животного к интактному, от человека — к животному (Вартанян, Балабанов, 1978). В процессе изучения механизмов памяти было получено много интереснейших фактов, причем некоторые из них опровергались последующими. Они связаны с именами Мак-Коннела (McConnell et al., 1959), Хидена (Hyden, 1959), Унгара (Ungar et al., 1972; Ungar, 1977), И. П. Ашмарина и Р. И. Кругликова (1983), И. П. Ашмарина (1975, 1976), Ю. С. Бородкина (1976). Как известно, Унгар (Ungar et al., 1972) показал возможность переноса от одного животного к другому боязни темноты или, точнее, предрасположенности к ней. Он назвал вещество, обусловливающее это состояние, скотофобином, но не смог убедить многих своих коллег и в возможности переноса чувства боязни темноты, и в существовании скотофобии.

Применив новый методический подход, Г. А. Вартанян и сотрудники вновь показали возможность переноса состояния, переноса памяти о болезни предположительно с помощью видонеспецифических пептидов (Вартанян, 1981; Вартанян, Клементьев, 1983; Вартанян, Корнева, 1986). Эти работы привели к созданию представлений о химической асимметрии мозга (Вартанян, 1983). Интересно, что на этом новом витке спирали в развитии физиологии психического новую жизнь обретают слова И. М. Сеченова о возможности изучения психических процессов в эксперименте на животных. Молекулярно-биологический уровень или фаза — это возможность экспериментально-клинического развития физиологии мозга человека.

Развитие биохимии нервной системы увеличит возможности не только изучения какого-то конкретного процесса, но и обогатит знания о механизмах мозга в целом. Открывающиеся в перспективе возможности полного непрерывного физиологического-биохимического исследования механизмов мозга неизбежно поставят перед нейрофизиологией новые вопросы и укажут новые пути решения многих ее нерешенных вопросов. Если сегодняшний уровень нейрофизиологии человека в значительной мере связан с хирургическими и фармакологическими доступами к мозгу, спектром методических подходов и возможностями технических решений, то завтрашний — это все более прочный контакт с биохимией и молекулярной биологией, естественно, при сохранении в силе всего достигнутого и достигаемого сегодня.

Эти перспективы вполне реальны прежде всего на основе так называемой неинвазивной техники, нередко противопоставляемой инвазивной (Ingvar, 1983). Ядерно-магнитно-резонансная и особенно позитронно-эмиссионная томография позволяют, конечно же, при их техническом совершенствовании, получить сведения о биохимических состояниях в мозгу в покое, при изменении физиологических состояний, при реализации различных видов деятельности, в том числе мыслительной, и процессов памяти. Позитронно-эмиссионная томография, дающая сейчас, казалось бы, выигрыш в величине спектра исследуемой мозговой биохимической динамики, уступает ядерно-магнитно-резонансной томографии — и безусловно — инвазивной технике (и прежде всего — вживленным электродам) в отношении пространственного разрешения. Внедрение в клиническую практику и научные исследования функциональной томографии открывает огромные дальнейшие возможности изучения живого мозга человека. Результаты этого этапа развития науки трудно переоценить. Однако следует подчеркнуть, что наиболее полноценные знания о механизмах мозга человека могут быть получены при интеграции физиологических и биохимических данных результатов, достигнутых при использовании неинвазивных и инвазивных приемов.

ЛИТЕРАТУРА

- Агаджaloев Н. А. Медленные электрические процессы в головном мозге. М. 1962. 240 с.
- Альтман Я. А. Некоторые аспекты использования сенсорной информации интегративными структурами мозга // Физиология человека. 1984. Т. 10. С. 753—760.
- Аничков А. Д. Стереотаксический аппарат для введения долгосрочных множественных внутримозговых электродов // Физиология человека. 1977. Т. 3. С. 372-375.
- Аничков А. Д. А. с. 745515 (СССР). Стереотаксический аппарат НИИ экспериментальной медицины АМН СССР // Б. И. 1980. № 25. МКИ А616. 19/00. Патент США № 4228799 от 21.10.80.
- Аничков А. Д., Полонский Ю. З., Усов В. В. А. с. 745505 (СССР). Способ наведения стереотаксического инструмента на целевую точку // Б. И. 1980. № 25. МКИ А616. 6/00. Патент США № 42300117 от 28.10.80.
- Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968. 547 с.
- Ашмарин И. П. Загадки и откровения биохимии памяти. JL, 1975. 159 с.
- Ашмарин И. П. Перспективы практического применения некоторых фундаментальных исследований малых регуляторных пептидов // Вопр. мед. химии. Т. 30. № 3. С. 2-7.
- Ашмарин И. П., Гончарова В. П., Антипенко А. Е. Вероятные механизмы взаимного узнавания нейронов // Механизмы модуляции памяти. Л., 1976. С. 136-143.
- Ашмарин И. П., Кругликов Р. И. Пептиды, обучение, память // Нейрохимия. 1983. Т. 2. С. 327—341.
- Бехтерева Н. П. Некоторые принципиальные вопросы изучения нейрофизиологических основ психических явлений у человека Ч Глубокие структуры мозга человека в норме и патологии. JL, 1966. С. 18—21.
- Бехтерева Н. П. Некоторые возможности исследования глубоких отделов мозга человека // Проблемы клинической и экспериментальной физиологии головного мозга. Л., 1967. С. 7—13.

- Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л., 1971. 119 с.
- Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. 2-е изд., перераб. и доп. JL, 1974. 151 с.
- Бехтерева Н. П. Биоэлектрическое выражение активации долгосрочной памяти и возможные механизмы этого процесса // Физиология человека. 1977. Т. 3. С. 763—773.
- Бехтерева Н. П. Биоэлектрические корреляты защитных механизмов мозга // Журн. невропатол. и психиатр. 1980а. Т. 30. С. 1127—1133.
- Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. JL, 1980б. 208 с.
- Бехтерева Н. П., Бондарчук А. Н. Об оптимизации этапов хирургического лечения гиперкинезов // Вопросы нейрохирurgии. 1968. № 3. С. 39—44.
- (Бехтерева Н. Я., Бондарчук А. Н., Смирнов В. М., Мелючева Л. А., Шандуринова А. Н.) Bechtereva N. P., Bondartchuk A. N., Smirnov V. M., Melutcheva L. A., Shandurina A. N. Methods of electrostimulation of the deep brain structures in treatment of some chronic diseases // Conf. Neurol. 1975. Vol. 37. Р. 136—140.
- Бехтерева Н. П., Бондарчук А. Н., Смирнов В. М., Трохачев А. И. Физиология и патофизиология глубоких структур головного мозга. М.; JL, 1967. 259 с.
- Бехтерева Н. П., Бундзен П. В., Гоголицын Ю. Л. Мозговые коды психической деятельности. Л., 1977а. 165 с.
- Бехтерева Н. П., Бундзен П. В., Матвеев Ю. К., Каплуновский А. С. Функциональная реорганизация активности нейронных популяций мозга человека при кратковременной памяти // Физиол. журн. СССР. 1971. Т. 57. С. 1745—1761.
- Бехтерева Н. П., Гоголицын Ю. Л., Кропотов Ю. Д., Медведев С. В. Нейрофизиологические механизмы мышления. Л., 1985а. 272 с.
- Бехтерева Н. П., Грачев К. В., Орлова А. Н., Яцук С. Л. Использование множественных электродов, вживленных в подкорковые образования головного мозга человека для лечения гиперкинезов // Журн. невропатол. и психиатр. 1963. № 1. С. 3—8.
- Бехтерева Н. П., Дамбинова С. А., Корольков А. В., Смирнов В. М., Гурчин Ф. А. Роль низкомолекулярных пептидов в патогенезе паркинсонизма // Материалы конференции Европейских биохимических обществ. Л., 1984. С. 1085.
- (Бехтерева Н. П., Камбарова Д. К.) Bechtereva N. P., Kambarova D. K. Neurophysiological organization of emotional states and responses in man // Activ. Nerv. Sup. (Praha). 1984. Vol. 26, N 3. Р. 169—190.
- Бехтерева Н. П., Камбарова Д. К. СМФП — ключ к познанию эмоций // Наука и человечество. 1985. С. 41—49.
- Бехтерева Н. П., Камбарова Д. К., Матвеев Ю. К. Функциональная характеристика звеньев мозговых систем контроля психических и двигательных функций у человека // Физиол. журн. СССР. 1970. Т. 56. С. 1081—1097.
- Бехтерева Н. П., Камбарова Д. К., Поздеев В. К. Устойчивое патологическое состояние при болезнях мозга. Л., 1978. 240 с.
- Бехтерева Н. П., Камбарова Д. К., Смирнов В. М., Черниговская Н. В., Шандуринова А. Н. Пути и принципы использования резервных возможностей мозга в лечении заболеваний // Современные тенденции в нейрофизиологии. Л., 1977. С. 27—51.
- (Бехтерева Н. П., Камбарова Д. К., Смирнов В. М., Шандуринова А. Н.) Bechtereva N. P., Kambarova D. K., Smirnov V. M., Shandurina A. N. Using the brain's latent abilities for therapy: chronic intracerebral electrical stimulation // Neurosurgical treatment in Psychiatry, pain, and epilepsy. Baltimore, 1977. Р. 581—613.
- (Бехтерева Н. П., Кропотов Ю. Д.) Bechtereva N. P., Kropotov Yu. D. Neurophysiological correlates of visual stimulus recognition in man // Int. J. Psychophysiol. 1984. Vol. 1. Р. 317—324.
- Бехтерева Н. П., Моисеева Н. И., Орлова А. Н., Смирнов В. М. О нейрофизиологии и функциях подкорковых структур мозга человека // Физиология в клинической практике. М., 1966. С. 111—121.
- Бехтерева Н. П., Орлова А. Н. Клинико-физиологические наблюдения при опу-

- холях головного мозга в условиях применения различных лечебных мероприятий // Труды межобластной конференции нейрохирургов Западной Сибири и Урала. Новосибирск, 1957. С. 113—117.
- (Бехтерева Н. П., Чернышева В. А.) Bechtereva N. P., Tchernysheva V. A. Principal stages in studying the problem of physiological mechanisms of mental activity in man // Ideggyogyaszati szemle. 1968. N 12. P. 529—539.
- (Бехтерева Н. П., Шандуриной А. Н., Хилько В. А., Лисков Е. Б., Матвеев Ю. К., Панин А. В., Никольский В. А.) Bechtereva N. P., Shandurina A. N., Khilko V. A., Lyskov E. B., Matveev Yu. K., Panin A. V., Nikolsky V. A. Clinical and physiological basis for a new method underlying rehabilitation of the damaged visual nerve function by direct electric // Int. J. Psychophysiol. 1985. Vol. 2. P. 257-272.
- Бородкин Ю. С. Нейрофармакологический анализ функциональной организации головного мозга в процессах памяти // Механизмы модуляции памяти. Л., 1976. С. 106—117.
- Бородкин Ю. С., Крауз В. А. Фармакология краткосрочной памяти. Л., 1978. 232 с.
- Бундзен И. В., Малышев В. Н., Перепелкин П. Д. Эталонная дискриминация мультиклеточной активности и селекция кодовых паттернов с позиций системно-структурного подхода// Физиология человека. 1975. Т. 1. С. 1064-1069.
- Вартанян Г. А. Химические факторы формирования устойчивых состояний центральной нервной системы // Физиология человека. 1981. Т. 7. С. 474-482.
- Вартанян Г. А. Биохимические факторы памяти: Роль пептидов мозга в организации межцентральных связей // Тезисы докладов 14-го съезда Всесоюз. физиол. об-ва им. И. П. Павлова. Баку, 1983. Т. 2. С. 366.
- Вартанян Г. А., Балабанов Ю. В. Индуцирование позиционной асимметрии у интактного реципиента экстрактом мозга донора с подобным синдромом // Бюл. эксперим. биол. и мед. 1978. Т. 86, № 8. С. 147—150.
- Вартанян Г. А., Клементьев Б. И. Роль факторов пептидной природы в компенсаторных процессах в центральной нервной системе // Физиология человека. 1983. Т. 9. С. 122—129.
- Вартанян Г. А., Корнева Е. А. Перспективы использования эндогенных модуляторов функций и состояний // Физиология человека. 1986. Т. 12. С. 1021—1027.
- Верещагин Г. В. Компьютерная томография в неврологии // Теоретические основы оптимизации и диагностики лечения болезней нервной системы. Л., 1980. С. 79—80.
- Воронцов Д. С. Роль перipherия в образовании физического электротона // Физиол. журн. СССР. 1961. Т. 48. С. 510—526.
- Воронцов Д. С. Общая электрофизиология. М.: Медгиз, 1961. 487 с.
- Гоголицын Ю. Л. К анализу нейродинамических эквивалентов нервного кода вербальных сигналов // Память в механизмах нормальных и патологических реакций. Л., 1976. С. 28—40.
- Гоголицын Ю. Л., Кропотов Ю. Д. Исследование частоты разрядов нейронов мозга человека. Л., 1983. 120 с.
- Гоголицын Ю. Л., Пахомов С. В. Анализ изменений частоты разрядов нейронов мозга человека в ходе однократного выполнения психологических проб // Физиология человека. 1984. Т. 10. С. 796—812.
- Гоголицын Ю. Л., Пахомов С. В. Нейрофизиологические возможности изучения вызванных изменений частоты разрядов нейронов методом разложения на компоненты // Физиология человека. 1985. Т. 11. С. 544—551.
- Грекова Т. Динамика медленных электрических процессов глубоких структур мозга человека при эмоциональных реакциях: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1975. 18 с.
- Гречин В. Б. Наличный кислород головного мозга человека // Клиническая нейрофизиология. Л., 1972. С. 494—530. (Руководство по физиологии).
- Гречин В. Б. Функциональные сдвиги в глубоких структурах головного мозга человека при увеличивающейся продолжительности тестов на оперативную память // Физиология человека. 1975. Т. 1. С. 90—97.

- Гречин В. Б. Метод регистрации динамики концентрации ионов в структурах мозга больных с долгосрочными интрацеребральными электродами // Физиология человека. 1976. Т. 2. С. 1036—1039.
- Гречин В. Б. (отв. ред.). Методы клинической нейрофизиологии. Л., 1977. 354 с. (Руководство по физиологии).
- Гречин В. Б., Боровикова В. Н. Медленные неэлектрические процессы в оценке функционального состояния мозга человека. Л., 1982. 172 с.
- Григорьева Е. А., Никифоров А. И., Рябов А. С. Анализ характеристик ЭЭГ методом главных компонент при депрессиях // Физиология человека. 1981. Т. 7. С. 889—892.
- Гурчин Ф. А., Медведев С. В., Нарышкин А. Г., Пузенко В. Г., Абдуллаев Я. Г. Лечебная электростимуляция при поражении спинного мозга // Физиология человека. 1986. Т. 12. С. 165—167.
- Данилевский В. Я. Исследования по физиологии головного мозга. М., 1876. 172 с.
- Данько С. Г., Камбарова Д. К., Колосов Ф. И. Некоторые нейрофизиологические аспекты создания автоматической системы управления состоянием мозга для лечения эпилепсии // Кибернетический подход к биологическим системам. М.; Л., 1976. С. 108—116.
- Жирмунская Е. А., Анохина Н. А. Варианты ЭЭГ при изменениях функционального состояния мозга // Физиология человека. 1984. Т. 10. С. 130.
- Илюхина В. А. Медленные биоэлектрические процессы головного мозга человека. Л., 1977. 184 с.
- Илюхина В. А. Сверхмедленные процессы головного мозга человека в изучении функциональных состояний, организации психической и двигательной деятельности: Автореф. дис. . . докт. мед. наук. Л., 1982а. 96 с.
- Илюхина В. А. Омега-потенциал — количественный показатель состояний структур мозга и организма. Сообщение I. О физиологической значимости омега-потенциала при регистрации его с глубоких структур и с поверхности кожи головы // Физиология человека. 1982б. Т. 8. С. 450—456.
- Илюхина В. А. Принципы и механизмы регуляции функциональных состояний головного мозга человека // Проблемы нейрокибернетики. Ростов н/Д., 1983. С. 86.
- Илюхина В. А., Бородкин Ю. С., Лапина И. А. Сверхмедленная управляющая система мозга и памяти. Л., 1983. 128 с.
- Илюхина В. А., Дамбинова С. А., Медведева Т. Г. Состояния организма и мозга и их физиологико-биохимические основы // Современные проблемы клинической физиологии ЦНС. Л., 1981. С. 18—58.
- Илюхина В. А., Хабаева З. Г. Сверхмедленные процессы головного мозга и печеня в изучении межсистемных взаимодействий при нормальных и терминальных состояниях // Физiol. журн. СССР. 1984. Т. 70. С. 921—937.
- Ионтов А. С., Дубликайтис Ю. В. Гистопатологические и электрографические изменения в корковом эпилептогенном очаге // Вопр. психиатр. и невропатол. 1952. № 8. С. 255—264.
- Камбарова Д. К. Нейрофизиологические механизмы некоторых эпилептических реакций. Сообщение II // Физиология человека. 1977. Т. 3. С. 211—225.
- Канунников И. Е. Модальность императивного сигнала и характеристика условной негативной волны (CNV). Сообщение II // Физиология человека. 1982. Т. 8. С. 715—720.
- Канунников Е. И., Дорошенко В. А. Условно-негативная волна (CNV) при выполнении задачи на время реакции. Сообщение I // Физиология человека. 1982. Т. 8. С. 707—714.
- Королькова Т. А., Корниевский А. В., Васильев Я. А. Соотношение характеристик предстимульных ЭЭГ и времени реакции выбора // Физиология человека. 1981. Т. 7. С. 928—932.
- Кропотов Ю. Д. Динамика фаз медленных колебаний напряжения кислорода в ткани мозга при переработке вербальных сигналов // Физиология человека. 1979. Т. 5. С. 14—24.
- Ливанов М. Н. Пространственная организация процессов головного мозга. М., 1972. 182 с.
- Ливанов М. Н., Поляков К. Л. Электрические процессы в коре головного мозга кролика при выработке оборонительного условного рефлекса на ритмич-

- ский раздражитель // Изв. АН СССР. Отд. биол. наук. 1945. № 3. С. 286—305.
- Лурия А. Р. Высшие корковые функции человека и их нарушения при локальных поражениях мозга. Изд. 2-е. М., 1969. 504 с.
- Лурия А. Р. Мозг человека и психические процессы. Т. 2, М., 1970. 496 с.
- Лурия А. Р. Основные проблемы нейролингвистики. М., 1975. 253 с.
- Лурия А. Р., Хомская Е. Д. (отв. ред.). Лобные доли и регуляция психических процессов. М., 1966. 740 с.
- Медведев С. В. Некоторые аспекты функционирования динамических систем обеспечения психической деятельности в головном мозгу человека // Физиология человека. 1986. Т. 12. С. 633—640.
- (Михальцев И. Е.) Mikhaltsev I. E. On the physics of CNS memory // J. Theor. Biol. 1978. Vol. 70. P. 33—49.
- Монахов К. К. Значение ЭЭГ в изучении психической деятельности в норме и патологии // Физиология человека. 1981. Т. 7. С. 771—782.
- Поздеев В. К., Ильин А. П. Свободные аминокислоты ликвора и эпилептогенез // Физиология человека. 1978. Т. 4. С. 148—157.
- Полонский Ю. З. Вычислительная рентгенограмметрия // Физиология человека. 1981. Т. 7. С. 755—757.
- Раева С. И. Микроэлектродные исследования активности нейронов головного мозга человека. М., 1977. 208 с.
- Раева С. Н., Вайнберг П. А., Тихонов Ю. Н., Лукашев А. О. Анализ данных микроэлектродного изучения импульсной активности некоторых ядер таламуса // Физиология человека. 1982. Т. 8. С. 734—745.
- Раева С. П., Лукашев А. О. Исследование взаимосвязи нейронных и суммарных электрографических процессов опережения в коре и некоторых подкорковых структурах головного мозга человека при целенаправленных действиях // Принципы и механизмы деятельности мозга человека: Мат. I Всесоюз. конф. Л., 1985. С. 105—106.
- Смирнов В. М. Стереотаксическая неврология. Л., 1976. 264 с.
- Сотников О. С. Динамика структуры живого нейрона. Л., 1985. 159 с.
- Трохачев А. И. Динамика клеточной активности подкорковых структур мозга человека в процессе лечения методом долгосрочных глубинных интрацеребральных электродов // Роль глубоких структур головного мозга человека в механизмах патологических реакций. Л., 1965. С. 115—117.
- Трохачев А. И. Динамика клеточной активности подкорковых структур мозга человека при некоторых моторных и психологических пробах // Глубокие структуры головного мозга человека в норме и патологии. Л., 1966. С. 157—160.
- Трохачев А. И. Импульсная активность мозга человека. Л., 1971. 152 с.
- Хомская Е. Д. Мозг и активация. М., 1972. 382 с.
- Хон Ю. В. К вопросу о механизмах действия постоянного электрического тока на мозг // Физиология человека. 1976. Т. 2. С. 811—817.
- Шандурина А. Н., Хильков А., Бехтерева Н. П., Лысков Е. Б., Матвеев Ю. К., Панин А. В., Никольский А. В. Клинико-физиологические основы нового способа восстановления зрения путем прямой электростимуляции поврежденных зрительных нервов человека // Физиология человека. 1984. Т. 10. С. 719—747.
- Шахнович А. Р., Разумовский А. Е., Милованова Л. С., Беханова В. Т., Дуброва С. Б. Количественные характеристики мозгового кровотока человека и их зависимость от психической деятельности человека // Журн. высш. нерв. деят. 1974. Т. 24. С. 313—320.
- Шкурина Н. Г. Соотношение между различными формами перестроек импульсных потоков нейронных популяций // Физиология человека. 1984. Т. 10. С. 822—828.
- (Adey W. B.) Эди В. Р. Модели мембран нервных клеток как субстрата для хранения информации // Физиология человека. 1977. Т. 3. С. 774—788.
- Albe-Fessard D. Activites unitaires chez l'homme // EEG Abstracta: 6th International congress of electroencephalography and clinical neurology. Vienna, 1965. P. 14.

- Bickford R. G., Mulder D. W., Dodge H. W., Sven H. #, Rome H. P.* Changes in memory function produced by electrical stimulation of the temporal lobe in man // The brain and human behavior. Baltimore, 1958. P. 227—243.
- Brown W., Marsh G., Smith E.* Evoked potential waveform differences produced by the perception of different meanings of an ambiguous phrase // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1976. Vol. 41. P. 113—123.
- Caton R.* The electrical currents of the brain // Brit. Med. J. 1975. Vol. 11. P. 278.
- Cooper R., Crow H. J., Walter W. G., Winter A. L.* Regional control vascular reactivity and oxygen supply in man // Brain Res. 1966. Vol. 3. P. 174—191.
- Cooper R., Osselton J. W., Shaw J. C.* EEG technology. London, 1969. 186 p.
- (Delgado J. M. R.) Дельгадо Х. М. Р.* Мозг и сознание. М., 1971. 264 c.
- Flerko B.* Pioneering in neuroendocrinology ceased and became harvesting of a now and expanding science // Newsl. Int. Brain Res. Organizat. 1979. Vol. 7, N 2. P. 1.
- Gastaut H., Jus A., Morrell E., Storm Van Leeuwen W., Dongier S., Naquet /?, Regis H., Roger A., Bekkering D., Kamp A., Werre J.* Etude topographique des réactions électroencéphalographiques conditionnées chez l'homme // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1957. Vol. 9. P. 1—34.
- Gerstein G. L., Perkel D. H., Subramanian K. M.* Identification of functionally related neural assemblies // Brain Res. 1978. Vol. 140. P. 43—62.
- Ghazy A., Slettnes O., Lundervold A.* Electroencephalography and computerized transaxial topography in epilepsy diagnosis // Clinical EEG. 1978. Vol. 9. P. 159—169.
- Gloor P.* Generalized spike and wave discharges: a consideration of cortical and subcortical mechanisms of their genesis and synchronization // Synchronization of EEG activity in epilepsies / Ed. H. Petsche, M. A. Brazier. Wien; New York, 1972. P. 382—406.
- Guillemin R.* The brain as an endocrine organ-update 1981 // Endocrinol, exp. 1982. Vol. 16. P. 151—162.
- Handbook of electroencephalography and clinical neurophysiology.* Amsterdam, 1974. 867 p.
- Hassler R., Riechert T., Mundinger F., Umbach W., Ganglberger J. A.* Physiological observations in stereotaxic operations in extrapyramidal motor disturbances // Brain. 1960. Vol. 83. P. 337—350.
- Hassler R., Mundinger F., Riechert T.* Correlation between clinical autoptic findings in stereotaxic operations of parkinsonism // Conf. neurol. 1965. Vol. 26. P. 282.
- Heath R. G.* Physiological data electrical stimulation // Studies in schizophrenia. Cambridge, 1954. P. 197—200.
- Heath R. G.* Electric stimulation of the brain in man // Am. J. Psychiat. 1963. Vol. 120. P. 571—577.
- Heath R. G., Hodes R.* Induction of sleep by stimulation of caudate nucleus in macaque rhesus and man // Trans. Amer. Neurol. Ass. 1952. Vol. 77. P. 204—210.
- (Hodgart G.) Годдарт Г.* Эффект «раскачки»: экспериментальная модель эпилепсии // Наука и человечество. 1985. С. 31—40.
- Hyden H.* Biochemical changes in glial cells and nerve cells at varying activity II Proceedings of the Fourth International congress of biochemistry. Vol. III. Biochemistry of the central nervous system. London; New York, 1959. P. 64—89.
- Hyden H.* A possible mechanism underlying differentiation of membrane proteins in neurons during formation of new behavior // Abstracts of 11nd World Congress of Biological Psychiatry. Barcelona, 1978. P. 24—25.
- Ingvar D. H.* Serial aspects of language and speech related to prefrontal cortical activity. A selective review // Human Neurobiol. 1983. Vol. 2. P. 177—189.
- Ingvar D. H.* Memory of the future. An essay on the temporal organization of conscious awareness // Human Neurobiol. 1985. Vol. 4. P. 4.
- John E. R.* Neurometrics: clinical applications of quantitative electrophysiology. New York etc., 1977. 291 p.
- Jung R.* Correlation of bioelectrical and autonomic phenomena with alterations of

- consciousness and arousal in man // Brain mechanisms and consciousness. Springfield, 1954. P. 310—339.
- Krieger D. T.* Brain peptides: what, where, and why // Science. 1983. Vol. 222. P. 975—985.
- Laitinen L.* Pulsative cerebral impedance measured by permanent electrodes implanted in the human brain // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1970. Vol. 170. P. 594—603.
- McConnell J. V., Jacobson A. A., Kimble D. P.* Effects of regeneration upon retention of conditioned response in the planarian // J. Comp. and Physiol. Psychol. 1959. Vol. 52. P. 1—5.
- Ojemann G. A.* Individual variability in cortical localization of language // J. Neurosurg. 1979. Vol. 50. P. 164—169.
- Ojemann G. A.* Brain organization for language from the perspective of electric stimulation mapping // Behav. Brain Sci. 1983. Vol. 6. P. 189—206.
- Penfield W.* The role of the temporal cortex in recall of past experience and interpretation of the present // Ciba foundation symposium on the neurological basis of behaviour. London, 1958. P. 149—172.
- Pollen D. A.* Intracellular studies of cortical neurons during thalamic induced wave and spike // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1964. Vol. 17. P. 398—404.
- (*Pribram K.*) Прибрам К. Языки мозга. М., 1975. 464 с.
- Rayport J., Waller H.* Single neuron and laminar recording of the human epileptiform spike // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1964. Vol. 17. P. 460.
- Rayport M., Waller H. J.* Parameters of single unit discharge in spiking and nonspiking cortex of patients with chronic focal epilepsy // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1965a. Vol. 18. P. 515.
- Rayport M., Waller H.* Technique and results of microelectrode recording in human epileptic foci // EEG Abstracta: 6th Intern. Congr. Electroenceph. clin. Neurophysiol. Vienna, 1965b. P. 14.
- Russell J. A. G., Wolf A. P.* Robotics at a biomedical cyclotron facility // Robotics and Artif. Intell. Proc. NATO Adv. Study Inst. Castelvecchio Pascoli (Barga) 26 June—8 July 1983. Berlin, 1984! P. 611—631.
- Sem-Jacobsen C. W.* Depth electrographic stimulation of the human // Brain and behavior / Ed. Ch. C. Thomas. Springfield, 1968. 222 p.
- Sem-Jacobsen C. W., Bickford R. G., Dodge Jr. H. W., Petersen M. C.* Human olfactory responses recorded by depth electrography // Proc. Mayo Clin. 1953. Vol. 28. P. 166—170.
- Sem-Jacobsen C. W., Dedeckam H., Torkildsen A., Denstand T., Amundsen M.* Treatment of athetosis by depth-electrography with focal coagulation (a case report) // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1961. Vol. 13. P. 482.
- Sem-Jacobsen C. W., Petersen M. C., Dodge H. W., Lazarte J. A., Holman C. B.* Electroencephalographic rhythms from the depth of the parietal, occipital and temporal lobes in man // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1956. Vol. 8. P. 263—278.
- Turing A. M.* On computable numbers, with an application to the entscheidungsproblem // Proc. Lond. Math. Soc. (ser. 2). 1937. Vol. 42, part. 3. P. 230—240.
- Umbach W.* Elektrophysiologische und vegetative Phänomene bei stereotaktischen Hirnoperationen. Berlin etc., 1966. 164 S.
- Umbach W.* Cortical responses to subcortical stimulation of the diffuse projecting system in 662 stereotaxic operations in man // Excerpta Medica. 1961. N 37. P. 76.
- Umbach W., Ehrhart K.* Micro-electrode recording in the basal ganglia during stereotaxic operations // Conf. Neurol. 1965. Vol. 26. P. 315.
- (*Ungar G.*) Унгар Дж. Проблемы молекулярного кода памяти // Физиология человека. 1977. Т. 3. С. 808—820.
- Ungar G., Desilero D. M., Par W.* Isolation, identification and synthesis of a specific-behavior-inducing brain peptide // Nature. 1972. Vol. 238. P. 5361.
- Valenstein E. S.* Brain Control. New York etc., 1973. 407 p.
- Fan Buren J. M.* Confusion and disturbance of speech from stimulation in the vicinity of the head of the caudate nucleus // J. Neurosurg. 1963. Vol. 20. P. 148—157.

- Waller H, Rayport M.* Single unit and slow wave in human epileptogenic cortex // M. Fed. Proc. 1963. Vol. 22. P. 458.
- Walter W. G.* Location of cerebral tumours by electroencephalography // Lancet. 1936. N 2. P. 305-308.
- Walter W. G.* The living brain. London, 1953. 126 p.
- Walter W. G.* The contingent negative variation: an electrocortical sign of significant association in the human brain // Science. 1964. Vol. 146. P. 434—438.
- Ward A. A.* Epilepsy//Internat. Rev. Neurobiol. 1961. Vol. 3. P. 137—186.
- Ward A. A., Thomas L. B.* The electric activity of single units in the cerebral cortex in man // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1955. Vol. 7. P. 135—136.
- Wetzel W, Ott T, Matthies H.* Hippocampal rhythmic slow activity («theta») and behaviour elicited by medial stimulation in rats // Behav. Biol. 1977. Vol. 19. P. 534-542.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА

НЕЙРОНЫ И ГЛИАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ · ЭЛЕМЕНТЫ МОЗГА

Центральная нервная система, включающая головной и спинной мозг, построена главным образом из нейронов и глиальных клеток. Общее число нейронов в центральной нервной системе составляет 10^{11} .

О. Г. Сотников (1985) рассматривает нейрон как клетку, которая имеет определенные морфологические и функциональные особенности. Согласно этому определению, нейрон является чрезвычайно специализированной клеткой, отличающейся от других клеток мозга рядом неповторимых свойств. Прежде всего речь идет о том, что нейрон способен генерировать потенциал действия, передавать этот потенциал на большие расстояния. Нейрон имеет особо длинные отростки, отдальные от тела нейрона на значительные расстояния. Между нейронами имеются синаптические контакты, через которые осуществляются медиаторные и электрические взаимодействия. По мнению О. С. Сотникова, особенно важным является симбиотическая функциональная связь между нейронами и нейроглиальными клетками. К названным выше характеристикам следует добавить неспособность нейронов к делению и высокую чувствительность концевых приборов.

Распределение нейронов в различных образованиях мозга неравномерно. Например, в двигательных ядрах мозга содержится несколько тысяч нейронов, в гипоталамусе их десятки тысяч, в ядрах мозжечка — сотни тысяч, а в корковых полях — миллионы и сотни миллионов. Длина всех отростков нейронов мозга человека составляет около 4500 километров.

Элементарную схему структуры нейрона представляют таким образом: тело нейрона с ядром, длинный трубчатый отросток — аксон, и короткие ветвящиеся отростки — дендриты. Аксоны, в отличие от дендритов, покрыты миелиновой оболочкой, что способствует более быстрому проведению нервного импульса. Функциональное значение отростков связано с передачей информации от нейрона к нейрону. В ядре находится ядрышко, элементы которого состоят из рибонуклеиновой кислоты. Каждый нейрон окутан сплошной плазматической мембраной (толщина — 700—800 нм). Такая

мембрана защищает нейрон от внешних воздействий и способствует выделению медиаторов. Синаптические контакты имеют особое значение в реализации процессов обработки информации, существенно необходимой как для деятельности отдельной церебральной системы, так и для работы целого мозга. Установлено также, что аксоны обладают управляемыми калиевыми каналами, а последние оказывают влияние на активность нейронов.

В теле нейрона имеются скопления вещества Нисселя, а вокруг него группируются митохондрии — важнейшие органоиды клетки, находящиеся в цитоплазме. Совокупность митохондрий клетки называют хондриомом. Диаметр митохондрии составляет 0.5—1.0 мкм, а длина — от 1 до 10 мкм. Митохондрии участвуют в ряде биохимических процессов. Сам ствол нейрона имеет толщину от 10 до 20 мкм и длину 0.1 мм, а иногда значительно больше.

П. Г. Костюк (1977) указывает, что нервная клетка под влиянием внешних факторов может изменять свои функции. При этом он подчеркивает существенную роль мембранных процессов, поддерживающих взаимодействие между нейроном и средой. Особо важную роль в таких процессах играют трансмембранные токи ионов калия, создаваемые электрическими и химическими контролируемыми ионными мембранными каналами. Эти данные показывают важную роль названных токов в регуляции трофики нервной клетки, в морфогенезе происходящих в ней процессов и в синтезе специфических мембранных протеинов.

Сейчас признано, что нейроны не являются клетками-одиночками, как это считалось раньше. Напротив, нейроны, как правило, собираются в пучки для непрерывной и совместной работы с другими нейронными пучками, а затем — с подкорковыми ядрами и системами мозга. Возникающая в таких случаях мозаика нейронных ансамблей, базирующаяся на морфологической основе, способна осуществлять элементарные процессы, например простейшие сенсорные реакции. Нейроны могут генерировать импульсы с частотой от одного до нескольких сотен герц. Комплекс элементарных нейронных ансамблей, совместно обрабатывающих информацию, поступающую от соответствующего рецептивного поля, называют корковой колонкой (Коган, 1979). Полагают, что передача таких импульсов обеспечивается синаптическим аппаратом. В то же время все нервные клетки генерируют импульс одинаковой амплитуды. Генерация потенциала действия обеспечивает передачу информации на относительно большие расстояния. Есть еще одна особенность нейрона: его ритмическое разряжение осуществляется без влияния периферических рецепторов. Известно, что нейроны находятся в непрерывной деятельности, реализуя спонтанную активность. Этим обеспечивается необходимый уровень работоспособности церебральных механизмов и систем. Такой аппарат трансформирует возбуждение, поступающее из других структур, в энергию активируемого нейрона, а через него в аксон и через синапсы в другие образования мозга. Прижизненные реактивные изменения отдельных компонентов нейрона тесно взаимосвязаны, имеют общие механизмы и могут объединяться

в единый морфологический комплекс реактивной перестройки нейрона (Сотников, 1985).

Нейроны могут осуществлять свою деятельность главным образом благодаря своим особенным свойствам. Так, мембрана аксонных окончаний способна выделять медиатор, а мембрана дендритов способна лишь реагировать на медиатор. Мембрана состоит из двух липидных молекул. Внутренняя среда нейрона имеет отрицательный потенциал 70 мВ относительно наружной среды.

Особого внимания заслуживают работы, в которых были представлены результаты исследований нейронных популяций мозга человека, осуществляемых в процессе лечения больных методом вживленных электродов (Бехтерева и др., 1977; Бехтерева, 1980а). Активность нейронных популяций мозга человека, регистрируемая в процессе многочисленных наблюдений, исследовалась специальными методами, позволяющими осуществлять детальный анализ потоков мультиклеточной активности. В результате анализа полученных данных Н. П. Бехтерева сформировала принципиально новые концептуальные представления о пространственно-временной организации нейронных популяций, об отражении семантических свойств вербальных сигналов мультиклеточной активности нейронных пулов, а также о мозговом кодировании ассоциативно-логических процессов.

Н. П. Бехтерева (1980а) показала, что физиология мозга человека имеет системную организацию функций и многозвеньевой характер систем. При этом она обнружила, что в мозговых системах наряду с жесткими имеются гибкие звенья, которые позволяют осуществлять деятельность в меняющихся условиях внешней среды и при изменениях внутренней среды мозга. Она установила также, что многие нейронные популяции мозга человека связаны с обеспечением не какой-то одной, а разных видов деятельности. По своим физиологическим свойствам нейронные популяции являются полифункциональными организациями. Н. П. Бехтерева, а также ряд других исследователей считают, что звено мозговой системы — это не одна клетка, а множество клеток, отличающихся друг от друга своими свойствами. Функциональное объединение клетон в ансамбли вносит важный вклад в удивительные возможности мозговых систем (Бехтерева, 1980а, 19806).

Обнаружение функционально значимых групп нейронов в разных структурах мозга является нейрофизиологическим подтверждением концепции Н. П. Бехтеревой (1966, 1971, 1976) об обеспечении психической деятельности многозвеньевыми системами различной степени жесткости и о взаимодополняющей роли различных звеньев мозговых систем (Бехтерева и др., 1977).

В отличие от нейронов глиальные клетки не имеют синапсов, но они способны создавать границы межклеточных щелей, а также буферы вокруг нейронов. По некоторым данным, глиальные клетки осуществляют генерализованные влияния на ЦНС, оказывая воздействие на сигналы соседних нейронов. Отметим также, что глиальные клетки не осуществляют те информационные функции, ко-

торые свойственны нейронам. Полагают также,, что глия играет важную роль резервуара электролитов и аппарата быстрого поглощения калия из межклеточных пространств, что важно для регуляции и сохранения, постоянного состава внутренней среды. Глиальные клетки осуществляют роль опорных элементов мозга, а также реализуют некоторые трофические функции.

Глиальные клетки находятся во всех отделах ЦНС. Некоторые исследователи считают, что клетки нейроглии связаны в одно целое — глиопретикулум, другие же выдвигают противоположную гипотезу, согласно которой названные клетки являются автономными.

В настоящее время считают, что существуют три типа нейро-глиальных клеток: астроциты, олигодендриты, микроглиоциты. Астроциты образуют контакты с капиллярами и нейронами, а олигодендриты формируют миелин вокруг крупных аксонов.

Обобщая результаты исследований нейроглии, Күффлер и Никлс (Kuffler, Nichols, 1979) сформировали концепцию, согласно которой нейроглия представляется как совокупность клеток-сателлитов, ассоциированных с нейронами. В ЦНС млекопитающих нейроглия образована двумя основными клетками: астроцитами и олигодендроцитами.

Новейшие исследования позволяют считать, что глия не только опорная и трофическая ткань мозга. Оказалось, что глиальные клетки участвуют в процессах психической деятельности, например психической активации, памяти и др. (Боголепов, 1979). Эти исследования показывают также, что в определенных условиях могут формироваться системы типа нейрон—глиальная клетка—капилляр. В такой системе глиальные клетки осуществляют изолированную функцию в отношении нейронов с целью оптимизации деятельности последних. К тому же глиальные клетки имеют изоляционную функцию, разделяя отростки нейронов друг от друга. Защитная роль микроглии весьма значительна, поскольку она осуществляет также иммуноморфологические реакции в ЦНС. При этом микроглия является одним из наиболее мобильных элементов мезенхимной стромы мозга и рассматривается в качестве одного из структурных элементов гематоэнцефалического барьера, находящегося за препделами сосудистой стенки (Авцын, Ильина, 1961). Подтверждаются данные о том, что присутствие клеток глии необходимо для синтеза медиаторов. Без глиальных клеток нейроны утрачивают некоторые свои важные функции. С другой стороны, имеются сведения об отсутствии связей между нейронами и глией, поскольку электрические взаимодействия между ними почти не встречаются.

Следует сказать, что исследователи предлагали различные гипотезы об участии глиальных клеток в таких функциях, как опорная, изоляционная, секреторная, поглощение химических медиаторов, восстановление и регенерация и, наконец, обеспечение нейронов питательными и другими веществами.

ГЛУБОКИЕ СТРУКТУРЫ МОЗГА

Ствол мозга — важнейшая мозговая структура. Он находится между большими полушариями и спинным мозгом, включает таламус, ножки мозга с четверохолмием, мозжечок, варолиев мост и продолговатый мозг (рис. 1).

По систематизации Е. П. Кононовой (19596) в состав мозгового ствола входят следующие мозговые образования: 1) заможье, к ко-

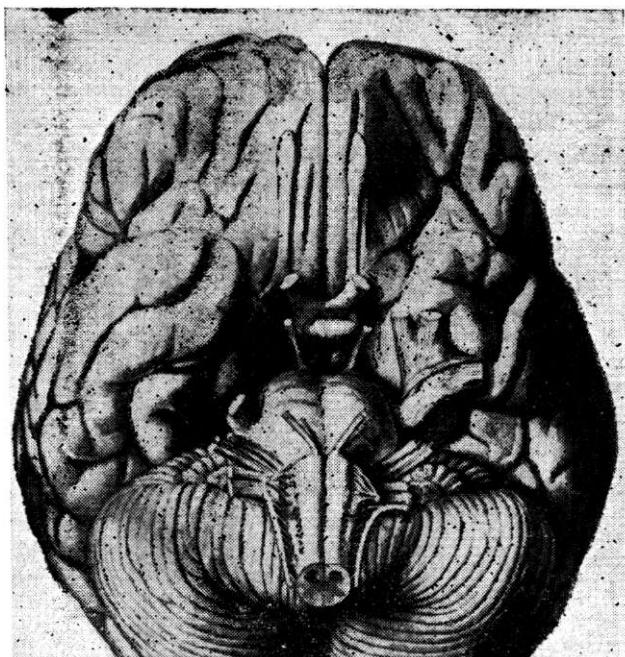


Рис. 1. Основание головного мозга.

торому принадлежит продолговатый мозг; 2) задний мозг, который включает варолиев мост и мозжечок; 3) средний мозг и относящиеся к нему ножки мозга, а также четверохолмие; 4) промежуточный мозг, состоящий из зрительного бугра, эпипиталамуса, гипоталамуса и метаталамуса. В настоящее время считают целесообразным выделять в стволе мозга продолговатый мозг, варолиев мост и средний мозг. В этой же области располагается ретикулярная формация, окруженная нисходящими проводниками и имеющая относительно большой размер.

Функции мозгового ствола осуществляются его же собственным нейронным аппаратом. В стволе располагаются различные ядра и проводящие пути, способствующие реализации ряда механизмов, в том числе механизмов поведения.

Общая характеристика структурно-функциональной организации ствола была дана Ю. П. Лиманским (1983). В стволе мозга заключены аксоны и ядра всех черепных нервов, кроме первой пары. Ядра черепных нервов обеспечивают афферентную и эfferентную иннервацию тканей головы и ее органов. Все спинальные органы чувств (за исключением обоняния) замыкаются через ядерные образования ствола. Отметим, что ствол мозга содержит в себе волокна и ядра восходящих и нисходящих путей, обеспечивающих взаимосвязи спинного мозга с мозжечком, зрительным бугром, корой больших полушарий, а также с некоторыми другими образованиями мозга.

Нижняя часть ствола головного мозга, называемая задним мозгом, включает продолговатый мозг и варолиев мост. Продолговатый мозг, длиною всего лишь 25 мм, является продолжением спинного мозга, а также началом головного мозга.

Структурно-функциональная организация продолговатого мозга значительно сложнее, чем у спинного мозга. Главное различие между спинным и продолговатым мозгом заключается в том, что, во-первых, в стволе мозга пропадает та метамерность и та воспроизводимость, которая свойственна спинному мозгу, а во-вторых, в том, что серое вещество перестает занимать центральное положение и постепенно отходит к периферии. Другими словами, структура верхнего отдела продолговатого мозга здесь уже существенно отличается от структуры спинного мозга (Кононова, 1959).

Продолговатый мозг состоит из покрышки, сформированной группами ядер, связанных между собой и с ядрами других групп (рис. 2). В продолговатом мозгу находятся ядра XII пары черепных нервов — подъязычных, идущих к мышцам языка и подъязычного аппарата. Близко к ним лежат ядра XI пары черепных нервов — добавочных, идущих к мышцам плечевого пояса. На средних уровнях продолговатого мозга расположены ядра блуждающего нерва (IX пара), а именно: моторное, сенсорное и парасимпатическое. В верхних отделах продолговатого мозга находятся нижние оливы. На дне IV желудочка лежит заднее вегетативное ядро блуждающего нерва — представитель бульбарного отдела вегетативной нервной системы. От него идут волокна к гладкой мускулатуре внутренних органов, желез и сосудов. Таким образом, блуждающий нерв осуществляет важнейшие функции организма. Кроме вегетативного центра, соответствующего ядру блуждающего нерва, в продолговатом мозге имеются еще и другие вегетативные нейронные пулы, которые также участвуют в реализации процессов слезо- и слюноотделения, в активации сосудодвигательного центра и центров, регулирующих деятельность потовых желез, дыхания и других процессов (Пинес, 1957). IX пара черепных нервов (языкоглоточный нерв) включает моторную и сенсорную части. Языкоглоточный нерв

содержит проводники общей и вкусовой чувствительности. На границе продолговатого мозга и варолиева моста находится моторное ядро лицевого нерва и сенсорные ядра. Преддверно-улитковый нерв (VIII пара черепных нервов) состоит из двух нейронных образований, совершенно различных по структуре и функции. Поэтому в нем выделяют два сенсорных нерва. Первый из них заканчивается в двух слуховых ядрах, а второй — в вестибулярных ядрах ствола. Последние передают информацию в глубокие структуры мозга,

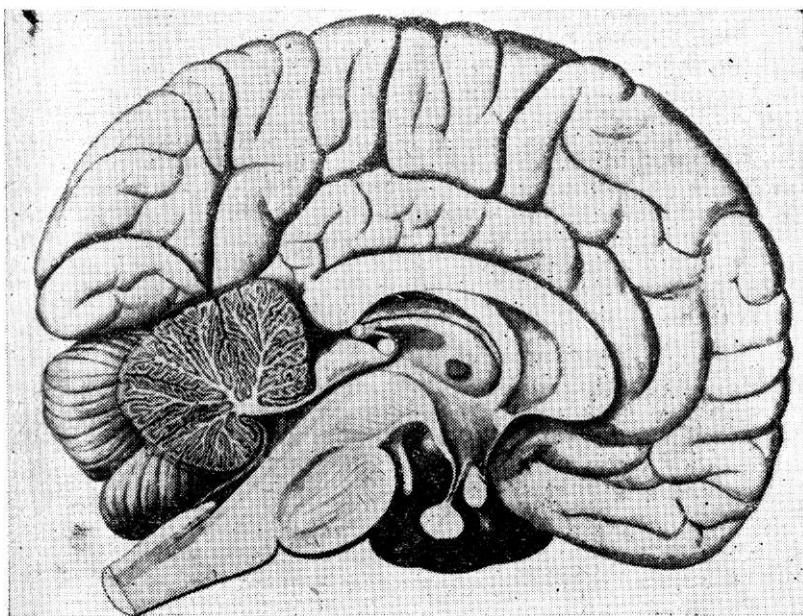


Рис. 2. Продольный разрез головного мозга.

прежде всего в таламус, а затем в мозжечок и в кору головного мозга. В литературе имеются данные о двусторонних связях между вестибулярными ядрами и мозжечком, зубчатым ядром, вестибулярными ядрами и образованиями ретикулярной формации ствола.

Лицевой нерв (VII пара черепных нервов), так же как и VIII пара, является смешанным нервом. Моторное ядро лицевого нерва находится в сетчатом веществе покрышки моста, а промежуточную часть этого нерва выделяют как промежуточный нерв Бризберга.

Непосредственным продолжением продолговатого мозга по направлению вверх является варолиев мост, который находится между продолговатым и средним мозгом. Варолиев мост состоит главным образом из двух структурно-функциональных образований: основания и покрышки. В основании варолиева моста проходят пирамидные пути, между которыми идут собственные волокна варолиева

моста. Эти волокна отходят от нейронов, находящихся в основании моста, в кору полушарий мозжечка.

Из того же района основания варолиева моста выходят проводники, связывающие определенные зоны варолиева моста с соответствующими зонами коры головного мозга. В этом же отделе варолиева моста находятся и такие ядерные образования, как моторное ядро отводящего нерва, находящегося на дне ромбовидной ямки, оральный отдел спинального ядра тройничного нерва и др. Наконец, на дне сильвиева водопровода располагаются ядра блоковидного нерва, ядра глазодвигательных нервов и др. В варолиевом мосту находятся ядерные образования, которые участвуют в механизмах реализации таких реакций, как слезо-, слюно- и потоотделение, а также ядра, способствующие координации движений, не только элементарных, но и относительно сложных (фонация, жевание, мигание и др.). Считают также, что варолиев мост осуществляет передачу импульсов из коры головного мозга в другие образования, в том числе ядра некоторых черепных нервов.

Итак, продолговатый мозг и варолиев мост являются важными компонентами мозгового ствола, их структурно-функциональная организация значительно сложнее, чем спинного мозга. Эти два отдела ствола называют задним мозгом. В нем появляются нейронные структуры различного назначения и различной сложности, а среди них имеются нейроны, типичные для спинного мозга. Уместно также сказать, что продолговатый мозг имеет большое значение для жизнеобеспечения организма, поскольку он служит центром регуляции дыхания, кровообращения, а также центром равновесия и др. Через продолговатый мозг проходят пути болевой, температурной и тактильной чувствительности, собранные в один пучок. Там же находится медиальная петля, отходящая от продолговатого мозга. В медиальной части продолговатого мозга, варолиева моста и среднего мозга располагается ретикулярная формация, состоящая из нейронов различных форм и размеров. Эти нейроны, собранные в пулы, а затем в небольшие ядра, окружены многочисленными волокнами.

Ретикулярная формация (РФ) ствола является важнейшей церебральной системой, выполняющей основные интегративные и контролирующие функции ЦНС. Она составляет основную массу продолговатого мозга, варолиева моста и среднего мозга. По своей структуре она состоит из огромного количества нервных волокон, образующих сеть и осуществляющих связь как между различными отделами РФ, так и с другими системами мозга. В ней расположено большое количество нейронов различного вида и размера, сгруппированных в ядра и подъядра. По некоторым данным, количество нейронов составляет порядка сорока, из которых наиболее крупными являются латеральное ретикулярное ядро, ретикулярное ядро покрышки Бехтерева, параметриальное ретикулярное ядро, гигантоклеточное ядро, каудальное ретикулярное ядро моста, оральное ядро моста, ретикулярное мелкоклеточное ядро продолговатого мозга, ретикулярное вентральное ядро продолговатого мозга. Рас-

пределение ядер в отдельных частях РФ неодинаково. Условно РФ разделяется на латеральную область, содержащую нейроны малого и среднего размера, и медиальную область, характеризующуюся наличием множества нейронов большого и гигантского размера (Berman, 1968).

Кроме того, в РФ выделяют каудальную и ростральную области, находящиеся в реципрокных отношениях (Moruzzi, 1972). Ростральная область, расположенная главным образом в среднем мозгу, выступает в качестве активирующей, а каудальная — находится в продолговатом мозгу и мосту и может выполнять роль тормозной системы в этих отношениях (Moruzzi, 1972).

Отличительной особенностью нейронов РФ является наличие у них двух ветвей: восходящей и нисходящей, а также наличие от 1 до 6 длинных ветвящихся дендритов, ориентированных определенным образом к продольной оси мозга (Лиманский, 1983). Синаптический аппарат РФ чрезвычайно разнообразен. Существует и прямой контакт волокон РФ друг с другом, а также целая система, осуществляющая взаимодействие между ядрами различных областей РФ, моторными и сенсорными ядрами черепных нервов (Rossi, Zanchetti, 1960). Специфика строения РФ связана с функциональной неоднозначностью даже отдельных нейронов. С помощью электрофизиологических методов исследования показаны различные частотные характеристики фоновой активности нейронов, принадлежащих не только различным ядрам, но даже одному и тому же ядру (Лиманский, 1983).

Отмечено, что ретикулярные нейроны, расположенные в продолговатом мозгу и варолиевом мосту, связаны с таламусом и субталамусом, а нейроны среднего мозга — с гипоталамусом. Связь РФ с базальными ганглиями осуществляется через проекционные волокна, берущие начало в среднем мозгу (Rossi, Zanchetti, 1960). РФ прямо и опосредованно тесно взаимодействует почти со всеми структурами и системами мозга, осуществляя множество различных функций. Одной из основных является неспецифическая функция, связанная с процессами активации, благодаря чему РФ участвует в регуляции уровня бодрствования и внимания. РФ ствола через ретикулобульбарные моторные системы принимает участие, координирует и контролирует движение глазных и жевательных мышц (Лиманский, 1983). РФ осуществляет контроль за деятельностью сердечно-сосудистой и дыхательной систем. Считается общепринятым, что дыхательный и сердечно-сосудистый центры находятся в РФ продолговатого мозга, хотя исследования последних лет выявили достаточно самостоятельно функционирующие сосудистые центры в спинном мозгу (Хаютин и др., 1977; Лебедев, 1978). Через ретикулоцеребральную и ретикулоспинальную систему РФ участвует в механизмах супраспинальной регуляции, осуществляющей моторный контроль. Благодаря такому широкому взаимодействию РФ с другими системами мозга оказываются возможными сложные и простые двигательные реакции, осуществляемые в процессе адаптационных поведенческих актов.

За последнее время появилось множество работ, свидетельствующих о наличии ноцицептивных нейронных систем в РФ ствола. В РФ обнаружены нейроны, чутко реагирующие на изменения кожной и внутримозговой температур.

Выделяются системы нейронов различных участков РФ, обладающих определенными специфическими свойствами. К ним относятся ядра шва, голубое пятно, околопроводное серое вещество и др. Уже сейчас доказано, что они имеют отношение к сложным поведенческим реакциям, обучению, памяти, регуляции процессов активации и вегетативных функций.

Двусторонние связи РФ моста с гипоталамусом свидетельствуют об участии этих структур в регуляции уровня бодрствования (Moruzzi, 1972). Выявлена взаимосвязь между мостовой РФ и структурами лимбической системы, в частности ядрами гипоталамуса, осуществляемая через медиальный переднемозговой пучок (Anden et al., 1967).

Особое значение и настоящее время придается мезенцефальному отделу РФ. Мезенцефальная РФ входит в состав лимбической системы (Nauta, 1972). Мезенцефальным образованием лимбической системы считают центральное серое вещество, играющее большую роль в реализации эмоционально-мотивационных реакций.

При электростимуляции (ЭС) центрального серого вещества в зависимости от величины раздражителя у животных возникают различного рода эмоциональные реакции (Glikman, 1958; Onianni, 1972, 1980). При ЭС пороговой величины отмечаются ориентировочные реакции без эмоциональной окраски, которые при повторных электростимуляциях могут угасать. Надпороговая ЭС центрального серого вещества вызывает изменение поведения в сторону агрессивно-оборонительного с эмоционально-вегетативными проявлениями. Сдвиг эмоционального поведения зависит также от участка раздражения. Так, при ЭС латеральной части центрального серого вещества наблюдается развитие страха с избеганием, в то время как ЭС медиальной области вызывает реакции ярости и нападения, которые с окончанием ЭС меняются на реакции страха. В развитии агрессивно-оборонительного поведения большое значение имеют тесные взаимосвязи мезенцефальной РФ с гипоталамусом. Следует подчеркнуть, что прочное совместное содружество РФ и гипоталамуса обеспечивает нормальную регуляцию цикла бодрствование—сон.

Активационные и поведенческие эффекты при раздражении РФ пороговой величиной осуществляются через ретикулоталамокортикальную систему, а надпороговой — через гипotalамосентокортикальную систему. Установлены также тесные взаимоотношения мезенцефальной РФ с гиппокампом. При этом одни авторы подчеркивают активирующий характер, другие — тормозной, третий — реципрокность этих отношений (Виноградова, 1975).

Раздражение РФ совместно с определенными зонами гипоталамуса способствует выработке условных рефлексов или выраженных эмоциональных реакций (Onianni, 1980). Высокая частота само-

раздражения определенных зон ствола (медиального переднемозгового пучка, передних мезенцефальных точек, ретикулярных ядер моста) (Routtenberg, 1970), септума (Glikman, Feldman, 1961) позволила использовать ЭС некоторых точек РФ как безусловный стимул для выработки условных реакций, например пробуждения.

Таким образом, ствол и РФ — жизненно важные церебральные образования, интегрирующие, контролирующие и настраивающие общие и специфические реакции в процессе адаптивной деятельности.

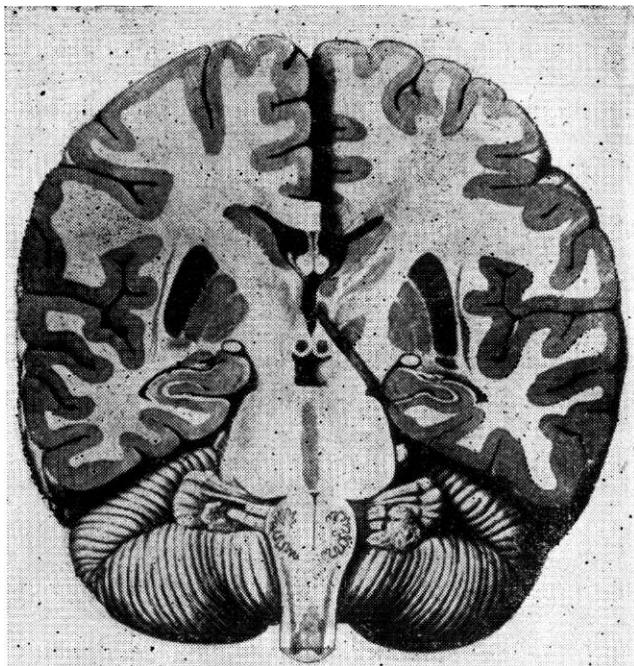


Рис. 3. Поперечный разрез головного мозга.

Мозжечок (малый мозг) находится в черепной ямке под затылочными полушариями большого мозга. Он состоит из червя и двух боковых полушарий (рис. 3).

Различают две поверхности мозжечка — верхнюю и нижнюю, а также два края — передний и задний. Филогенетически мозжечок млекопитающих разделяют на три части: древний, старый и новый мозжечок. Серое вещество образует кору мозжечка и ядра. Остальная часть мозжечка состоит из белого вещества. Кора покрывает всю поверхность мозжечка. В белом веществе мозжечка находятся такие ядра, как зубчатое, кровельное, шаровидное и др.

В настоящее время мозжечок рассматривают как сложное функционально многозначное образование, которое одновременно входит в состав качественно различных и независимых функциональных систем (Лещенко и др., 1971). Считают, что мозжечок оказывает влияние на все центральные мозговые образования, принимающие участие в управлении движениями.

В мозжечок поступают все виды афферентных сигналов, включая слуховые и зрительные. Эфферентными нейронами являются клетки Пуркинье, которые активируются сенсорными стимулами. Особое внимание уделяют роли клеток Пуркинье в механизмах деятельности мозжечка. Считают, что названные клетки участвуют главным образом в тормозных механизмах мозга. Мозжечок осуществляет тормозной контроль системы супраспинальной регуляции мышечного тонуса (Костюк, 1977).

Взаимодействие мозжечка с другими структурами мозга осуществляется посредством трех пар ножек, а именно: нижних, средних и верхних. Нижняя ножка связывает мозжечок со спинным и продолговатым мозгом. Средняя мозжечковая ножка составляет главную часть белого вещества и связывает кору мозжечка с корой противоположного полушария головного мозга, обеспечивая тем самым передачу необходимой информации. Через верхнюю мозжечковую ножку проходят как эфферентные, так и афферентные пути, в том числе пучок Говерса. Названные пути заканчиваются в таких структурах противоположного полушария, как красное ядро, таламус и кора головного мозга (Кононова, 1959а).

Афферентные волокна мозжечка разделяют на лазящие и мишистые. Лазящие волокна выходят из нижнего оливарного ядра, которое находится под контролем как продолговатого, так и спинного мозга. Мишистые волокна вовлекаются в механизмы интернейронных систем.

Кора мозжечка имеет трехслойное строение и содержит пять типов клеток, а именно: зернистые, корзинчатые, звездчатые, клетки Гольджи и клетки Пуркинье. Последние имеют особое значение, поскольку они служат для мозжечка «выходом» в другие системы мозга и «входом» для афферентной полимодальной информации, поступающей в кору мозжечка по двум афферентным системам (Фанарджян, Григорян, 1983). Активность клеток Пуркинье меняется во время сна. Считают, что мозжечок реципроко связан с фронтальной моторной и ассоциативной теменной корой мозга, составляя две рефлекторные петли. Одна из них проходит через сенсомоторную кору, а другая — охватывает ассоциативную область коры (Фанарджян, Григорян, 1983).

В настоящее время основные ядра мозжечка (медиальное, промежуточное, латеральное и др.) рассматриваются как рефлекторные центры, на уровне которых, по-видимому, имеются элементы интегративной деятельности. Отмечено, что функциональная роль отдельных ядер и ядерных зон мозжечка неоднозначна. Например, промежуточное ядро ответственно главным образом за постуральный тонус, а зубчатое — за точность, скорость, плавность движений. Однако

целостная сознательная и неосознанная двигательная деятельность осуществляется за счет постоянных внутри- и внемозжечковых взаимодействий.

Исследования В. В. Фанарджа (1966) показали, что низкочастотное электрическое раздражение мозжечка вызывает в коре больших полушарий отчетливую реакцию вовлечения. Оказалось, что пути передачи этих влияний осуществляются через неспецифические ядра таламуса. Имеются также данные о том, что восходящие пути мозжечка проходят через стволовые и таламические структуры мозга.

Известно, что зубчатое и промежуточное ядра через таламические ядра связаны с таламокортикальной системой, а пути, идущие от фастигиального ядра, оказывают восходящее влияние через стволовые образования мозга (Айрапетян, Ваганян, 1971).

Следует подчеркнуть, что основным путем передачи информации от mechanoreцепторов конечностей туловища является дорсальный спинно-мозжечковый тракт. Этот тракт обеспечивает передачу proprioцептивной импульсации от первых центральных нейронов этого тракта (Пятигорский, Василенко, 1971).

Важной особенностью нейронов дорсального спинно-мозжечкового тракта, передающих proprioцептивную импульсацию, является наличие в них «гигантских» синапсов, образуемых коллатералями первичных афферентных волокон. Нейроны этого тракта осуществляют обработку сигналов, поступающих от различных рецепторных элементов. Считают, что кортикальный контроль через нейроны дорсального спинно-мозжечкового тракта заключается в проведении определенной обработки сигналов, поступающих от различных рецепторных элементов, и выделении основного сигнала из общего сенсорного потока.

Мозжечок не является специфическим вегетативным центром и не обладает пусковым влиянием на внутренние органы. Тем не менее он влияет на деятельность определенных вегетативных центров. При этом вегетативная система выполняет подчиненную роль по отношению к соматической системе. В настоящее время считают, что мозжечок выступает в роли посредника в целях достижения согласованности с другими системами, а также максимального обеспечения запросов и потребностей аппарата движения (Асратян[^] 1941; Талан, 1970). Регуляторное влияние на вегетативные реакции мозжечок оказывает во взаимодействии с другими вегетативными центрами. Сравнительно простые висцеральные феномены, не составляющие поведенческого паттерна, реализуются через связи мозжечка с ядрами стволовой РФ (Nathan, 1972). При осуществлении же сложных поведенческих актов мозжечок вступает во взаимодействие с гипоталамусом (Zanchetti, Zeccolini, 1954) и лимбической системой (Черниговская, 1972).

Поражение мозжечка вызывает расстройство походки, интенционное дрожание, нистагм, адиадохокинез, дисметрию, мимопадание, а также гипотонию мышц и характерное расстройство речи.

Таким образом, благодаря особенностям строения и тесным взаимосвязям с корой, главным образом сенсомоторной, подкорковыми образованиями и спинно-мозговыми центрами мозжечок является главным управляющим органом двигательной системы, осуществляющим координацию и контроль всех видов движений от простых двигательных актов до сложных форм поведенческой двигательной активности.

Средний мозг лежит между варолиевым мостом и промежуточным мозгом.. Он состоит из двух основных компонентов: крыши мозга и ножек мозга. В свою очередь ножки мозга делятся на основание (*basis*) и покрышку (*tegmentum*). В состав среднего мозга входят черная субстанция, четверохолмие, красное ядро, ядра черепных нервов и РФ. Четверохолмие образует крышу (*tectum*) и располагается над полостью среднего мозга — сильвиевым водопроводом, соединяющим четвертый и третий желудочки. Ножки мозга в виде двух тяжей выходят из верхних отделов варолиева моста и направляются в полушария головного мозга. Через ножки мозга проходят нисходящие двигательные волокна, начинающиеся в коре мозга и идущие к ядрам черепных нервов моста и двигательным ядрам спинного мозга. По внутренней поверхности ножек мозга проходит глазодвигательный нерв, а по наружной поверхности спускается блоковый нерв.

Наружная поверхность каждого бугра четверохолмия связана с пучками миелиновых волокон, известных под названием ручки. Ручка верхнего бугра связана со зрительным анализатором, а нижнего — со слуховым.

Покрышка среднего мозга содержит многочисленные пучки нисходящих и восходящих волокон, имеющих отношение к соматосенсорной и простейшей двигательной системам. Помимо этого, в покрышке находится несколько ядерных групп, среди которых имеются ядра III и IV пар черепных нервов, красное ядро, а также несколько ядер, относящихся к РФ. Покрышку среднего мозга можно рассматривать как центральное скопление двигательных и ретикулярных ядер и их волокон, идущих из промежуточного мозга к продолговатому.

Между важнейшими пучками волокон на передней поверхности среднего мозга и его покрышки располагается ядро из пигментированных нервных клеток, содержащих меланин. Эта группа клеток — черное вещество, или черная субстанция.

Черная субстанция — комплекс ядер вентролатеральной части среднего мозга; она состоит из двух зон: сетчатой и компактной. Нейроны черной субстанции образуют синаптические связи с нейронами ретикулярных ядер и базальных ганглиев. Черная субстанция взаимодействует с бледным шаром, таламусом, субталамическими ядрами, красным ядром, четверохолмием, РФ, хвостатым ядром и корой головного мозга (Кононова, 1959).

Деструкция черной субстанции у животных приводит к резкому снижению дофамина в хвостатом ядре. Транспорт этого амина обеспечивается аксонами нейронов черной субстанции. Дофамин синте-

зируется в компактной зоне черной субстанции. В настоящее время признается медиаторная роль дофамина, который является специфическим трансмиттером, активирующим тормозные интернейроны хвостатого ядра и таким образом подавляющим деятельность его нейронов (Черкес, 1983; Connor, 1970).

Установлено, что после разрушения нигростриарного пути повышается уровень гликогена в хвостатом ядре. Истощение запаса дофамина у больных с экстрапирамидными нарушениями является результатом главным образом дисфункции черной субстанции. Нейроны черной субстанции, наряду с красным ядром и ретикулярной формацией среднего мозга, рассматриваются как часть двигательной системы мозга,участвующая в осуществлении содружественных движений.

Красное ядро образовано как бы двумя ядрами и состоит из очень крупных нейронов. В передней части красного ядра заканчиваются волокна, идущие из коры головного мозга. В красное ядро идет большая часть волокон из верхних ножек мозжечка. Все волокна, идущие в красное ядро, образуют вокруг него капсулу. Нейроны красного ядра получают сигналы активирующего типа из моторной зоны коры больших полушарий, мозжечка, черной субстанции. Красное ядро является важным звеном экстрапирамидной системы и имеет большое значение для супраспинальной регуляции мышечного тонуса.

Красное ядро состоит из магноцеллюлярной и парвицеллюлярной частей, дающих начало перекрещивающемуся при выходе руброспинальному тракту и прямому руброретикулооливарному тракту.

Руброретикулярные волокна образуют два пути. Один из них — контраполатеральный рубробульбарный тракт, который является частью руброспинального тракта. Его волокна оканчиваются на нейронах латерального ретикулярного и парвицеллюлярного ретикулярного ядер (Edwards, 1972; Miller, Strominger, 1973; Mizuno et al., 1973). Второй — руброретикулооливарный тракт идет с ipsilateralной стороны к нейронам ретикулярного гигантоклеточного ядра, а также оральному и каудальному ретикулярным ядрам моста (Strominger, Miller, 1975).

Таким образом, через средний мозг проходят как восходящие проводники к таламусу, коре больших полушарий, так и нисходящие, идущие от коры через таламус в продолговатый мозг и другие образования мозга.

Промежуточный мозг состоит из зрительного бугра (таламуса), забугорной области (метаталамуса), подбугорной области (гипоталамуса), надбугорной области (эпиталамуса) и субталамической области (субталамуса).

Таламус²(зрительный бугор) — массивное парное образование овальной формы, занимает основную массу промежуточного мозга, составляя его дорсальную часть, и располагается центрально между самыми полушариями. Наибольших размеров и наивысшей сложности таламус достигает у человека, в связи со значительным раз-

витием новой коры. Объем таламуса у взрослого человека составляет 20 см³, т. е. 1.43 % всего полушария.

Таламус рассматривается и как важное подкорковое звено сенсорных и моторных систем мозга, и как звено системы интрапищечной регуляции. По некоторым данным, в таламусе имеется около 150 небольших ядер, которые организованы в единый структурно-функциональный комплекс, сложно взаимодействующий с новой корой, базальными ганглиями и образованиями лимбической системы. Механизмы таламуса обеспечивают переключение сенсорной информации, идущей к коре головного мозга. Некоторые ядра таламуса служат для переключения специфических форм информации к первичным сенсорным областям коры.

В структурно-функциональной организации мозга таламус имеет большое значение. Его сложноорганизованные, высокодифференцированные ядра имеют двусторонние связи с корой.

В классификации ядер таламуса (Walker, 1966) выделяются 6 групп: передняя, ядра средней линии, медиальная, вентролатеральная, задняя и претектальная.

Передняя группа ядер располагается в переднем бугорке таламуса, где находятся переднее дорсальное, переднее вентральное, переднее медиальное и паратениальное ядра. Группа ядер средней линии содержит центральное медиальное, паравентрикулярное, ромбовидное ядра и центральное серое вещество. К медиальной группе ядер относятся медиодорсальное, интрапламинарное, субмедиальное и вентральное медиальное ядра, а также парафасцикулярный комплекс, в который входит срединный центр. Вентролатеральная группа ядер включает вентролатеральное, вентральное переднее, вентральное заднее и латеральный комплекс (латеральное дорсальное, латеральное заднее ядра). Особое место, в этой группе принадлежит ретикулярному ядру таламуса. В заднюю группу ядер входит подушка, наружное и внутреннее коленчатые тела. Претектальная ядерная группа состоит из претектального заднего ядра и ядра задней спайки.

Всем ядрам таламуса в определенной степени присущи переключательная, интегративная и модулирующая функции. Эти ядра таламуса разделяются по функциональным признакам на релейные, ассоциативные и модулирующие. Важная задача релейных ядер таламуса — переключение потоков импульсации, поступающих в проекционные зоны коры. Особенность ассоциативных ядер таламуса состоит в том, что афферентами здесь служат интрапламические пути. Эфферентные же пути ассоциативных ядер таламуса направляются прямо в ассоциативные области коры.

Модулирующую функцию обеспечивают неспецифические ядра таламуса. Эти ядра считаются как бы продолжением РФ ствола. Однако они более дифференцированы и функционально организованы, чем ядра РФ ствола. РФ таламуса обладает полисенсорным входом, через который по многочисленным интра- и экстраталамическим путям поступает разномодальностная информация. Среди

этих путей значительную часть составляют пути болевой чувствительности.

Релейные (переключательные) ядра таламуса относятся к «внешним» таламическим ядрам (Rose, Woolsey, 1959). Функция этих ядер состоит в переключении потоков, вливающихся в них импульсаций и направляющихся в проекционные зоны коры. Каждое релейное ядро получает исходящие волокна из собственной кортикальной проекционной зоны. Тем самым создается морфологическая основа для функциональных связей между таламическим ядром и его корковой проекцией в виде замкнутых нейронных кругов циркулирующего возбуждения, посредством которых осуществляются их взаиморегулирующие отношения.

Нейронные поля релейных ядер таламуса содержат: 1) таламокортикальные релейные нейроны, аксоны которых идут в III и IV слои коры; 2) длинноаксонные интегративные нейроны, аксоны которых дают коллатерали в РФ среднего мозга и другие ядра таламуса; 3) короткоаксонные нейроны, аксоны которых не выходят за пределы таламуса.

Значительное число нейронов переключательных ядер отвечают только на стимуляцию определенной модальности, но имеются также мультисенсорные нейроны.

Различают два вида релейных ядер таламуса: сенсорные и несенсорные (Scheibel, Scheibel, 1966, 1967).

Сенсорные релейные ядра состоят из многочисленных релейных полей, из которых каждое является в определенной степени автономной структурно-функциональной единицей. Релейным ядром для импульсов, несущих зрительную информацию, является наружное коленчатое тело, проецирующееся на стриарную кору (поле 17). Слуховые импульсы переключаются во внутреннем коленчатом теле. Проекционной корковой зоной их являются поля 41 и 42 и поперечные извилины Гешля.

К сенсорным релейным ядрам относится также заднее вентральное ядро (VP). Оно располагается в вентро каудальной части таламуса. Поступающие в это ядро афференты включают волокна медиальной петли спинно-таламического тракта, тригеминального тракта, вторичные сенсорные вкусовые волокна. Заднее вентральное ядро является также релейным и для интерорецепторных афферентов.

Изучение реакций нейронов заднего вентрального ядра с помощью микроэлектродных отведений показало, что в нем имеются экстрапелевинковые нейроны, разряжающиеся спонтанно и не реагирующие на механическую стимуляцию, и модально-специализированные лемнисковые нейроны, отвечающие лишь на какой-либо один вид раздражения: прикосновение к коже, глубокое давление, движение в области суставов. Афференты заднего вентрального ядра идут в соматосенсорные области коры.

Заднее вентральное ядро является важной стереотаксической мишенью, используемой для устранения тяжелых болевых синдромов. Электростимуляция этого ядра у человека вызывает парестезии в определенных областях контралатеральной части тела, а иногда

и искаженное восприятие соответствующей части тела (нарушение «схемы тела»). Таким образом, заднее вентральное ядро является важным звеном таламокортикальных сенсорных систем, обеспечивающих восприятие локальных и модальностных признаков тактильных, кинестетических, болевых и висцеральных раздражителей, участвующих в механизмах целостного восприятия тела (Смирнов, 1976).

Несенсорные релейные ядра таламуса осуществляют переключение в кору импульсных потоков, поступающих в них из несенсорных экстраплатамических образований мозга. Нейронное строение и структурно-функциональная организация этих ядер в основном аналогичны сенсорным релейным ядрам. В передние ядра таламуса основная афферентация поступает по пучку Вик Д'Азира из мамиллярного ядра гипоталамуса. Кроме того, в передние ядра таламуса приходят волокна из интраплатаминарных ядер и ядер средней линии, ретикулярного ядра таламуса, РФ ствола и стриатума. Корковыми проекциями передних ядер таламуса являются отделы лимбической коры и пресубикулума, а также гиппокампа. В свою очередь лимбическая кора и гиппокамп посылают волокна к гипоталамусу. В результате образуется замкнутый нейронный круг (гиппокамп—свод—мамиллярные тела—передние ядра таламуса—лимбическая кора—поясная извилина—гиппокамп). Речь идет об известном «эмоциональном круге» Пейпса (Papez, 1937), который рассматривается как структурно-функциональная основа эмоциональной жизни.

Передние ядра таламуса из-за тесных связей с лимбической корой рассматриваются как часть лимбической системы и обозначаются иногда как «лимбические» ядра таламуса.

Вентральное переднее ядро (VA) является передней частью вентральной группы ядер таламуса и получает обильную афферентацию из базальных ганглиев. Это ядро посылает прямые афференты к коре лобной области, оперкулуму и островку. Считают, что вентральное переднее ядро является «транзитной станцией». Через него проходят без переключения волокна от дорсомедиального ядра к лобной коре и к ретикулярному таламическому ядру. Благодаря вентральному переднему ядру хвостатое ядро проецируется на кору. Кроме того, вентральное переднее ядро имеет выход к коре из неспецифического таламуса и дорсомедиального ядра.

Вентролатеральное ядро (VL) является оральным ядерным комплексом вентрального яруса латеральной массы таламуса. Основные афференты этого ядра поступают по таламическому пучку лентикулярной петли, который начинается от нейронов внутреннего членика бледного шара. Другая часть афферентов приходит из красного ядра и зубчатого ядра мозжечка. Из зубчатого ядра выходят прямые волокна, которые проходят красное ядро, а затем переключаются на нейроны руброталамического ядра и направляются в вентролатеральное ядро. Большое количество волокон приходят к вентролатеральному ядру из интерстициального ядра Кахала, расположенного в РФ ствола.

Было показано также, что через вентролатеральное ядро проходят полисинаптические сенсорные пути, в частности зрительные и слуховые. Волокна из дорсомедиального ядра таламуса проходят через задние центральные и медиальные отделы вентролатерального ядра, а пути из срединного центра интрапирамидных ядер идут через верхний и задний отделы вентролатерального ядра к скролупе, головке хвостатого ядра и к ретикулярному ядру. Сверху вниз через латеральные отделы вентролатерального ядра проходят волокна кортикоруброспинального тракта, берущие начало в премоторной коре. Следует отметить, что вентролатеральное ядро имеет соматотопическую организацию.

Некоторые авторы считают, что вентролатеральное ядро является одним из центров, регулирующих моторную активность, и оказывает значительные влияния на активность пирамидных нейронов через вставочные нейроны.

Вентролатеральное ядро является важной стереотаксической мишенью при лечении гиперкинезов, особенно паркинсонического трепора и ригидности. Диагностическая ЭС этого ядра вызывает у больных паркинсонизмом двусторонние колебания (преимущественно контраплатеральные) мышечного тонуса, усиление, ослабление, активацию или остановку трепора, ускорение, замедление или задержку произвольных движений и речи, облегчение или усиление сухожильных рефлексов, а иногда эмоциональные проявления, психическую активацию и т. д. (Смирнов, 1976).

Лечебная деструкция вентролатерального ядра освобождает больных паркинсонизмом от ригидности (главным образом на противоположной стороне), ослабляет или устраниет трепор (также на противоположной стороне), уменьшает брадикинезию.

Ассоциативные ядра относятся к так называемым внутренним ядрам зрительного бугра, поскольку их основные афференты приходят не из периферических отделов анализаторов, а из других таламических ядер. Эфферентные волокна ассоциативных ядер направляются непосредственно в ассоциативные поля коры, где эти волокна, отдавая по пути коллатерали в IV и V слоях коры, идут ко II и I слоям, вступая в контакт с пирамидными нейронами посредством аксонодендритических сочленений (Lorente de Nò, 1943; Rose, Woolsey, 1958).

К ассоциативным ядрам таламуса относятся: подушка (pulvinar), латеральное дорсальное (LD) и заднее латеральное (LP), дорсомедиальное (MD) и группа задних ядер (PO).

Импульсы, возникающие в связи с раздражением рецепторов, вначале достигают релейных сенсорных и неспецифических ядер таламуса, где они переключаются на нейроны ассоциативных ядер таламуса, а после определенной организации и интеграции с потоками других импульсаций направляются в ассоциативные зоны коры.

Многочисленные афферентные и эфферентные связи, а также полисенсорность нейронов ассоциативных ядер лежат в основе их интегративной функции, последние обеспечивают взаимодействие как

таламических ядер, так и различных корковых полей и, в определенной степени (учитывая межполушарные связи ассоциативных ядер), совместную работу больших полушарий мозга. Ассоциативные ядра проецируются не только на ассоциативные области коры, но и осуществляют проекции на специфические проекционные зоны (Батуев и др., 1971).

В свою очередь кора головного мозга посыпает волокна к ассоциативным таламическим ядрам, осуществляя регуляцию их деятельности (Батуев, 1975).

Наличие двусторонних связей дорсомедиального ядра с фронтальной корой, подушкой и латеральных ядер с теменной областью коры, а также существование связей ассоциативных ядер с таламическим и кортикальным уровнями специфических афферентных систем дало возможность А. С. Батуеву (1981) развить положение о наличии в составе целостного мозга таламофронтальной и таламотеменной ассоциативных систем, участвующих в формировании различных этапов афферентного синтеза.

Подушка (*pulvinar*) является самым крупным таламическим образованием у человека. Главные афференты поступают в нее из коленчатых тел, неспецифических ядер и других таламических образований. Кортикальная проекция от подушки идет к височно-теменно-затылочным отделам новой коры, играющим важную роль в гностических и речевых функциях. При деструкции подушки, связанной с теменной корой, появляются нарушения «схемы тела». Разрушение некоторых отделов подушки могут устранивать тяжелые боли (Hassler, 1967).

В дорсомедиальное ядро (MD) таламуса афферентация поступает из таламических ядер, ростральных отделов ствола, гипоталамуса, миндалины, перегородки, свода, базальных ганглиев и префронтальной коры. Эти ядра проецируются на лобную ассоциативную и лимбическую кору. При двусторонних разрушениях дорсомедиальных ядер наблюдались преходящие расстройства психической деятельности. Дорсомедиальное ядро рассматривают как таламический ассоциативный центр для лобных и лимбических отделов коры, участвующих в системных механизмах сложных поведенческих реакций, включая эмоциональные и мнестические процессы.

Неспецифические ядра таламуса являются дереватом РФ ствола, но по сравнению с ним более дифференцированы и более функционально организованы. Большинство нейронов этих ядер являются полисенсорными, отвечающими на соматическую, ноцицептивную (болевую) и слуховую сигнализацию. Здесь же встречаются «нейроны внимания» («детекторы новизны»), отвечающие на новизну сигнала (Jasper, 1964).

Неспецифический таламус обладает полисенсорным «входом», через который по многочисленным интра- и экстраталамическим путям поступает разномодальная информация. Среди этих путей значительную часть составляют не имеющие четкой топографической организации пути, несущие болевую чувствительность. Неспецифическая таламокортикальная система, хотя и называется

диффузной, структурно и функционально гетерогенна. Особенность связей и полисенсорность нейронов обеспечивают интегративную функцию неспецифического таламуса, позволяющую ему обрабатывать и организовывать получаемую информацию, используя результаты этой обработки при реализации своих взаимоотношений с другими структурами посредством модулирующих влияний. Наконец, таламус осуществляет разнообразные исходящие модулирующие влияния посредством двух антагонистических механизмов: активирующих и тормозных (функционирующих и раздельно, и одновременно). Благодаря им осуществляются взаимоотношения неспецифического таламуса с РФ ствола, которые рассматриваются как реципрокные с корой мозга и другими образованиями. В свою очередь церебральная кора, особенно ее лобный и сенсомоторный отделы, непосредственно влияют на неспецифический таламус, регулируя уровень возбудимости, или действуют на него опосредованно через РФ. Разрушения одной из частей неспецифического таламуса (интрапламинарных ядер), даже двусторонние, не вызывают ни грубых расстройств сна и бодрствования, ни нарушений восприятия и эмоций, ни качественных изменений условнорефлекторной деятельности, но срывают плавную, регулировку поведенческих реакций. Эта группа ядер, в особенности срединный центр, через посредство многочисленных нейронных путей снабжается обильной афферентацией, позволяющей рассматривать ее как основной релейный этап для многих афферентных систем мозга (Jasper, 1960; Monnier et al., 1960; Нарикашвили, 1968).

Интрапламинарная группа ядер относится к внутренней медуллярной пластинке и растянута от рострального полюса таламуса до плоскости задней комиссуры. Эта группа ядер известна еще под названием циркулярного ядра, а также «конверта». К интрапламинарным ядрам таламуса принадлежат задние интрапламинарные ядра, передние интрапламинарные ядра, ретикулярное ядро. В заднем интрапламинарном отделе, обозначаемом как паракапсикулярный комплекс, объединяются три весьма близких в структурном и функциональном отношении ядра — срединный центр (СМ), паракапсикулярное ядро (Pf) и супракапсикулярное ядро (Spf), из которых ведущую роль играет срединный центр, а остальные два названные ядра получают афференты из тех же источников и адресуются к тем же образованиям, что и срединный центр.

Срединный центр — центральное таламическое ядро, состоящее из двух частей: крупноклеточной и мелкоклеточной. Важнейшим афферентным путем для срединного центра, так же как и для остальных интрапламинарных ядер, является диффузная мультинейронная система волокон (ретикулотектотегментоталамического тракта), висящая через РФ ствола. В срединный центр афферентация также поступает из медиальной петли спинно-таламического и тригеминального трактов, а также из других сенсорных систем. Далее комплекс СМ—Pf получает многочисленные афференты из черной субстанции, красного ядра, некоторых ядер мозжечка, от хвостатого ядра, склерупы, бледного шара, от лимбических структур через

свода а также от ядер таламуса своей и противоположной сторон. В срединный центр приходят корковые волокна, особенно из лобной доли. Таким образом, полисенсорный вход в срединный центр ставит это ядро в исключительное положение по сравнению с другими таламическими ядрами и позволяет рассматривать его как основной релейный этап для всех афферентных путей мозга, направляющих в кору определенным образом организованные импульсы. Через свод и заднюю спайку парные ядра срединного центра тесно связаны между собой, благодаря чему каждое ядро получает информацию не только от своей, но и от противоположной стороны тела. Срединный центр имеет афферентную систему, идущую через таламус и дающую волокна почти во все таламические ядра. Срединный центр также связан с теменной корой (Казаков, 1983).

Эфферентная система волокон направляется от срединного центра к стриопаллидуму. Волокна от крупноклеточной части срединного центра идут к хвостатому ядру, а от мелкоклеточной — к скорлупе. Интрапалинарные ядра являются таламическим реле болевого тригеминального пути. Из передних интрапалинарных ядер идут прямые эфференты в орбинальную и лимбическую кору и имеют связи с теменной корой.

Ретикулярное ядро (Rt) таламуса является гетерогенным в структурном и функциональном отношениях (Hassler, 1959). Оно напоминает узкую ленту, протянувшуюся от рострального полюса таламуса (оральный отдел ретикулярного ядра) вдоль его латеральной поверхности (задний отдел ретикулярного ядра), располагаясь между наружной медуллярной пластинкой и внутренней капсулой.

В настоящее время ретикулярное ядро таламуса рассматривается как важный источник таламокортикальных неспецифических проекций, посредством которых другие неспецифические ядра, особенно паракортикулярный комплекс, оказывают свое влияние на кору. Предполагают также, что ретикулярное ядро служит частотным фильтром, пропускающим к коре только медленные, пульсирующие колебания импульсаций.

Таким образом, неспецифический таламус служит посредником между восходящими системами ствола и мозжечка, с одной стороны, и базальными ганглиями, лимбическими структурами и новой корой — с другой. Благодаря интра- и экстрапаламическим связям таламус организован в единый структурно-функциональный комплекс, сложно взаимодействующий с новой корой, базальными ганглиями и лимбокортикулярным комплексом.

Неоталамус объединяет релейные и ассоциативные ядра, образуя со своими кортикальными проекциями специфическую таламокортиическую систему. Последняя состоит из двух систем: таламокортической проекционной системы (релейные ядра со своими корковыми проекционными зонами) и таламокортической ассоциативной системы (ассоциативные таламические ядра вместе со своими проекциями — кортикальными ассоциативными областями).

Палеоталамус вместе с областями коры, находящимися под его

модулирующим влиянием, образует неспецифическую таламокортикальную систему.

Базальные ганглии — совокупность подкорковых ядер, центрально расположенных в белом веществе больших полушарий. Имеются в виду три парных образования: неостриатум, паллидум[^] ограда.

Неостриатум состоит из двух ядер — хвостатого ядра и скрлупы. Эти ядра сходны по происхождению, нейронному строению, ходу проводящих путей и нейрохимическому составу. Названные ядра представляют собой два тяжа серого вещества, разделенные волокнами внутренней капсулы. Значительная часть волокон, берущих начало в хвостатом ядре и скрлупе, пересекая внутреннюю капсулу, направляется к паллидуму, где и оканчивается на нейронах его сегментов (Леонтович, 1954; Черкес, 1963, 1977; Szabo, 1970).

Структуры стриопаллидарной системы принимают активное участие в механизмах отбора, сличения и интеграции сенсорной информации в стадии афферентного синтеза и принятия решений (Гарибян, Гамбарян, 1985).

Неостриатум, главным образом хвостатое ядро, имеет тесные связи с сенсомоторной, лобной и ассоциативной корой (Кемп, Ровел, 1970). Кора головного мозга через комиссулярные волокна связана с контрлатеральным хвостатым ядром. Имеются также данные, что хвостатое ядро и бледный шар получают информацию от черной субстанции, зрительного бугра, покрышки среднего мозга, гиппокампа, миндалины, а также от красного ядра (Бухтузи, 1971; Смирнов, 1976). Хвостатое ядро связано эффективными волокнами с бледным шаром, скрлупой, зрительным бугром (Карамян, 1970). Неостриатум имеет с корой головного мозга прямые морфологические и функциональные связи (Бухтузи, 1971). По данным Н. Ф. Суворова (1973), хвостатому ядру и бледному шару присущи две основные формы влияния на условные рефлексы — модулирующие и формирующие. А. А. Гарибян и Л. С. Гамбарян (1985) считают, что неостриатум, входящий в состав стриопаллидарной системы, принимает активное участие в механизмах интегративных функций мозга.

Неостриатум находится в тесных взаимоотношениях с таламусом и корой при осуществлении сложных операций высших отделов мозга. Физиологическая же связь стриатума с корой и таламусом осуществляется опосредованно. Таким связующим звеном является паллидум (Черкес, 1983).

По данным В. А. Черкеса (1983), паллидум представляет собой неспецифическое релейное ядро, осуществляющее функцию посредника в эфферентной импульсации хвостатого ядра и скрлупы. Им постулируется представление о замкнутом круге импульсаций: неостриатум—паллидум—таламус—лобные доли—неостриатум. Этому кругу нейрональной сети, названной В. А. Черкесом каудальной петлей, придается большое значение в интеграции нервных процессов на высших уровнях мозга — генезе синхроактивности регуляции сна (Черкес, 1983).

В процессе взаимодействия между корой больших полушарий и иеостриатумом устанавливаются сложные функциональные отношения, причем кора регулирует реакцию нейронов неостриатума. Считают, что передние отделы коры вычленяют специализированный сигнал из сенсорного неспецифического потока, восходящего в конечный мозг, по системе ретикулярная формация—медиальный таламус—неостриатум (Толкунов, 1978).

Неостриатум считается морфологической гомогенной структурой, хотя некоторые исследователи выделяют в нем несколько нейронных полей. Нейронное, строение неостриатума показывает, что интеграция сигналов происходит в сложной нейронной сети с взаимным перекрытием различных афферентных входов, несущих эти сигналы (Черкес, 1983).

Паллидум (бледный шар) является более древним образованием, чем неостриатум. Наружные и внутренние сегменты бледного шара тесно прилегают друг к другу, разделяясь очень тонким слоем волокон. Небольшое количество прямых афферентных волокон оба сегмента паллидума получают от неостриатума. Бледный шар получает прямые волокна не только от хвостатого ядра, но и от срединного центра таламуса. Вентролатеральное ядро таламуса получает прямые волокна от паллидума. Кроме того, через верхнюю ножку мозжечка волокна от зубчатого ядра направляются к бледному шару.

Эфферентный путь паллидума состоит из лентикулярной петли, которая начинается от внутреннего сегмента бледного шара. Отсюда обеспечиваются эффеरентные связи паллидума с таламусом, красным ядром, РФ. Таким образом, паллидум связан со скорлупой, неспецифическими ядрами таламуса, неокортексом, субталамическим ядром и мозжечком. Наиболее изучены связи неостриатума с паллидумом. Исследования последних лет, проведенные на обезьянах с электродами, вживленными в область паллидума, подтвердили тормозящее влияние хвостатого ядра на нейронную активность бледного шара (Ohaya et al., 1976).

Нейроны обеих сегментов паллидума испытывают двойственное влияние нисходящей импульсации неостриатума — возбуждающее и тормозящее, с некоторым преобладанием последнего. Паллидум — посредник для неостриарной импульсации, а точнее, анатомическое звено, через которое осуществляется физиологическая связь неостриатума с таламусом и корой, с одной стороны, и с нижележащими структурами супраспинальной системы — с другой. Некоторые из надсегментарных структур, ответственных за регуляцию моторики, хорошо известны. Это субталамическое ядро, мозжечок, передние отделы неокортекса. Наличие моносинаптических связей паллидума с этими структурами является указанием на то, что и он включается в этот анатомо-функциональный комплекс, ответственный за регуляцию непроизвольных движений. В развитии симптомов двигательной патологии важную роль играют многие структуры мозга, расположенные на разных его уровнях от ствола до коры, к ним относятся tremorogenные зоны мозгового ствола, мозжечок,

субталамическое ядро Льюиса, красное ядро, неостриатум, черная субстанция, некоторые ядра таламуса, моторная кора. В нарушении неврогенных и нейрохимических механизмов этой очень сложной: многоэтажной системы, какая-то роль принадлежит паллидому, в одних случаях весьма второстепенная, в других[^]- более существенная (Черкес, 1983). Между скрлупой и островковой корой располагается ограда (клауструм), которая филогенетически является самым новым образованием базальных ганглиев. В связи с многочисленностью эfferентных путей клауструма, иннервирующих все поля неокортекса и глубоких структур мозга, названное ядро участвует в регуляции и организации самых различных функций: двигательных, вегетативных, а также в организации эмоций и регуляции сна. Клауструм признается важным интегративным ассоциативным центром, имеющим отношение к ориентированному рефлексу, сексуальному поведению, и входит в общую тормозную систему мозга (Филимонов, 1955; Gabour, 1962; Gabour, Pelle, 1964; Калашников, 1972; Жгенти, Тимченко, 1973; Черкес, 1983).

Гипоталамус является ростральным динцефальным концом РФ ствола. Морфологически связи гипоталамуса обширны и соединяют его почти со всеми отделами ЦНС. О роли гипоталамуса в регуляции функций сердечно-сосудистой системы, дыхания, пищеварения, эндокринной системы, регуляции сна и бодрствования, эмоционально-мотивационных реакций*, терморегуляции, метаболизма и других имеются многочисленные исследования. Гипоталамическая область является высшим подкорковым центром вегетативных, эмоциональных и моторных проявлений, сложных реакций адаптивного поведения, а также основным центральным механизмом поддержания гомеостаза внутренней среды организма, симпатического и парасимпатического тонуса, эрготропных и трофотропных состояний адаптивного поведения (Баклаваджян, 1981).

Вопрос о классификации гипоталамических ядер является дискуссионным, и, по данным различных авторов, в гипоталамусе выделяются от 15 до 48 пар ядерных образований (Sager, 1962; Баклаваджян, 1969). Единой классификации не существует. Наиболее удачной признана схема подразделения ядер, предложенная Кларком (Clark, 1938). Гипоталамус у всех млекопитающих и человека включает четыре основные части: преоптическую, супраоптическую, бугорную и мамиллярную. Ядра гипоталамуса различаются по цитоархитектоническим признакам. Ядра суправентрикулярное и супраоптическое выделяются густотой расположения клеток и интенсивностью окраски. Они отличаются не только цитоархитектоническими чертами, но и богатым кровоснабжением и способностью продуцировать нейросекрет (Боголепова, 1968). По своей нейронной организации гипоталамус несколько сходен с РФ ствола.

По данным Т. А. Леонович (1972), в гипоталамусе выделяются три типа нейронов. Первый — нейросекреторный, представлен нейронами типа супраоптического, паравентрикулярного и аркуатного ядер. Подобные единичные нейроны могут быть разбросаны и в других ядрах гипоталамуса. Т. А.. Леонович (1972) предполагает[^] что эти

нейроны играют роль рецепторов состояния внутренней среды организма наряду с нейросекреторной функцией. Второй отдел нейронов — ретикулярный. Он составляет основной объем гипоталамуса и является непосредственным оральным продолжением РФ ствола. В этом отделе расположены клетки типа терморецепторов, осморецепторов (Nosajama et al., 1963). Третий отдел характеризуется слабоветвящимися нейронами с короткими дендритами и отличается от других отделов гипоталамуса наличием организованных связей с передними ядрами таламуса через мамиллаталамический путь и с пресубикулум и субикулум — через свод (Леонович, 1972).

По данным ряда авторов (Etcheverry, 1968; Крагун, 1972; Солляртинская, 1973), гипоталамус получает волокна из нижележащих образований: центрального серого вещества, дорсального иентрального ядер Гуддена, РФ среднего мозга, главным образом в составе мамиллярной ножки. Восходящие волокна идут к гипоталамусу по продольному пучку Шютца. Главными системами волокон, связывающими гипоталамус со стволом, считаются мамиллоторгментальный пучок, дорсальный продольный пучок Шютца, мамиллярные ножки и перивентрикулярные волокна. Имеются также двусторонние связи гипоталамуса с таламусом, главным образом его дорсомедиальным ядром, с бледным шаром, скорлупой, хвостатым ядром и миндалиной. Через свод проходят к мамиллярным ядрам гипоталамуса пути от аллокортикальных формаций. Имеются прямые пути от гипоталамуса к передним отделам новой коры, а также пути, связывающие гипоталамус с таламусом, переключающиеся в передне-вентральном и дорсомедиальном ядрах таламуса. Влияние неокортика адресуется главным образом к заднелатеральным отделам гипоталамуса, играющим наиболее существенную роль в интегративной деятельности мозга (Жукова, Брагина, 1981).

Нейроны гипоталамуса высоко чувствительны к малейшим изменениям гуморальной среды организма, они участвуют в механизмах, обеспечивающих постоянство внутренней среды организма — гомеостаз. Гипоталамус является главным подкорковым центром регуляции вегетативных функций организма. При раздражении гипоталамуса регистрируются симпатические и парасимпатические реакции. В работах Витти с соавторами (Beattre et al., 1930) туберальная и передняя области гипоталамуса рассматривались как парасимпатический отдел. При раздражении этих областей наблюдалось усиление моторики желудка и мочевого пузыря, замедление ритма сердечных сокращений и др. По данным названных авторов, в задней области гипоталамуса заложены механизмы, обеспечивающие контроль симпатической нервной системы и секреции адреналина. При исследовании вегетативных и соматических реакций, вызванных раздражением различных областей подбугорья, Гесс (Hess, 1956) пришел к заключению, что в области межзатылочного мозга имеются две антагонистические зоны: трофотропная, или парасимпатическая, и эрготропная, или симпатическая. По данным Гесса (Hess, 1956), эрготропная зона локализована в заднем гипоталамусе и ее раздражение вызывает все признаки общего возбуждения сим-

патической нервной системы: повышение кровяного давления, мидриаз, учащение сердцебиения, учащение и углубление дыхания, повышение двигательной активности, реакцию ярости. Трофотропная зона располагается в ростральных отделах гипоталамуса и в преоптической области, и ее раздражение вызывает миоз, усиление перистальтики кишечника, вазодилатацию, урежение частоты сердечных сокращений и дыхания, дремотное состояние, адинамию, т. е. симптомы, характерные для повышения тонуса парасимпатической нервной системы.

Принцип классификации ядерных образований в гипоталамусе на симпатические и парасимпатические рядом авторов оспаривается (Баклаваджян, 1969, 1971, 1977, 1981; Вальдман, 1969). Они считают, что узкой локализации прессорных и депрессорных нейронов не существует. Эти нейроны распределены по всему гипоталамусу, с некоторым преобладанием прессорных точек в задней, а депрессорных — в передней и преоптической областях.

Как отмечают ряд авторов (Вальдман, 1969; Вайн, Соловьева, 1973; Баклаваджян, 1977), гипоталамические структуры входят в функциональные системы, формирующие целостные вегетопсихомоторные реакции и их вегетативные проявления на периферии могут содержать как симпатические, так и парасимпатические компоненты. Учитывая роль гипоталамуса в интеграции вегетативных соматических и эмоциональных проявлений целостных актов поведения и придерживаясь функционального принципа классификации ядерных образований гипоталамуса, некоторые авторы считают наиболее правильным разделение гипоталамуса на эрготропные (динамогенные) и трофотропные зоны (Вайн, Соловьева, 1973). Большинство исследователей в настоящее время считают, что гипоталамические механизмы интеграции эрготропных и трофотропных реакций располагаются во всех отделах гипоталамуса с некоторой преимущественной концентрацией трофотропных зон в передних отделах, эрготропных — в задних областях гипоталамуса (Вальдман, 1969; Вайн, Соловьева, 1973; Баклаваджян, 1977).

В гипоталамических структурах содержится высокая концентрация норадреналина, дофамина, серотонина, ацетилхолина, гамма-аминомасляной кислоты, пептидов. Это свидетельствует о наличии норадренергических, дофаминергических, серотонинергических, холинергических и других структур в гипоталамусе (Palkovits, 1973; Palkovits et al., 1974; Баклаваджян, 1981).

Норадренергические системы различных отделов гипоталамуса играют важную роль в терморегуляции, регуляции пищевого поведения и эмоциональных реакций, двигательной активности, секреции гормонов передней доли гипофиза, сна и бодрствования, функции сердечно-сосудистой системы. Дофаминергические нейроны гипоталамуса имеют большое значение в регуляции нейроэндокринных функций и терморегуляции. Серотонинергические волокна являются восходящим компонентом дорсального продольного пучка Шютца. Продолжая через латеральный отдел гипоталамуса, они обеспечивают моносинаптическую серотонинергическую иннервацию фронтальной

коры, которая рассматривается как некортикальное представительство лимбической системы. Функция серотонинергической системы гипоталамуса связана с терморегуляцией, секрецией гонадотропинов, АКТГ, регуляцией функции сна и бодрствования. Холинергические механизмы гипоталамуса принимают участие в формировании эмоционально-поведенческих реакций ярости, агрессии, в терморегуляции, регуляции питьевой реакции и др. Хуже изучена система ГАМК-ergicических нейронов и гистаминергическая система гипоталамуса. Рядом исследователей установлена важная роль пептидов в регуляции ряда гормонов, в частности гормона роста аденогипофиза, а также нейроэндокринных цепей как модуляторов активности нейронов ЦНС (Kobayashi et al., 1977; Баклаваджян, 1981). В отличие от нейронов других отделов ЦНС нейроны некоторых отделов гипоталамуса обладают двойным свойством — они чувствительны к действию нейромедиаторов, выделяющихся в области пресинаптических терминалов, с одной стороны, а с другой — к действию факторов окружающей среды данного нейрона: температуре, глюкозе, гормонам и другим биологически активным веществам. Гипоталамус является основным регулятором деятельности эндокринной системы, а также участвует в образовании ряда гормонов.

Влияние гипоталамуса на функции организма осуществляется не только через нервную систему, но и через железы внутренней секреции. Нейросекреторная функция нейронов супраоптического и паравентрикулярного ядер гипоталамуса получила подтверждение в многочисленных исследованиях (Поленов, 1968; Алешин, 1979).

В настоящее время известно, что гормон заднего гипофиза — антидиуретический — продуцируется нейронами этих ядер и по волокнам гипоталамо-гипофизарного тракта поступает в гипофиз.

Гипоталамическая регуляция соматических и вегетативных функций организма осуществляется с участием надпочечников.

Важную роль в регуляции термализма и термопродукции играют медиальные ядра гипоталамуса. Изолированное разрушение области серого вещества ведет к атрофии половых желез. Оральная часть гипоталамуса оказывает ускоряющее действие на половое развитие, каудальная — тормозящее. Двустороннее разрушение вентромедиального гипоталамуса вызывает гиперфагию, полидипсию и ожирение. Двустороннее разрушение латерального гипоталамуса вызывает, наоборот, афагию, адипсию и гибель животного от истощения. Некоторые авторы считают, что «центр питания» локализован в латеральном гипоталамусе, а «центр насыщения» в вентромедиальном гипоталамусе.

Гипоталамус активно участвует в регуляции сна и бодрствования. Установлено, что симптом летаргического сна при эпидемическом энцефалите обусловлен повреждением подбуторной области. Для поддержания состояния бодрствования решающее значение имеет задняя область гипоталамуса. Обширное повреждение мезодиэнцефальной РФ вызывает у животного состояние длительного сна. Периодические спячки в виде нарколепсии объясняются поражением ростральной части РФ среднего мозга и гипоталамуса.

В исследованиях Гесса (Hess, 1956) раздражение наружной части переднего гипоталамуса сопровождается резким снижением мышечного тонуса. Противоположный эффект наблюдается при раздражении зоны подбугорья, распространяющейся от среднего мозга до средней части гипоталамуса. Раздражение этой области вызывает симптомы бодрствования, повышения двигательной активности.

При посредстве особой системы эфферентных волокон гипоталамическая область связана с рядом центров и прежде всего с поясной извилиной коры, ядрами таламуса, гипофизом, передними рогами спинного мозга, гиппокампом, РФ (Тонких, 1965; Szentagothai et al., 1965; Баклаваджян, 1967).

Гипоталамус имеет исключительное значение в нейрогуморальной и гормональной регуляции. Вместе с тем любое воздействие на его ядра сопровождается сложным комплексом реакций многих систем организма, что выражается в психических, соматических и висцеральных эффектах.

Лимбическая система — комплекс тесно взаимосвязанных (анатомически и функционально) структур головного мозга, принимающих основное участие в регуляции эмоционально-мотивационного поведения. Последнее реализуется за счет интегративной деятельности этой системы, в результате чего осуществляются простые и сложные приспособительные реакции на различных уровнях организма и личности.

Структурами лимбической системы являются некоторые подкорковые ядра и определенные зоны коры. Это прежде всего описанные еще Пейпсом (Papez, 1973) структуры основного лимбического круга, включающие гиппокамп, мамилярные тела, передние ядра таламуса, поясную извилину. Вначале считалось, что эти нервные образования участвуют главным образом в реализации эмоциональных реакций. При этом большое значение придавалось взаимодействию отдельных звеньев лимбической системы как между собой, так и с другими структурами мозга.¹ Например, гиппокамп тесно связан с мамилярными телами, к которым направляются основные проекции гиппокампа. Лимбическая кора имеет взаимосвязь с таламическими ядрами, хвостатым ядром, центральным серым веществом среднего мозга (Ward, 1948; Blackstad, 1956). Септум занимает промежуточное положение между гиппокампом и РФ.

В дальнейшем круг лимбических образований был значительно расширен. К ним относятся структуры коркового происхождения: 1) палеокортикальные (более древние) — гиппокамп, грушевидная доля, препириформная кора, периамигдалярная кора, энторинальная область, обонятельные луковицы и обонятельный бугорок; 2) парааллокортикальные — поясная извилина (лимбическая кора), пресубикулум, лобно-теменная кора, а также подкорковые ядерные образования: гипоталамус, миндалевидный комплекс, прозрачная перегородка, антеромедиальные ядра таламуса, центральное серое вещество и хвостатое ядро (Ониани, 1980).

Такое расширение границ лимбической системы оправдано в связи с новым подходом к ней как высококоординированному интегратив-

ному аппарату, организующему и обеспечивающему протекание всех процессов (психических, вегетативных, соматических) при эмоционально-мотивационной деятельности, т. е. восприятие и хранение эмоционально значимой информации, выбор и реализация определенных адаптивных форм мотивационного поведения.

В единый целостный лимбический механизм каждая структура вносит свой индивидуальный вклад. При этом прослеживаются сложные взаимоотношения между различными элементами лимбической системы.

Выделяются целые комплексы взаимосвязанных структур, составляющих единый действующий механизм, реализующий определенные формы эмоционально-мотивационного поведения. Известный круг Пейпса имеет отношение к обучению и памяти (Виноградова, 1975). Амигдалогипotalамомезенцефальная подсистема играет большую роль в регуляции агрессивно-оборонительных, пищевых и сексуальных форм поведения (Ониани, 1980). Определена лобно-лимбико-стриарная интегрирующая системы (Гарибяп и др., 1984).

Предложена модель памяти в виде кортико-лимбико-таламокортикальной цепи, формируемой по типу импринтинга (Mishkin, 1982). Наряду с этим каждый участок лимбической системы имеет свои функциональные особенности. Выраженное угнетение агрессивного поведения отмечается при ЭС базомедиальной части миндалевидного комплекса и периформной коры. Вместе с тем угнетение агрессивного поведения отмечается и во время ЭС дорсального гиппокампа, периформной коры, латерального ядра перегородки, части безымянной субстанции и передней части поясной извилины. В то же время облегчение агрессивного поведения происходит при ЭС центрального гиппокампа, латеральной перегородки, медиальной части безымянной субстанции и латерального ядра миндалевидного комплекса (Sigel, Edingei, 1983).

Выявлена большая функциональная значимость не только отдельных комплексов и структур лимбической системы, но и отдельных групп нейронов в пределах одной и той же структуры. В этом отношении данные последних лет углубляют представления о структурно-функциональной организации мозга. Отмечаются различные типы привыкания реакций нейронов лимбической системы человека к сенсорной стимуляции (Wilson et al., 1984). В орбитофронтальной коре найдены нейроны, реагирующие на вид, запах, вкус пищи, и особенно активно, на извращенное аверсивное подкрепление. При разрушении орбитофронтальной коры могут возникать неправильные поведенческие реакции, связанные с утратой этих систем нейронов. В субфорникальной зоне, вблизи от септума, выявлена система нейронов, специфически связанная с процессом зрительного узнавания. Развитие антероградной амнезии после разрушения в области гиппокампа и миндалины происходит прежде всего за счет нарушения кортикальных ассоциативных путей этой системы (Rolls et al., 1981).

Проведенные специальные нейрохимические исследования различных участков лимбической системы свидетельствуют о том, что

амигдала, гиппокамп, перегородка и некоторые отделы таламуса играют большую роль в действии вазопрессина, АКТГ и их производных на память и поведение (Van Wimersona et al., 1983). Эти эффекты действия зависят от влияния пептидов на нейромедиагорные системы различных структур. Предполагается, что влияние лимбических структур (гиппокампа, амигдалы) на гипофизарно-адреналовую систему осуществляется через медиобазальный гипоталамус (Feldman, 1983). Нейроны гиппокампа и медиальной преоптической области септума чувствительны к кортикостероидам.

Отмечается повышенная чувствительность лимбических структур к ЭС импульсным током. Весьма интересными являются результаты исследования при изучении лимбического феномена «раскачки», развивающегося при систематических (ежедневных) ЭС, например, миндалины. Оказалось, что после рассечения переднего мозга у обезьян этот феномен не развивается. Это связывается с тем, что в проведенных условиях длительная стимуляция миндалины осуществляется через подкорковые пути, восходящие от ствола мозга (Wada, Mizogushi, 1984).

Клинико-физиологические исследования у больных с вживленными электродами при регистрации и сопоставлении поверхностной и глубинной ЭЭГ с видеомагнитными записями поведения выявили, что в механизмах «психических припадков» особую роль играют взаимосвязи между гиппокампом и миндалиной, с одной стороны, гипоталамусом и фронтобазальной цингуллярной корой — с другой. Большинство расстройств психических функций (потеря сознания, афазия, аура, галлюцинации, страх, агрессия, маниакальное состояние, вегетативные нарушения, моторные автоматизмы) связаны с изменением активности в локальных областях лимбических структур под влиянием эпи-разрядов (Wiesserr, 1983).

Функции лимбической системы определяются, как было сказано выше, и сложным взаимодействием различных структур, и спецификой каждой структуры в отдельности. Передняя лимбическая кора имеет отношение к эмоциональной выразительной речи (Сгашоп, Jurgens, 1983). Мамиллярные тела играют большую роль при выработке пространственных дифференцировок и навыков (Holmes et al., 1983). Перегородка принимает активное участие в процессе переобучения. Ей принадлежит роль пространственного различения и оценки. При ее разрушении возникают персеверации в процессе переделки навыка (Goodlett et al., 1983). Отмечено, что ЭС медиального ядра перегородки специфически влияет на консолидацию памяти. Важную роль в модуляции агрессивного поведения играет так называемое рядомлежащее ядро перегородки (п. *accumbens*). При его разрушении у животных возникает повышенная раздражительность, агрессивное поведение и каннибализм (Lee Soon et al., 1983).

Гиппокамп — парное сегментированное подкорковое образование, расположенное в глубине медиобазальных отделов височных долей головного мозга. Свое необычное название (в переводе «морской конек») он заслужил благодаря особой форме и расположению.

Гиппокамп по праву называют сердцем лимбической системы (McLean, 1955), поскольку функции его множественны: от сложных мотиваций и социально-поведенческих актов до простых эмоционально-вегетативных реакций.

В филогенетическом отношении гиппокамп является самой старой областью коры (палеокортекс).

На всем протяжении от передних отделов переднего мозга до задних отделов височных долей гиппокамп граничит главным образом с миндалевидным комплексом и нижним рогом бокового желудочка. Вместе с прилегающими к нему образованиями (зубчатой извилиной и субикулумом) гиппокамп образует гиппокампальную формацию.

Гиппокамп представляет собой высокоорганизованную структуру, имеющую сложное внутреннее строение, включающее и специализированные нейроны, и полиморфные клетки, и белое вещество, расположенные строго определенным образом, что позволяет четко выделять в гиппокампе по морфологическим особенностям различные области, поля, слои.

Основными клетками гиппокампа являются пирамидные нейроны, способные продуцировать правильный регулярный тета-ритм и имеющие различные типы нервных окончаний на соме, дендритах и дендритных шипиках. Имеются работы, связывающие роль синаптических аппаратов с различными функциями гиппокампа (проведение возбуждения, торможения, способности к обучению и памяти). Медиаторная роль гиппокампа изучена еще недостаточно, однако имеются отдельные сведения, указывающие на существование в гиппокампе пуллов белков и гликопротеидов, селективно высвобождаемых во внеклеточное пространство. Высказывается предположение о существовании специальных интернейронов для торможения на дендритах (Andersen, Langmoen, 1981). Гиппокамп имеет особенности клеточного строения, множество внутри- и межгиппокампальных связей, а также многочисленность связей с другими структурами мозга. Прослежены тесные анатомические связи гиппокампа со структурами основного лимбического круга, с активирующей РФ, неспецифическими ядрами таламуса и гипotalамусом (Nauta, 19G3). На основе этих данных выделены два эмоциональных круга (большой и малый), общим звеном которых является гиппокамп. В отличие от других структур мозга гиппокамп характеризуется сегментарной организацией. Каждый сегмент представляет собой морфологическую единицу гиппокампа, способную функционировать самостоятельно и независимо от других (Andersen et al., 1973).

Таким образом, наряду с тесной функциональной взаимосвязью различных частей гиппокампа существует и функциональная независимость его отдельных элементов друг от друга.

Многочисленные афферентные и эфферентные, прямые и опосредованные корково-подкорковой связи, особенности синаптических аппаратов, своеобразие клеточного строения обусловливают полноту функциональность гиппокампа. Особая интегрирующая роль гиппокампа связана не столько с первичной обработкой сенсорных стимулов, сколько с приемом и переработкой информации на высших.

уровнях организма и личности. Это прежде всего оценивающие, эмоционально-мотивационные и поведенческие функции. Об этом свидетельствуют многочисленные литературные данные.

При электрофизиологическом изучении гиппокампа были выявлены его специфические свойства генерировать тета-ритм 4—10 Гц. Установлено, что биоэлектрическая активность гиппокампа тесным образом связана с деятельностью многих подкорковых структур и коры головного мозга: таламуса, РФ ствола, гипotalамуса, перегородки, новой коры (Parmeggiani, 1967; Латаш, 1972; Онiani, 1980). Особое значение придается гиппокампальному тета-ритму. Приводятся данные (Пигарева, 1978) о различных наборах частотных характеристик в диапазоне тета-ритма, соответствующих определенному состоянию **ИТИ** движению животного. Функциональная роль этого ритма связывается с процессами долгосрочной памяти (Виноградова, 1975). В настоящее время выделяется низкочастотный гиппокампальный тета-ритм, коррелирующий с движением и не связанный с двигательными актами. Усиление тета-ритма гиппокампа у животных коррелирует с высоким уровнем эмоционального напряжения типа страха, агрессии, выраженной пищевой, питьевой и сексуальной потребностей, а также при парадоксальной фазе сна (Ониани, 1980). Это совпадает с усилением алфа-ритма в новой коре, и, наоборот, в дремотном состоянии наблюдается угнетение тета-ритма гиппокампа и появление веретенообразной активности в новой коре. Аналогичная картина отмечена и при удовлетворении потребностей. Т. Н. Ониани (1980) рассматривает смещение частотного диапазона тета-ритма в сторону более высоких частот как фактор мотивации.

Гиппокамп — чувствительная структура к искусственному раздражению, быстро реагирующая пароксизмальной активностью. Эта способность гиппокампа учитывается и используется в лечебно-диагностическом плане у больных с вживленными электродами с целью выявления эпилептических очагов. Установлено большое значение гиппокампа в механизмах эпилептогенеза (Бехтерева и др., 1967).

Основные функции гиппокампа связываются с регуляцией эмоций, мотиваций, памятью, условнорефлекторным поведением и обучением (Гамбарян, Коваль, 1972; Пигарева, 1978). При разрушении гиппокампа могут возникать эффекты, свидетельствующие о нарушении функции многих систем мозга. В опытах на животных выявлена прямая связь гиппокампа с модальностью и продуктивностью запоминания, с обработкой новой информации из внешней среды и пространственным обучением (Issac son Robert, 1981; Kaye et al., 1984; Meek Warren et al., 1984). Поэтому гиппокампу отводят большую роль в адаптивном поведении при построении новых программ и переключении поведенческой стратегии (Grast, 1981; Blue, 1983). Нарушение этих форм поведения рассматривают как синдром повреждения гиппокампа (Blue, 1983). При нарушении гиппокампа у обезьян может наблюдаться невротическое поведение, анорексический эффект (Jackson, 1984).

Гиппокамп человека имеет существенные отличия от такого же образования животных, связанные, например, с редуцированием дорсального гиппокампа. В процессе эволюции постепенно формируется тормозная функция гиппокампа, направленная на гипоталамические структуры.

Грубые нарушения памяти в виде амнестического синдрома выявлены при двустороннем поражении медиобазальных отделов височной доли (Корсаков, 1890). Описан синдром временной блокады психической деятельности, проявляющийся эмоциональными расстройствами и выраженным снижением инициативы. При нейро-психологических исследованиях больных с поражениями правого и левого гиппокампа выявлены дефекты соответственно в виде эмоциональной уплощенности или эмоциональной напряженности (Мадорский, 1985). Поражение гиппокампа характеризуется также усилением инертности нервных процессов и ориентацией поведения на сигналы с высокой вероятностью подкрепления, а также определяет пороги переносимости болевого ощущения (Мадорский, 1985). Тедг самым показано значение гиппокампа в формировании «информационной» составляющей эмоций и в ориентации поведения на сигналы высоковероятностных событий.

Имеются сведения, что взаимосвязи гиппокампа с центральной частью полосатого тела обеспечивают основу для моторного взаимодействия между лимбической корой и системами, ответственными за программирование и модуляцию двигательных актов (Lopes da SiWa et al., 1984).

Таким образом, интегрирующая роль гиппокампа связана с функциями многих систем мозга.

М и н д а л и н а (амигдала) или, точнее, миндалевидный (амигдалярный) комплекс — симметрично расположенное в глубине височных долей парное подкорковое образование, состоящее из группы ядер. Свое название она получила в связи с очертаниями, но форме напоминающими миндальный орех.

Часть ядерных масс миндалины имеет кортикальную структуру. В зависимости от местонахождения среди основных ядер миндалевидного комплекса выделяют корковое, медиальное, центральное, латеральное и базальное. Нейроны миндалины крайне разнообразны по форме и размерам, нейрохимической природе и функциям. Большинство нейронов обладают чрезвычайной реактивностью. Выявлены половые различия в реактивности нейронов базолатеральной группы ядер на гонадэктомию, в то время как на орхидэктомию реагирует большое количество структур, в том числе латеральное, базолатеральное, дорсальное, эндопириформное ядра и пириформная кора (Камымулина, 1984). Особенно выражен феномен «раскачки» миндалины. Специальные исследования указывают на важное значение эндогенных периферических катехоламинов в регуляции эпилептогенеза (Welsh, Gold, 1984).

Функции миндалины множественны и в основном связаны с жизненно важным обеспечением защитных поведенческих актов. Это становится возможным благодаря тесным взаимосвязям миндалевидного

комплекса со многими структурами мозга. Прежде всего это прямые связи миндалины с гипоталамусом, стволом и спинальными центрами симпатической нервной системы (Чепурнова и др., 1984), а также темпоральной и орбитофронтальной корой (Koikegami, 1963; Valverde, 1965). Доказаны двусторонние связи с грушевидной, энторинальной и островковой корой (Jomamoto et al., 1984). Последние контролируют условнорефлекторную вкусовую деятельность. Известны связи миндалины с таламусом. Высказывается положение, согласно которому изменения механизма адаптивного поведения при разрушении миндалины связаны с нарушением релейной и интегративной функции дорсомедиального ядра таламуса (Сидоров, Подачин, 1983). Выявлена связь миндалин через п. accumbens с бледным шаром, что подчеркивает тесные взаимоотношения лимбической (мотивационной) и экстрапирамидной двигательной систем. Описана амигдалоталамоорбитофронтальная система связи (Nauta, 1962). Можно отметить особые взаимоотношения миндалины и гиппокампа. Обе структуры имеют проекционные пути в медиальный гипоталамус (Raizman, 1970), отличаются низким порогом судорожной активности (Gloor, 1960) и большим функциональным сходством. Удаление миндалины и гиппокампа у обезьян сопровождается полимодальными нарушениями памяти (Murray, Mishkin, 1983). Наряду с общими свойствами миндалина и гиппокамп имеют ряд различий. По данным изучения условнорефлекторной деятельности животных, миндалина, имея более тесные функциональные связи с высшими вегетативными центрами, больше связана с мотивационной составляющей эмоций, с афферентацией из внутренней среды организма, а гиппокамп связан с функциями, оценивающими вероятность предстоящего подкрепления и принимает участие в обработке информации, поступающей из внешней среды. Двусторонние разрушения миндалины у обезьян ведут к утрате вегетативных компонентов ориентировочного рефлекса при сохранении его электроэнцефалографических и поведенческих проявлений.

ЭС различных участков миндалевидного комплекса вызывает разнообразные реакции в диапазоне от простых вегетативных до сложных поведенческих.

Изменения офтальмotonуса и минутного объема камерной влаги наблюдались при ЭС латерального ядра миндалины.

ЭС центрального ядра миндалины вызывает комплекс вегетативных и соматосенсорных эффектов: увеличение частоты сердечных сокращений, изменение времени дыхательного цикла, уменьшение глубины дыхания, расширение зрачка, прекращение текущей локомоторной активности мышц рта и языка у животных (Bruce et al., 1983). Отмечена роль миндалины в эмоциональном восприятии боли (Алимов, Хамуджанов, 1983). ЭС различных отделов миндалины влияет на скорость формирования и величину пищевых условных рефлексов (Данилова, 1984). Структура и уровень мотиваций, пороги эмоциональной реактивности связаны с дифференцированным раздражением отдельных областей миндалевидного комплекса (Lukaszewska et al., 1984). Чрезвычайно важная роль минадины заключается в фор-

мированием установок страха и защиты, организации оборонительных и агрессивных реакций (Kemble et al., 1984). Нарушение социального поведения животных в виде снижения видоспецифических хищнических реакций и утраты доминантности в системе социальных рангов и др. наблюдалось при разрушении дорсальной части миндалины (Lagrodzka et al., 1983). Отмечается влияние базолатерального и латерального ядер миндалины на развитие механизма неофобий (Kolakowska et al., 1984).

Таким образом, результаты многочисленных исследований демонстрируют роль миндалевидного комплекса в реализации защитного эмоционально-мотивационного поведения.

Сентум (перегородка) — ядерный комплекс, являющийся медиальным продолжением коры и рассматривающийся как важное звено связи с другими мозговыми образованиями. Считается, что септум служит промежуточным пунктом, связывающим гиппокамп с другими областями мозга. Среди приматов наибольшего развития септум достигает в мозгу человека. Взаимосвязи септума хорошо прослеживаются на примере так называемого большого лимбического круга, который включает гиппокамп, латеральные ядра перегородки, латеральные ядра мамиллярных тел, гипоталамус, РН, носспецифические структуры нижнего ствола, и взаимодействует со структурами малого лимбического круга (круга Пейпса) через общие звенья (Nauta, 19G3).

Наиболее полно и информативно материалы о результатах изучения септума изложили в своем обзоре И. Н. Коваль и соавторы (1985). Авторы считают, что перегородка участвует в механизмах эмоциональных состояний. Они также отводят перегородке особую роль не только как канала обратной связи, но и как звена системы интрацентральной регуляции мозга. Показано, что медиальное ядро септума является предгиппокампальным релейным звеном, преобразующим поток восходящей информации в ритмические тетакванты, обеспечивая тем самым работу гиппокампа как компоратора сенсорной информации (Виноградова и др., 1979).

Т. М. Воробьева (1979) подчеркивает существенную роль перегородки в системных механизмах положительных эмоций. Ею установлено, что организация положительных эмоций обеспечивается активирующими ретикулогипоталамическими и неокортикальными механизмами, с одной стороны, и тормозящими септогиппокампальными и амигдалярными — с другой. И. В. Корниевская (1978) сообщает, что ЭС медиального звена перегородки сопровождается широко генерализованным ритмом, соответствующим частоте импульсов. Септум играет важную роль в регулировании корковой ритмики, в том числе в синхронизирующих влияниях, организующих временные и пространственные соотношения старой и новой коры (Ливанов, 1972).

Гарднер и Мальмо (Gardner, Malmo, 1969) показали, что септум участвует в механизмах, реализующих определенные поведенческие реакции. Обнаружены положительные и отрицательные зоны септума, электростимуляции которых дают соответственно положи-

тельные или отрицательные эмоциональные эффекты. Т. М. Воробьева (1979), рассматривая роль септума в системных механизмах мозга, считает, что организация этих механизмов обеспечивается активирующими ретикулогипоталамическими и неокортикальными структурами и амигдалярным комплексом. Взаимоотношения между этими структурами обеспечиваются системой интрацентральной регуляции.

Ньюмен (Numan, 1978) подчеркивает роль перегородки, действующей совместно с гиппокампом и фронтальной ассоциативной корой, в реализации механизмов поведения. При этом он отмечает, что при поражении названных образований появляются сходные нарушения поведения, например затруднения при формировании, подавлении или переделке соответствующих реакций.

Таким образом, септум, являющийся неотъемлемым звеном лимбической системы, служит интегративным аппаратом в регуляции поведенческих эмоционально-мотивационных процессов.

КОРА

Корой головного мозга называют тонкий слой серого вещества, содержащий нервные клетки и покрывающий поверхность больших полушарий. На поверхности больших полушарий имеются борозды, разделяющие ее на извилины. Каждое полушарие делится глубокими бороздами на доли: лобную, теменную, височную, затылочную, лимбическую, а также островок.

Сильвиева борозда считается самой глубокой. На дне ее находится особая доля — островок, закрытый покрышкой. На боковой поверхности полушарий располагается центральная роландова борозда. Она отделяет лобную долю от теменной, тогда как последняя прилегает к затылочной доле. На медиальной поверхности полушария находятся две концентрически расположенные борозды. Они окружают мозолистое тело, а затем переходят в гиппокамповую борозду, заканчивающуюся амоновым рогом. Названные выше три борозды ограничивают круговую область, называемую лимбической извилиной. На нижней поверхности больших полушарий располагается обонятельная луковица, которая является местом окончания первичных обонятельных нейронов и вместе с тем началом вторичных обонятельных нейронов. Обонятельная луковица рассматривается как комплекс нейронных пуллов, от которых отходят проводники в полость носа, где начинаются вторичные обонятельные нейроны (Филимонов, 1957, 1959).

На основе особенностей строения коры и с учетом данных цито-, миело-, глио- и ангиоархитектоники выделяют основные территории (зоны, области, подобласти, поля и под поля). Большое значение имеет выделение цитоархитектонических структурных единиц коры.

По классификации Бродмана (Brodmann, 1909), вся кора головного мозга разделяется на две основные территории — гомогенетическую кору, соответствующую неокортексу, и гетерогенетическую

кору, соответствующую формациям древней, старой и межуточной коры. Каждая из основных территорий делится на области, а области — на поля. Всего в коре выделяют 11 областей, включающих 52 поля.

И. Н. Филимонов (1957) предложил другую классификацию формаций больших полушарий мозга, согласно которой вся кора большого мозга делится на пять основных зон: новую кору (неокортекс), старую кору (архикортекс), древнюю кору (палеокортекс), межуточную кору (периархикортикальную и перипалеокортикальную).

Самая обширная зона коры — неокортекс (новая кора), занимающий почти всю поверхность больших полушарий. В неокортекс входят следующие области: затылочная (12 %), нижняя теменная (7.7 %), верхняя теменная (8.4 %), постцентральная (5.4 %), прецентральная (9.3 %), лобная (23.5 %), лимбическая (4 %) и островковая зона (1.8 %) (Филимонов, 1957).

Неокортекс занимает дорсальную и латеральную поверхности полушарий, в то время как палеокортекс находится на боральной и медиальной поверхностях и имеет отношение к висцеральным функциям.

По И. Н. Филимонову (1957), кора больших полушарий представлена различными нейронными образованиями — от примитивных формаций древней коры до сложнейших формаций новой коры. В связи с этим структурные образования полей могут резко отличаться одно от другого. При этом И. Н. Филимонов подчеркивает, что все области коры, включая самые примитивные, являются образованиями многозначными и что нет таких областей коры, которые являлись бы «центрами», обеспечивающими только какую-либо одну функцию. Тем самым И. Н. Филимонов выступает против концепций узкого локализационизма.

Мозговая кора является обширным скоплением нейронов и имеет слоистое строение. В таких скоплениях находится множество афферентных и эффеरентных волокон. В функциональном отношении кора состоит из вертикальных нейронных цепей, в которых большую роль играют нейроны «входа», поскольку к ним подходят специфические афферентные волокна и аксоны (Сторожук, 1983).

Различные типы корковых нейронов распределяются в толще коры неравномерно. Как показал Бродман (Brodmann, 1909), неокортекс у млекопитающих еще в эмбриональном периоде расщепляется на 6 слоев. Это шестислойное строение новой коры сохраняется у взрослого, хотя в отдельных областях число слоев может увеличиваться или уменьшаться.

Крупноклеточные слои коры (V и VI) считаются преимущественно эффеरентными, а мелкоклеточные (II и IV) — афферентными. Основные афферентные проекционные пути от специфических подкорковых образований приходят во II слой и особенно в IV. Эти мелкоклеточные слои наиболее развиты в центральных отделах слухового, зрительного и кожного анализаторов. Наиболее крупноклеточная кора относится к центральным отделам двигательного анализатора. Именно здесь берет свое начало центробежный пирамидный путь.

Благодаря многочисленным связям между нейронами одного и того же слоя и нейронами разных слоев, в частности наличию возвратных коллатералей у аксонов клеток IV слоя, восходящих к самым наружным слоям коры (Sholl, 1956), создаются интракортикальные нейронные системы с обратной связью или замкнутые кольцевые пути различной сложности. Возможно, что каждое такое кольцо имеет свою группу аfferентных и efferентных волокон и может рассматриваться как самостоятельная физиологическая единица, в которой происходит распространение возбуждения во всех направлениях (Lorente de Nò, 1938).

Установлено, что существенные изменения в развитии корковых формаций наблюдаются в возрасте двух лет, а особенности структуры коры, приближающиеся к строению взрослого человека, появляются к семи годам, когда происходят существенные изменения корковых структур и формирование механизмов высшей нервной деятельности (Саркисов, 1980).

Важность взаимосвязей отдельных структурных образований и их роль в общей деятельности мозга возрастают с развитием мозга и усложнением внешней среды. В соответствии с этим решается проблема локализации функций. Особой сложности локализация функций достигает в коре больших полушарий мозга человека (Саркисов, 1980).

В настоящее время считают, что архитектонические поля лобной (44 и 45), верхней височной (22 и 21) и теменно-затылочной (37, 39, 40) областей — это структуры, филогенетически наиболее связанные с корковыми концами соответствующих анализаторов.

В деятельности коры головного мозга существенную роль играет РП и ее связи в регуляции гормональных и вегетативных функций, а также режимов работы мозга и механизмов поведения.

Нервные клетки различных корковых слоев характеризуются не только особенностями строения тела дендритов и аксона, но и характером шипиков на дендритах, которые имеют отношение к рецепторным аппаратам клетки и способствуют расширению контактов между нейронами. Исследования С. А. Саркисова (1980) показывают, что архитектоническая карта коры мозга, принятая раньше, расширилась современными исследованиями, которыми была установлена вариабельность архитектонических полей, их формы, площади и структуры. Характер этой вариабельности более выражен в филогенетически новых областях коры по сравнению со старыми.

Лобной долей называют часть больших полушарий мозга, расположенную кпереди от центральной борозды. В эту долю входят прецентральная (моторная и премоторная) и собственно лобная (профронтальная) область. В процессе онтогенеза кора лобной области созревает позже, чем прецентральная кора, а в пределах лобной области позже всего заканчивают свое развитие поля 44 и 45, связанные со специфически человеческой речевой функцией. В заднем отделе нижней лобной извилины находится область Брока, которая связана с моторной функцией речи.

По ряду признаков архитектонические поля лобной области аналогичны третичным ассоциативным зонам. В лобной доле выделяют 10 цитоархитектонических полей (поля 8—12, 32, 44—47). Для лобной коры характерна смазанность границ между полями, а также наличие между ними переходных или промежуточных зон (Кононова, 1962). Длинные ассоциативные волокна связывают лобную область со всеми другими отделами коры больших полушарий. Лобная кора получает восходящие проекционные волокна, главным образом от дорсомедиального комплекса ядер зрительного бугра и от передних ядер таламуса. Эфферентные проекции связывают ирефронтальную кору с ядрами таламуса, субталамической областью, хвостатым ядром, гипоталамической областью, а также ядрами лимбической системы. Обширная разносторонне направленная система связей лобной области создает условия для интеграции информации из внешнего мира и внутренней среды. Общими признаками так называемого лобного синдрома служат отсутствие инициативы и апатия в сочетании с эйфорическим настроением, нарушение преимущественно абстрактного мышления, неспособность усваивать новое, стереотипность в поведении и высказываниях, расторможенность влечений, беспечность и отсутствие критики. При поражении лобной области слева возникают расстройства речи и понятийного мышления, а при поражении орбитальной лобной коры наступают глубокие нарушения личности (Шмарьян, 1949).

Соматосенсорная кора объединяет прецентральную и постцентральную области. К этим областям приурочена структурно-функциональная организация моторного и кожного анализаторов. Оба эти анализатора образуют единую структурно-функциональную систему, посредством которой регулируется двигательная активность (Василевский, 1966). Прецентральная область занимает переднюю центральную извилину и задние отделы верхней и средней лобных извилин на латеральной поверхности каждого полушария. Эта область состоит из двух архитектонических полей — заднего поля 4 и переднего поля 6. Поле 4 (моторная кора) является центральной зоной ядра двигательного анализатора. Характерными признаками этого поля являются отсутствие слоя зернистых клеток и наличие в У слое гигантских пирамидных клеток Беца, от которых берет начало основная масса толстых волокон пирамидного тракта, благодаря которому реализуются произвольные движения. Моторная зона коры имеет четкую соматотопическую организацию. Проекции тела в моторной коре весьма детализированы. Следует заметить, что более важные в физиологическом отношении части тела имеют более обширные корковые представительства. Поле 6 рассматривается как вторичная двигательная зона (премоторная кора). В этом поле также отсутствует IV слой, но в отличие от поля 4 в V слое нет гигантских пирамидных клеток. Установлено наличие дополнительных моторных зон в коре, главная из них находится на медиальной поверхности полушария в паракентральной дольке. В этой зоне имеется соматотопическое представительство тела не только противоположной, но и одноименной его половины. Описана также третья

двигательная зона, находящаяся на наружной и внутренней стенах лобной, роландовой и теменной частей, а также в покрышке и в заднем отделе островка.

Каждая соматическая область в пределах двигательной зоны коры может рассматриваться как функциональное образование рефлексорных центров, получающих сенсорную информацию и выполняющих эfferентную функцию (Батуев, 1965).

Постцентральная область занимает постцентральную извилину и включает поля 1—3 и 43. Поля 1—3 располагаются на задней центральной извилине и паракентральной дольке. Поля 43 лежит горизонтально на роландовой покрышке. К постцентральной области приурочены анализаторы кожной и проприоцептивной чувствительности. Основной проекционной зоной кожной чувствительности являются поля 2 и 3. Известно, что в постцентральной области каждого полушария находится соматотопическая проекция противоположной стороны тела. Постцентральная область имеет множественные ассоциативные связи с центральной областью и с другими отделами коры, а также проекционные связи с таламусом. Среди нейронов проприоцептивной чувствительности выявлены «нейроны движения» и «нейроны положения». В соматосенсорной коре обнаружены также нейроны, связанные с рецепторами внутренних органов.

При локализации патологического очага в пределах передней центральной извилины (поле 4) на противоположной стороне развивается гемиплегия атонического типа. Поражение поля 6 дает спастическую гемиплегию с глобальными синкинезиями сгибательного типа. При поражении задней центральной извилины наблюдаются нарушения чувствительности.

Височная область отличается большой сложностью строения и многообразием функций. На наружной поверхности височной доли находится первичная проекционная слуховая зона, которая занимает поля 41 и 42. Эта зона обеспечивает механизмы непосредственного восприятия и дифференцировку звуков. Височная кора взаимодействует также с вестибулярным аппаратом. Вторичная слуховая зона находится на наружной поверхности височной доли, прилегая снизу к зоне первичной проекции — поля 22 и частично 21. В этих полях преобладают 2-й и 3-й (ассоциативные) слои нейронов. Основной функцией вторичной слуховой зоны доминантного полушария является восприятие речи. Повреждение названной зоны ведет к нарушению фонематического слуха — синдрому сенсорной афазии (Лурия, 1962). У человека поля 21 и 37 относятся к третичным ассоциативным комплексам коры, в которых происходит «перекрытие» зон корковых концов различных анализаторов. Эти отделы височной коры в доминантном полушарии связаны с функцией речи. При поражении этих зон возникают речевые расстройства. Ассоциативные зоны височной коры особенно тесно связаны с образованиями лимбико-ретикулярной системы. Двусторонняя деструкция височных долей у человека вызывает развитие амнестического синдрома, синдромов дереализации и деперсонализации, а также выраженные эмоциональные расстройства, нарушение влечений, памяти и высших

психических функций (Рапопорт, 1948; Шмарьян, 1949; Hassler, 1967).

Теменная область расположена в задних отделах больших полушарий и относится к числу ассоциативных корковых зон. Интерпаритетальная борозда делит теменную кору на две области — верхнюю и нижнюю (поля 5 и 7 по Бродману). Эту область составляют 2 поля: надкраевое (поле 40) и угловое (поле 39). К нижней теменной долине примыкает также височно-теменно-затылочная область (поле 37). Наибольшей дифференцировки в процессе развития теменная кора достигает у приматов и в первую очередь у человека, когда в верхней теменной области поле 7 значительно увеличивается и становится более организованным, чем поле 5. Цитоархитектоническая структура теменных полей характеризуется значительной шириной коры, тонкостью и стройностью очертания клеточных тел и дендритов, а также преимущественным расположением нервных клеток, перпендикулярных поверхности мозга (Поляков, 1964). Типичной особенностью строения теменной коры является преобладание в ней полисенсорных нейронов, участвующих в процессах конвергенции и интеграции афферентных импульсов различной модальности (Адрианов и др., 1971; Кукуев, 1971). Теменная кора не имеет прямой связи с периферическими рецепторными приборами, а получает афферентацию из первичных сенсорных зон, которые контролируют ее функциональное состояние и обеспечивают модальностно-специфический характер реакций (Батуев и др., 1973).

При повреждении теменной коры у человека страдают наиболее сложные аналитико-синтетические процессы высшей нервной деятельности. Верхние теменные поля 5 и 7, прилегающие сзади к постцентральной извилине, имеют наиболее тесное отношение к восприятию кожной и proprioцептивной чувствительности. Нижние теменные поля имеют непосредственное отношение к организации тонкодифференцированных целенаправленных предметных действий (практика), реализация которых возможна только на основе зрительного контроля и правильной ориентировки в пространстве. Теменную кору рассматривают как аппарат высшей интегративной деятельности головного мозга человека, регулирующей процессы биологической и социальной адаптации (Смирнов и др., 1972).

Теменная кора, а точнее таламопаритетальный комплекс, играет большую роль в межанализаторном синтезе сенсорной информации, необходимой для деятельности механизмов высших гностических функций, а также для формирования системы «схемы тела». Говоря о «схеме тела» (трехмерной модели тела) имеют в виду обобщенные представления человека о своем теле. Учение о «схеме тела» развивалось главным образом на материалах клиники очаговых поражений.

В настоящее время полагают, что основу мозговой организации системы «схемы тела» составляют два взаимодействующих структурно-функциональных блока, осуществляющих формирование информационных («динамических», «статических», «оперативных») образов тела, используемых мозгом в механизмах пространственно-временных.

ной организации движений, отражения собственного «Я», пространственной ориентировки, символического формирования пространственно-временных отношений. Соматогностические расстройства возникают в связи с относительно изолированной дисфункцией блока, формирующего динамический «образ тела» (основу этого блока составляет таламопариетальная система).

Агностические расстройства определяются сочетанием ряда нарушений: дисфункцией субдоминантного блока, формирующего динамический образ тела, выраженным расстройствами интрацентральной регуляции, существенным выпадением моторных и сенсорных функций. Совокупность этих нарушений делает невозможным формирование и дальнейшее использование мозгом информационных образов тела, что ведет к нарушению самосознания и аноногнозии (Смирнов, 1976).

В затылочной области мозга находится зрительный анализатор, центральная часть которого (первичная проекционная зона) находится у человека в области шпорной борозды, захватывая прилегающие к ней части клиновидной извилины и язычковой дольки (поле 17). Электрическая стимулация затылочной[^] области мозга человека вызывает ощущение света, темноты, разных пятен и др. При раздражении других областей коры таких явлений не бывает. Вторичные зрительные зоны (поля 18, 19) кольцеобразно окружают первичную зону. Особенностью строения первичной зрительной зоны является сильное развитие IV слоя коры, состоящего из многочисленных звездчатых клеток, и расщепление этого слоя на три подслоя. В первичной проекционной зоне находятся окончания зрительных волокон, прерывающихся в наружном коленчатом теле. Во вторичных зонах оканчиваются зрительные волокна, прерывающиеся в ядрах подушки. Эти две системы зрительных проекционных волокон в значительной мере независимы друг от друга. Со вторичной зрительной зоной (поле 18) через фронтоокципитальный ассоциативный пучок связано любное зрительное (адверсивное) поле. Считают, что функцией первичных зрительных зон (поле 17) является четкое восприятие зрительных объектов со всеми их деталями. При этом вторичные зрительные зоны осуществляют опознание зрительных образов. Имеются данные о существовании третьей зрительной системы, которая передает зрительную информацию из латеральной части подушки в корковые поля затылочной, нижней теменной и височной областей. Ее функция заключается в опознании символовических зрительных образов (букв, цифр, мимики и т. д.). В зрительной коре имеются также специальные нейронные механизмы, обеспечивающие различение качеств зрительного объекта (Hubel, Wiesel, 1965). Центральный конец зрительного анализатора связан с его периферическим концом — сетчаткой.

Таким образом, кора головного мозга является высшим отделом ЦНС и осуществляет процессы переработки многих видов информации, принятие решений и реализацию сложных форм поведения у животных, а у человека, кроме того — различных форм социального поведения. Существенной особенностью коры является то, что

большие полушария при их почти полной асимметрической идентичности являются функционально неравнозначными. Функциональная асимметрия коры полушарий является одним из проявлений парной работы деятельности мозга.

МЕЖПОЛУШАРНЫЕ ОТНОШЕНИЯ

Морфологические и функциональные асимметрии достаточно распространены в животном мире от беспозвоночных до млекопитающих. У животных наблюдается индивидуальная видовая функциональная межполушарная асимметрия. Имеются доказательства существования у животных латеральной специализации больших полушарий головного мозга для некоторых функций. Латеральная специализация больших полушарий головного мозга является одной из психофизиологических характеристик у человека. Первоначально выдвигалось представление о тотальном доминировании левого полушария в механизмах выиных психических функций, однако затем оно было заменено положением о парциальном доминировании каждого из полушарий в выполнении какой-либо определенной функции. Теперь принято считать, что левое полушарие у людей специализируется на вербально-символических функциях, а правое — на пространственно-синтетических. В. Л. Бланки (1985) выдвигает новую гипотезу о латеральной специализации мозга. Он считает, что в процессе обучения правое полушарие работает по принципу дедукции, т. е. сначала осуществляет синтез, а затем анализ, а левое полушарие функционирует по принципу индукции — сначала анализирует информацию, а затем синтезирует ее. Считается, что в основе функциональной межполушарной асимметрии лежит механизм доминанты.

Исследования у человека показали, что правое полушарие принимает преимущественное участие на ранних этапах овладения на-выками, а левое — после их упрочения. У человека, как и у животных, более эмоциогенным является правое полушарие. Правое полушарие активирует эмоции, левое — в ряде случаев тормозит их. У человека положительные эмоции преимущественно связаны с левым полушарием, отрицательные — с правым.

Установлено, что повреждение правого и левого полушарий мозга вызывает различные эмоциональные реакции. Поражение большинства областей левого полушария сопровождается ощущением «потери». Большого угнетает беспомощность, подавленное настроение. При повреждении правого полушария у больного появляется анозогнозия.

Поражение правого полушария не только вызывает у больного неадекватные эмоциональные реакции, но и нарушает способность узнавания эмоций собеседника. При левостороннем поражении у больного нарушается понятийное мышление, при сохранности эмоционального восприятия. Повреждение правого полушария,

наоборот, сопровождается неспособностью определить эмоциональные оттенки поведения.

В настоящее время считают, что в первичных моторных и сенсорных областях коры распределение обязанностей между двумя полушариями подчиняется следующему правилу: каждая сторона мозга связана преимущественно с противоположной стороной тела. Большая часть первичных волокон на некотором участке своего пути переходит на противоположную сторону. Вследствие этого мышцами правой руки или ноги управляет преимущественно левая моторная кора, а сенсорные импульсы с правой половины тела идут преимущественно в левую сенсомоторную кору.

Исследования Сперри (Sperry, 1966; Sperry, Gazzaniga, 1966) доказали, что в правом (немом) полушарии заложены характерные человеческие свойства. Оно способно к приему и обработке информации на уровне человеческого мышления и связанных с ним процессов обучения и памяти. Правое полушарие решает задачи успешнее и в большей степени способно к абстрактному мышлению, чем речевое (левое) полушарие. В распознавании форм и лиц правое полушарие более совершенно, нежели доминирующее. Сперри показал, что правое полушарие обладает собственной логикой и мотивацией, оно генерирует идеи, мысли и ассоциации, но делает это не на понятийном уровне. На способность правого полушария к абстрактному, символическому мышлению указывает также и то, что оно умеет решать некоторые простые арифметические задачи. Правое полушарие в какой-то степени способно понимать написанные и произнесенные слова, хотя оно самостоятельно не может дать словесный отчет. Оба полушария принимают участие в восприятии музыки, но правое — запоминает и узнает мелодию в целом, тогда как левое анализирует мелодию, а также содействует усвоению запоминания новых мелодий (Sperry, 1966).

Эмоциональная жизнь также двойственна благодаря межполушарной асимметрии. Хамори (Натогу, 1985) считает, что правое полушарие «искреннее», а левое более «настороженное», в то время как правое полушарие выглядит более гармоничным, а левое — «неравновешенным». Правое полушарие обладает большей способностью к геометрии и ориентировке в пространстве, левое — к счету. Далее, левое полушарие — речевое, правое — «немое». Левое способно к речевому выражению, правое — к музыкальному. Левое анализирует новую информацию, правое — прекрасно разбирается в изображении и мелодиях, а также в сортировке тех мелодий, которые уже знакомы.

Сознание и самосознание человека также обеспечивается совместной работой двух полушарий, причем каждое полушарие вносит свою специфику в реализацию различных форм психической деятельности. В норме сознание правого и левого полушария существует в мозгу каждого индивида. Единое сознание, состоящее из двух качественно различных компонентов, является сугубо человеческим свойством мозга (Geschwind, 1984; Hamory, 1985).

Сперри (Sperri, 1966) считает, что результаты исследований так называемого расщепленного мозга свидетельствуют о двух отдельных сферах сознания у этих больных. Переживаемое правым полушарием находится целиком вне сферы опыта левого полушария. Это разделение психики было продемонстрировано в отношении восприятия, познания, воли, обучения и памяти.

Клинические исследования хорошо согласуются с общими понятиями о функциях правого и левого полушарий. Так, расстройства мышления и вербальные галлюцинации, которые являются обычными симптомами шизофрении, соответствуют представлению о левом полушарии как аналитическом и речевом. Расстройство и эмоциональной сфере и угнетенное состояние, характерные для эффектных психозов, согласуются с представлением о правом полушарии как о половине, контролирующей невербальные функции.

Психологические исследования правшей и левшей (Лени, 1973) показали, что вербальный интеллект у них одинаковый, и то время как невербальный у левшей значительно ниже, чем у правшей. Зрительно-пространственная ориентировка у левшей была также хуже по сравнению с правшами. Считается, что правое полушарие участвует в обработке эмоциональной информации и формировании эмоционального выражения в большей мере, чем левое.

Обзор данных, полученных на испытуемых (больных) (Springer, Deitsch, 1983), привел к заключению, что специализация полушарий не является феноменом типа «все или ничего», а представляет некий континuum. Каждое полушарие способно справляться со многими видами задач, однако стиль и характер выполнения, а также эффективность решения у них существенно различаются.

Весомый вклад в проблему функциональной асимметрии мозга человека сделан Э. А. Костандовым (1983). Его исследования межполушарных функциональных отношений, осуществленные в процессе восприятия осознаваемых вербальных и невербальных раздражителей, выявляют определенную асимметрию времени и в процессе обработки сенсорной информации. При этом оказалось, что правое полушарие обрабатывает поступающую информацию быстрее, чем левое. В правом полушарии осуществляется главным образом зрительно-пространственный анализ стимулов, результаты этого анализа передаются в левое полушарие, где происходит окончательный высший семантический анализ и осознание раздражителя. Э. А. Костандов (1983) считает, что при вредоносных воздействиях на мозг человека (патологический процесс, отравление и др.) могут теряться некоторые преимущества правого полушария в скорости и обработке поступающей информации.

Н. К. Корсакова и Л. И. Московичюте (1985) считают, что подкорковые структуры левого и правого полушарий мозга (так же, как и гомонимные им корковые системы) участвуют в осуществлении целостной мnestической деятельности на разных этапах ее развертывания. При этом правое полушарие является доминантным по отношению к процессам непосредственного восприятия, а левое — по

отношению к процессам отсроченного восприятия одного и того же вербального материала.

Изучению проблеме динамической локализации психических функций и взаимодействия полушарий в системной деятельности мозга посвящено множество работ.

Л. С. Цветкова и соавторы (1984), исследуя участие полушарий в восприятии эмоциональных состояний человека, показали, что при одновременном анализе мимики и интонации опознание эмоций было труднее, чем опознание одной лишь мимики, особенно у больных с правосторонним поражением мозга. В распознавании конфликтных информационно-смысовых ситуаций существенную роль играют лобные доли правого полушария.

При изучении психической деятельности, в частности наглядно-образного мышления, у больных с поражениями базальных ганглиев и вентролатерального ядра таламуса на разных этапах развития заболевания было выявлено, что нейропсихологические синдромы такой патологии существенно отличаются от синдромов очаговых поражений коры головного мозга в основном по динамическому, пространственному и полушарному факторам (Хомская, Гогошидзе 1983; Гогошидзе, 1984). Материалы таких исследований подтверждают представления о вертикальной корково-подкорковой мозговой организации высших психических функций и о функциональной специализации полушарий, проявляющейся как на корковом, так и на подкорковом уровне.

Э. Г. Симерницкая (1985) показала функциональную неравнозначность полушарий головного мозга (как на межполушарном, так и на внутримозговом уровне) в организации психических процессов, которая четко выявляется не только у взрослых, но и у детей. Было выявлено, что характер нарушений психической деятельности на всех этапах онтогенетического развития качественно различен и зависит от поражения правого или левого полушария. Различия в проявлении нарушений психических процессов у детей и у взрослых, а также внутриполушарная специализация мозга у детей, по мнению автора, в большей степени обусловлены высокой пластичностью детского мозга. Роль левого полушария в обеспечении речевых функций возрастает в ходе онтогенеза, чему обязаны определенные изменения внутренней структуры речевой деятельности. Что же касается правого полушария, то оно является ведущим в обеспечении перцептивных процессов. Следует отметить относительность значения фактора доминантности в церебральной организации некоторых психических процессов. Так, у подавляющего большинства левшей с поражениями левого полушария нарушения речевых процессов имеют такой же характер, как и у правшей.

Функциональная неравнозначность различных областей коры и подкорковых структур правого и левого полушария была подтверждена и на морфологическом уровне в серии работ И. Н. Боголеповой с сотрудниками (1981, 1983а, 1983б). Эти исследования согласуются с концепцией О. С. Адрианова (1979), считающего, что нет универсального критерия структурно-функциональной асимметрии, ко-

торая может проявляться только в отдельных структурах, не захватывая оба полушария мозга.

Таким образом, психические функции мозга могут осуществляться лишь при взаимодействии обоих полушарий, которое контролируется системой интрацентральной регуляции мозга.

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ МОЗГА

Функциональное состояние рассматривают и как общее состояние многих церебральных структур, и как условие протекания процессов не только в каком-либо образовании мозга, но во множестве структур и на разных уровнях деятельности мозга (Соколов и др., 1975; Соколов, 1979; Данилова, 1985). Следует отметить, что динамика функциональных состояний зависит от многих факторов, в том числе от определенных мотиваций, от индивидуальных особенностей субъекта и т. д. Как правило, о функциональных состояниях судят по косвенным признакам, главным образом поведенческим проявлениям. Реальный уровень функционального состояния отражает сложные взаимодействия множества факторов. Этот уровень оценивается как объективными, так и субъективными показателями, например эффективностью деятельности, ее продуктивностью, субъективными переживаниями состояния и др. Важное значение для развития функционального состояния имеют индивидуальные особенности личности.

Блок (Bloch, 1970) рассматривает функциональное состояние мозга как некоторый уровень активности определенных зон коры и глубоких структур мозга. П. К. Анохин (1968) считал, что функциональное состояние мозга есть результат динамического взаимодействия организма с внешней средой и отражает деятельность «организованного целого мозга».

Известная концепция Моруцци (Moruzzi, 1972a, 1972b) гласит, что любая форма поведения находится под контролем двух антагонистических систем мозга — активирующей и дезактивирующей. В дальнейшем оказалось, что в регуляции поведения участвуют два фактора. Первым фактором является мотивация и уровень ее активации, вторым — взаимодействие активирующей и инактивирующей систем.

Динамика функционального состояния мозга находит отражение в изменении частоты биоэлектрических колебаний коры головного мозга. Переход от сна к бодрствованию, от покоя к напряженному вниманию и т. п. сопровождается значительными сдвигами в частоте биопотенциалов (Золотарев, 1975). Снижение функционального состояния мозга сопровождается усилением медленных волн типа тета и дельта (Данилова, 1964).

Изменение функционального состояния под влиянием утомительных нагрузок отражается в значительном уменьшении высокочастотных составляющих реакций перестройки биоэлектрической активности мозга (Асафов, Лоскутова, 1975).

В настоящее время выделяют 5 групп явлений, регулирующих функциональное состояние: 1) мотивация; 2) содержание самого труда, являющегося наиболее важным регулятором функционального состояния; 3) величина сенсорной нагрузки; 4) исходный фоновый уровень функционального состояния, сохраняющий след от предшествующей деятельности субъекта; 5) индивидуальные особенности субъекта (Данилова, 1985). Параметрами функционального состояния являются показатели основных свойств нервной системы: возбудимости, реактивности и лабильности, а также устойчивости или неустойчивости и их соотношений (Зимкина, 1975).

Общее функциональное состояние мозга определяет особенности организации и протекания интегративных процессов разной сложности (Лоскутова, 1978). Нейрофизиологической основой физиологических и патологических сдвигов общего функционального состояния являются нейродинамические процессы на разных уровнях организации ЦНС (Зимкина, Климова-Черкасова, 1978).

В. И. Медведев (1978) считает, что общее функциональное состояние ЦНС включает два ведущих механизма, один из которых обусловливается перестройкой в виде изменения нервного кода передачи информации и особенностей ее обработки. Второй механизм связан с перестройкой нервных центров как приемников информации. Важнейшим результатом этой перестройки являются изменения семантики информации. Общее функциональное состояние рассматривается как сочетание общего функционального состояния мозга как системы и некоторых частных проявлений, например особенностей отдельных форм патологии.

Исследования А. М. Зимкиной и В. И. Климовой-Черкасовой (1978) позволили выделить следующие существенные факторы, определяющие регуляторные функции мозга в зависимости от общего функционального состояния ЦНС: 1) уровень общего функционального состояния, с которым связаны механизмы перестройки его в соответствии с условиями осуществления сенсомоторной интеграции и который позволяет судить о реакциях на системном уровне; 2) уровень неспецифической тонической активации, влияющей на баланс внутрицентальных отношений и определяющей протекание электрофизиологических процессов в коре как коррелятов сенсорной интеграции и программирования действия; 3) состояние вегетативной системы, обеспечивающей сенсорную интеграцию и реализацию целенаправленной деятельности, что позволяет судить о напряженности нервных процессов; 4) фактор адаптивности, проявляющийся, по-видимому, механизмом временной организации интегративных процессов разной сложности, в том числе и на системном уровне. Все это позволяет судить о функциональном резерве ЦНС как источнике адаптивных возможностей при «напряжении» нервных процессов. По мнению авторов, эти факторы являются значимыми как для здорового, так и для больного мозга. Понимание интрацентralных механизмов функционального состояния необходимо и для выяснения структуры нарушений в каждом отдельном случае при хронических заболеваниях ЦНС.

Н. П. Бехтерева (1971) выдвинула гипотезу о наличии в мозговой системе обеспечения психической деятельности не только жестких, но и гибких звеньев. Она считает, что подобный принцип лежит в основе многих систем обеспечения функций, однако соотношение гибких и жестких звеньев неодинаково в различных системах. Большим количеством гибких звеньев и соответственно большим количеством возможностей обладают системы обеспечения высших функций мозга. Приспособление индивидуума к изменившимся «внутренним условиям» происходит обычно не путем восполнения пораженных звеньев из резервов мозга, а за счет формирования нового устойчивого состояния, обеспечивающего оптимально возможную в процессе развития заболевания адаптацию к внешней и внутренней среде ну тем перестройки активности очень многих систем и структур мозга, в том числе исходно непораженных. Стабильность устойчивого патологического состояния связана с формированием соответствующей матрицы в долгосрочной памяти (Бехтерева, 1974; Бехтерева и др., 1978).

Различают понятие «уровень активности» нервных центров или функционального состояния и понятие «уровень бодрствования», которые рассматриваются как поведенческие проявления разных уровней функционального состояния (Bloch, 1970).

Бодрствование и сон — сменяющиеся противоположные функциональные состояния мозга. В цикле сон—бодрствование различают такие уровни, как крайний уровень напряжения, активное бодрствование, спокойное бодрствование, дремота, которая со снижением уровня бодрствования переходит в сон. Каждый уровень определяется различным соотношением вегетативной, моторной и электроэнцефалографической активаций. Сон — периодическое функциональное состояние человека со специфическими поведенческими проявлениями в вегетативной и моторной сфере, которое характеризуется отсутствием целенаправленной деятельности, значительной обездвиженностью и отключенностью от сенсорных воздействий внешнего мира. Сон представляет собой совокупность двух основных чередующихся фаз — «медленный» сон и «быстрый» сон. Выявлены 5 стадий сна по показателям ЭЭГ: 1) доминирование альфа-волн — бодрствование, 2) уплощение активности и нерегулярные медленные волны — засыпание, 3) веретенообразная активность — дремота, 4) дельта-волны и К-комплекс — легкий сон, 5) высокоамплитудные дельта-волны — глубокий сон. Цикл заканчивается парадоксальной стадией сна (Aserinsky, Kleitman, 1953; Аладжалова и др., 1975).

Следует заметить, что открытие в 1949 году восходящей активирующей системы (Moruzzi, Magoun, 1949) положило начало исследованиям функционального значения РФ мозга. Выявлена особая роль структур РФ среднего мозга в поддержании уровня бодрствования. Локальное разрушение РФ среднего мозга приводило к длительному, часто необратимому патологическому сну.

Бодрствование стали рассматривать как активный процесс, поддерживаемый тонической импульсацией ретикулярной активирующей системы. Сформировалось представление о наличии в мозге де-

синхронизирующих и синхронизирующих систем, взаимодействие которых и определяет смену и поддержание сна и бодрствования (Вейн, 1974).

Функциональное состояние является базисом, на котором реализуются психические процессы и психические состояния.

Под психическим состоянием понимают целостную картину психической жизни человека за определенный период времени, включающую и субъективный опыт личности, и способы его выражения. Структура психического состояния представляет сложную иерархическую организацию, основанием которой являются контролирующие уровни бодрствования, выступающие в качестве его активационной составляющей. Следующую, мотивационную составляющую образуют преобладающие мотивации личности, обеспечивающие целенаправленность поведения. Результирующая эмоциональных процессов, определяемая обычно как эмоциональный тонус, выступает в качестве эмоциональной составляющей психического состояния. Под гностической составляющей понимают познавательные процессы, играющие важную роль в управлении психическим состоянием. Можно говорить и о мnestической составляющей в структуре психического состояния, поскольку память является определенным образом организованной информацией, сохраняемой мозгом, и участвует в реализации всех психических процессов (Смирнов, 1976).

Процессы эмоциональной памяти способны изменять характеристики психических состояний, а нарушения кратковременной или долгосрочной памяти иногда ведут к грубой дезорганизации поведения, что проявляется психическими расстройствами.

Особым психическим состоянием, возникающим в результате реальной или воображаемой помехи поставленной цели, является фruстрация, которая проявляется выраженнымми переживаниями тревожности, отчаяния и другими отрицательными эмоциональными реакциями и состояниями. Среди многочисленных форм психофизиологических состояний одним из основных является стресс.

В медицинской науке термин «стресс» был впервые предложен Селье в 1926 году. По определению Селье, стресс — это неспецифическая реакция организма на любое требование извне (Selye, 1974). Селье считал, что стрессовая реакция представляет собой крайне неспецифический набор психофизиологических изменений, зависящих от природы стрессогенного фактора. Однако другие исследователи держались иных взглядов, считая, что стрессовым реакциям обязательно сопутствуют специфические компоненты.

В настоящее время считают, что стресс представляет собой реакцию на значимый раздражитель, а сама стрессовая реакция является сложным психофизиологическим процессом, включающим сложные взаимоотношения психического и соматического. Внешние признаки стресса могут проявляться либо возбуждением, либо торможением с полным прекращением деятельности систем, подверженных воздействию стрессорных факторов. Этот депрессивный эффект, по-видимому, связан с тем, что стрессовая реакция может запускать механизм нейронного торможения или вызывать секрецию ингиби-

рующих гормонов, или же просто возбуждать так называемый концевой орган, приводя его к состоянию дисфункции (Selve, 1956, 1976; Gellhorn, 1968, 1969; Engle, 1971).

У многих людей хроническая стрессовая реакция может привести к дисфункции, а затем к патологическим нарушениям концевого органа (орган, в котором проявляются клинические признаки чрезмерного стресса, ведущие к структурным изменениям в ткани и в функциональной системе органа-мишени).

В тех случаях, когда изменения в ткани достаточно значительны и функциональная система органа, на который воздействует стресс, является ярко выраженной, психофизиологическое расстройство может привести к общему истощению организма и в конечном счете к смерти. В настоящее время работы, посвященные стрессу, подчеркивают не только его негативные черты, но и положительные стороны. Как заключили многие исследователи (Chavat et al., 1964; Henry, Stephens, 1977), сущность психофизиологической стрессовой реакции заключается в явной «подготовительной активации», необходимой для готовности к физиологическому напряжению. Если стрессовая реакция выполняет эту функцию, ее адаптивная ценность становится очевидной. В этом плане Селье (Selye, 1956, 1974) различает конструктивный и деструктивный стресс, указывая, что не всякий стресс является вредным. Он подчеркивает, что стрессовая активация может быть положительной мотивирующей силой, улучшающей субъективное «качество жизни». Селье считает, что если, достигнув максимального уровня, стресс усиливается и продолжается, то он становится вредным для организма. Высокий уровень стресса существенно зависит от биологических, психологических и других факторов.

К. В. Судаков (1981) считает, что эмоциональный стресс формируется сначала как защитная реакция на конфликтную ситуацию. Эмоциональный стресс может помочь преодолению человеком конфликтной ситуации и достичь своих жизненно важных потребностей к выживанию. Если же жизненно важные потребности не удовлетворяются, то эмоциональный стресс может быть неизбежным (Судаков, 1981).

Таким образом, в структурно-функциональной организации базиса психических процессов и состояний существенную роль играют определенные мозговые аппараты, обеспечивающие реализацию таких их составляющих, как активационная, эмоциональная, гностическая и мотивационная (Смирнов и др., 1978).

Обобщая литературные данные и учитывая современные знания о мозге, можно предложить модель структурно-функциональной организации мозга, в основе которой лежит понятие о церебральных информационных полях. Деятельность нейронов мозга, активность определенных нейронных полей и их взаимодействие в процессе реализации системной деятельности мозга являются условием возникновения и функционирования информационных полей мозга.

Информационное поле мозга (ИПМ) — это нейронное, главным образом кортикальное, поле мозга, воспринимающее, хранящее и

перерабатывающее информацию, на основе которой мозг принимает решение с учетом данной информации. В более узком смысле ИПМ — это та его структурно-функциональная зона, которая обеспечивает переработку информации, необходимой для принятия решения. Наиболее стабильной частью этого поля является функциональная структура Комплекса «Я» с его многочисленными отношениями к другим информационным системам (внутренним и внешним). Самосознание — наиболее стабильный элемент в ИПМ, поскольку основой самосознания является такая психологическая структура, как комплекс «Я». Вместе с этим комплексом ряд тесно спаянных с ним информационных структур образует именно тот основной аппарат личности, по которому все другие образования ИПМ ранжируются как наиболее близкие, менее близкие и далекие от «Я», приятные и опасные, нужные или бесполезные. ИПМ может участвовать в механизмах и сознательной, и неосознаваемой психической деятельности (Смирнов, Резникова, 1983).

ИПМ формируется под влиянием общественных отношений, определяются речью и т. д. Церебральное информационное поле не является просто фиксатором информации. Оно активно влияет на информационные процессы мозга, которые обеспечивают жизнедеятельность человека. Частные ИПМ (например, церебральное информационное поле болезни) создают помеху в информационной деятельности мозга и вызывают включение компенсаторных механизмов.

С учетом высказанных понятий можно представить долгосрочную память как динамичное активное информационное поле (матрица долгосрочной памяти), постоянно надстраивающееся и перестраивающееся под влиянием потоков информации из внешней и внутренней среды и включающее информацию о прошлом опыте личности. Это понятие, близкое к тому, что раньше называли энграммой памяти или следами матрицы долгосрочной памяти, соответствует современным теоретическим представлениям о структурно-функциональной единице долгосрочной памяти.

Информационное поле краткосрочной памяти имеет небольшую емкость, оно динамично, подвижно, но в отличие от долгосрочной памяти менее организовано, имеет случайный, вероятностный характер. В ИПМ представлены оба мнестических поля — кратковременной и долгосрочной памяти. Их взаимодействие обеспечивает непрерывность сознания, непрерывность функционирования мозга, регуляции функций, адаптации поведения и т. д.

Отнесенность содержания того или иного ИПМ к структуре «Я» (информационному полю «Я») создает момент «переживаемости» данной информации, т. е. отнесение ее к «Я». Момент переживания («переживаемости») — важное свойство осознаваемых процессов. Информационные процессы в «момент переживания» (отнесенные к своему «Я») становятся осознанными, а вне этого отнесения могут быть подсознательными (неосознаваемыми или осознаваемыми в малой, неясной степени). Таким образом, момент осознания («переживания») информационного процесса переводит последний в психический процесс. Здесь происходит переход физиологического ин-

формационного процесса в психологический, который уже подлежит управлению психологическими структурами личности и сам тоже участвует в механизмах управления деятельностью этих структур.

ИПМ — явление прежде всего физиологическое, а точнее психофизиологическое, хотя сама информация, хранящаяся в этом поле, может быть не только физиологической по своему происхождению, но и, например, социальной.

Емкость информационного поля является величиной непостоянной и меняется с возрастом человека и под влиянием многих факторов. По всей вероятности, существуют различные механизмы «заполнения» информационного поля и механизм «извлечения» информации, которые также зависят от целого ряда причин (особенностей личности, патологии и др.).

ИПМ имеет не только «горизонтальную», но и «вертикальную» организацию, включающую физиологические, психологические, личностные и социально-психологические уровни.

Можно говорить о порогах восприятия каждой конкретной информации на определенных уровнях ИПМ. Эти пороги зависят от множества факторов, в том числе от функционального состояния мозга, психического состояния, окружающей обстановки и др. В конечном итоге эти пороги регулируются системой интрацентральных отношений мозга. Таким образом, существует двойная детерминация и регуляция порогов восприятия информации: нейрофизиологическая (церебральная) и психологическая (личностная и социально-психологическая). Физиологические пороги определяются режимом работы мозга, психологические — интерперсональными отношениями и статусом личности. Степень адекватности восприятия информации, ее переработки, принятия решения и поведенческих актов может быть связана как с церебральной патологией, так и с чисто информационными искажениями на личностном уровне.

ИПМ — это функциональная, относительно стабильная мозговая структура, которая формируется под влиянием какой-либо конкретной информации. Можно говорить о генеральном информационном поле (тотальном, универсальном) и частном ИПМ, фиксирующем определенный вид информации. В процессе заболевания, например, формируется церебральное информационное поле болезни — это сохраняемая в долгосрочной памяти мозга информация о проявлениях болезни, об ограничениях, которые накладывает болезнь на деятельность организма и личности (Смирнов, Резникова, 1983). Церебральное информационное поле болезни является частью, элементом ИПМ, а стабильность его обеспечивается устойчивым патологическим состоянием мозга, представление о котором развивается Н. П. Бехтеревой (1971).

Материальным субстратом церебрального информационного поля болезни являются матрицы долгосрочной памяти, фиксирующие информацию о нарушениях процессов жизнедеятельности организма, вызванных болезнью, особенностях функционирования организма в тех условиях, которые вызывает болезнь. Эти матрицы ассоциируются в функциональные комплексы, а последние, возможно, служат

основой представления личности о своей болезни. Названные матрицы или их комплексы могут включаться в информационные системы мозга и благодаря этому влиять на различные стороны работы мозга, а следовательно, и психики. Можно говорить о генеральном церебральном информационном поле болезни — совокупности мозговых информационных полей, в которых фиксирована ('информация о ранее перенесенных заболеваниях, и о частном церебральном информационном поле болезни — совокупности информационных полей, содержащих информацию о данном заболевании. Возможно, что церебральное информационное поле болезни в определенных условиях способно активно влиять на информационные процессы мозга, контролирующие состояние внутренней среды организма и поведение. Такие влияния в одних случаях способствуют адаптационным процессам, в других — вызывают дезадаптацию. По-видимому, церебральное информационное поле болезни содержит информацию не только о патологических явлениях, но и механизмах и путях их преодоления, нормализации.

Таким образом, опыт организма и личности, полученный в условиях болезни и фиксированный в матрицах долгосрочной памяти церебрального информационного поля болезни, служит структурно-функциональной основой психологической зоны информационного поля болезни, которая формируется на основе доминирующих мотиваций, эмоций и связанных с заболеванием представлений (Смирнов, Резникова, 1983). Следовательно, между сложными психологическими структурами, формируемыми личностью под влиянием различных факторов, в том числе социальной среды, и нейрофизиологическим базисом существуют тесные и неразрывные взаимосвязи. Раскрытие механизмов этого взаимодействия (психологического и физиологического) может способствовать решению проблемы управления психическим состоянием и поведением.

АРТИФИЦИАЛЬНЫЕ СТАБИЛЬНЫЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВЯЗИ

В физиологии известны три вида функциональных связей: условный рефлекс, безусловный рефлекс и импринтинг. Последний является менее изученным по сравнению с двумя предыдущими. Изучение этих связей, их свойств, условий формирования легли в основу учения о высшей нервной деятельности.

Расширение взглядов на проблему формирования функциональных связей мозга стало возможным благодаря развитию метода вживленных электродов в эксперименте на животных. Уже первые работы в этом направлении показали возможность формирования и активации условных рефлексов при электрических раздражениях подкорковых структур (Ливанов, 1944; Джурджо, 1952). В дальнейшем было показано большое значение некоторых структур лимбической системы, например гипоталамуса, ретикулярной формации, минда-

лины и других, в условнорефлекторной деятельности (Ониани и др., 1976; Ониани, 1980).

Внедрение комплексного метода Н. П. Бехтеревой (1974, 19806) в клиническую практику (на базе вживленных электродов), а также развивающиеся ею концепции об устойчивом патологическом состоянии и о принципах мозгового обеспечения психической деятельности являются основой, на которой с большой преемственностью формируются новые научные направления. К ним, в частности, относится новая научная дисциплина — стереотаксическая неврология, понимаемая как учение о стереотаксических симптомах и синдромах, их церебральных механизмах, способах распознавания и описания, систематизации и классификации, диагностическом и прогностическом значении (Смирнов, 1976).

В процессе лечения больных длительно текущими заболеваниями нервной системы методом вживленных электродов систематически проводились диагностические и лечебные электростимуляции глубоких структур мозга, которые оценивались по комплексному эффекту.

Комплексный эффект (КЭ) — совокупность всех реакций (моторных, психических, вегетативно-сосудистых, биохимических, динамики биоэлектрической активности и др.), вызванных данной ЭС с вовлечением различных систем и механизмов мозга. КЭ имеет сложную, разнообразную и изменчивую структуру, включающую различные компоненты в виде неврологических, электрофизиологических, психических реакций. Этот эффект может проявляться комплексной моторной реакцией, уменьшением патологической симптоматики, реакцией дестабилизации мышечного тонуса, определенной динамикой психической активности, изменением психического состояния и некоторых характеристик личности, вегетативно-сосудистыми реакциями, изменением биохимических и электрофизиологических показателей и т. д. Электрофизиологически КЭ может оцениваться по результатам динамики ЭЭГ, ЭСКоГ, СМФП, ВП, импедансометрии, нейронной активности и т. д. В динамике реализации эффекта электро- и фотостимуляций изучались различные характеристики состояния нервной системы и психической активности.

Было установлено, что определенные типичные эффекты электростимуляций подкорковых ядер глубоких структур мозга, имеющих топико-диагностическое и прогностическое значение, могут рассматриваться как стереотаксические неврологические симптомы и синдромы. Последние обеспечиваются как механизмами запуска, так и механизмами реализации эффекта — перестройками интракентральных отношений, чаще всего оптимизирующими типа. С названными процессами коррелируют локальные (в зоне электродов), системные и общеперебральные реакции и состояния (Смирнов, 1976).

Метод электростимуляции подкорковых структур мозга по сравнению с лечебными деструкциями является более щадящим и безопасным, а по сравнению с лекарственной терапией — более эффективным.

В зависимости от эффектов электростимуляций было выделено четыре вида нейронных участков подкорковых структур (Смирнов,

1976). Участки первого вида являются звеньями системы интрацентральной регуляции мозга. К ним относятся срединный центр, ретикулярное и вентролатеральное ядра таламуса, черная субстанция, так называемая неизвестная зона, бледный шар. ЭС названных подкорковых ядер (8—50 Гц) во всех случаях вызывает сложный комплекс неврологических, психических, электрофизиологических и биохимических реакций оптимизирующего и активирующего типа. Такую сложную реакцию можно назвать КЭ активационного типа.

К участкам второго вида относятся некоторые таламические ядра (переднее, латеральное, дорсомедиальное, подушка и др.), а также скорлупа. ЭС названных подкорковых ядер (8—50 Гц) не вызывает КЭ.

Участки третьего вида — звенья сенсорных систем. Их ЭС дает отчетливые сенсорные эффекты, среди которых выделяются артификационные.

Участки четвертого вида представляют собой нейронные пулы определенных отделов хвостатого ядра, которое играет важную роль в тормозных механизмах интрацентральной регуляции мозга.

Такая систематизация нейронных участков необходима для решения топико-диагностических и лечебных задач. Участки первого вида используются при проведении курсов лечебных электростимуляций. Как правило, они дают некоторый лечебный эффект, но для его поддержания требуются систематические повторные электростимуляции. Однако после извлечения электродов поддерживающие курсы электростимуляций оказываются невозможными. В связи с этим необходимо было найти принципиально новые нейрофизиологические методы импульсного воздействия, вызывающие более выраженный и продолжительный эффект, который мог бы сохраняться и воспроизводиться даже после извлечения электродов. В процессе таких поисковых исследований была показана возможность формирования нового мозгового феномена, который получил название артификационных стабильных функциональных связей (АСФС) (Смирнов, Бородкин, 1975).

С целью повышения лечебного эффекта производились синхронные электростимуляции участков первого вида с каким-либо участком второго вида. После этого электростимуляции вызывали более выраженный и более полный КЭ. Его систематически получали как с помощью электрических импульсов, подаваемых через вживленные электроды, так и путем сенсорных импульсов той же частоты. После такой однократной синхронной стимуляции участки второго вида приобретают новые свойства, выражющиеся в способности вызывать КЭ на строго селективную частоту, которая использовалась при синхронной ЭС. Исследования показали, что эти свойства воспроизводимости КЭ на селективную частоту чрезвычайно стабильны и существуют годами без подкреплений. Более того, после извлечения электродов они могут воспроизводиться с помощью сенсорных импульсных воздействий. Дальнейшие исследования установили, что синхронная ЭС участков первого и второго видов обеспечивает формирование функциональной связи нового типа. Эта связь — АСФС — характеризуется стабильностью, помехоустойчивостью, частотной;

селективностью «входа» и широким «выходом» в систему интрацентральной регуляции мозга и опосредованно в другие системы мозга (Смирнов, Бородкин, 1979). Центральным аппаратом этой функциональной связи является матрица долгосрочной памяти, которая хранит информацию о частоте импульсов, использованной в процессе формирования АСФС. Эта матрица АСФС активируется в тот момент,

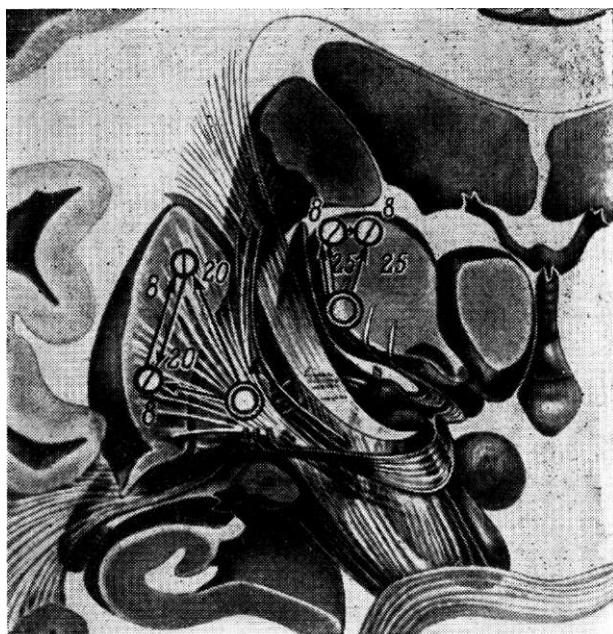


Рис. 4. Схемы внутриполушарных цепочек АСФС-І, сформированных путем синхронных электростимуляций на частоты 8 (GP Put -> Put), 20 (GP -> Put Put), 8 и 25 Гц (Pt LP LP).

Двойной кружок — нейронный участок I вида; *одинарный кружок* — нейронный участок II вида; GP, Put, RT, LP — нейронные участки подкорковых ядер (ответственны: бледный шар, склерупа, ретикулярное ядро таламуса, заднее латеральное ядро таламуса).

когда происходит точное совпадение частоты, фиксированной в матрице АСФС, с частотой импульсного воздействия.

Активация АСФС реализует достаточно сложные эффекты (неврологические, психические, электрофизиологические), в основном адаптационного типа. Показано, что в момент активации АСФС происходит выброс различных биохимических веществ (медиаторов и др.), при этом вовлекаются механизмы неспецифических и других систем.

АСФС, формируемая при синхронных электростимуляциях глубоких структур мозга, обозначается как АСФС первого вида (АСФС-І) (рис.*4 и 5). Путем последовательных синхронных электростимуля-

ций нейронных участков — звеньев АСФС-1 — с другими участками второго вида формируются многозвеневые внутриполушарные и межполушарные цепочки АСФС.

В течение последних 10 лет на базе стереотаксической неврологии возникло и развивается новое научное направление — изучение АСФС мозга человека, которые по своим характеристикам стоят ближе всего к мало изученному классу функциональных связей мозга типа импринтинга (Смирнов, Бородкин, 1975, 1979).

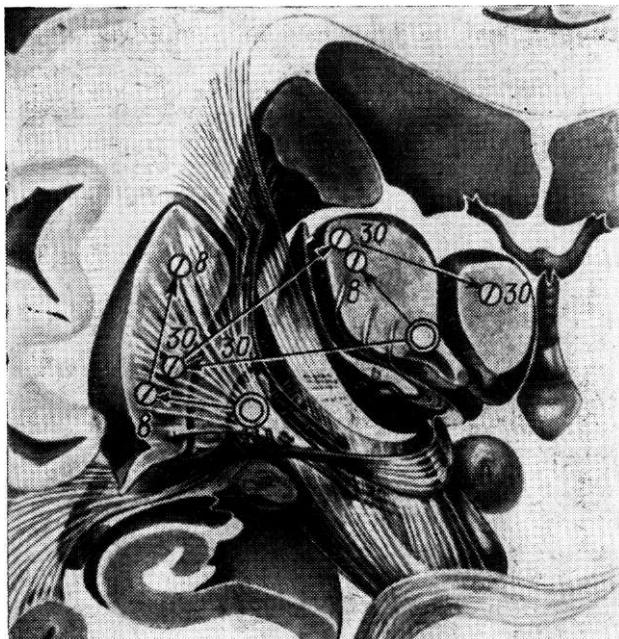


Рис. 5. Схемы внутриполушарных цепочек АСФС-1, сформированных путем синхронных электростимуляций на частоты 8 ($GP^{\wedge} \rightarrow Put \rightarrow Put$; $CM \rightarrow LD$) и 30 Гц ($CM + Put \rightarrow LD \rightarrow MD$).

Двойной кружок — нейронный участок I вида; *одинарный кружок* — нейронный участок II вида; GP, Put, CM, LD, MD — нейронные участки подкорковых ядер (соответственно: бледный шар, скорлупа, срединный центр, латеральное дорсальное ядро таламуса, медиальное дорсальное ядро таламуса).

АСФС — это искусственно формируемая по заданной программе система внутримозговых стабильных функциональных связей, характеризующаяся селективным полимодальным частотным «входом» для внешнего воздействия, например с помощью интрацеребральных электрических или экстракеребральных сенсорных (световых, звуковых) стимуляций, и сложной конструкцией «выхода» через РФ и систему интрацентральной регуляции в различные системы и механизмы деятельности мозга. Непременным условием формирования АСФС является экстренное изменение уровня активации подкорковых

с труктур и одновременная подача импульсного раздражителя. Центральным аппаратом системы АСФС является матрица долгосрочной памяти, которая хранит информацию о частоте импульсов, использованных в процессе формирования АСФС. Отличительной чертой этой системы является возможность управления ее работой, которая осуществляется с помощью импульсного стимула заданной частотой. Стимуляция этой системы заданной частотой импульсов, т. е. равной частоте ее формирования, называется активацией АСФС. При активации АСФС возникает КЭ активирующего и оптимизирующего типа. Структура КЭ может быть достаточно сложной, но, как правило,, она включает активационный компонент и ослабление патологической симптоматики.

Критерием оценки формирования системы АСФС является специально разработанный методический контроль за ее образованием» включающий ряд контрольно-диагностических импульсных стимуляций значимой и индифферентной частоты любой модальности, проводимых до и после формирования АСФС. При наличии сформированной системы АСФС активация ее заданной частотой вызывает КЭ, в то время как стимуляция индифферентной частотой такого эффекта не вызывает. Эта проверка позволяет судить о селективности и стабильности системы АСФС (Смирнов и др., 1984, 1985а).

Таким образом, по методу формирования и особенностям структурно-функциональной организации выделяют по крайней мере два основных вида АСФС: АСФС-1, формируемая интрацеребральным путем в процессе лечения больных методом вживленных электродов при синхронной ЭС определенных подкорковых ядер, и АСФС-П, формируемая экстрацеребральным путем с помощью сенсорных импульсов определенной частоты, подаваемых на фоне действия этимизола.

У больных, например паркинсонизмом (риgidно-дрожательной формы), с вживленными электродами Путем синхронных электростимуляций участков первого и второго вида на заданную частоту формировалась система АСФС-1. После такой однократной синхронной ЭС участки второго вида приобретают новые для них свойства, выражющиеся в способности вызывать КЭ в виде, например,, снижения трепора, ригидности, брадикинезии и др. на строго селективную заданную частоту, которая использовалась при ЭС.

.В тех случаях, когда участки первого вида по каким-либо причинам невозможно было использовать в качестве начального звена цепочки АСФС формировалась АСФС с участием фармакологических препаратов. Из исследованных лекарственных препаратов, используемых для этой цели,, оказался пригодным лишь один — неспецифический коннектор и активатор — этилизол (бисметиламид-1-этил-имидацол-4,5-дикарбоновой кислоты) ;(рис. 6). Однократная ЭС любой частоты (8—50 Гц), на фоне, выраженного действия этилизола вызывает такой же КЭ, как при формировании АСФС-1 с использованием участков первого и второго видов.

Путем последовательных синхронных электростимуляций нейронных участков — звеньев АСФС-1 — с другими участками .второго

вида формируются многозвеневые внутриполушарные и межполушарные цепочки АСФС-1. В этих случаях КЭ оказывается более выраженным. Процесс формирования межполушарных АСФС-1 сопровождается более выраженной функциональной асимметрией, главным образом на подкорковом уровне, проявляющейся, в частности, у больных паркинсонизмом значительной реакцией дестабилизации и асимметрии мышечного тонуса, свидетельствующей о функциональной динамичной диссоциации парности работы полушарий.

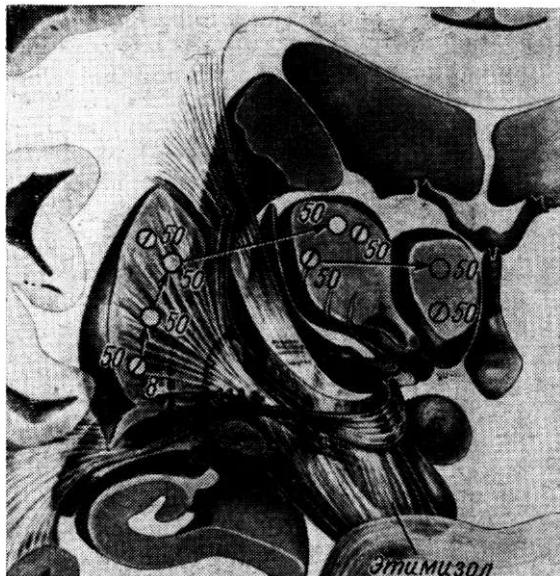


Рис. 6. Схемы внутршюлушарных цепочек АСФС-1, сформированных на фоне действия этимизола на частоту 50 Гц ($\text{Put} \rightarrow \text{Put}$; $\text{Put} \rightarrow \text{LP}$; $\text{VA} \rightarrow \text{MD}$; $\text{LP} \rightarrow \text{Put}$).

Кружок с чертой — нейронный участок II вида, начальное звено цепочек АСФС-1; кружок без черты — нейронный участок II вида, включенный в систему АСФС-1; Put, LP, VA, MD — нейронные участки подкорковых ядер (соответственно: скорлупа, заднее латеральное ядро таламуса, переднее вентральное ядро таламуса, дорсомедиальное ядро таламуса).

Таким образом, благодаря включению участков второго вида в АСФС-1 они приобретают селективный «вход» в систему супраспинальной регуляции мышечного тонуса, даже в тех случаях, когда эти нейронные пулы принадлежат к подкорковым структурам, не имеющим отношения к регуляции мышечного тонуса.

Следовательно, можно искусственно формировать цепочки АСФС-1, усиливая «вход» в определенные системы мозга и тем самым заранее программируя более выраженный и необходимый КЭ лечебного плана.

Курс лечебных активаций АСФС-1 дает положительный клинический эффект, заключающийся, как правило, в распаде и редукции

основного патологического синдромокомплекса и, кроме того, в улучшении общего и психического состояния. Для больных паркинсонизмом метод формирования и активации АСФС-1 используется в качестве поддерживающего симптоматического лечения, которое позволяет существенно снизить дозы антипаркинсоников, при этом достигается комплексный моторный эффект в виде уменьшения патологической симптоматики (риgidности, tremора, брадикинезии и др.), а также повышения уровня психической активности, улучшения настроения и психического состояния.

Описанная выше форма АСФС-1 по типу КЭ относится к активирующему. Контроль за активностью АСФС-1 осуществляется тормозными механизмами главным образом хвостатого ядра и премоторной коры. Однократная ЭС премоторной коры немедленно и одновременно выключает все звенья цепочки АСФС-1, тогда как ЭС хвостатого ядра с любым звеном активирующей цепочки АСФС-1 селективно выключает только это звено АСФС. Синхронные электростимуляции хвостатого ядра со звеньями активирующей цепочки АСФС-1 приводят к образованию селективной тормозной матрицы АСФС-1, причем оказался возможным «перенос» ее тормозных свойств путем синхронных электростимуляций в другие нейронные участки второго вида — звенья цепочки АСФС-1 — даже другого полушария. Для восстановления блокированного звена или всей цепочки АСФС-1 были найдены определенные способы, связанные с ЭС участков первого вида или участков второго вида — звеньев цепочки АСФС. Матрицы АСФС-1 сохраняются также после электролизисов нейронных участков подкорковых структур, являющихся звеньями АСФС-1. Все это подчеркивает функциональный генез системы АСФС-1.

Формирование матриц АСФС-1 противоположного знака дает возможность управлять механизмами тормозных и активирующих систем, причем этот контроль может быть как интрацентральным, так и полисенсорным. Наличие тормозных и активирующих матриц АСФС-1 позволяет в определенной степени контролировать режимы работы мозга. Этот факт имеет большое значение для реализации лечебных программ, например, при повторных курсах лечебных активаций АСФС.

Цепочки АСФС-1 активирующего и тормозного типов могут быть как внутриполушарными, так и межполушарными (рис. 7 и 8). Последние имеют большое значение при лечении больных с выраженной двусторонней патологической симптоматикой. Матрицы межполушарных цепочек АСФС-1 обладают теми же свойствами, что и матрицы внутриполушарных цепочек АСФС. Однако возможность «переносов» межполушарных цепочек из одного полушария в другое, а также их взаимодействие в момент активации позволяют в большей степени оптимизировать механизмы межполушарных отношений мозга.

Таким образом, изучение внутри- и межполушарных АСФС-1 позволяет получить информацию о сложных процессах взаимодействия различных мозговых систем и прежде всего активирующих и тормозных. Сам факт формирования активирующих и тормозных матриц АСФС в одном полушарии и возможность «переноса» их в другие

полушария и обратно свидетельствуют о высокой пластичности мозга человека, даже при наличии тяжелой патологии. То обстоятельство, что при формировании АСФС происходит жесткая структурно-функциональная перестройка околоэлектродных нейронных участков второго вида, находящихся в пределах одной структуры и одного полушария, а также возможность осуществлять аналогичную реконструкцию в нейронных участках другого полушария, свидетельствуют о высокоорганизованной динамической локализации функций



Рис. 7. Схема межполушарной цепочки АСФС-1, сформированной путем синхронных электростимуляций нейронных участков подкорковых ядер.

Двойной кружок — нейронный участок I вида; одинарный кружок — нейронный участок II вида.

в глубоких структурах мозга. Такого рода данные открывают новые перспективы изучения резервных возможностей мозга человека.

Исследованные матрицы АСФС-1, являющиеся жесткими артификационными звенями системы интрацентRALной регуляции мозга, представляют собой универсальный инструмент изучения структурно-функциональной организации мозга человека и вместе с тем методом, открывающим новые перспективы в диагностике и лечении больных с длительно текущими заболеваниями нервной системы. Однако то обстоятельство, что процесс формирования АСФС-1 становится возможным только после стереотаксической операции и имплантации электродов, существенно ограничивает возможности применения данного способа для лечения широкого круга больных с различными за-

болеваниями. В связи с этим постоянно велись поиски формирования АСФС без использования метода вживленных электродов.

Учитывая опыт формирования матрицы АСФС-1 на основе действия этицизола, были найдены новые способы формирования аналогичных матриц, но с использованием сенсорных импульсных стимуляций заданной частотой. Такие матрицы были названы артифициальными стабильными функциональными связями второго вида (АСФС-11) (Смирнов, Бородкин, 1975, 1979).

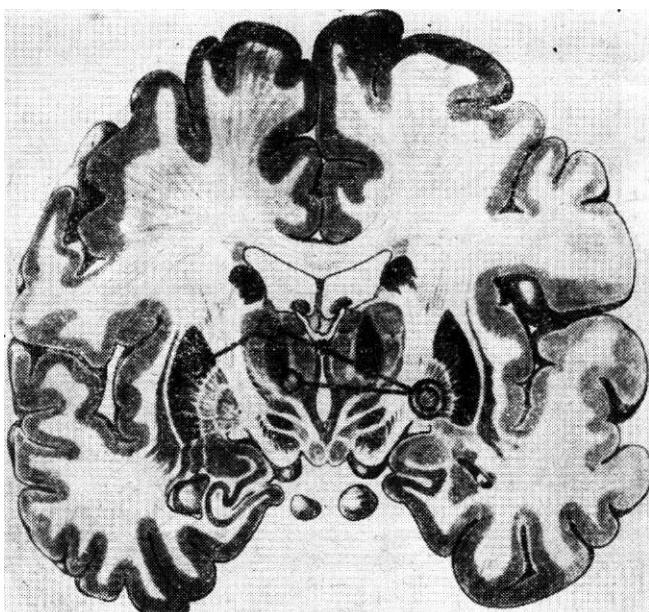


Рис. 8. Схема межполушарной цепочки АСФС-1, сформированной путем синхронных электростимуляций нейронных участков подкорковых ядер.

Двойной кружок — нейронный участок I вида; одинарный кружок — нейронный участок II вида.

АСФС-11 можно формировать различными путями. Первый способ состоит в формировании простых матриц АСФС-Н. При этом однократно вводят этицизол, на фоне действия которого проводят один сеанс сенсорных импульсных стимуляций определенной частоты. Последующие сеансы активаций АСФС-П повторяют только с помощью частотных стимуляций различной модальности, при этом частота импульсов должна быть всегда одинаковой, равной частоте посылки первой стимуляции, используемой при формировании АСФС. Такие матрицы, как правило, дают активационный эффект.

Второй способ заключается в формировании сложных матриц АСФС-П. При этом сначала, так же как и при формировании простой

матрицы АСФС-11, вводится однократно этилизол, затем на фоне его действия вводят определенный лекарственный препарат (например, транквилизатор) или проводят какой-либо сеанс лечебных мероприятий, дающий кратковременный положительный клинический эффект (например, иглоукалывания) и после этого проводят сеанс сенсорных импульсных стимуляций. В дальнейшем, как и в предыдущем случае, проводят курс лечения с помощью систематических активаций АСФС-11. В обоих случаях эти активации могут осуществляться как в стационаре, так и в амбулаторных условиях.

Таким образом, были созданы комбинированные формы АСФС-П, особенность которых заключается в том, что при их активации в соответствии со структурой формирования матрицы целенаправленно программируется КЭ с лечебным действием, направленным на снижение конкретной патологической симптоматики. Для лечения различных групп больных в структуру матриц можно включать фармакологические препараты с заданными свойствами. Например, для лечения больных неврозами при формировании АСФС-П используют транквилизаторы, а для лечения больных с фантомно-болевым синдромом — аналгетики. Тем самым повышаются транквилизирующий или аналгезирующий эффекты без ущерба для активационного эффекта. Создание комбинированных матриц АСФС-Н с определенными свойствами значительно расширило возможности использования данного способа при лечении различных групп больных (Смирнов, Резникова, 1983, 1985в).

Тщательное изучение эффектов активаций АСФС-Н с помощью комплекса клинических, психологических и электрофизиологических методов исследования позволило выделить среди них основные. Это прежде всего активационные эффекты, которые проявляются в повышении уровня психической активности, улучшении интеллектуальной и двигательной деятельности, увеличении продуктивности умственной работоспособности, улучшении процессов памяти и внимания, и, кроме того, эмоциональные эффекты (тимолептический, седативный, транквилизирующий, анксиолитический), эффекты мышечного и психического расслабления, вегетативно-сосудистые реакции, снотворные эффекты и др. Наличие выраженных транквилизирующего и активационного эффектов при активации различных форм АСФС-Н позволило использовать данный способ для регуляции психофизиологического состояния здоровых лиц, профессиональная деятельность которых сопровождается высоким психоэмоциональным напряжением, стрессами, экстремальными нагрузками. Так, после короткого курса активаций АСФС-П (в среднем 4—7 сеансов) отмечалось резкое увеличение психофизиологических возможностей здоровых лиц, например, в виде повышения объема непосредственной и оперативной памяти, устойчивости внимания, пропускной способности зрительного анализатора и т. д. Кроме того, происходила оптимизация эмоционального состояния, улучшение способности к обучению, повышение психической активности. При следующих сеансах активаций АСФС-П возникала стабилизация: психического состояния на достигнутом уровне,

При лечении больных в редких случаях могли возникнуть эффекты передозировки активациями АСФС-11 с включением нежелательных компонентов в виде, например, релаксации, выраженного психического расслабления (типа «опустошенности»), появления возбуждения, тревоги, и др. Поиски путей управления и коррекции подобных эффектов передозировки привели к разработке различных способов и приемов купирования этих эффектов. К ним относятся разработанные индивидуальные режимы активаций, прием торможения активирующих матриц АСФС-П, использование светофильтров, прием взаимодействия различных матриц АСФС-Н, сформированных на разные частоты.

Критерием оценки лечения больных данным способом является основной целостный КЭ как общий результат курса лечебных активаций АСФС-Н. Такой положительный эффект заключается, как правило, в распаде и редукции основного патологического синдромокомплекса и, кроме того, в улучшении общего и психического состояния больных. Нужно отметить, что эффекты активаций АСФС-1 Г у больных определяются не только самими импульсными воздействиями, но и функциональным состоянием патологических систем.

Метод формирования и активаций АСФС-П применялся с лечебными целями у больных органическими и функциональными заболеваниями нервной системы. Так, например, у больных паркинсонизмом курсы лечебных активаций АСФС-П использовали в качестве поддерживающего симптоматического лечения, которое позволяло существенно снизить дозы антипаркинсоников. При этом достигался комплексный моторный эффект в виде уменьшения патологической симптоматики (риgidности, трепора, брадикинезии и др.), а также повышения уровня психической активности, улучшения настроения и психического состояния.

Особое внимание было уделено использованию данного способа для лечения больных с функциональными нарушениями нервной системы. У больных тяжелыми неврозами с тревожно-фобическим синдромом, длительно и неэффективно лечившихся ранее известными традиционными способами, в процессе лечения методом формирования и активации АСФС-П возникал постепенный, хотя и быстрый (за период 6—8 активаций) положительный клинический эффект в виде исчезновения страха, снятия тревоги, уменьшения фиксации на болезненных проявлениях, стабилизации спокойного состояния. Наблюдались также клинические эффекты снижения вегетативно-сосудистой лабильности, улучшения соматического состояния (прекращение головных болей, восстановление ночного сна, повышение аппетита и др.). По данным психологических исследований, отмечалось выраженное улучшение психических процессов: увеличение психической активности и объема кратковременной памяти, повышение умственной работоспособности. Таким образом, за курс активаций АСФС-П наблюдался распад тревожно-фобического синдрома с улучшением общего и психического состояния и стабилизацией полученного эффекта. Катамнез больных до 4 лет выявил хорошую и стойкую ремиссию.

АСФС-II применяется для лечения фантомно-болевого синдрома у больных, которые в течение многих лет имели постоянный болевой синдром, неподдающийся никакому лечению. В результате проведенного курса лечения АСФС-II (10—15 сеансов) наблюдался распад фантомно-болевого синдрома: уменьшение болевых ощущений, редуцирование фантома, увеличение «светлых» (безболевых) промежутков, восстановление ночного сна, повышение настроения и уровня психической активности.

АСФС-II используется также для лечения парестезий слизистой оболочки полости рта, по поводу которых больные ранее безуспешно лечились в течение длительного времени. Использование медикаментозных и физиотерапевтических методов лечения, психотерапии и других способов оказалось неэффективным. В результате проведенного курса лечения АСФС-II (2—4 сеанса) лечебных активаций наблюдался быстрый положительный клинический эффект в виде распада и редукции парестетического синдромокомплекса, снятия тревоги, уменьшения фиксации на клинических проявлениях, нормализации вегетативно-сосудистых реакций, улучшения соматического и психического состояния.

В настоящее время метод АСФС-II применяется для лечения вегетативно-сосудистой дистонии, детских церебральных параличей и других заболеваний.

Сущность лечебного эффекта активаций АСФС-II заключается в дестабилизации и ослаблении патологических механизмов основного синдромокомплекса заболеваний, уменьшении и редукции отдельных симптомов и стабилизации достигнутого лечебного эффекта. При таком распаде симптомокомплекса наблюдается постепенное расслоение патологических проявлений заболевания и поэтапное выключение отдельных симптомов. В процессе проведения курса лечебных активаций АСФС-II у больных раскрываются различные механизмы патологических проявлений заболевания. К ним относятся, например, механизмы последовательного викарирования (замещения) психопатологических синдромов, заключающиеся в подавлении основного доминирующего синдрома, место которого может занять другой синдром, который становится доминирующим. Этот процесс сопровождается и психологическим вытеснением образа первого доминирующего симптома. Или, например, при деструкции основного синдромокомплекса происходит фрагментирование патологических механизмов заболевания. Оно может проявляться фрагментарностью психосенсорных процессов, выражющейся в том, что целостное восприятие неприятных ощущений (например, болевых) распадается на множество мелких зон такого рода ощущений, которые по отдельности постепенно гаснут. В результате этого процесса целые зоны психосенсорных явлений распадаются на более мелкие зоны и могут постепенно исчезнуть. Этот механизм прослеживается и при распаде органических синдромов, как, например, ригидности у больных паркинсонизмом.

На фоне повышения психической активности в результате лечения методом АСФС-1 создавались также благоприятные условия для «от-

реагирования» и наблюдались психологические реакции типа катарсиса либо в момент сенсорных стимуляций, либо после них в процессе беседы на эмоционально значимые темы. Эти реакции проявились в виде эмоционально-мотивационного эффекта с длительным возбуждением и последующим расслаблением, успокоением, улучшением общего и психического состояния, улучшением отношения к окружающим. Эти бурные эмоционально-двигательные реакции можно рассматривать как аналог катарсиса при лечении больных другими методами. Нужно отметить, что такие эффекты катарсиса, получаемые в процессе лечения методом психоанализа, требуют продолжительного многомесячного психотерапевтического воздействия с применением психоаналитических методов. В других случаях наблюдалась перестройка структуры «внутренней картины болезни», оптимизация некоторых личностных характеристик, повышалась адаптивность поведения больных (Смирнов, Резникова, 1983, 19856).

Анализ полученных материалов позволяет выдвинуть следующие концептуальные положения. На каждом уровне структурно-функциональной организации мозга, начиная от нейрофизиологического до личностного, имеются свои системы порогов, обеспечивающие как взаимодействие работы мозговых систем, так и сложные формы психологической деятельности и адаптивного поведения. Пороги работы каждого уровня определенной церебральной системы тесно взаимосвязаны между собой, и при нарушении любого уровня церебральной системы может изменяться не только система порогов данного уровня, но и других уровней. Система порогов на различных уровнях как каждой церебральной системы, так и целого мозга контролируется системой интрацентральной регуляции мозга, что в конечном итоге необходимо для обеспечения адаптивного поведения. Можно предположить, что пороги различных механизмов проявления заболевания неодинаковы, поэтому в процессе курса лечебных активаций АСФС-П не наблюдается одновременного подавления всех симптомов как органического, так и функционального генеза. С каждым сеансом активаций АСФС-П оптимизируется режим работы мозга и последовательно повышаются пороги патологических механизмов отдельных симптомов болезни. Конечным итогом такого рода психофизиологической перестройки является повышение и стабилизация порогов мозговых и личностных механизмов.

Таким образом,[^] метод формирования и лечебных активаций АСФС-П дает принципиально новый подход к пониманию патофизиологических и психопатологических механизмов заболеваний с учетом представлений о роли АСФС в системе интрацентральной регуляции, а также открывает новые возможности использования его для лечения органических и функциональных заболеваний нервной системы.

Анализ полученных эффектов активаций АСФС свидетельствует об их неспецифическом характере. Как показали исследования, положительный клинический лечебный эффект получается при лечении различных заболеваний как органического[^] так и функционального генеза. При этом на фоне повышения уровня психической активности

происходит снижение патологической симптоматики. Лечебная сущность этого способа заключается в дестабилизации, расщеплении и последующей редукции патологической симптоматики. Здесь нужно отметить специфику динамики снижения патологической симптоматики. При функциональных расстройствах нервной системы она заключается в постепенном расслоении основного патологического синдромокомплекса и постепенном выключении отдельных симптомов заболевания. Такой механизм викарирования отдельных симптомов болезни позволяет проследить иерархию взаимоотношений отдельных симптомов в структуре общего синдромокомплекса (доминирование, соподчинение, изоляция). При тяжелых органических заболеваниях и наличии жестких патологических механизмов курсы активаций АСФС после дестабилизации и расщепления основного синдромокомплекса способствуют уменьшению патологической симптоматики до определенного уровня. В случае сочетания органического заболевания с функциональными расстройствами происходит сначала компенсация функциональных нарушений, а затем органических по принципам, списанным выше.

Таким образом, метод формирования и активации АСФС-II является не только принципиально новым физиологическим подходом к лечению больных, обеспечивающим оптимизирующие перестройки деятельности мозга и нормализацию психического статуса личности, но и тонким инструментом в исследовании и понимании патологического механизма органических и функциональных заболеваний нервной системы.

Изучение АСФС, базирующееся на большом материале исследований, позволяет рассматривать АСФС как принципиально новую и особую форму функциональной связи мозга человека, которая по своим структурно-функциональным характеристикам существенно отличается от известных ранее функциональных связей мозга человека типа условных и безусловных рефлексов. Наши концептуальные представления позволяют считать, что в основе матрицы АСФС независимо от способа формирования лежит единое стабильное мнестическое мозговое информационное распределенное поле, которое в определенных условиях может иметь локальный элемент, приуроченный к той или иной подкорковой структуре.

Учитывая функциональную природу АСФС, а также обязательное наличие активационного компонента в структуре КЭ при активации АСФС, можно считать, что звенья системы АСФС связаны друг с другом не непосредственно, а через РФ мозга. В случае разрушения или выключения отдельных звеньев системы АСФС вся система в целом сохраняется и продолжает функционировать как «реле», пропуская значимые импульсы в РФ и через нее в систему интрацентральной регуляции.

Более сложна конструкция «выхода» системы АСФС. При этом нужно иметь в виду, что структурно-функциональная организация различных форм АСФС, независимо от способа формирования одна и та же и основные свойства АСФС присущи любой форме АСФС (стабильность, функциональность, селективный полимодальный «вход»

и широкий «выход» в различные системы мозга). Основные различия разных форм АСФС связаны со способом формирования и конструкцией «выхода». Результаты исследований позволяют построить следующую теоретическую конструкцию «выхода» системы АСФС, но вначале следует отметить значение импульсного раздражителя. Преобразование импульса или серии импульсов при активации системы АСФС, включая «реле» матрицы долгосрочной памяти, посылает импульс на активацию РФ, а в случае комбинированной формы АСФС запрограммированно и в другие системы и механизмы мозга, а затем через систему интрапищевидной регуляции по принципу саморегуляции импульсы перераспределяются в ослабленные или патологические звенья и механизмы мозга, требующие дополнительной энергии для своей компенсации. В процессе курса лечебных активаций и при восстановлении отдельных звеньев патологических систем импульсная стимуляция способствует компенсации следующих звеньев патологических механизмов заболеваний. Этим объясняется последовательность и этапность лечебного эффекта при активациях АСФС. Здесь нужно отметить важность режимов активаций АСФС. Величина КЭ наряду с различными факторами существенно зависит от мощности раздражителя до определенной пороговой величины, после которой наступает перенасыщение стимуляциями, следствием которой является развитие отрицательных эффектов. Поэтому в случае передозировки импульсных стимуляций и кумуляции лечебных эффектов можно получить не положительный, а отрицательный эффект. В связи с этим с лечебными целями были разработаны специальные приемы (способы) регуляции АСФС (прием торможения, применения светофильтров, взаимодействие различных систем АСФС и др.).

Теоретическую модель АСФС можно представить как устойчивый селективный информационный канал связи для внешнего воздействия заданной частотой с целью управления режимами работы мозга. В настоящее время можно сказать, что АСФС является методом исследования структурно-функциональной организации мозга и в то же время методом диагностики, лечения и оптимизации психофизиологического состояния человека.

* * *

Итак, заключая данную главу, нужно сказать, что в ней представлена лишь основная информация о структурах и функциях подкорковых ядер и коры, их взаимодействиях в процессе формирования и реализации механизмов поведения. На основе обобщения современных данных о мозге человека и с учетом собственных результатов по стереотаксической неврологии представлены теоретические положения об информационных полях мозга, включающих те структурно-функциональные элементы мозга, взаимодействие которых обеспечивает реализацию функциональных состояний и определенных форм поведения.

Особое внимание было уделено проблеме артификальных стабильных функциональных связей — искусственного звена системы

интрапарцентральной регуляции, изучению механизмов АСФС, а главное, использованию АСФС в качестве физиологического метода перестройки режимов работы мозга с целью диагностики и лечения больных, а также для экстренной оптимизации психического состояния здоровых.

ЛИТЕРАТУРА

- Аевын А. П., Ильина Л. И. Невроглия // БМЭ. 1961. Т. 20. С. 191—221.
- Адрианов О. С. Структурные предпосылки функциональной межполушарной асимметрии мозга // Физиология человека. 1979. Т. 5. С. 510—516.
- Адрианов О. С., Орлова Т. В., Шугалев Н. П. К вопросу о функциональном значении вызванных потенциалов теменной области коры мозга кошки // Эволюция функций теменных долей. JL, 1971. С. 56—78.
- Айрапетян А. А., Ваганян Л. Г. Влияние раздражения ядер мозжечка на нейронную активность неспецифической системы зрительных бугров // Структурная и функциональная организация мозжечка. JL, 1971. С. 111—116.
- Аладжалова Н. А., Колыкова А. В., Коштоянц О. Х., Микаэлян М. Х. Сверхмедленные ритмические колебания потенциалов мозга человека во сне // Функциональные состояния мозга. М., 1975. С. 62—74.
- Алешин Б. В. Двойственность нейросекреторных механизмов гипоталамуса и ее значение в регуляции эндокринных функций // Успехи физиол. наук. 1979. Т. 10, № 1. С. 7—27.
- Алимов И. Ю., Хамиджанов М. М. Миндалина. Центральные механизмы обезболивания и рефлексотерапии // Здравоохранение Таджикистана. 1983. № 5. С. 15—20.
- Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968. 547 с.
- Асафов В. Д., Лоскутова Т. Д. Количественная оценка функционального состояния центральной нервной системы // Функциональные состояния мозга. М., 1975. С. 27—32.
- Асратян С. А. Влияние мозжечка и коры больших полушарий на вегетативные функции организма // Невропатол. и психиатр. 1941. Т. 10, вып. 3. С. 35—39.
- Баклаваджян О. Г. Вегетативная регуляция электрической активности мозга. Л., 1967. 237 с.
- Баклаваджян О. Г. Гипоталамус // Общая и частная физиология нервной системы. Л., 1969. С. 362—386.
- Баклаваджян О. Г. О некоторых принципах деятельности высших вегетативных центров // Проблемы современной физиологической науки. Л., 1971. С. 95—112.
- Баклаваджян О. Г. Нейронные механизмы гипоталамической регуляции симпатического тонуса // Современные тенденции в нейрофизиологии. Л., 1977. С. 8—17.
- Баклаваджян О. Г. Вегетативные механизмы гипоталамуса // Физиология вегетативной нервной системы. Л., 1981. С. 398—458. (Руководство по физиологии).
- Батуев А. С. О топографии гигантопирамидного поля в коре головного мозга кошки // Науч. докл. высш. школы. 1965. № 2. С. 74—79.
- Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга. Л., 1981. 255 с.
- Батуев А. С., Васильева Л. А., Таиров О. П. Функциональная организация таламопариетальной ассоциативной системы кошек // Эволюция теменных долей. Л., 1971. С. 27—31.
- Батуев А. С., Васильева Л. А., Таиров О. П. Функции таламопариетальной ассоциативной системы мозга млекопитающих // Эволюция функции теменных долей мозга. Л., 1973. С. 44—117.
- Батуев А. С., Куликов Г. А., Каменская В. Г., Феттер Л. И. Частотная характеристика слухового входа в моторную кору кошек // ДАН СССР. 1975. Т. 223. С. 507—509.

- Бехтерева Н. П. Некоторые принципиальные вопросы изучения нейрофизиологических основ психических явлений человека // Глубокие структуры мозга человека" в норме и патологии. М.; Л., 1966. С. 18—21.
- Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л., 1971. 118 с.
- Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. 2-е изд., перераб. и доп. Л., 1974. 151 с.
- Бехтерева Н. П. Зашифровано природой, разгадано человеком // Наука и жизнь. 1976. № 9. С. 79-83.
- Бехтерева Н. П. Теоретические аспекты лечения хронических болезней нервной системы // Теоретические основы патологических состояний. Л., 1980а. С. 3—11.
- Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. Л., 1980б 207 с.
- Бехтерева Н. П., Бондарчук А. Н., Смирнов В. М., Трохачев А. И. **ФИЗИОЛОГИЯ**
И патофизиология глубоких структур мозга человека. Л.; М., 1967. 260 с.
- Бехтерева Н. П., Бундзен П. В., Гоголицын Ю. Л. Мx>згоНее коды психической деятельности. Л., 1977. 166 с.
- Бехтерева Н. П., Камбарова Д. К., Поздеев В. К. Устойчивое патологическое состояние при болезнях мозга. Л., 1978. 238 с.
- Бианки В. Л. Асимметрия мозга животных. Л., 1985. 283 с.
- Боголепов Н. Н. Ультраструктура мозга при гипоксии. М., 1979. 167 с.
- Боголепова И. Н. Строение и развитие гипоталамуса человека. Л., 1968. 176 с.
- Боголепова И. Н., Амунц В. В., Оржеховская Н. С., Молофеева Л. И. Структурные предпосылки индивидуальной вариабельности мозга // Теоретические вопросы строения и деятельности мозга. М., 1983а. Вып. 12. С. 22—28.
- Боголепова И. Н., Амунц В. В., Оржеховская Н. С., Молофеева Л. И. Морфологические критерии структурной асимметрии корковых и подкорковых образований мозга человека // Журн. невропатол. и психиатр. 1983б. № 7. С. 971—975.
- Боголепова И. Н., Амунц В. В., Оржеховская Н. С., Молофеева Л. И., Деревянин В. И., Шидарев Д. Р. Таламо-стрио-кортикальные взаимоотношения в левом и правом полушарии мозга человека // Таламо-стрио-кортикальные взаимоотношения. М., 1981. Т. 2, вып. 10. С. 12—17.
- Бухтузи С. М. Электрофизиологическое исследование функций хвостатого ядра. Тбилиси, 1971. 236 с.
- Вальдман А. В. Гипоталамус как субстрат корреляций вегетативных и моторных проявлений эмоционального поведения // Центральные механизмы вегетативной нервной системы. Ереван, 1969. С. 107—116.
- Васильевский Н. Н. Механизмы деятельности центрального нейрона. Л., 1966. 178 с.
- Вейн А. М. Нарушения сна и бодрствования. М., 1974. 383 с.
- Вейн А. М., Соловьев А. Д. Лимбико-ретикулярный комплекс и вегетативная регуляция. М., 1973. 268 с.
- Виноградова О. С. Гиппокамп и память. М., 1975. 333 с.
- Виноградова О. С., Брагиник Е. С., Кичигина В. Ф., Стаффехина В. С. Организация нейронной активности гиппокампа как предлагаемого компаратора // VII Гагрские беседы. Тбилиси, 1979. С. 288.
- Воробьева Т. М. Системные механизмы положительного эмоционального поведения // XIII съезд Всесоюзного физиологического общества. Алма-Ата; Л., 1979. С. 71—72.
- Гамбaryan L. C., Kovarly I. N. Гиппокамп// Успехи физиол. наук. 1972. Т. 3, № 1. С. 21-51.
- Гамбaryan L. C., Kovarly I. N. Гиппокамп. Ереван, 1973. 103 с.
- Гарibyan A. A., Гамбaryan L. C. Участие базальных ганглиев в механизме афферентного синтеза и принятия решения // Успехи физиол. наук. 1985. Т. 16, № 2. С. 112—128.
- Гарibyan A. A., Kazaryan A. G., Mikaelyan M. X., Karapetyan L. G. Афферентные и эфферентные связи лобно-лимбикостриatalьной интегрирующей системы II Биол. журн. Армении. 1984. Т. 37, № 2. С. 104—108.
- Гогошидзе Т. Ш. Исследование логического мышления у больных до и после

- *стереотаксической криоталамотомии вентролатерального ядра таламуса // Изв. АН ГССР. 1984. № 1. С. 73–80.
- Данилова Л. К.** Влияние электрической стимуляции разных отделов амигдалы на формирование пищевых условных рефлексов у собак // Журн. высш. нерв. деят. 1984. Т. 34. С. 451–458.
- Данилова Н. Н.** Реакция перестройки биотоков мозга на индифферентные и сигнальные раздражители // Ориентировочный рефлекс и проблемы рецепции. М., 1964. С. 153–173.
- Данилова Н. Н.** Функциональные состояния. Механизмы и диагностика. М., 1985. 269 с.
- Джурджеса К.** Образование условного рефлекса при прямом раздражении коры больших полушарий: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1952. 16 г.
- Жегенти Н. А., Тимченко А. С.** Электрофизиологическое исследование афферентного входа ограды кошки // Сообщ. АН ГССР. 1973. Т. 69. С. 437–440; 1973. Т. 72. С. 657–660.
- Жукова Г. П., Врагина Т. А.** Морфология центральных образований вегетативной нервной системы (по данным световой и электронной микроскопии) // Физиология вегетативной нервной системы. М., 1981. С. 66–98. (Руководство по физиологии).
- Зимкина А. М.** Электрофизиологические показатели функционального состояния центральной нервной системы человека // Функциональные состояния мозга. М., 1975. С. 6–20.
- Ямкина А. М., Климова-Черкасова В. И.** Нейрофизиологические исследования в экспертизе трудоспособности. Л., 1978. 258 с.
- .Золотарев Ф. Я.** Изучение функционального состояния человека на основе анализа флюктуаций частоты альфа-ритма // Функциональные состояния мозга. М., 1975. С. 20–26.
- Казаков В. Н.** Интегративные механизмы таламуса // Частная физиология нервной системы. Л., 1983. С. 313–368. (Руководство по физиологии).
- Калашникова Н. С.** О роли ограды в высшей нервной деятельности // Журн. высш. нерв. деят. 1972. Т. 22. С. 76–81.
- Камигулина Л. В.** Структурная организация и реактивность нейронов базолатеральной группы ядер переднего отдела на гонадэктомию. Уфа, 1984. 27 с.
- Карамян А. И.** Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л., 1970. 304 с.
- Коваль И. Н., Саркисов Г. Т., Гамбаян Л. С.** Септум (обзор морфологич. и физиологии, литературы) // Успехи физiol. наук. 1985. Т. 16, № 3. С. 89–109.
- Коган А. В.** Функциональная организация нейронных механизмов мозга. Л., 1979. 323 с.
- Кононова Е. П.** Мозжечок // Руководство по неврологии. М., 1959а. С. 389–414.
- Кононова Е. П.** Средний мозг // Руководство по неврологии. Л., 1959б. Т. 1. С. 414–459.
- Кононова Е. П.** Лобная область большого мозга. Л., 1962. 175 с.
- Корниевская И. В.** Выработка условного оборонительного рефлекса на фоне ритмического электрического раздражения перегородки // Нейрофизиология. 1978. Т. 10. С. 239–244.
- Корсаков С. С.** Болезненные расстройства памяти и их диагностика. М., 1890. 85 с.
- Корсакова Н. К., Московичюте Л. И.** Подкорковые структуры мозга и психические процессы. М., 1985. 117 с.
- Костандов Э. А.** Функциональная асимметрия полушарий мозга и неосознаваемое восприятие. М., 1983. 170 с.
- Костюк П. Г.** Физиология центральной нервной системы. Киев, 1977. 319 с.
- Крагун Г. П.** Структурная организация и электрофизиологические свойства межцентральных функциональных систем гипоталамической области // Успехи физiol. наук, 1972. № 3. С. 87–111.
- Кукуев Л. А.** Некоторые структурные особенности теменной области коры мозга // Эволюция функций теменных долей. Л., 1971. С. 56–67.
- Латаш Л. П.** Гиппокамп // Клиническая нейрофизиология. Л., 1972. С. 116–146. (Руководство по физиологии).
- Лебедев В. П.** Исследование симпатических механизмов спинного мозга: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1978. 27 с.

- Леей В. Искусство быть собой. М., 1973. 120 с.
- Леснтович Т. А. О тонком строении подкорковых узлов // НевроПатол. и психиатр. 1954. Т. 54, № 2. С. 168—178.
- Леонтович Т. А. Закономерности качественно-количественной организации нейронов подкорковых и древнейших корковых образований переднего мозга хищных: Дис. . . докт. биол. наук. М., 1972. 310 с.
- Лещенко А. Г., Гурова Е. П., Бакуменко Л. П. Некоторые особенности организации двигательных функций мозжечка // Структурная и функциональная организация мозжечка. Л., 1971. С. 139—143.
- Ливанов М. Н. Пространственная организация процессов головного мозга. М., 1972. 182 с.
- Ливанов Н. П. Частотные процессы и механизмы корковой деятельности // Журн. общей биол. 1944. Т. 5. С. 9—42.
- Лиманский Ю. П. Интегративные механизмы ствола головного мозга // Частная физиология нервной системы. Л., 1983. С. 61—111. (Руководство по физиологии).
- Лоскутова Т. Д. Время реакции как психофизиологический метод оценки функционального состояния ЦНС // Нейрофизиологические исследования в экспертизе трудоспособности. Л., 1978. С. 165—193.
- Лурия А. Р. Высшие корковые функции человека и их нарушения при локальных нарушениях мозга. М., 1962. 432.
- Мадорский С. В. Эмоциональные нарушения при поражении медиобазальных структур височной доли мозга. М., 1985. 151 с.
- Медведев В. И. Влияние эмоциональной сферы на деятельность операторов // Физиологические основы повышения эффективности труда. Л., 1978. С. 118—136.
- Нарикашвили С. П. Влияние коры больших полушарий на таламические ядра и ретикулярную формацию ствола головного мозга. Корковая регуляция деятельности подкорковых образований головного мозга. Тбилиси, 1968. С. 211—242.
- Ониани Т. Н. Биоэлектрические корреляты эмоциональных реакций // Экспериментальная нейрофизиология эмоций. Л., 1972. С. 142—178.
- Ониани Т. Н. Интегративная функция лимбической системы. Тбилиси, 1980. 302 с.
- Ониани Т. П., Мголебишвили М. М., Нешелава М. В. Активация и инактивация пищедобывательного условного рефлекса в ответ на электрическое раздражение подкорковых структур головного мозга и динамика отсроченных реакций // Нейрофизиология эмоций и цикла бодрствование—сон. Тбилиси, 1976. С. 87—94.
- Пигарева М. П. Лимбические механизмы переключения (гиппокамп и миндалевидный). М., 1978. 150 с.
- Пинес Л. Я. Центральные отделы вегетативной нервной системы // Руководство по неврологии. М., 1957. Т. I. С. 516—593.
- Поленов А. Л. Гипotalамическая нейросекреция. Л., 1968. 159 с.
- Поляков Г. И. Проблема происхождения рефлекторных механизмов. М., 1964. 116 с.
- Пятигорский Б. Я., Василенко Д. А. Фоновая и вызванная активность нейронов дорсального спино-мозжечкового тракта и ее супраспинальный контроль // Структурно-функциональная организация мозжечка. Л., 1971. С. 34—39.
- Рапопорт М. Ю. Невропатологическая диагностика опухолей височной доли. М., 1948. 292 с.
- Саркисов С. А. Структурные основы деятельности мозга. М., 1980. 292 с.
- Сидоров Б. М., Подачин В. П. Влияние разрушения базолатеральных ядер амигдалы на характер электрической активности дорсомедиального ядра таламуса крысы // Нейрофизиология. 1983, т. 15. С. 596—603.
- Симерницкая Э. Г. Мозг человека и психические процессы в онтогенезе. М., 1985. 190 с.
- Смирнов В. М. Стереотаксическая неврология. Л., 1976. 263 с.
- Смирнов В. М., Бородкин Ю. С. Артифициальные стабильные функциональные связи как способ формирования матриц долгосрочной памяти у человека

- (к теории долгосрочной памяти) // Физиология человека. 1975. Т. 1. С. 525–533.
- Смирнов В. М., Бородкин Ю. С. Артифициальные стабильные функциональные связи. Л., 1979. 191 с.
- Смирнов В. М., Мучник Л. С., Шандурина А. Н. Кора головного мозга // Клиническая нейрофизиология. Л., 1972. С. 11–48.
- Смирнов В. М., Медведев С. В., Махотина Б. В. Новая форма артифициальной стабильной функциональной связи в мозге человека // Физиология человека. 1984. Т. 10, С. 771–777.
- Смирнов В. М., Мучник Л. С., Шандурина А. Н. Строение и функции глубоких структур головного мозга // Естественнонаучные основы психологии. М., 1978. С. 76–108.
- Смирнов В. М., Резникова Т. Н. Основные принципы и методы психологического исследования «внутренней картины болезни» // Методы психологической диагностики и коррекции в клинике. Л., 1983. С. 38–61.
- Смирнов В. М., Резникова Т. Н. Артифициальные стабильные функциональные связи в механизмах интракентральной регуляции мозга человека // Ассоциативные системы мозга. Л., 1985а. С. 274–278.
- Смирнов В. М., Резникова Т. Н. Артифициальные стабильные функциональные связи как метод исследования и лечения в условиях патологического состояния // Вестн. АМН ССР. 1985. № 9. С. 18–23.
- Смирнов В. М., Резникова Т. Н. А. с. № 11156700 (СССР). Способ лечения неврозов // Б. И. 1985. № 19.
- Соколов Е. Н. Психофизиология. М., 1982. 237 с.
- Соколов Е. Н., Данилова Н. Н., Хомская Е. Д. Функциональные состояния мозга. М., 1975. 246 с.
- Солляртinskaya T. N. Гипоталамо-кортикальные связи в филогенезе позвоночных // Успехи физиол. наук. 1973. № 4. С. 54–89.
- Сотников О. С. Динамика структуры живого нейрона. Л., 1985. 158 с.
- Сторожук В. М. Соматическая кора // Частная физиология нервной системы. Л., 1983. С. 451–489.
- Суворов Н. Ф. Роль стриоталамо-кортикальной системы в условнорефлекторной деятельности // Стриопаллидарная система. Л., 1973. С. 3–13.
- Судаков К. В. Системные механизмы эмоционального стресса. М., 1981. 228 с.
- Талан М. И. Функциональная организация афферентного висцерального мозжечка кошки // Физиол. журн. СССР. 1970. Т. 56. С. 1694–1702.
- Толкунов Б. Ф. Стриатум и сенсорная специализация нейронной сети. Л., 1978. 175 с.
- Тонких А. В. Гипоталамо-гипофизарная область и регуляция физиологических функций организма. Л., 1965. 312 с.
- Фанарджян В. В. Регулярные механизмы восходящего влияния мозжечка. Ереван, 1966. 174 с.
- Фанарджян В. В., Григорян Р. А. Интегративные механизмы мозжечка // Частная физиология нервной системы. Л., 1983. С. 112–153. (Руководство по физиологии).
- Филимонов И. Н. Строение ограды большого мозга человека и ее изменения в процессе онтогенеза и филогенеза // Арх. анат. и эмбриол. 1955. т. 32, № 1. с. 3–10.
- Филимонов И. Н. Руководство по неврологии. М., 1957. 147 с.
- Хомская Е. Д., Гогошидзе Т. Ш. Нейропсихологическое исследование наглядно-образного мышления // Вопр. психол. 1983. № 4. С. 119–127.
- Цветкова Л. С., Сидорова О. А., Куликов М. А. Локализация поражений коры головного мозга человека и особенности распознавания эмоциональной экспрессии // Журн. высш. нерв. деят. 1984. Т. 34. С. 421–427.
- Хаютин В. И., Сонина Р. С., Лукошкова Е. В. Центральная организация вазомоторного контроля. М., 1977. 352 с.
- Чепурнова Н. Е., Ялпигикова Н. Н., Чепурнов С. А. Эфферентная симптоматическая активность при раздражении ядер миндалевидного комплекса мозга крысы // Известия Академии наук СССР. Серия биологическая. 1984. Т. 70. С. 405–410.
- Черкес В. А. Очерки по физиологии базальных ганглиев головного мозга. Киев., 1963. 115 с.

- Черкес В. А. Физиология паллидума II Усиехи физиол. наук. 1977. Т. 8, № 4. С. 120—132.
- Черкес В. А. Связь черной субстанции с неостриатумом. Роль дофамина // Частная физиология нервной системы. М., 1983. С. 387—388. (Руководство по физиологии).
- Черниговская В. Н. Нейрофизиологические основы влияний мозжечка на некоторые вегетативные функции // Биол. журн. Армении. 1972. Т. 25, № 6—7. С. 49—65.
- Шмарьян А. С. Мозговая патология и психиатрия. М., 1949. 351 с.
- Anüen N. E., Fuxe K., Underand U. Monoamine pathway to the cerebellum and cerebral cortex // Experimentia. 1967. Vol. 23. P. 838—843.
- Andersen P., Bland B. H., Dudar J. D. Organization of the hippocampal output // Exp. Brain Res. 1973. Vol. 17. P. 152—160.
- Andersen P., Langmoen L. A. Synaptic interaction on pyramidal cells // Neurol. Commun. and Contr. Sattel. Symp. 28th. Int. Congr. Physiol. Sci., Debrecen, 1980. Budapest; Oxford, 1981. P. 65—77.
- Ase'riusky F., Kleiman N. Regularly occurring periodes of eye motility and concomitant phenomena during sleep // Science. 1953. Vol. 118. P. 273—274.
- Beattre J., Brow G. R., Long C. N. H. Physiological and anatomical evidence for the existance of nerve tracts connecting the hypothalamus with spinal sympathetic centers // Proc. Roy. Soc. B. 1930. Vol. 1068. P. 253—275.
- Berman A. L. The brain stem of the cat: A cytoarchitectonic atlas with stereotaxic coordinates. London, 1968. 175 p.
- Blackstad T. W. Commissural connections of the hippocampal region in the rat, with special reference to their mode of termination // J. Corp. Neurol. 1956. Vol. 105. P. 417—421.
- (Block V.) Блок В. Уровни бодрствования и внимания // Экспериментальная психология. М., 1970. Вып. 3. С. 97—146.
- Blue G. H. Hippocampal leison syndrome: Switching to ahd from a place hypothesis 1Г Quart, j. Exp. Psyhol. 1983. Vol. 35. P. 299—314.
- Brodmann K. Vergleichende Localisationslehre der Grosshirrinde. Leipzig, 1909. 324 S.
- Bruce D. K. S., Underwood M. D., McNall C. L. Automatic and somatomotor effects of amigdala control N. Stimulation in awoke rabbits // Appl. Craig. Physiol. 1983. Vol. 31. P. 353—360.
- Shavat J., Dell P., Forcaw B. Mental factors and cardiovascular disorders // Cardiologia. 1964. Vol. 44. P. 124—141.
- Clark W. Morphological aspects of the hypothalamus // The hypothalamus. Morphological, functional, clinical and surgical aspects. Edinburgh, 1938. P. 210—382.
- Connor J. Caudate nucleus neurons: correlation of the effects of substantia nigra stimulation with ionophoretic dopamine // J. Physiol. (London). 1970. Vol. 208. P. 691—703.
- Cramon D., Jurgens U. The antirior cingulate cortex & the plinatory control in monkey and man // Neurosci and Biobehav Rev. 1983. Vol. 7. P. 423—425.
- Edwards S. B. The ascending and descending projections of the red nucleus in the cat: an experimental study using an autoradiographic tracing method // Brain Res. 1972. Vol. 48. P. 54—63.
- Engle G. Sudden and rapid death during psychological stress // Ann. Int. Med. 1971. Vol. 74. P. 771—782.
- Etcheverry G. J. Ultrastructure of neurons in the circulate nucleus of the rat // Anat. Rec. 1968. Vol. 160. P. 239—254.
- Feldman S. Neurophysiological changes in the limbic system related to adrenocortical secretion // Integr. Neurohumoral Mech. Proc. Int. Couf. Budapest, 24—27 March 1982. Amsterdam, 1983. P. 173—188.
- Gabour A. J. Subcortical connections of the claustrum // Anat. Res. 1962. Vol. 142. P. 223—234.
- Gabour A. J., Peele T. Alterations of behavior following stimulation the claustrum of the cat // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1964. Vol. 17. P. 513—519.
- Gardner L., Malmo R. Effects of low-level septal stimulation on escape: signifi-

- cance for limbic midbrain interactions in pain II J. Cott. and Physiol. Psychol. 1969. Vol. 68. P. 65—73.
- Gellhorn E.* Central nervous system forcing and its implications for neuropsychiatry // J. Nerv. and Mental Disord. 1968. Vol. 147. P. 148—162.
- Gellhorn E.* Further studies on the physiology and pathophysiology of the tuning of the central nervous system // Psychosomatics. 1969. Vol. 10. P. 94—104.
- (*Geschwind N.*) Гешвінд Н. Специализация человеческого мозга // Мозг. М., 1984. С. 219—239.
- Glikman S. E.* Deficits in avoidance learning produced by stimulation of the ascending reticular formation // Canad. J. Psychol. 1958. Vol. 12. P. 97—104.
- Glikman S. E., Feldman S. M.* Habituation of the arousal response to direct stimulation of the brain stem // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1961, Vol. 13. P. 703—708.
- Gloos P.* Amygdala // Handbook of physiology / Ed. J. Field., H. W. Magoun, N. E. Hall. London, 1960. Vol. 11. P. 1395—1407.
- Goodlett C. R., Donovick P. G., Burright R. G.* Attenuation of reversal deficits of mice with septal lesions by shifts in the motivational context // Behav. Neurosci. 1983. Vol. 97. P. 937—944.
- Grast van E.* Sensory reorganization of adaptive behaviour by the hippocampus // Sep. Func. Proc. 28th. Int. Congr. Physiol. Sci., Budapest, 13—19, July, 1980. Budapest; Oxford, 1981. P. 275—289.
- (*Hamory J.*) Хамори И. Долгий путь к мозгу человека. М., 1985. 148 с.
- Hiassler R.* Anatomy of the thalamus introduction to stereotaxis with an atlas of the human brain / Ed. G. Schaltenbrand, P. Bailey. New York, 1959. Vol. 1. P. 230—290.
- Hassler R.* Functionelle Neuroanatomie in Psychiatric // Psychiatric der Gegenwart Forschung und Praxis. Bd 1. H. 1, Berlin, 1967. P. 153—285.
- Henry J. P., Stephens P.* Stress, health and social environment. New York, 1977. 282 p.
- Hess W. R.* Hypothalamus und thalamus. Stuttgart, 1956. 2155 p.
- Holmes E. /., Jacobson S., Stein B. M., Butters N.* Ablations of the mammillary nucle in monkey: effects on postoperative memory // Exp. Neurol. 1983. Vol. 81. P. 97—113.
- Hubel D. H., Weisel P. N.* Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat // J. Neurophysiol. 1965. Vol. 28. P. 229—234.
- Issacson Robert L.* The hippocampal formation and its regulation of attention and behavior // Sens. Proc. 28th Int. Congr. Physiol. Sci., Budapest, 13—19 July, 1980. Budapest; Oxford, 1981. P. 291—296.
- Jackson W. J.* Regional hippocampal lesions alter matching by monkeys: an anorexiant effect // Physiol. and Behav. 1984. Vol. 32. P. 593—601.
- Jasper H. H.* Unspecific thalamo-cortical relations // Handbook of physiology. Vol. 1. Neurophysiology. Washington, 1960. P. 1307—1321.
- Jasper H. H.* Transformation of cortical sensory responses by attention and conditioning // IBRO Bull. 1964. Vol. 3. P. 80—83.
- Jomamoto T., Azuma S., Kawamura J.* Functional relations between the cortical gustatory area and the amygdala: Electrophysiological and behavioral studies in rats // Exp. Brain Res. 1984. Vol. 56. P. 23—31.
- Kaye H., Buresova O., Bures J.* Hippocampal afterdischarge interferes with storage of spatial information in a working memory test // Physiol. and Behav. 1984. Vol. 33. P. 205—213.
- Kemble E. D., Blonchard D. C., Blachard R. Y., Takushi R.* Taming in wild rats following medical amigdaloïd lesions // Physiol. and Behav. 1984. Vol. 32. P. 131—134.
- Kemp J. M., Powell T. S.* The cortico-striate projection in the monkey // Brain, 1970. Vol. 93. P. 525—546.
- Kobayashi R. M., Brown M., Wyllie A.* Regional distribution of neurotensin and somatostatin in rat brain // Brain Res. 1977. Vol. 126. P. 584—588.
- Koikegami H.* Amygdala and other related limbic structures: Experimental studies on the anatomy and function Anatomical researches with some neuro-

- physiological observations // *Acta Mod. Biol.* (Niigata). 1963. Vol. 10. P. 161—173.
- Kolakowska L., Larue-Achagiotis C., Le Magnen J.* Effects comparés de la lesion du noyau basolateral et du noyan lateral de l'amygdala sur la neuphobie et l'aversion gustative conditionnée chez le rat // *Physiol. and Behav.* 1984. Vol. 32. P. 647—651.
- (Kuffler S. W., Nicholls J. G.)* Күффлер С., Николс Дж. От нейрона к мозгу. М., 1979. 440 с.
- Lagrodzka I., Brudnias-Stepovska Z., Fonberg E.* Impairment of social behaviour in amygdalar cats // *Acta neurobiol. exp.* 1983. Vol. 43. P. 63—77.
- Lee Soon C., Gamamoto T., Vekl Showa.* Characteristics of aggressive behavior induced by nucleus accumbens septi lesions in rats // *Behav. and Neurol. Biol.* 1983. Vol. 37. P. 237—245.
- Lopes da Silva F. H., Arnolds D. E. A. T., Neijt H. C.* A functional link between the limbic cortex and ventral striatum physiology of the subiculum accumbens pathway // *Exp. Brain Res.* 1984. Vol. 55. P. 205—214.
- Lorente de Nò B.* Analyses of the chains of infernuncial neurons // *J. Neurophysiol.* 1938. Vol. 2. P. 207—244.
- Lorente de Nò B.* Architectonics and structure of the cerebral cortex // *Physiology of the nervous system.* New York, 1943. P. 288—314.
- Lukaszewska I., Korezynski R., Kostarezyk E., Fonberg E.* Foced-motivated behavior in rats with cirtico-basomedial amigdala damage // *Behav. Neurosci.* 1984. Vol. 98. P. 441—451.
- McLean P. D.* The limbic system («Visceral Brain») and emotional behaviour // *Arch. Neurol. and Psychiatr.* 1955. Vol. 73. P. 130.
- Meek Warren H., Church Russell M., Olton D. C.* Hippocampus, time and memory // *Behav. Neurosci.* 1984. Vol. 98. P. 3—22.
- Miller R. A., Strominger N. L.* Efferent connections of the red nucleus in the brain stem and spinal cord of the Rhesus monkey // *J. Corp. Neurol.* 1973. Vol. 152. P. 327—345.
- Mishkin M.* A memory system in the monkey // *Phil. Trans. Roy. Soc. (London)*, 1982. Vol. B298. P. 85—95.
- Mizuno N., Mochizuki K., Akimoto A., Matsushima R., Nacamura J.* Rubrobulbar projections in the rabbit. A light and electron microscopic study // *J. Corp. Neurol.* 1973. Vol. 147. P. 267—280.
- Monnier M., Kalbere M., Krupp P.* Functional antagonism between diffuse reticular and intralaminar recruiting projections in the thalamus // *Exp. Neurol.* 1960. Vol. 2. P. 271—289.
- Moruzzi G.* The sleep-waking cycle // *Ergebn. Physiol.* 1972a. Vol. 64. P. 64—78.
- Moruzzi G.* The sleep-waking cycle // *Reviews of physiology, biochemistry and experimental pharmacology.* Berlin; Heidelberg; New York, 1972b. P. 1—165.
- Moruzzi G., Magoun H. W.* Brain stem reticular formation and activation of the EEG // *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 1949. Vol. 1. P. 455—473.
- Murray E. A., Mishkin M.* Severe tactal memory deficits in monkeys after combined removal of the amygdala and hippocampus // *Brain Res.* 1983. Vol. 270. P. 340—344.
- Nathan M. A.* Vasomotor projections of the nucleus fastigii to the medulla // *Brain Res.* 1972. Vol. 41. P. 194—198.
- (Nauta W. Y. II.) Hayma Y.* Механизмы целого мозга. М., 1963. 182 с.
- Nauta W. Y. H.* Neural associations of the amygdaloïd complex in the monkey // *Brain.* 1962. Vol. 85. P. 505—509.
- Nauta W. Y. II.* Neural associations of the frontal cortex // *Acta neurobiol. exp.* 1972. Vol. 32. P. 125—131.
- Nokayama T., Hammel H., Hardy J., Eisenmal J.* Temporal stimulation of electrical activity of single units of the preoptic region // *Amer. J. Physiol.* 1963. Vol. 24. P. 1122—1126.
- Numan R.* Cortical-limbic mechanisms & response control: a theoretical review // *Physiol. and Psychol.* 1978. Vol. 4. P. 445—470.
- Ohaya C., Guyader G., Feger J.* Responses of subthalamic and pallidal neurons to striatal stimulations // *Brain Res.* 1976. Vol. 111. P. 241—252.

- Palkovits M. Isolated removal of hypothalamic & other brain nuclei of the rat // Brain Res. 1973. Vol. 59. P. 449—450.
- Palkovits M., Brownstein M., Saavedra J., Axelrod J. Norepinephrine and dopamine content of hypothalamic nuclei of the rat // Brain Res. 1974. Vol. 77. P. 137—149.
- Papez J. W. A proposed mechanism of emotion // Arch. Neurol. Psychiatr. 1937. Vol. 38. P. 725—743.
- Parmeggiani P. L. On the functional significance of the hippocampal theta rhythm // Progr. Brain Res. 1967. Vol. 27. P. 413—422.
- Raisman G. An evaluation of the basic pattern of connections between the limbic system & the hypothalamus // Amer. J. Anat. 1970. Vol. 129. P. 197—201.
- Rolls E. T., Caan A. W., Perrett D. I., Ryan S., Thorpe S. V., Wilson F. A. W. Neuronal processing related to sensory inputs, intermediate learning processes and the initiation of motor responses // Brain and Behav. Proc. 28th Intern. Congr. Physiol. Sci. Budapest, 13—19 July, 1980. Budapest; Oxford, 1981. P. 233—237.
- Rose J. E., Woolsey G. N. Cortical connections and functional organisation of the thalamic auditory system of the cat // Biological and biochemical bases of behavior / Ed. H. F. Harlow, C. N. Woolsey. Wisconsin, 1958. P. 127—160.
- (Rossi G. F., Zanchetti A.) Росси Д. Р., Цанкетти А. Ретикулярная формация ствола мозга. М., 1960. 263 с.
- Routenberg A. Hippocampal activity and brain stem reward aversion loci // J. Сотр. and Physiol. Psychol. 1970. Vol. 72. P. 161—173.
- (Sager O.) Загер О. Межуточный мозг. Бухарест, 1962. 285 с.
- Scheibel M. E., Scheibel A. B. Patterns of organization in specific and nonspecific thalamic field//Thalamus / Ed. D. P. Purpura., M. D. Yahr. New York; London, 1966. P. 13—46.
- Scheibel M. E., Scheibel A. B. Structural organization of nonspecific thalamic nuclei & their projection towards cortex // Brain Res. 1967. Vol. 6. P. 60—94.
- Selye H. The stress of life. New York, 1956. 324 p.
- Selye H. Stress without distress. Philadelphia, 1974. 124 p.
- Selye H. Stress in health and disease. Boston; London, 1976. 1256 p.
- Siegel A., Edingei H. M. Role of the limbic system in hypothalamically elicited attack behavior // Neurosci. and Biobehav. Rev. 1983. Vol. 7. P. 395—407.
- Sholl D. A. The organization of the cerebral cortex. New York, 1946. 125 p.
- Sperry R. W. Brain bisection & mechanisms of consciousness // Brain and consciousness. experience. Berlin, 1966. P. 298—313.
- Sperry R. W., Gazzaniga M. S. Language following surgical disconnection of the hemispheres // Brain mechanisms underlying speech and language / Ed. C. H. Millikan, F. L. Darley. New York; London, 1966. P. 108—221.
- (Springer S., Deutscli G.) Спрингер С., Деич Г. Левый мозг, правый мозг, асимметрия мозга. М., 1983. 256 с.
- Strominger N. L., Miller R. A. Efferent connections of the red nucleus in the brain stem and spinal cord of the Rhesus monkey // Anat. Rec. 1975. Vol. 182. P. 452—460.
- Szabo J. Projections from the body of the caudate nucleus in the Rhesus monkey // Exp. Neurol. 1970. Vol. 27. P. 1—15.
- (Szentagothai J., Flerko B., Mess B., Halasz B.) Сентагогай Я., Флерко В., Месс Б., Халас Б. Гипоталамическая регуляция передней части гипофиза. Будапешт, 1965. 353 с.
- Valverde F. Studies of the pyriform lobe. Boston, 1965. 131 p.
- Vanderwolf C. H., Kramis R., Gillespie L. A., Bland B. Hippocampal rhythmic slow activity and neocortical low voltage fast activity: relations to behavior// Univ. Western Ontariores Bull. 1974. Vol. 3. P. 297—301.
- Van Wimersma G. B., Bohns B., Kovaks G. L., Verstey D. N. G., Burbach G. P. H., Wied D. de Sites of behavioral and neurochemical Action of ACTG-like peptides and neurohypophyseal hormones // Neurosci. and Behav. Rev. 1983. Vol. 7. P. 453—463.
- Wada J. A., Mizoguchi T. Limbic kindling in the forebrain-bisected photosensitive baboon, Papio papio // Epilepsia. 1984. Vol. 25. P. 278—287.

- Walker A. E.* Internal structure and afferent-efferent relations of the thalamus // Thalamus / Ed. D. P. Purpura, M. D. Yahr. New York, 1966. P. 1—13.
- Ward A. A.* The cingular gyrus. Area 24 // J. Neurophysiol. 1948. Vol. 11. P. 13—20.
- Welch K. A., Gold P. E.* Attenuation of epileptogenesis: proactive effect of a single epinephrine injection on amigdaloïd kindling // Behav. Neurol. Biol. 1984. Vol. 40. P. 179—185.
- Wieserr H. G.* Depth recorded limbic seizures and psychopathology // Neurosci. and Biobehav. Rev. 1983. Vol. 7. P. 427—440.
- Wilson C. Y., Babb T. L., Halgren E., Wang M. L., Crandall P. H.* Habituation of human limbic neuronal response to sensory stimulation // Exp. Neurol. 1984. Vol. 91. P. 74—97.
- Zanch'etti A., Zeccolini A.* Autonomic hypothalamic outburst elicited by cerebral stimulation // J. Neurophysiol. 1954. Vol. 17. P. 475—483.

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПСИХИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ВОСПРИЯТИЯ И ПАМЯТИ: ВЫЗВАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ

Восприятие и память относятся к числу важнейших психических функций. В них в наиболее полной мере воплощается сущность психики как отражения действительности, что лежит в основе материалистического понимания природы психического. Постановка вопроса об изучении мозговой основы этих психических феноменов представляет принципиальный интерес и с той точки зрения, что она знаменует качественный этап в развитии физиологии. На этом этапе предметом исследования является изучение уже не просто физиологических механизмов поведения, а мозговой основы сложнейших психических феноменов, к которым относится и построение субъективного образа. Этот этап связан с созданием новых концепций и использованием всего арсенала методов изучения работы мозга (Бехтерева, 1974, 1980).

Обычно принимается, что восприятие отражает настоящие события, в то время как память аккумулирует прошлый опыт субъекта. Однако такое деление до известной степени условно. Как будет показано в данном разделе, тесная связь восприятия и памяти обеспечивается самой организацией мозговых процессов, лежащих в основе этих психических функций.

Одним из методов, с наибольшим успехом используемых при изучении мозговых процессов, лежащих в основе восприятия у человека, является метод вызванных потенциалов мозга. Вызванные потенциалы (ВП) представляют собой электрический ответ мозговой структуры на стимул, или, в более общем плане, на определенное событие, изменение внешней или внутренней ситуации. Запись ВП у человека требует использования специальных вычислительных устройств, которые выделяют полезный сигнал из шумов, создаваемых спонтанной активностью мозга. ВП состоят из ряда компонентов, отражающих чередование последовательных фаз поляризации и деполяризации нейронных популяций и включение в анализ поступившего сигнала все большего числа мозговых структур.

По своему физиологическому генезу компоненты вызванного потенциала неоднородны. Первые из них представляют первичный

ответ нервной структуры, например проекционной коры, на приход импульсов по сенсорным путям. Более поздние компоненты связаны со сложными процессами внутримозгового взаимодействия, включая приход импульсации из других отделов коры и подкорковых структур, в том числе неспецифических центров ствола мозга и центров эмоций и мотиваций. Между ранними и поздними волнами ВП располагается группа волн, имеющих смешанный генез, обусловленный сенсорными и несенсорными влияниями. Гетерогенность волн ВП обуславливает различия в их физиологических свойствах. Они не одинаковы по таким признакам, как распространенность по коре мозга, длительность цикла восстановления, зависимость от уровня активации, отношение к фармакологическим препаратам и др. Следует отметить, что происхождение волн ВП у человека в настоящее время достаточно хорошо изучено, в том числе в исследованиях, проведенных при записи ВП во время хирургических операций и при выключении или повреждении определенных отделов мозга. Однако изучение генеза отдельных волн ВП представляет собой только первый шаг в понимании их физиологического смысла. ВП представляют собой ответ мозговой структуры на поступление определенной информации, и обработка, анализ этой информации составляют сущность мозговых процессов, находящих отражение в волнах ВП. Поэтому чрезвычайно важно знать, каково же информационное значение волн вызванного потенциала, обработку какой по качеству информации они отражают.

Этому вопросу посвящены специальные исследования (Иваницкий, 1969, 1976). На основе анализа собственных и литературных данных, автор формулирует концепцию информационного синтеза, согласно которой ранние, сенсорные волны ВП отражают главным образом физические параметры стимула, а поздние — его сигнальные, биологические характеристики, т. е. значимость для организма. Комплексная оценка сигнала включает последовательный анализ этих двух видов информации с последующим ее синтезом в структурах мозга.

Многочисленные данные, полученные в разных лабораториях, показывают, что изменение физических характеристик стимула (таких, как интенсивность) влияют главным образом на амплитуду ранних волн ВП, а изменения значимости раздражителя вызывают сдвиги в параметрах поздних волн ВП. Эта закономерность, по-видимому, носит достаточно универсальный характер. Так, исследования нейронной активности подкорковых ядер показали, что характер этой активности в ранний период после действия стимула определяется физическими характеристиками стимула, а в более поздней фазе — его сигнальными свойствами (Кропотов, 1983а, 1983б).

Представляет интерес, что концепция информационного синтеза, основанная на изучении физиологических процессов, связанных с обработкой стимульной информации, по своим основным положениям оказалась близка к одной из ведущих современных психологических теорий восприятия — теории обнаружения сигнала (Swets et al., 1961; Ломов, 1966). Данная психологическая концепция и описывает процесс восприятия как результат взаимодействия двух факторов:

сенсорной чувствительности и критерия решения. Первый из них зависит от соотношения силы раздражителя и чувствительности сенсорного входа. Критерий решения определяется мотивацией субъекта, его прошлым опытом и личностными установками. Методы, разработанные в рамках теории обнаружения, позволяют количественно оценить значение каждого из факторов восприятия. В их основе лежит учет вероятностей правильных обнаружений и ошибочных реакций. Предполагается, что ошибки типа так называемой ложной тревоги могут отражать мотивацию субъекта к обнаружению стимула.

Таким образом, обе теории описывают процесс анализа сигналов мозгом как результат взаимодействия сенсорных и несенсорных составляющих с той разницей, что одна касается процессов физиологического, а другая психологического уровня. Единая организация данных процессов, что находит выражение в сходстве описывающих их теоретических концепций, с высокой степенью вероятности может указывать на то, что эти процессы функционально тесно связаны, т. е. речь идет о физиологическом механизме, который действительно обеспечивает данную психическую функцию или по крайней мере ее существенные звенья. Можно поэтому предположить, что изучение физиологических процессов с позиции концепции информационного синтеза будет способствовать пониманию мозговой основы тех явлений, которые описываются теорией обнаружения сигнала, т. е. восприятия.

Исходя из сказанного, была разработана форма эксперимента, в котором на одни и те же стимулы записывались ВП мозга и определялись значения двух перцептивных индексов: фактора сенсорной чувствительности и критерия решения. Последующее сопоставление показателей физиологии и психологии дало возможность установить значимые связи между физиологическими и психологическими переменными.

Исследование проводилось на соматосенсорном и зрительном анализаторах (Иваницкий и др., 1984). Перцептивная задача заключалась в различении пар разных по интенсивности или одинаковых стимулов. После окончания серии, состоящей из 100 и 128 стимулов, подсчитывались значения показателя сенсорной чувствительности d' и критерия принятия решения. ВП записывались от проекционной области коры, а в одном из исследований, проведенном на соматосенсорном анализаторе, — от четырех корковых областей: от соматосенсорных и лобных отделов полушарий справа и слева. Затем вычислялись корреляции между амплитудой волн ВП и перцептивными индексами.

Общий характер связей между физиологическими и психологическими показателями восприятия, установленных на соматосенсорном и зрительном анализаторах, был в принципе сходным (рис. 9—11). Ранние сенсорные волны ВП (с латентностью до 100 мс) обнаружили высокую корреляцию с показателем сенсорной чувствительности b' , а поздние, включая волну P_{300} , — с показателем критерия принятия решения. Промежуточные компоненты ВП с латентностью 100—200 мс выявили двойную корреляцию — как с показателем чувстви-

тельности, так и критерия принятия решения. Эта двойная корреляция, однако, наблюдалась лишь в проекционной области коры. ВП лобных отделов полушарий выявили в целом более высокую корреляцию с показателем критерия принятия решения, а проекционных отделов — с показателем чувствительности.

Значение этих данных заключается прежде всего в том, что они устанавливают непосредственную связь между родственными понятиями и терминами физиологии и психологии. Так, психофизиче-

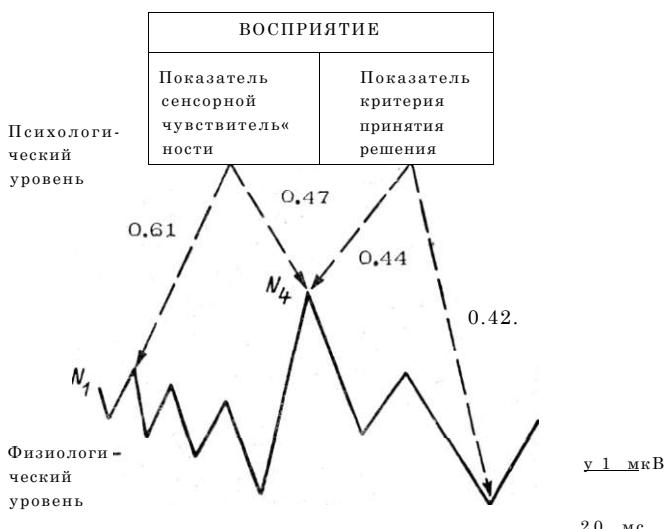


Рис. 9. Корреляционные связи между амплитудой волн соматосенсорного вызванного потенциала и двумя перцептивными индексами.

Показаны только статистически значимые связи. Ранняя отрицательная волна с латентностью 20 мс (N_1) коррелирует с индексом сенсорной чувствительности; поздняя положительная волна с латентностью 300 мс (P_4) коррелирует с критерием принятия решения; промежуточная волна с латентностью 140 мс (P_4') коррелирует с обоими перцептивными индексами (показано прерывистыми стрелками). Числа — значения коэффициентов корреляции.

ский сенсорный индекс оказался в тесной связи с амплитудой волн ВП, отражающих приход импульсации по сенсорным путям в проекционную кору. Показатель критерия принятия решения, определяемый, как указывалось выше, мотивацией и личностными установками, обнаружил корреляцию с волнами ВП, генез которых связан с вовлечением в функцию гипotalамо-лимбических центров эмоций и мотиваций и неспецифических активирующих структур. Эти результаты дают возможность тем самым связать данные понятия психологии с определенными физиологическими механизмами. Вместе с тем эти данные ставят кардинальный для понимания механизмов восприятия вопрос — каким же образом происходит интеграция отдельных составляющих в единую систему, обеспечивающую целостный акт восприятия. Результаты проведенных исследований дают важный материал для ответа на этот вопрос. Прежде всего при рассмотрение

рисунка корреляционных связей между отрезками ВП и перцептивными показателями обращает на себя внимание, что связи с сенсорным индексом и фактором принятия решения приходятся на различные, хотя иногда и весьма близкие отрезки кривой. Только в одном случае происходит точное совпадение обеих связей. Речь идет об отрицательном компоненте с латентностью 140 мс для соматосенсорного и положительной волне с латентностью 180 мс для зрительного вызванного потенциала, причем для вызванного потенциала только

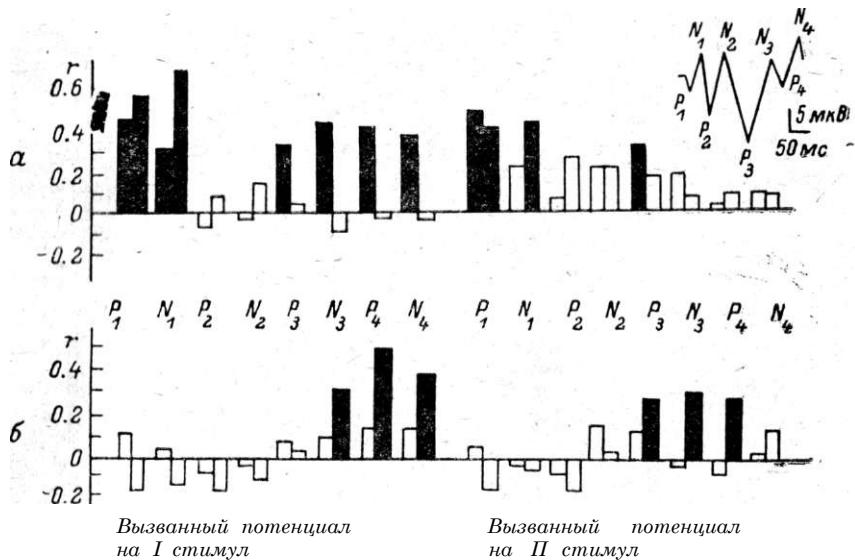


Рис. 10. Коэффициенты корреляции (r) между амплитудой восьми волн $-7V_{1-4}$ зрительного вызванного потенциала на I и II стимулы и двумя перцептивными характеристиками: показателем сенсорной чувствительности d' (а) и показателем критерия принятия решения (б).

Первый столбик в паре — межиндивидуальный, второй — внутрииндивидуальный коэффициенты; черным цветом показаны статистически значимые коэффициенты; справа вверху — зрительный вызванный потенциал (средние данные по 32 испытуемым; калибровка — 5 мкВ, 50 мс).

проекционных областей. Эта двойная корреляция позволяет связать генез данных волн ВП с функцией корковых нейронов, на которых осуществляется конвергенция двух афферентных потоков: сенсорного и несенсорного. Речь идет, таким образом, о наложении на сенсорный послеразряд импульсации из подкорковых отделов мозга и других отделов полушарий. Существенно, что такая двойная корреляция была показана для промежуточных волн ВП обоих анализаторов: соматосенсорного и зрительного, при этом результаты всех серий эксперимента и использованных способов обработки были идентичны. Можно сделать предположение, что мы имеем здесь дело с одним из существенных этапов оценки сигналов мозгом, который связан с синтезом отдельных составляющих в единый перцептивный акт.

Обоснование этого положения, а также рассмотрение конкретных механизмов, обеспечивающих этот синтез, требуют более детального анализа информационных процессов мозга. Данные о физиологическом генезе и информационной значимости ранних волн ВП и корреляция сенсорного фактора d' с первыми волнами ответа показывают, что на данном этапе содержанием мозговых процессов является анализ физических характеристик стимулов, выявление их наиболее

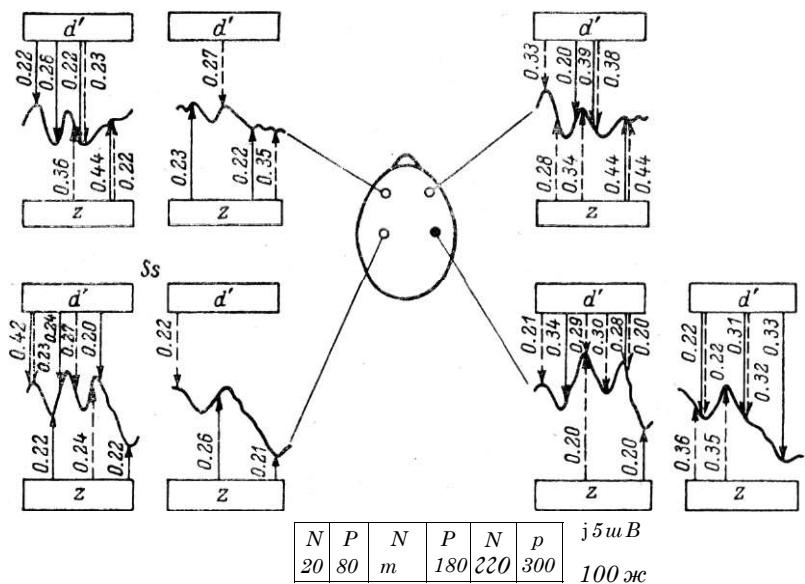


Рис. 11. Корреляция между ВП четырех областей коры на первый (I ВП) и второй (II ВП) стимулы и двумя психофизическими показателями (сенсорной чувствительности d' и критерия принятия решения (z) ложной тревоги) у здоровых испытуемых.

Fs и Fd — левая и правая лобные области коры; Ss и Sd — левая и правая сенсомоторные области коры. Сплошные стрелки — связи, полученные по внутрииндивидуальным, прерывистые — по межиндивидуальным коэффициентам; числа — значения коэффициентов; черный кружок — проекционная зона; калибровка: 5 мкВ, 100 мс.

существенных для организма признаков. Эти процессы составляют первый этап сенсорно-перцептивного процесса, который может быть обозначен как сенсорный этап.

Информация о физических параметрах раздражителя, однако, сама по себе не может еще явиться основой для выработки адаптивного поведения. Для этого необходимо знать, что значит данный стимул для индивидуума. Такое определение значимости может быть сделано на основании прошлых встреч организма с данным раздражителем, т. е. на базе условного рефлекса. Для определения значимости физические характеристики стимула должны быть сопоставлены со следами памяти. Механизмы памяти изучены еще недостаточно.

По мнению М. Н. Ливанова (1972), важную роль в этом процессе играет синхронизация активности корковых областей. Такая синхронизация отражает процесс уравнивания лабильности нервных структур, что способствует установлению связи и обмену информации между ними. По данным Н. П. Бехтеревой (1977), в процессах долговременной памяти важная роль принадлежит также подкорковым ядрам. Изучение нейронной активности этих ядер показало, что, например, при предъявлении слова, обозначающего родовое понятие, происходит активация энграмм памяти, связанных с отдельными словами, входящими в это родовое понятие. Есть основания считать, что оба указанных механизма получают отражение в компонентах ВП, обнаруживающих двойную корреляцию с перцептивными индексами.

Проведенные исследования (Иваницкий, Стрелец, 1979) показали, что в интервале времени 80—180 мс после стимула наблюдается наиболее высокая степень корреляции между рисунком ВП различных корковых областей, что обеспечивает оптимальные условия для обмена импульсацией между этими областями. Данные о физиологическом механизме, лежащем в основе волн ВП с латентностью 100—200 мс, показывают, что наряду с сенсорным последействием в их генезе значительную роль играет восхождение к коре импульсов из таламических и гипоталамических центров, связанных с эмоциями и мотивацией. Наличие двусторонних связей между ассоциативными и проекционными отделами и восхождение в проекционную кору импульсов из подкорковых эмоционально-мотивационных центров имеют важное значение. Это указывает на то, что оценка стимульной информации мозгом, помимо поступательного движения возбуждения от сенсорных к исполнительным центрам, включает еще одно существенное звено — возврат возбуждения из ассоциативной коры и подкорковых структур к центрам первичной проекции (рис. 12). Благодаря этому механизму осуществляется встреча двух информационных потоков, один из которых — сенсорный — представляет, физические характеристики наличного сигнала, а другой, исходящий из подкорковых ядер и других областей коры, — информацию о субъективной оценке стимула, которая основывается на прошлом опыте и мотивации индивидуума.

Описывая механизмы восприятия исходя из представленной теории обнаружения сигнала, К. В. Бардин и Ю. М. Забродин (1981) говорят о том, что в основе этих механизмов лежит наложение субъективных одиночных критериев на параметры стимульного ряда. Можно предполагать, что описанные выше физиологические процессы указывают на конкретный механизм того, как это осуществляется в нервной системе.

Ряд важных фактов указывает на то, что синтез двух видов информации, составляющий второй этап восприятия, представляет собой существенное звено в возникновении ощущения уже как явления не физиологического, а психического порядка. За это говорят следующие соображения. Прежде всего наличие двойной связи одной из волн вызванного потенциала с перцептивными факторами сенсорной чувствительности и критерия принятия решения имеет место лишь

ъ проекционной коре данного анализатора. Ё то же время не вызывает сомнения, что ощущение тесно связано с возбуждением нейронов проекционной коры, так как только такое возбуждение обладает свой^

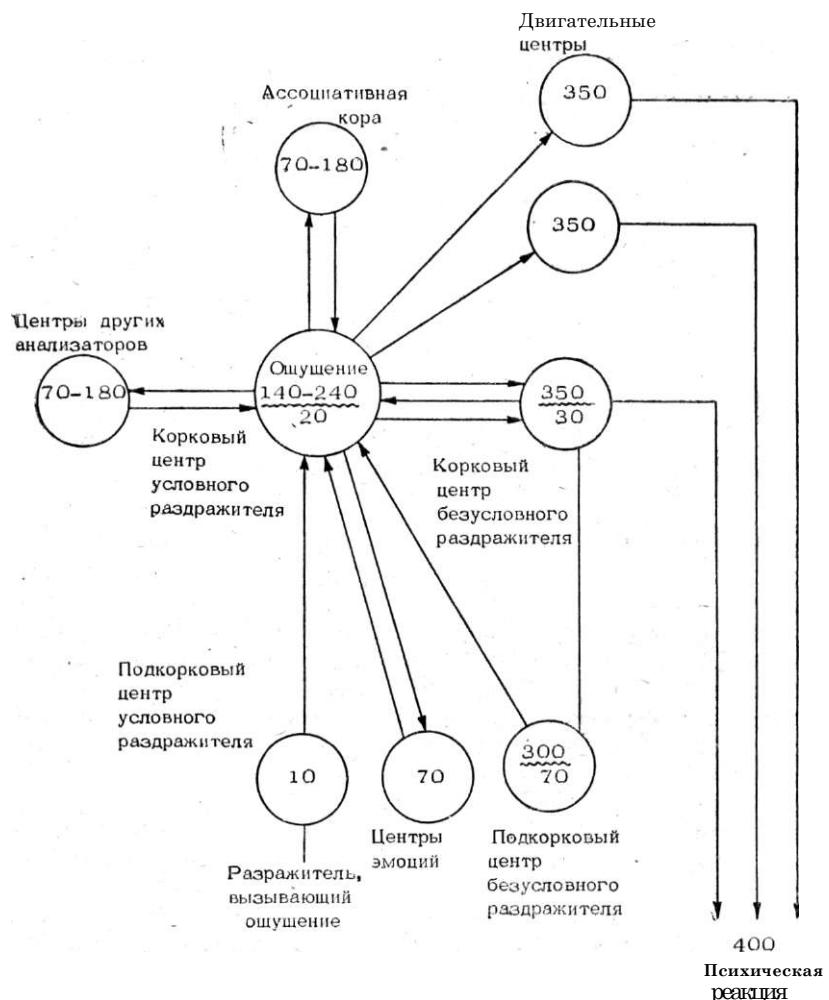


Рис. 12. Схема информационных процессов мозга, лежащих в основе ощущения.
(Существенным геном этих процессов является возврат возбуждения из подкорковых центров ямочий и мотиваций, ассоциативной коры и корковых зон других анализаторов в центрам первичной проекции данного «стимула, что обеспечивает синтез информации о физических параметрах -стимула с информацией о его значимости. Числа — время в миллисекундах от момента действия раздражителя.

ством вызывать специфические психические феномены, связанные с восприятием раздражителей данной модальности. Так, например, только раздражением во время операций участков зрительной коры можно вызвать у больного ощущение света, а раздражением слуховой

коры — ощущение звука. Наоборот, никаким воздействием нельзя: вызвать обратный эффект, то есть ощущение звука раздражением! зрительной коры.

Данные о связи специфических для данной модальности ощущений с функцией проекционной коры подтверждаются также на материиале клиники, при поражении корковых полей патологическим процессом, например опухолью или кровоизлиянием. Человек с выпадением данной зоны коры утрачивает способность испытывать соответствующее ощущение. Итак, свойство вызывать специфические субъективные ощущения данной модальности тесно связано с возбуждением строго ограниченной группы нейронов проекционной зоны данного анализатора.

В то же время имеющиеся данные показывают, что возбуждение этих нейронов является необходимым, но еще не достаточным условием для возникновения ощущения. За это говорит прежде всего тот факт, что ощущение возникает значительно позднее прихода сенсорных импульсов в проекционную кору. Это позволяет предположить, что появление ощущения требует прихода в кору дополнительной информации, а именно сведений о значимости стимула. Интересны в связи с этим соображения А. Н. Леонтьева (1981), что «уже простое восприятие предмета есть отражение его не только как обладающего формой, цветом и т. д., но вместе с тем как имеющего определенное значение» (с. 228).

Анализ психофизиологических корреляций позволяет и достаточно точно рассчитать время этого синтеза двух видов информации. Пиковая латентность волн ВП, обнаруживающих двойную корреляцию с перцептивными факторами сенсорной чувствительности и критерия принятия решения, составляет 140 мс для соматосенсорного и 180 мс для зрительного анализатора. Это время весьма близко к тому, которое получено в психологических исследованиях по определению времени восприятия. Такие исследования были проведены несколькими методами, которые дали в принципе сходные результаты. Главным результатом всех этих работ является неожиданный на первый взгляд факт, что ощущение возникает значительно позднее того момента, когда афферентные посылки приходят в кору мозга,, что занимает всего 20—40 мс. В работах Фрёлиха (Frohlich, 1929),, впервые предпринявшего экспериментальное исследование этого! вопроса, время ощущения оказалось около 100 мс что, однако,, должно быть принято с некоторой поправкой, так как использовавшаяся методика позволяла определять лишь относительное время восприятия нескольких стимулов.

Другим методом, использовавшимся для определения времени восприятия, является метод обратной маскировки (Pieron, 1960), заключающийся в подаче через короткие интервалы времени двух сигналов, причем второй, более сильный, может в этом случае нарушать восприятие первого стимула. Данные, полученные этим методом для зрительного восприятия, указывают на время возникновения ощущения, равное 100—150 мс (Невская, 1967). К этому времени, однако, следует прибавить 30—40 мс.. требующихся для жри-

хода импульсов от второго сигнала в кору мозга, где реализуется маскирующий эффект. Время тактильного восприятия исследовалось в меньшем числе работ. Ряд авторов указывают на время в 130 мс. Это время определялось, в частности, путем прикладывания к коже зубчатого колеса, вращаемого с различной скоростью. При этом было показано, что испытуемый воспринимает каждое прикосновение зубца шестерни к коже, если интервал между ними составляет 130 мс (Ананьев, 1961). Такое же время указано и в некоторых учебных пособиях.

Все указанные[^] методы^{*} изменения[†] времени восприятия построены, однако, на[']сопоставлении[^] действия[^] двух или нескольких['] сигналов.

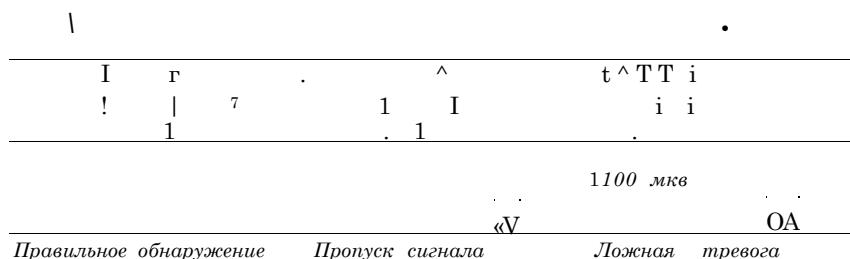


Рис. 13. Медленная электрическая активность зрительной коры в процессе различения интенсивности световых вспышек.

А — отметка времени 1 с; Б — медленная электрическая активность с отметкой моментов предъявления стимулов (пунктир) и точек смены знака производной (стрелки)[†]. В — отметка раздражителя; Г — отметка реакции испытуемого (одно нажатие — восприятие вспышек как равных, два нажатия — как разных по интенсивности). Испытуемый ошибается, если знак производной медленной активности изменяется вскоре после предъявления вспышки.

Результат определяется при этом на основании сравнительной оценки восприятия этих сигналов. Полученные данные поэтому могут дать лишь косвенные указания на действительное время возникновения ощущения. Исследования с записью медленных корковых потенциалов дали возможность связать момент возникновения ощущения с определенным показателем внутримозговой деятельности (Иваницкий, Корсаков, 1983). Изучалось влияние медленной активности проекционной коры (диапазон колебаний 0.1—1.0 Гц) на результат правильной или ошибочной оценки испытуемым интенсивности световых вспышек. При этом было установлено, что ошибки наступают в значительном проценте случаев тогда, когда непосредственно сразу после стимула имело место изменение направления сдвига медленного потенциала коры (рис. 13). Поскольку известно, что медленные потенциалы играют значительную роль в регуляции возбудимости нервных центров (Русинов, 1969; Илюхина, 1977; Бехтерева, 1980), можно предполагать, что сдвиг потенциала приводил в данном случае к сбою в работе мозговых механизмов, оценивающих параметры стимула. Оказалось, что критическим пери-

дом времени, после которого сдвиг потенциала уже не влиял на результат обнаружения, был интервал в 175 мс после стимула. Это время, следовательно, может быть принято за время ощущения (рис. 14).

Некоторые указания на время ощущения дают также исследования Либе и соавторов (Libet et al., 1967), которые изучали соматосенсорные ВП обнаженной коры на слабые соматосенсорные раздраж-

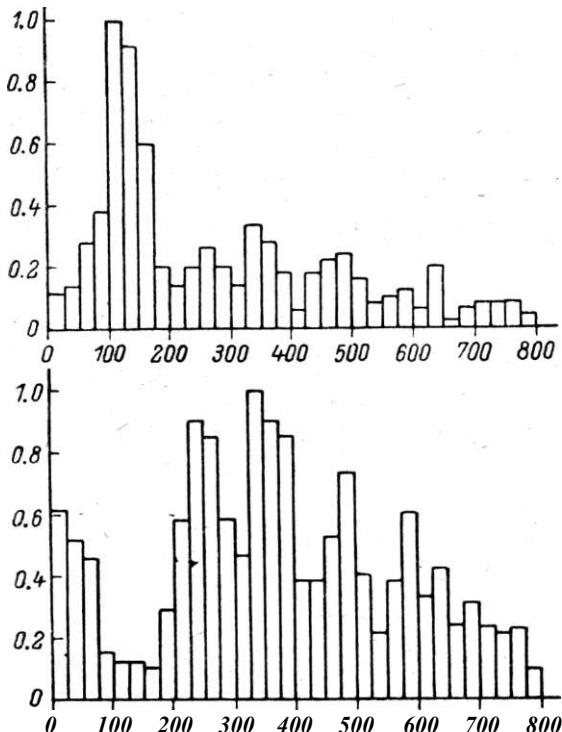


Рис. 14. Нормированная вероятность смены знака первой производной медленной активности затылочной области коры, распределенная по интервалам времени после первой вспышки.

Вверху! — распределение в случае ошибочного восприятия, внизу — в случае правильного. Дискрет гистограммы — 25 см. По оси ординат — нормированная вероятность в i-м интервале; по оси абсцисс — время, мс.

жения. При этом было установлено, что пороговые стимулы вызывают в коре появление лишь ранних, но не поздних волн ВП. Поздние компоненты начинают регистрироваться лишь в том случае, если раздражения достигают порогового уровня и осознаются испытуемым. Латентность этих поздних волн ВП составляла около 130 мс.

Таким образом, в наиболее точных исследованиях, когда восприятие связывается с внутримозговым феноменом, а не с результатом относительного действия нескольких стимулов, для времени восприятия получены цифры, почти полностью совпадающие с ла-

тентностью волн зрительного и соматосенсорного ответов, отражающих процессы информационного синтеза, а именно волн Р₁₈₀ и УУ₁₄₀. Это обстоятельство дает веское подтверждение положению о том, что этот синтез связан с ощущением.

В пользу высказанной точки зрения о генезе ощущения на основе синтеза информации о физических и сигнальных свойствах стимула можно также привести следующий факт. Из психологии восприятия известно (Ломов, 1966; Завалишина и др., 1976; Шехтер, 1981), что субъективный образ имеет свойство как бы развертываться во времени. Сначала человек замечает некоторые более общие признаки стимула, например контур изображения, и лишь затем на нем проступают детали, иногда наиболее ценные, информативные. Это было бы совершенно непонятно, если бы ощущение определялось только приходом сенсорной информации в кору: ведь такая информация, своего рода «фотография объекта», включающая все его детали, приходит в кору практически одновременно, одномоментно. В то же время данный феномен легко объясним с развиваемой нами точки зрения. Информация о значимости стимула приходит в кору последовательно, после срабатывания механизмов, извлекающих соответствующие данные из памяти, и тем самым «высвечивает», «проявляет» необходимые детали, которые только после этого возникают в ощущении, осознаются субъектом.

В поддержку гипотезы о связи информационного синтеза с ощущением могут быть также использованы данные о связи промежуточных волн с латентностью от 100 до 200 мс с межканальной селекцией поступающей информации и избирательным вниманием. Эти исследования были проведены главным образом в трех ведущих психофизиологических лабораториях, возглавляемых Хильярдом, Наатаненом и Десмедтом.

В работах на слуховом анализаторе (Hillyard et al., 1973; Schwent et al., 1976; Hink et al., 1977) была использована следующая методика. Испытуемому через наушники подавались топы. Последовательность стимулов различалась для правого и левого уха, причем внимание попеременно привлекалось к сигналам, подаваемым к одному уху (или «каналу стимуляции»). Применялись более частые стандартные стимулы и более редкие, отличающиеся по высоте тона от стандартных, «стимулы-цели». Задача испытуемого состояла в подсчете целевых стимулов, поступающих через значимый канал. Эти условия определяли относительно легкое различение стимулов по пространственному источнику (справа или слева) и относительно трудную (из-за коротких межстимульных интервалов) дискриминацию по высоте тона. В одной из работ использовалась также подача звуковых сигналов в точки головы, располагающиеся по линии, соединяющей оба уха, число и сложность подаваемых сигналов в различных сериях эксперимента также могли варьировать.

Эти исследования выявили увеличение амплитуды волны слухового вызванного потенциала с латентностью 140 мс на стимулы, поступающие по каналу, к которому привлекалось внимание. При этом эффект увеличения волны N_L наблюдался в вызванном потен-

циале как на стандартные, так и на целевые стимулы. В отличие от этого волна P_{300} увеличивалась только на целевые стимулы, правильно обнаруженные испытуемым. Авторы интерпретируют эти данные с точки зрения концепции Бродбента (Brodbent, 1958) об опознании сигналов на основе последовательной межканальной селекции поступившей информации.

Аналогичные данные были получены также на соматосенсорном анализаторе (Desmedt et al., 1977), где использовалась стимуляция отдельных пальцев правой или левой руки, причем сторона стимуляции выступала в качестве канала, а раздражение определенного, например указательного, пальца данной руки в качестве «цели». При этом так же, как для слухового анализатора, наблюдалось увеличение амплитуды компонента A_{140} соматосенсорного вызванного потенциала на все стимулы, поступающие по релевантному каналу, и возрастание волны P_{300} только на целевые стимулы. Сходные результаты были получены на зрительном анализаторе, однако эффект повышения амплитуды промежуточных компонентов ВП зрительной коры на стимулы, поступающие по значимому каналу (правое или левое поле зрения), был наиболее выражен для положительной волны с латентностью около 200 мс. По мнению Наатанена (Naatanen, 1982), увеличение амплитуды промежуточных компонентов ВП при привлечении внимания к данному каналу стимуляции может объясняться избирательной активацией соответствующих корковых зон, которая проявляется в виде «негативизации обработки».

Современная когнитивная психология рассматривает процессы внимания и сознания как весьма тесно связанные. Ряд авторов даже ставит между ними знак равенства, хотя такая крайняя точка зрения, очевидно, не может считаться правильной (Величковский, 1982). Результаты проведенных исследований, указывающих на то, что промежуточные волны ВП отражают процессы привлечения внимания к определенному классу сигналов, как нам кажется, по своему внутреннему смыслу близки к развиваемой нами точке зрения о связи этих волн, отражающих процессы информационного синтеза, с мозговыми механизмами ощущений. Мы ощущаем, осознаем весь класс сигналов, имеющих в данный момент наибольшее значение, и не замечаем раздражителей, ненужных для решения стоящих перед нами задач. Без такой селекции никакая целенаправленная психическая деятельность была бы невозможна, так как посторонние сигналы все время прерывали поток сознания, последовательную смену мыслей.

Говоря о тесной связи избирательного внимания с восприятиями и осознанием, можно привести и следующее высказывание И. П. Павлова: «Сознание представляется мне нервной деятельностью определенного участка коры больших полушарий, в данный момент, при данных условиях, обладающего известной оптимальной (вероятно, это будет средней) возбудимостью. В этот момент вся остальная часть больших полушарий находится в состоянии более или менее пониженной возбудимости. В участке больших полушарий с оптимальной возбудимостью легко образуются новые условные рефлексы и вырабатываются дифференцировки. Это есть, таким

образом, в данный момент, так сказать, творческих! отдел больших полушарий» (Павлов, 1951, с. 247—248).

Современные исследования, проведенные методом ВП, подтвердили правильность этих представлений И. П. Павлова и связали их с определенным физиологическим механизмом.

Итак, второй этап восприятия, отражающий синтез наличной и хранящейся в памяти информации о стимуле, связан с возникновением ощущения, с «выходом физиологических процессов на психический уровень». Хотя в формировании ощущения и участвует информация о значимости стимула, этот стимул представлен в ощущении преимущественно в виде совокупности физических характеристик. Осознание значимости стимула, т. е. опознание, составляет содержание третьего этапа восприятия, который может быть обозначен как этап перцептивного решения. Этот этап начинается приблизительно через 200 мс после стимула. В отличие от первых двух этапов, продолжительностью около 100 мс каждый, его длительность может быть различной и зависеть от сложности перцептивной задачи и числа возможных альтернатив. В относительно простых ситуациях его длительность также составляет около 100 мс. При изучении психофизиологических корреляций этот этап наиболее четко проявляется в высокой корреляции фактора перцептивного решения с волной P_{300} как зрительного, так и соматосенсорного ответа. Эта корреляция была наиболее выражена в лобных областях полушарий. Таким образом, центр мозговой интеграции перемещается на третьем этапе восприятия из проекционной в лобную кору. Этот вывод подтверждается также исследованиями с микрополяризацией коры (Корсаков, 1986) (рис. 15).

Предпосылкой к проведению этих исследований были приведенные выше данные о влиянии медленных потенциалов коры на результат восприятия. Поляризация проводилась постоянным током силой 50—200 мкА, который апплицировался на зрительную или лобную кору через хлорсеребряные электроды. Второй электрод находился на сосцевидном отростке. Следует отметить, что используемая в этих исследованиях сила тока была ниже допустимой при проведении физиотерапевтических процедур. Перцептивная задача, так же как и при изучении психофизиологических корреляций, заключалась в различении пар световых вспышек разной и одинаковой яркости. Каких-либо ощущений в месте приложения тока у испытуемых не возникало. Эти исследования дали следующие результаты. Приложение катода постоянного тока к зрительной коре вызывало заметное улучшение результатов обнаружения за счет повышения показателя сенсорной чувствительности. Наоборот, аппликация анода приводила к снижению сенсорной чувствительности с соответствующим ухудшением показателей обнаружения. Индекс критерия принятия решения при этом оставался неизменным. Субъективно испытуемые ощущали возрастание разницы между яркостью вспышек при катодной и снижение этой разницы при анодной поляризации.

Поляризация лобной коры, напротив, практически не изменяла показателя сенсорной чувствительности, но приводила к изменению

стратегии решений. Общая картина сдвигов при этом была более сложной, чем при поляризации затылочной коры. Так, направление сдвига критерия зависело от исходной установки испытуемого. Те из них, которые до поляризации использовали строгий критерий, т. е. давали низкий уровень ложных тревог, при катодной поляризации переходили к либеральному критерию, а при анодной придерживались еще более осторожной тактики, чем до поляризации. Лица, характеризовавшиеся до поляризации высоким уровнем ложных тре-

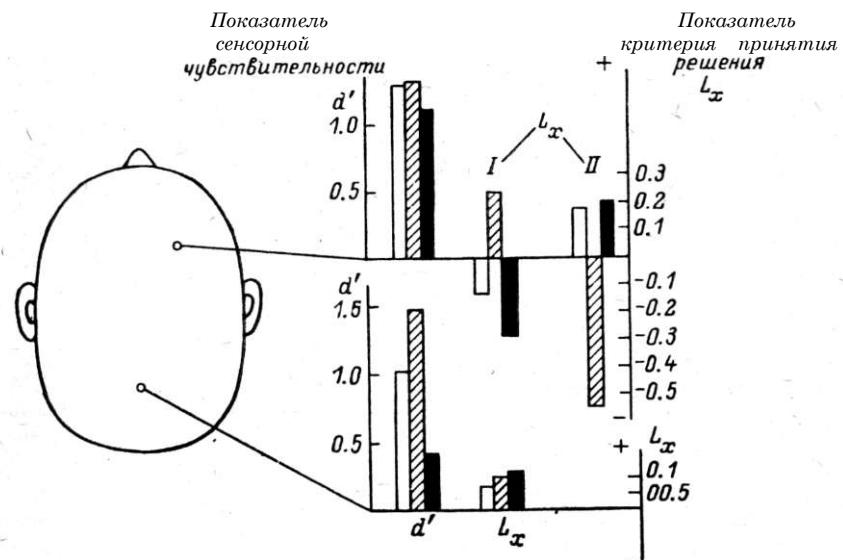


Рис. 15. Психофизические показатели восприятия при поляризации различных областей коры.

Вверху — показатели чувствительности d' (слева) и критерия принятия решения L_x (справа) при поляризации лобной области полушарий; внизу — показатели чувствительности и критерия принятия решения при поляризации затылочной области. Светлые столбики — фон, заштрихованные — катод, черные — анод.

вог, переходили к более строгому критерию при катодной поляризации и еще более либерализировали критерии при аппликации анода. Субъективно при этом испытуемые не отмечали каких-либо изменений яркости вспышек или применяемой ими стратегии решения. Поляризация левого или правого полушария давала одинаковый результат. Эти данные, с нашей точки зрения, достаточно убедительно показывают ведущую роль затылочной коры в генезе ощущения и лобной коры в перцептивном решении, или опознании стимула. В общем плане они находятся в хорошем соответствии с представлениями о распределении функций в мозговой коре и, в частности, с концепцией А. Р. Лурия (1973) об информационном и управляемом блоках мозга.

Дополнительные данные о сущности мозговых процессов, составляющих содержание третьего этапа восприятия, могут быть получены из исследований, посвященных анализу функционального

смысла и информационной значимости волны P_{300} , которая обнаруживает наиболее высокую корреляцию с критерием принятия решения.

Волна P_{300} тесно связана с оценкой информативности стимулов, что было известно начиная с ранних работ Саттона и соавторов (Sutton et al., 1965). Дальнейшие исследования (Sutton, 1979) показали, что эта волна отражает изменение стратегии решений, связанное с динамикой стереотипа стимуляции, обусловленной перестройкой следов памяти о стимульной последовательности, причем процесс перестройки[^] отражающийся в волне P_{300} , может быть описан определенно! константой (0.4 и 0.6 для стимулов различной значимости и модальности). Важно, что эти константы совпадают с константой разрушения памяти на предшествование события, полученной в психологических экспериментах.

Дончин (Donchin, 1981), основываясь на концепции Найссера (Neisser, 1981) о «перцептивном цикле», высказывает точку зрения о том, что волна P_{300} отражает тот этап информационных процессов мозга, который связан с сопоставлением ожидаемой и реально поступившей информации. Волна P_{300} регистрируется в условиях, когда ожидание субъекта «ломается»: стимулы, которые вызывают удивление, попадают на текущие когнитивные процессы, что приводит к ревизии этих процессов и моделей окружающей среды. Подобная точка зрения сходна с представлениями об ориентировочной реакции (Соколов, 1964) как результате «рассогласования» между ожидаемой и наличной ситуацией. Дончин, однако, расширяет это представление до «нейронной модели когнитивных ожиданий» субъекта. В известной мере сходные взгляды на значение волны P_{ao0} были высказаны также Ангеловым и соавторами (Angelov et al., 1980), которые рассматривают ее как отражение процессов перестройки вероятностного прогноза.

Общим результатом этих работ является вывод о том, что волна P_{300} отражает важный этап когнитивных процессов, связанных с опознанием стимула на основе сопоставления наличной информации с памятью и сформировавшимся на ее основе ожиданием. Оказалось возможным также определить с использованием метода ВП время, необходимое для последовательного извлечения из памяти каждого из эталонов, подлежащих сравнению с действовавшим сигналом (Adam, Collins, 1978; Ford et al., 1979). Полученные закономерности обнаружили хорошее соответствие с гипотезой механизмов опознания, предложенной Стернбергом (Sternberg, 1969).

В некоторых исследованиях (McCarthy, Donchin, 1978) волна P_{300} рассматривается как отражение деятельности центрального когнитивного процессора с ограниченными ресурсами (или ограниченной мощностью), причем в зависимости от характера задания и его сложности имеет место перераспределение ресурсов, что находит свое отражение в амплитуде данного компонента ВП. В случае полного использования ресурсов когнитивного процессора волна P_{300} может уже не реагировать на дополнительные изменения условий стимуляции.

Отметим также, что уже в упомянутых работах (Hillyard et al., 1973; Desmedt et al., 1977) волна P_{300} регистрировалась лишь на предъявление тех стимулов, которые должен был опознать испытуемый. По этому признаку она существенно отличалась от промежуточных компонентов ВП, например волны N_{100} , которая увеличивалась на все стимулы, поступающие по релевантному «каналу». Следовательно, в отличие от промежуточных волн ВГ1, отражающих предварительную селекцию сигналов, волна P_{300} отражает процессы, связанные с идентификацией значимого стимула. Связь волны P_{300} с категоризацией стимула, т. е. отнесением его к определенному классу сигналов, отмечается и в других работах (Courchesne et al., 1978).¹

Известный специалист по когнитивной психологии Познер (Posner, 1975) высказал предположение, что амплитуда волны P_{300} может рассматриваться как мера когнитивной переработки стимула, а сама волна P_{300} отражает функцию «центрального процессора», что, по его мнению, является синонимом «сознательного восприятия». Дончин (Donchin, 1981) высказывает точку зрения на волну I₃₀₀, близкую к той, которую выдвигает Познер, а именно, что волна P_{300} отражает функцию когнитивного процессора, но в отличие от Познера Дончин считает, что функция этого процессора не обязательно осуществляется на осознанном уровне. Поскольку латентность волны P_{300} обнаруживает строгое соответствие с категоризацией стимула, было предложено использовать ее для измерения времени мыслительных операций, а также их напряженности (McCarthy, Donchin, 1981)./²

Использование метода ВП дает возможность изучить, таким образом, определенную пространственно-временную структуру мозговых механизмов переработки стимульной информации. Эти механизмы могут быть подразделены на три этапа: сенсорный этап, этап синтеза и этап перцептивного решения, каждый продолжительностью около 100 мс (рис. 16). Существенной чертой этих механизмов является интегративный характер физиологических процессов, обеспечивающих психическую функцию, что особенно выражено для двух последних этапов восприятия. В этих процессах важную роль играет не только сенсорный анализ характеристик действующего стимула. В оценку сигнала вовлекаются многие структуры мозга, связанные с эмоциями, мотивацией и селективным вниманием. Важнейшую роль при этом играют процессы памяти, которые являются неотъемлемым элементом психики.

Последнее положение заслуживает специального пояснения. Участие памяти в восприятии, которое включает опознание стимула, представляется достаточно очевидным, так как нельзя опознать что-либо, не обладая знанием, которое основано на памяти. Имеющиеся данные, однако, показывают, что унаследованный памятью как необходимую составную часть информационного синтеза. Возникновение ощущения на основе синтеза двух видов информации о стимуле — его физических характеристик и сигнальной биологической значи-

мости — определяет и характер ощущения, в котором соединяются, интегрируются физические свойства стимула и его чувственная, личностная окраска, что делает восприятие внешнего мира эмоционально насыщенным и активным.

Приведенные взгляды на механизмы восприятия хорошо согласуются с представлениями психологов о восприятии как «совокупности процессов, обеспечивающих субъективное, пристрастное и вместе с тем адекватное отражение объективной реальности» (Зинченко, 1971,

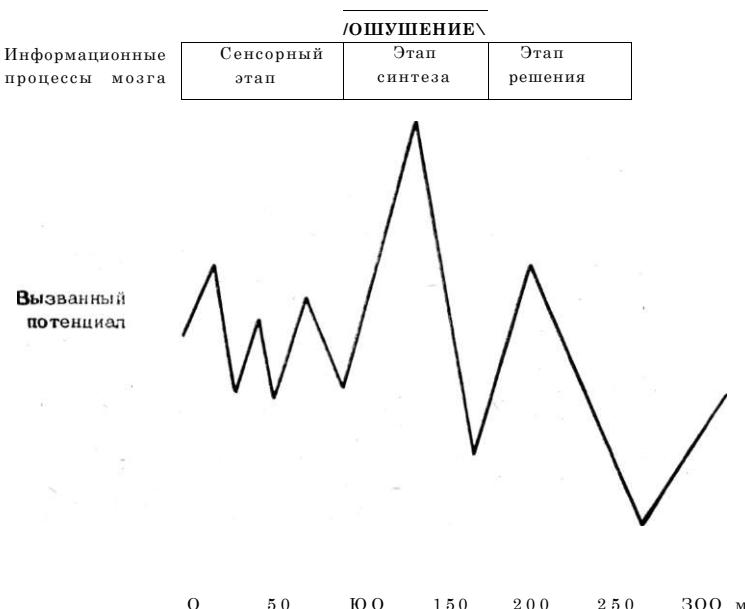


Рис. 16. Три этапа восприятия и их отражение в рисунке вызванного потенциала мозга.

Сенсорный этап включает анализ физических характеристик стимула; на этапе синтеза осуществляется синтез информации физических и сигнальных характеристик стимула; на этапе решения осуществляются опознание, категоризация стимула.

с. 29). По П. К. Анохину (1978), функция психики состоит именно в суммарной оценке полезности и вредности данного стимула для организма. По мнению П. Г. Костюка (1977), в основе построения субъективного образа лежит активация временных связей, образовавшихся в онтогенезе в ответ на данный стимул.

Используя слова поэта Р. Рождественского, можно сказать, что психика «всегда диалог прошлого с настоящим». Восприятие, следовательно, это не столько реакция определенных отделов мозга на внешнее воздействие, сколько реакция всего мозга на эту первичную реакцию. Психическая функция возникает на стыке, на соединении внешнего и внутреннего, наличного стимула и памяти. Сказанное хорошо соответствует представлениям И. М. Сеченова (1952)

о возникновении психических образов на основе развития от элементарных рефлексов к их сложным системам. Это развитие проходит каждый человек в процессе онтогенеза, приобретая свой индивидуальный опыт, в чем-то сходный, в чем-то отличимый от опыта других людей. Возможность и необходимость такого развития определяется длительной эволюцией нервной системы, характеризующейся последовательным усложнением нервной организации, специализацией и вместе с тем более высокой интеграцией мозговых структур.

Можно предполагать, что три описанных этапа восприятия в известной степени воспроизводят этот процесс эволюционного развития нервной системы и соответствуют трем уровням психического отражения, которые характеризуются вовлечением в функцию все большего числа мозговых структур, более сложной организацией информационных процессов мозга и, наконец, более совершенным типом ответной реакции организма.

Первый этап восприятия соответствует автоматизированному условному рефлексу, который не требует возврата возбуждения к центрам первичной проекции. Возбуждение в этом случае после анализа физических характеристик стимула и сличения их с памятью непосредственно переходит на исполнительные отделы мозга, представленные моторными и высшими вегетативными центрами. Латентность таких реакций не превышает 200—300 мс.

Более сложный характер носят реакции, возникающие на базе второго и третьего этапов восприятия, т. е. на основе ощущения и опознания стимула. С точки зрения дифференцирования этих двух видов реакций представляет интерес работа Кутас и соавторов (Kutas et al., 1977), также проведенная с использованием метода ВП и предъявлением перцептивной задачи на различение сигналов различной сложности. Испытуемые должны были работать в одном из двух режимов — скоростном и точностном. Оказалось, что при скоростном режиме время реакции могло быть меньше, чем латентность волны P_{300} . Однако число ошибок при этом было сравнительно велико. Во время работы в точностном режиме латентность реакции возрастала и находилась в строгой зависимости от латентности волны P_{300} , отражающей, по мнению авторов, процесс опознания. Число ошибок при этом значительно уменьшалось. Таким образом, реакции на ощущение носят как бы полуавтоматический характер. При этом существенную роль играет то обстоятельство, что в ощущении, хотя и в неявной форме, присутствует значимость сигнала, что может явиться основой адаптивного ответа организма. Реакции на опознание относятся к реакциям высшего психического уровня и осуществляются под контролем сознания. Очевидно дальнейшие исследования в этом направлении могут представить значительный интерес, не только теоретический, но и практический, в частности для обучения сложным профессиональным навыкам, требующим переработки большого количества информации.

Используя представления Н. П. Бехтеревой (1980), можно предполагать, что более простые реакции осуществляются в основном за счет использования жестких звеньев системы обеспечивания пси-

хической функции, в то время как более сложные характеризуются включением в функцию все большего числа гибких звеньев. Важно, что включение таких звеньев не только дает возможность усложнения поведения, но делает его более надежным. Последнее является результатом того, что сложные системы обеспечения психической функции обладают высокой помехоустойчивостью.

Итак, исследования, проведенные с использованием методов ВП, регистрации медленной корковой активности и методов современной психофизики, дают возможность описать определенные механизмы мозга, лежащие в основе построения субъективного образа. В то же время такое описание, конечно, не исчерпывает всей сложности мозговых процессов опознания стимула. В этих процессах, имеющих многоуровневую организацию, играют роль и другие механизмы мозга. В их анализе важное значение имеют исследования, проводимые с помощью метода хронически имплантированных в мозг с лечебными и диагностическими целями электродов. Данный метод дает уникальную возможность изучить роль отдельных подкорковых ядер в обработке стимульной информации, хранении и воспроизведении энграмм памяти. Этот метод позволяет также проводить анализ активности отдельных нейронов, осуществляющих кодирование и передачу информации в мозгу.

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ВОСПРИЯТИЯ И ПАМЯТИ: ИМПУЛЬСНАЯ АКТИВНОСТЬ НЕЙРОНОВ

Критически анализируя данные исследований, посвященных изучению ВП при восприятии зрительных, звуковых, соматосенсорных и других стимулов (см. предыдущий раздел), следует выделить два основных момента. С одной стороны, изучение с помощью накожных электродов интегральной биоэлектрической активности мозга человека, вызванной изменениями внешней среды и зависящей от предшествующего опыта, представило важные сведения о *временных характеристиках* мозговых процессов, лежащих в основе восприятия. Полученные данные о различной связи составляющих ВП с показателем сенсорной чувствительности и критерием принятия решения позволили выделить три группы компонентов, связываемых с различными этапами переработки информации при восприятии: этапом переработки сенсорной информации, длящимся первые 100 мс; этапом синтеза, длящимся последующие 100 мс, и этапом принятия перцептивного решения. С другой стороны, принципиальная невозможность локализации нейронных источников генерации компонентов ВП (Goff et al., 1978) не позволяет однозначно определить схему организации информационных процессов в головном мозгу человека.

Принципиально новый подход к изучению нейрофизиологических механизмов восприятия и памяти появился сравнительно недавно в связи с внедрением в клиническую практику метода вживленных

электродов, используемого для диагностики и лечения ряда нервно-психических заболеваний (Bickford et al., 1953; Bates, 1961; Walter, Crow, 1961; Бехтерева и др., 1963). В ходе диагностических мероприятий появилась уникальная возможность регистрации с помощью вживленных электродов различных показателей жизнедеятельности мозга, и в том числе импульсной активности одиночных нейронов и их групп. Впервые в мире эта возможность для изучения нейрофизиологических механизмов психической деятельности была реализована в Научно-исследовательском институте экспериментальной медицины АМН СССР в Ленинграде (Бехтерева и др., 1963; Бехтерева, 1971, 1974, 1980). Уже в первых исследованиях было показано, что информация об изменениях окружающей среды перерабатывается сложной корково-подкорковой системой с гибкими и жесткими звенями связи (см. следующий раздел). Дальнейшие исследования вопроса полностью подтвердили это важное для понимания нейрофизиологических механизмов психической деятельности положение (см. там же).

Другим важным принципом организации нейронов и нейронных популяций, участвующих в обеспечении психической деятельности, является их полифункциональность (Бехтерева, 1966). Наличие этого свойства представляет особые требования к организации психологических тестов, используемых для изучения нейронных коррелятов психических процессов.

Дело в том, что в ходе регистрации импульсной активности нейронов у человека, реагирующего заданным образом на изменения окружающей среды, изучаются нейронные корреляты не отдельного психического процесса (например, процесса принятия решения), а определенной *деятельности*, в свою очередь включающей в себя несколько психических процессов.

При восприятии человеком сенсорной информации происходит сложный (последовательный, параллельный и с обратными связями) процесс ее преобразования, состоящий из следующих гипотетических стадий: выделение инвариантных признаков предметов окружающей среды, классификация стимулов, сравнение поступающей извне информации с «внутренней моделью мира» (включающей хранение информации в краткосрочной и долгосрочной памяти), принятие решения об изменении поведения, программирование поведения и, наконец, сам двигательный акт или мыслительная деятельность, следующие за этими процессами. Хотя многие из этих выделенных процессов являются гипотетическими, сама постановка задачи о поиске их нейрофизиологических коррелятов априори правомерна и требует оптимальной организации психологических тестов и проведения необходимых контрольных исследований для ее решения.

В силу свойства полифункциональности одни и те же нейроны могут вовлекаться в обеспечение различных упомянутых выше психических (и не только психических!) процессов, протекающих при восприятии. Это обстоятельство значительно затрудняет выделение составляющих вызванных реакций нейронов, непосредственно связанных с отдельно изучаемым психическим процессом. Искусство

исследователя в такой ситуации заключается в адекватном выборе психологических тестов, обеспечивающих возможность изучения вызванных реакций нейронов в зависимости от изменений в протекании только одного психического процесса. При этом для контроля за динамикой других процессов мозга возникает необходимость регистрации их внешних проявлений. Так, например, в наших исследованиях для контроля за движением глаз и мышечной активностью использовалась окулограмма и миограмма мыши, связанных с реализацией заданной двигательной активности.

Появление возможности регистрировать импульсную активность нейронов мозга у человека впервые в истории физиологии определило принципиально новый уровень изучения высших функций мозга человека. Вместе с тем медицинские показания и интересы больного требуют вживления электродов в строго определенные точки мозга, различные для разных заболеваний. Спектр заболеваний мозга, которые лечат и диагностируют с помощью вживленных электродов и при которых производится регистрация импульсной активности нейронов, сравнительно невелик: это паркинсонизм, эпилепсия, фантомно-болевой синдром, болезнь Коновалова—Вильсона; в редких случаях регистрировалась импульсная активность у больных с черепно-мозговой травмой. Все это привело к тому, что в настоящее время наиболее детально изучены подкорковые образования мозга.

Клинические наблюдения за результатами поражений базальных ганглиев и части ядер зрительного бугра привели к представлению о том, что эти структуры имеют отношение к организации простых двигательных актов (обзор данных литературы см.: Смирнов, 1972). Ограниченностя такого представления была показана уже в первых исследованиях импульсной активности нейронов этих структур в процессе реализации человеком психической деятельности (Вехтерева, 1971). Наглядное представление об участии нейронов упомянутых структур мозга в переработке сенсорной информации дают следующие психофизиологические исследования (Кропотов, Пономарев, 1985, 1986а, 1986б).

В процессе регистрации импульсной активности нейронов больные выполняли специальный психологический тест, состоящий из 6 серий проб. В каждой серии предъявлялись цифры, следующие друг за другом в случайном порядке с интервалами 8—15 с. В пяти сериях стимулы предъявлялись зрительно на светодиодной матрице (размером 7×5 мм² на расстоянии 1.5 м от больного) с экспозицией 150 мс, в одной серии цифры произносились исследователем вслух. В двух сериях проб (с предъявлением зрительных и словесных стимулов) испытуемому давалась инструкция отвечать «да» на появление цифры 1 и не реагировать на появление остальных цифр. В остальных четырех сериях проб с предъявлением зрительных стимулов больной, наоборот, не должен был реагировать на появление цифры 1 и осуществлял определенные действия (называние цифры вслух, открывание и закрывание рта, закрывание и открывание глаз, вдох-выдох) в ответ на появление остальных цифр (в каждой серии проб — свое действие). Больной выполнял действия не сразу, а в от-

вет на запускающий сигнал (букву «А»), следующий через 1.2 с после появления каждой цифры. Вычислялись перистимульные гистограммы (ПСГ) отдельно для каждой серии проб без учета предъявлений цифры 1, вероятность появления которой в тесте составляла 10 %. Сравнение этих ПСГ между собой позволило дифференцировать компоненты, обусловленные подготовкой к двигательной активности и самой двигательной активностью, от компонентов, непосредственно связанных с переработкой зрительной и вербальной информации.

На рис. 17 представлены ПСГ нейронной популяции бледного шара. Отчетливо видна реакция нейронов на зрительные и слуховые стимулы при отсутствии двигательной активности, причем амплитуда этих реакций значительно больше амплитуды реакций, связанных с двигательной активностью. Подобные реакции наблюдались и в других подкорковых структурах. Таким образом, в ядрах зрительного бугра и стриопаллидарной системы были обнаружены нейроны, реагирующие изменением частоты разрядов на зрительные и звуковые стимулы, что не противоречит известному положению о том, что эти популяции являются элементами системы мозгового обеспечения регуляции движений. Существование таких пространственных перекрытий между мозговыми системами обеспечения различных функций (в данном случае — сенсорной и двигательной) является, по-видимому, одним из общих принципов организации мозга, благодаря которому возникает возможность гибкого поведения организма в среде на основе интеграции зрительной, слуховой и других видов информации.

Компоненты вызванных реакций нейронов, отвечающих на предъявление зрительных стимулов при отсутствии двигательной деятельности, имели на ПСГ вид несимметричных колоколообразных кривых с латентными периодами в диапазоне 40—100 мс и временем достижения экстремальных значений в диапазоне 100—400 мс, значительная ширина которого свидетельствует, по-видимому, о гетерогенности входов к этим структурам. Следует подчеркнуть, что в этих сериях проб амплитуда реакций нейронов на первый зрительный стимул в каждой пробе (цифру) была больше, чем на второй (букву «А»); это связано, вероятно, с изменением уровня внимания и смыслового значения второго стимула. В то же время в тех сериях проб, когда предъявление второго стимула являлось сигналом для реакции испытуемого, вызванные изменения частоты разрядов на второй стимул в части нейронных популяций обследованных мозговых структур по амплитуде были меньше, чем реакции на первый стимул (рис. 17).

Следует особо подчеркнуть, что в части нейронных популяций стриопаллидарной системы и ядер зрительного бугра не только вызванная реакция на второй стимул, но и реакция на первый стимул в пробе зависела от вида деятельности, осуществляющей испытуемым (рис. 18).

Таким образом, подводя итог этим исследованиям, можно заключить, что в вызванной активности нейронов ядер зрительного бугра

и стриопаллидарной системы наряду с двигательной активностью отражаются процессы восприятия человеком зрительных и звуковых стимулов, причем характер реакций части нейронов в ответ на

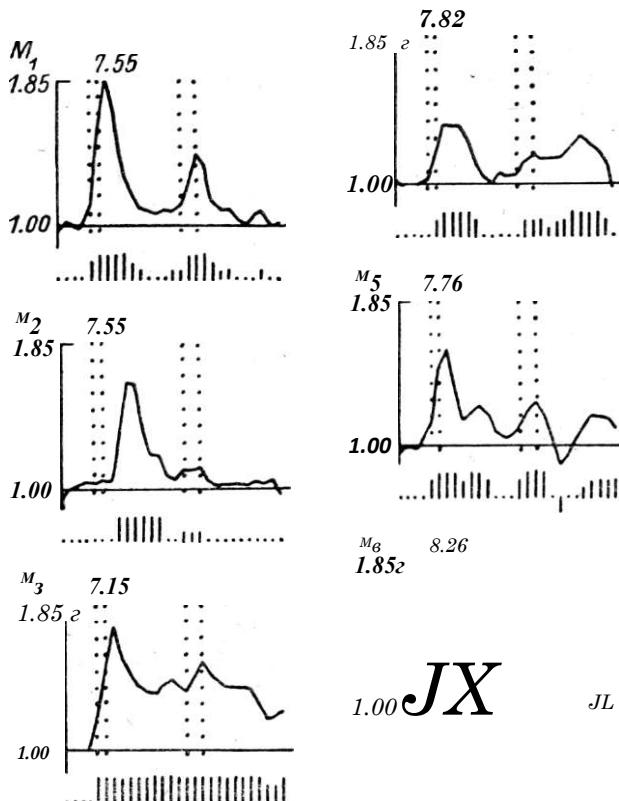


Рис. 17. ПСГ импульсной активности нейронной популяции бледного шара левого полушария в ответ на предъявление стимулов при различных видах деятельности человека.

M_1 — восприятие зрительного, M_2 — вербального, M_3 — зрительного стимула и произнесение его вслух, M_6 — зрительного стимула и открывание-закрывание рта, M_5 — зрительного стимула и закрывание-открытие глаз, M_4 — зрительного стимула и вдох-выдох. По оси абсцисс — время от начала регистрации импульсной активности в бинах (100 мс); по оси ординат — относительное изменение частоты разрядов. Цифры — среднее число импульсов в бине для фонового фрагмента. Двойной пунктир — начало конец предъявления зрительных стимулов; слева — цифры, справа — буквы «А». Под графиком точками или отрезками с тремя различными длинами отмечены бины. Длина отрезков указывает на уровне значимости отличий частоты разрядов в бине от средней частоты разрядов в фоновом фрагменте. Уровням значимости $P < 0.05$, $P < 0.01$, $P < 0.001$ соответствуют короткий, средний и длинный отрезки; точка соответствует $P > 0.05$.

предъявление стимулов зависит от вида деятельности, которая запускается появлением этих стимулов. Важно также подчеркнуть, что подобные закономерности были обнаружены и для нейронов премоторной коры, что указывает на системный характер наблюдаемых явлений.

В последние годы сходные результаты были получены на обезьянах в экспериментах с предъявлением пар стимулов (информационного и запускающего). В этой парадигме первый из стимулов определяет дальнейшее поведение животного, а появление второго является сигналом для запуска двигательной активности. В этих

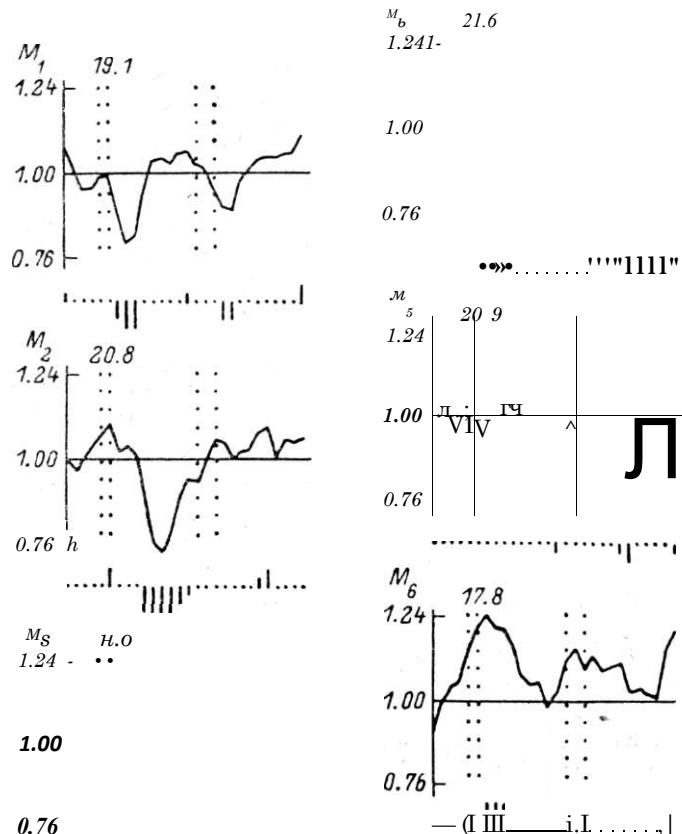


Рис. 18. ПСГ импульсной активности нейронной популяции скорлупы левого полушария в ответ на предъявление стимулов при различных видах деятельности человека.

Обозначения — как на рис. 17.

исследованиях (подробный обзор см.: Evarts et al., 1984) показано, что нейронный механизм подготовки мозга к совершению организмом движения по крайней мере частично связан с лобной корой. Сравнение экспериментальных данных, полученных на обезьянах, с нашими результатами позволяет сделать три вывода: во-первых, сходство характера реакций нейронов мозга человека и обезьяны указывает на наличие общих закономерностей в организации мозговой системы

целенаправленного поведения у человека и высших животных; во-вторых, наличие в стриопаллидарной системе и ядрах зрительного бугра нейронов, активность которых зависит не от самой деятельности, а от состояния подготовки к ней, указывает на участие указанных образований в обеспечении высших функций мозга; в-третьих,

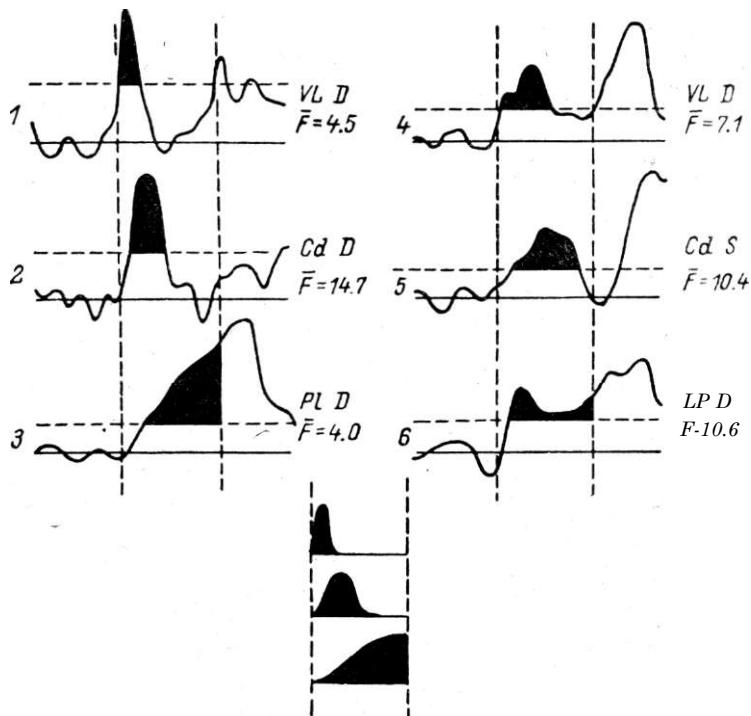


Рис. 19. Примеры ПСГ, вычисленных для шести (1—6) различных нейронных популяций мозга человека в случаях опознания семантически значимых стимулов.

Непрерывные горизонтальные линии — средние уровни частоты разрядов в фоновом фрагменте, прерывистые — уровни значимости $P < 0.01$ отличия от частоты в фоновом фрагменте. Левая прерывистая вертикальная линия — предъявление опознаваемого стимула, правая — предъявление сигнала для вербальной реакции испытуемого. Внизу — сверху вниз схематически представлены соответственно коротко-, длиннолатентные компоненты и медленные смещения частоты разрядов. На этом и последующих рисунках (до 47 включительно) фрагменты гистограмм, выходящие за пределы уровней значимости, отмечены черным цветом. Справа от гистограмм — сокращенные обозначения структур мозга: VL D, VL S — правое и левое вентральные ядра; Cd D, Cd S — правое и левое хвостатые ядра; Pl D — правый бледный шар; LP D — правое заднелатеральное ядро. F — среднее число импульсов в бине в фоновом фрагменте.

наши исследования показали неоднородность компонентов вызванных реакций нейронов в интервале между предъявлением информационного стимула и двигательной активностью человека. Остановимся на последнем положении более подробно.

Анализ вызванных изменений частоты разрядов более 200 нейронных популяций в психологических тестах с предъявлением пар

стимулов (первый из которых определяет характер последующей реакции испытуемого, а второй запускает саму реакцию) позволил выделить три группы компонентов (Бехтерева, Кропотов, 1984): ранние компоненты с латентным периодом (ЛП) до 100 мс, поздние компоненты с ЛП выше 200 мс¹ и медленные смещения частоты разрядов, которые начинали проявляться через 200—400 мс после стимула и длились вплоть до реакции испытуемого (рис. 19). Тот факт, что медленные смещения частоты разрядов отсутствовали в тех случаях, когда информационный стимул не вызывал ответной двигательной реакции больного, указывает на их тесную связь с процессом ожидания стимула либо подготовки к запрограммированному двигательному акту. Более сложным оказывается вопрос о функциональной роли ранних и поздних компонентов. Ответ на него дают следующие психофизиологические исследования.

Одним из способов классификации составляющих вызванных реакций нейронов является отнесение их к экзогенным или эндогенным компонентам (Иваницкий, 1976; John, 1976; John, Schwarts, 1978). Первые зависят от сенсорных характеристик стимула, а вторые определяются когнитивными процессами, которые инициируются стимулом и зависят от установки испытуемого и контекста. В психофизиологических исследованиях с использованием метода регистрации ВП эндогенные, длиннолатентные компоненты обнаружены в ситуациях, когда испытуемый реагирует заданным образом только на определенные внешние стимулы, причем появление этих стимулов является относительно редким событием (Squires et al., 1977; Hillyard et al., 1978). В наших исследованиях применялся один из вариантов таких психологических тестов (Кропотов, Пономарев, 1985, 1986а).

На светодиодной матрице, находящейся перед больным, в случайном порядке с экспозицией 150 мс и межстимульными интервалами от 9 до 12 мс предъявлялись цифры 6 и 9. Всего в отдельном исследовании испытуемому предъявлялось 256 стимулов, причем в первой половине теста (первые 128 проб) цифры 6 и 9 имели вероятности появления соответственно 0.25 и 0.75, а во второй — вероятности менялись местами. Стимулы предъявлялись сериями по 32 пробы, и задача испытуемого заключалась в мысленном подсчете редких цифр. В ходе исследований регистрировалась окулограмма и миограмма оральных мышц. Пользуясь терминологией, принятой в современной психофизиологии, будем стимулы, число которых подсчитывалось испытуемым, называть релевантными в отличие от других, иррелевантных стимулов.

В зависимости от характера вызванной реакции на иррелевантный стимул обследованные нейронные популяции разделились на следующие четыре класса. В вызванной активности нейронов первого типа отмечалось увеличение частоты разрядов с ЛП 60—100 мс, временем

¹ Ранние и поздние компоненты на ПСГ имели вид несимметричных колоколообразных кривых с отличающимися друг от друга моментами достижения экстремальных значений.

/4

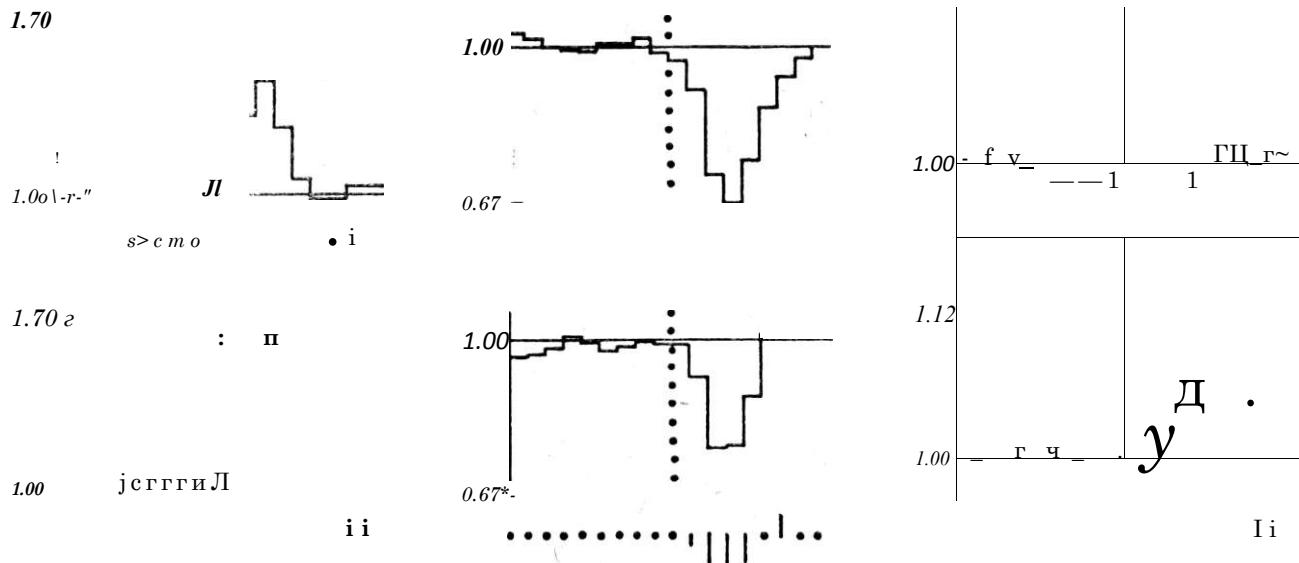


Рис. 20. ПСГ импульсной активности для случаев предъявления иррелевантных (*вверху*) и релевантных (*внизу*) зрительных стимулов, вычисленных для нее ронных популяций бледного шара (*A, B*) и вентролатерального ядра зрительного бугра (*В*) левого полушария.

Обозначения — как на рис. 17.

достижения максимальных значений в диапазоне 200 мс и длительностью, не превышающей 500 мс (рис. 20, А). В вызванной активности нейронов второго типа наблюдалось уменьшение частоты разрядов с ЛП 200 мс, временем достижения минимальных значений в диапазоне 300—500 мс и длительностью более 500 мс (рис. 20, Б). Нейронные популяции третьего типа не реагировали значимым изменением частоты разрядов на иррелевантные стимулы (изменяя, однако, частоту разрядов при предъявлении релевантных стимулов) (рис. 20, В). Паттерн вызванной реакции нейронов четвертого типа мог быть представлен как алгебраическая сумма ответов нейронов первого и второго типов.

Суммарный профиль вызванных реакций в ответ на предъявление релевантных и иррелевантных стимулов для всех нейронных популяций, регистрируемых у шести больных паркинсонизмом, пред-

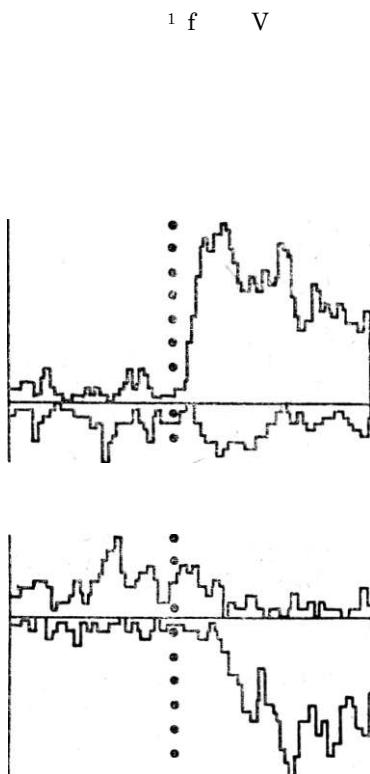


Рис. 21. Суммарные профили реакций нейронных популяций, обследованных у всех больных, для случаев предъявления иррелевантных (Л) и релевантных (Б) стимулов, а также суммарные профили различий между реакциями на иррелевантные и релевантные стимулы (В).

По оси ординат на Л и Б — число нейронных популяций, в которых наблюдалась различия между частотой разрядов данного бина и средней частотой фонового фрагмента, на В — число нейронных популяций, в которых в данном бине наблюдались различия между частотами разрядов для случаев предъявления иррелевантных и релевантных стимулов. Остальные обозначения — как на рис. 17 и 20.

ставлен на рис. 21. Из рисунка видно, что предъявление иррелевантного стимула запускает два нейрофизиологических процесса, один из которых связан с увеличением частоты разрядов части нейронов обследованных структур, а другой — с уменьшением частоты разрядов другой части нейронов, причем первый нейрофизиологический процесс имеет меньшую длительность и более короткий период достижения экстремальных значений по сравнению со вторым.

Появление релевантного стимула запускает те же нейрофизиологические процессы, что и предъявление иррелевантного, однако спустя 200—300 мс большинство нейронных популяций начинает испытывать влияние со стороны третьего процесса, проявляющегося

в увеличении частоты разрядов нейронов (по сравнению со случаем предъявления иррелевантных стимулов). Следует отметить, что указанные процессы непосредственно не связаны ни с глазными движениями (рис. 22), ни с мышечной активностью рта. Таким образом, проведенные исследования отчетливо показали, что поздние компоненты реакций нейронов ядер зрительного бугра и стриопаллидарной системы вызываются релевантными (в данном контексте) стимулами и имеют эндогенное происхождение, непосредственно не связанное с обработкой сенсорных характеристик стимула.

Как указывалось в предыдущем разделе, эндогенные поздние компоненты обнаруживаются в психофизиологических исследованиях при регистрации ВП с поверхности кожи головы испытуемых. Полученные в наших исследованиях данные не только вскрывают нейронные механизмы этого явления, но и показывают важную роль подкорковых образований мозга в генерации этих компонентов. В последние годы нейроны, селективно реагирующие на релевантные стимулы (нейроны третьего типа по нашей классификации), были обнаружены в гиппокампе группой американских исследователей, регистрировавших импульсную активность нейронов с помощью вживленных электродов у больных эпилепсией (Halgren et al., 1980).

Компоненты нейронных реакций эндогенного происхождения могут быть обнаружены не только в процессе опознания человеком зрительных стимулов, но и при других видах психической деятельности (см. предыдущий раздел). В частности, изучались реакции нейронов корковых и подкорковых структур мозга человека в процессе запоминания вербальной информации (Кропотов, 1979а, 1982). Исследование с одним больным состояло из 10—20 однотипных проб, в каждой из которых больному вслух предъявлялась последовательность чисел (меньшая объема его оперативной памяти), которую он должен был запомнить, повторяя числа вслух в удобном для него темпе.

В специальных психологических исследованиях показано, что временной интервал запоминания человеком вербальной информации может быть разбит на две стадии: лабильную стадию памяти, в которой хранимая информация легко разрушается под действием гомогенной интерференции (обратного счета тройками в течение 20 с), и стадию памяти, относительно устойчивую к интерфеcирующim воздействиям (Кропотов, 1979б). В корковых (премоторная кора) и подкорковых (ядра зрительного бугра и стриопаллидарной системы) образованиях мозга человека были обнаружены нейроны, которые отвечали изменением частоты разрядов только на первой стадии процесса запоминания, причем компоненты этих реакций предшествовали произнесению человеком числовых последовательностей. Пример динамики ПСГ, вычисленных для последовательных повторений человеком чисел для одной нейронной популяции, представлен на рис. 23. Отчетливо видно, что несмотря на то что испытуемый в течение всего теста повторяет одну и ту же двигательную активность, спустя 30 с после начала запоминания нейроны перестают на нее реагировать. Эти данные не только указывают

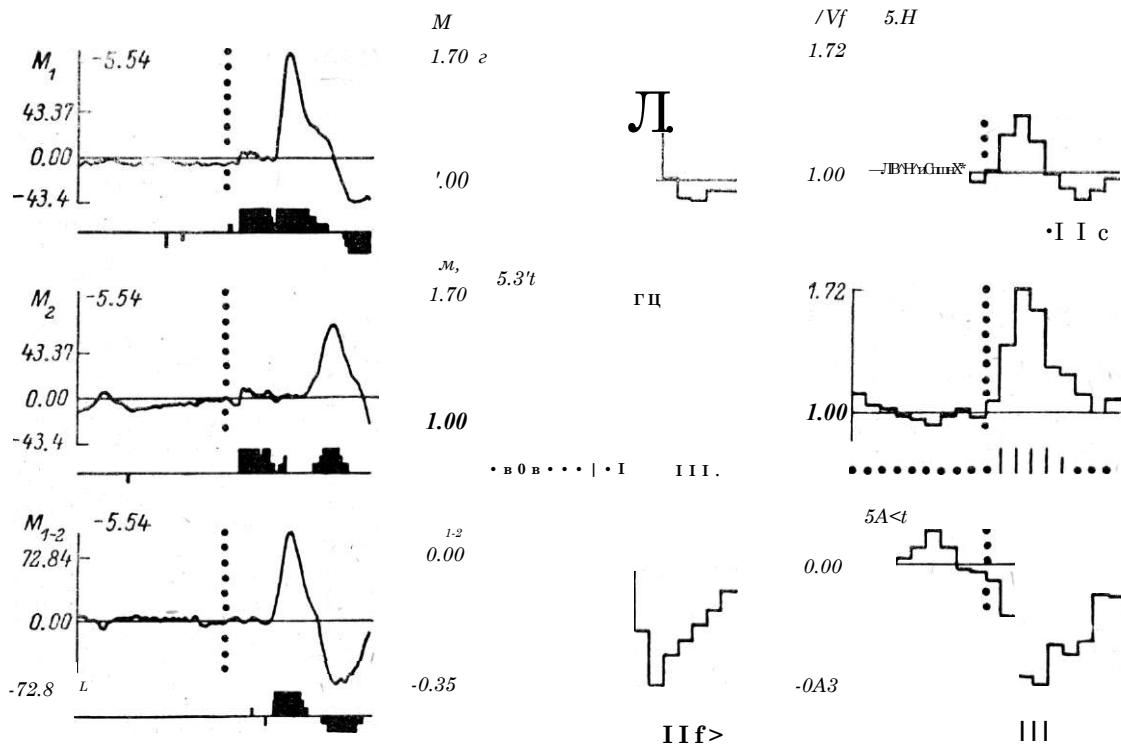


Рис. 22. Вызванные изменения окулограммы (а) и ПСГ нейронной популяции вентролатерального ядра зрительного бугра для всех проб психологического теста «odd ball» (В) и только для тех проб, в которых отсутствовали изменения окулограммы (мигание глаз) (Б).

По оси однинаковы для всех частот разрядов: на А — амплитуда окулоGRAMМЫ условных единиц, на Б — относительная частота разрядов:

на наличие эндогенных компонентов при вербальной деятельности человека, но и позволяют сделать вывод об участии обследованных корковых и подкорковых областей мозга в обеспечении первичных этапов процесса обучения.

Следует еще раз подчеркнуть, что в ответ на кратковременное предъявление релевантного зрительного стимула¹ компоненты эндо-

	0.8	0.8	0.8	OA	0.3	OA
	0.6	0.3	0.6	0.9	TA	TA
III	OA	0.2	OA	0.9	to	
	1_3	0.5	0.7	BY	BY	
	by		0.5	0.8	10	
			0.5	0.5	0.6	
			0.3	0.3		
			OA			



m

Рис. 23. Динамика ПСГ в ответ на последовательные повторения трех двузначных чисел при их запоминании больным паркинсонизмом (II) и соответствующая группе гистограмм матрица различий (I) для нейронной популяции прецентральной области коры левого полушария больного паркинсонизмом.

На I подчеркнуты значения, соответствующие уровню значимости различий $P < 0.05$. На II: первая кривая — спонтанные изменения частоты разрядов в фоновых фрагментах, предшествующих пробам на запоминание; Dame слева направо — ПСГ в ответ на 1—2-е, 3—4-е, 5—6-е и т. д. повторения числовых последовательностей (усреднение по 10 однотипным пробам). Прерывистые горизонтальные линии — уровни значимости $P < 0.01$ отличия от частоты в фоновом фрагменте. Непрерывная горизонтальная линия и число справа от нее соответствуют средней частоте разрядов в бине фонового фрагмента (бин — 320 мс). На III черными прямоугольниками отмечены интервалы звучания слов.

генного происхождения возникают через 200 и более миллисекунд, в то время как минимальный ЛП обнаруженных нами ранних компонентов составлял 60 мс.¹ Последняя величина близка к латентным периодам реакций нейронов наружного коленчатого тела, пульви-нера и стриарной коры мозга человека (Wilson et al., 1983). В частности, по данным этих авторов, ЛП нейронов зрительной коры в среднем составляет 63.6 мс. На основе такого сравнительного анализа возникает вопрос: могут ли физические параметры зритель-

¹ В наших исследованиях латентные периоды определялись на основе ПСГ по первому от начала предъявления стимула бину, в котором обнаруживалось значимое ($P < 0.01$) отличие частоты разрядов от частоты фонового фрагмента. Такой метод анализа с учетом сравнительно малой амплитуды вызванных реакций дает несколько завышенные оценки действительных латентных периодов.

ных стимулов отражаться в характеристиках ранних компонентов реакций нейронов, лежащих вне основных зрительных путей, но получающих информацию о приходе стимула практически одновременно с ними?

Для изучения влияния физических характеристик стимулов на вызванные реакции нейронов в наших исследованиях использовался следующий психологический тест (Кропотов, Пономарев, 1986). На светодиодной матрице, находящейся перед испытуемым, в случайном порядке, но с одинаковой вероятностью появлялись цифры 0, 1, 3, 5, 6, 8, 9 с экспозицией 200 мс и межстимульными интервалами 9—15 с. Стимулы предъявлялись сериями по 16, причем в сериях с четными порядковыми номерами между стимулами включался регулярный точечный паттерн (паттерн шахматной доски), а в сериях с нечетными порядковыми номерами — одна точка в центре матрицы. При переходе от одного фона к другому выдерживалась пауза 2—3 мин для адаптации испытуемого к новым условиям предъявления стимулов. Сами цифры имели две различные светимости, одна из которых соответствовала непрерывному свечению светодиодов, а вторая многократному включению и выключению светодиодов, образующих контур цифры, с периодом 20 мс и



Рис. 24. Суммарные профили реакций на ирrelevantные зрительные стимулы с четырьмя (1—4) относительными интенсивностями и суммарный профиль различий ПСГ при различных интенсивностях (внизу), вычисленные для 35 нейронных популяций у всех исследованных больных.

На 1—4 по оси ординат — число нейронных популяций, в которых в данном бине наблюдались значимые ($P < 0,05$) различия между частотой разряда в этом бине пробы и средней частотой фонового фрагмента, т. е. число нейронных популяций со значимыми увеличениями (вверх от оси абсцисс) и уменьшениями (вниз от оси абсцисс) частоты разрядов по сравнению с фоном. Остальные обозначения — как на рис. 21.

временем горения светодиодов 5 мс на каждый период. Вследствие инерционности зрительной системы человека такое многократное мелькание стимула в течение 200 мс воспринималось как уменьшение общей светимости. Таким образом, искусственно создавались условия, при которых одни и те же цифры имели различные относительные

интенсивности: от достаточно яркой до едва заметной (но все-таки различимой). Задача испытуемого заключалась в мысленном подсчете числа появлений цифры 1 за каждую серию. Всего в одном исследовании с одним больным предъявлялось 256 стимулов.

Суммарные профили вызванных реакций для всех нейронов у всех обследованных в этих психологических тестах больных представлены на рис. 24. Видно, что амплитуды коротколатентных компонентов, вызванных различными по интенсивности иррелевантными зрительными стимулами, практически одинаковы, в то время как латентные периоды компонентов сравнительно немного (но значимо) различаются между собой: чем больше субъективно воспринимаемая яркость зрительного стимула, тем меньше ЛП.

На основании полученных данных можно предположить, что сам процесс генерации ранних компонентов нейронных реакций в ядрах зри-

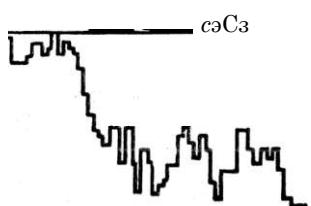


Рис. 25. Суммарные профили различий ПСГ для случаев предъявления значимых и бессмысленных иррелевантных стимулов (вверху) и для случаев предъявления значимых иррелевантных и релевантных стимулов (внизу), вычисленные по 45 нейронным популяциям у всех обследованных больных.

Обозначения — как на рис. 24.

тельного бугра и стриопаллидарной системы осуществляется механизмом, независимым от физических характеристик зрительного образа, в то время как время запуска этого механизма тем короче, чем интенсивнее стимул.

Имеющиеся сейчас данные не позволяют определить конкретные морфологические пути, лежащие в основе генерации коротколатентных компонентов. Более того, эти данные указывают на гетерогенность ранних компонентов, а значит, и на неоднородность нейронных сетей, по которым информация передается от зрительных и слуховых областей мозга человека в ядра зрительного бугра и стриопаллидарной системы. Сравнительный анализ реакций нейронов на зри-

тельные и слуховые иррелевантные стимулы показал, что относительно небольшая (но все же представительная) часть нейронных популяций селективно реагирует на стимулы одной из модальностей, в то время как остальная часть нейронов отвечает как на зрительные, так и на звуковые стимулы. Это находится в хорошем согласии с результатами нейрофизиологических экспериментов на животных, в которых представлены убедительные доказательства существования мультимодальной конвергенции афферентных потоков не только в так называемых неспецифических и ассоциативных структурах мозга, но и в классических центрах сенсорных систем (Hubel et al., 1959; Воронин и др., 1971; Morrell, 1972; Avanzini et al., 1980; Альтман, 1983). В последние годы гетерогенный характер зрительных входов был показан для нейронов медиальной височной доли в исследованиях у больных эпилепсией, которым по лечебным показаниям имплантировались электроды в указанные образования мозга (Wilson et al., 1983).

Таким образом, исследования показали, что физическая характеристика зрительного стимула (интенсивность) влияет на ЛП ранних компонентов реакций нейронов ядер зрительного бугра и стрио-иалидарной системы. Зависят ли эти компоненты от смысловых (обусловленных индивидуально приобретенной памятью) характеристик стимула? Для ответа на этот вопрос были проведены следующие исследования.

Больному в случайном порядке показывали цифры 0, 1, 3, 5, (5, 8, 9 и стимулы, которые представляли собой последовательности быстро сменяющихся пяти (на каждый стимул) случайных цифр и которые вследствие инерционности зрительной системы воспринимались как бессмысленные, случайные паттерны. Вероятность появления цифры 1 составляла 0.2, а вероятность появления бессмысленного стимула была равна вероятности появления одной из остальных цифр. Стимулы предъявлялись сериями по 32 с экспозицией 200 мс и межстимульными интервалами внутри серии от 9 до 15 с. Задача больного заключалась в подсчете числа появлений цифры 1 в каждой серии.

Анализ суммарных профилей различий между ПСГ для случаев предъявления значимых и бессмысленных иррелевантных стимулов ни у одного из обследованных нами больных не выявил достоверных различий (рис. 25). Здесь следует отметить, что отсутствие значимых различий на суммарных профилях реакций еще не означает, что различий между вызванными реакциями рассматриваемых структур мозга в ответ на предъявление значимых и бессмысленных иррелевантных стимулов вообще не существует. Возможно, что число нейронных популяций со значимыми различиями реакций в действительности мало, а сами различия настолько слабы, что для их выявления необходимо увеличение выборки — как числа проб, так и числа нейронных популяций. Ясно пока одно, что физические характеристики иррелевантных стимулов более отчетливо сказываются на ранних компонентах реакций по сравнению со смысловыми. Следует также подчеркнуть, что отсутствие достоверного влияния смы-

еловой значимости стимулов наблюдается для нейронов указанных выше структур и только для иррелевантных стимулов, предъявление которых, как указывалось выше, приводит к возникновению только ранних компонентов реакций. Следующая серия исследова-

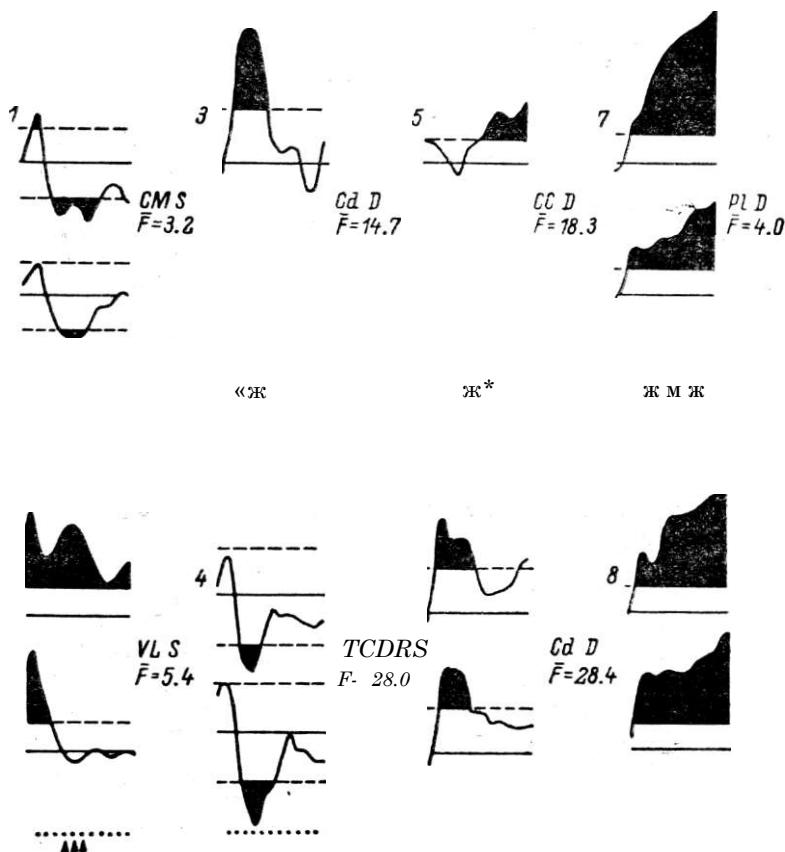


Рис. 26. Примеры пар постстимульных гистограмм, вычисленных для восьми (1–8) различных нейрональных популяций головного мозга у разных больных в тестах с предъявлением сложных многоугольников.

Верхняя гистограмма — опознание знакомых стимулов, нижняя — незнакомых (представлены фрагменты гистограмм в интервале между предъявлением опознаваемого стимула и вербальной реакции испытуемого). Внизу — отметки времени (бин — 150 мс). Стрелки указывают на бины, в которых обнаружены значимые различия между средними частотами разрядов для случаев опознания знакомых и незнакомых стимулов. CMS — срединный центр левого полушария; CC — мозолистое тело; T COR S — височная кора левого полушария. Остальные обозначения — как на рис. 19.

НИИ показала, что иначе обстоит дело с релевантными стимулами, предъявление которых испытуемому вызывает в импульсной активности нейронов появление наряду с коротколатентными длинно-латентными компонентов (с ЛП выше 200 мс). Конструкция психологических тестов, используемых в этой серии исследований, была следующей (Бехтерева, Кропотов, 1984). Больному тахистоскопи-

чески предъявлялись стимулы, представляющие собой контуры сложных многоугольников (белые линии на темном фоне), которые примерно в половине случаев могли ассоциироваться у человека со знакомыми предметами. Экспозиция каждого стимула составляла 150 мс, причем через 1.8 с после его предъявления подавался второй стимул — паттерн шахматной доски, служащий больному сигналом для словесного ответа, необходимого в свою очередь для контроля субъективного восприятия человеком зрительного стимула. Пациенту давалось задание внимательно следить за стимулами, и в том случае, когда зрительный образ был знаком, больной должен был после Появления паттерна шахматной доски сказать «да», в противном случае — «нет».

В проведенных исследованиях ни в одной из нейронных популяций не было обнаружено различий между ранними компонентами реакций при предъявлении значимых и бессмысленных зрительных стимулов, что подтверждает и дополняет результаты предыдущей серии исследований. Вместе с тем в 25 % обследованных нейронных популяций подкорковых структур мозга амплитуда поздних компонентов и медленных смещений частоты разрядов в ответ на предъявление значимых стимулов была больше по сравнению со случаями предъявления бессмысленных стимулов (рис. 26).

Полученные данные показывают, что значимость зрительных стимулов влияет на характер вызванных реакций нейронов не сама по себе, а лишь в той степени, в которой эта характеристика сигнала предопределяет дальнейшее изменение поведения человека. Хотя высказанное положение справедливо для нейронов ядер зрительного бугра и стриопаллидарной системы (систематическое изучение реакций нейронов других подкорковых и корковых областей мозга ни у нас, ни в других лабораториях не проводилось и еще только планируется), оно подчеркивает активный характер восприятия, направленного на *взаимодействие* с окружающей средой, а не только на классификацию стимулов, т. е. отнесение их к тому или иному классу.

Полученные данные подтверждаются результатами исследований С. И. Раевой (1977), которая у больных с двигательными нарушениями обнаружила нейроны подкорковых структур, избирательно реагирующие на словесные команды увеличением частоты разрядов с опережением выполнения целенаправленного действия. На основе этих исследований делается предположение (Раева, 1979а), что реактивные к словесным командам и «побудительным» сенсорным стимулам полифункциональные нейроны кодируют не физические параметры и не специфичность словесной информации, а ее функциональную смысловую значимость для человека.

Один из важных фактов, полученных в исследованиях нейронных коррелятов опознания, касается различного пространственного распределения ранних и поздних компонентов нейронных реакций в пределах обследованных областей мозга. Так, было обнаружено (Бехтерева и др., 1985а) достаточно большое число нейронных популяций, в вызванной активности которых выявляется только один

из указанных выше компонентов (коротколатентный и длиннолатентный или медленное смещение частоты разрядов). Принимая во внимание различную функциональную роль ранних и поздних компонентов, нельзя исключить возможность существования параллельных каналов для обработки физических и смысловых характеристик зрительного образа. Последнее положение, детально развиваемое в лаборатории В. Д. Глазера, подтверждено также данными психофизиологических исследований у человека и нейрофизиологических исследований у животных (Глазер, 1985).

Другой важный вывод, который можно сделать на основе приведенных результатов исследований, заключается в том, что кодирование физических характеристик и смысловой значимости стимула не только может быть пространственно разделено (по крайней мере частично), но и происходит в различных временных диапазонах (0—200 мс, соответствующем коротколатентным компонентам, 200 мс и более, соответствующем длиннолатентным компонентам). Этот вывод находится в хорошем согласии с представлениями, развивамыми на основе анализа ВП, регистрируемых с помощью накожных электродов у здоровых испытуемых (см. предыдущий раздел).

Вместе с тем следует обратить внимание на то, что разделение компонентов нейронных реакций на ранние и поздние является хотя и целесообразным, но в известной мере условным. Действительно, латентные периоды как тех, так и других компонентов могли варьировать в достаточно широких диапазонах в зависимости от локализации нейронов в структурах мозга и от самих структур. Правильнее поэтому говорить не об одном длиннолатентном (или коротколатентном) компоненте, а о классе соответствующих компонентов. Кроме того, как указывалось выше, в подкорковых образованиях мозга имеется достаточно представительная группа нейронов, которые уменьшают частоту разряда спустя 120—200 мс после начала предъявления стимула, занимая, таким образом, промежуточное положение между нейронами с ранними и поздними компонентами.

Выше уже указывалось на существование в премоторной коре, ядрах зрительного бугра и стриопаллидарной системы нейронов, реагирующих появлением эндогенных компонентов только на первой стадии процесса запоминания слов, на которой информация весьма чувствительна к интерферирующему воздействиям. Наблюдаются ли аналогичные закономерности при обучении в других сенсорных модальностях? Для ответа на этот вопрос нами были исследованы нейронные корреляты процесса запоминания человеком зрительных стимулов (Кропотов, 1984). Сама конструкция психологических тестов была следующей.

Каждое исследование с одним испытуемым состояло из 12 проб. В каждой пробе исходно семантически незначимый стимул (сложный многоугольник) проецировался на экран перед больным 12 раз с экспозициями 150 мс и интервалами между предъявлениями 5 с; таким образом, проба по запоминанию одного семантически незначимого стимула длилась 60 с. Интервалы между пробами составляли 1—4 мин. Больному давалось задание запомнить все 12 стимулов,

ассоциируя их со знакомыми образами. Никаких вербальных ответов в этом тесте не требовалось. Качество обучения проверялось в последующем тесте, о котором больные были заранее предупреждены и

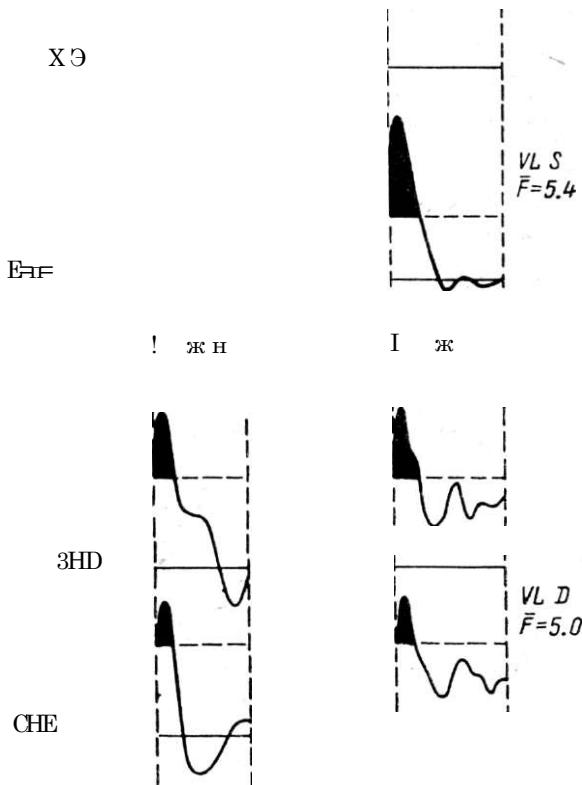


Рис. 27. Сравнительный анализ постстимульных гистограмм для двух нейронных популяций больного паркинсонизмом, выполнившего тесты на опознание и обучение.

Слева — пары постстимульных гистограмм для теста на обучение: верхние гистограммы в каждой паре — суммарный вызванный ответ на первые четыре предъявления стимула, нижние — вызванные ответы на последние четыре предъявления. Справа — пары постстимульных гистограмм для теста на опознание: верхние гистограммы в каждой паре — предъявление семантически значимых стимулов, нижние — семантически незначимых. Остальные обозначения — как на рис. 19 и 26.

который состоял из предъявления запомненных стимулов и ранее никогда не виденных. Все без исключения испытуемые успешно справлялись с поставленной задачей. Фаза запоминания разбива-

лась на три части, каждая из которых содержала по четыре предъявления зрительного стимула. Вызванные реакции нейронов в начальной и конечной стадиях проб сравнивались между собой для выделения стабильных и лабильных компонентов реакций.

Наибольший интерес для анализа динамики компонентов нейронных реакций представляют такие популяции, в которых средняя частота разрядов в секундном интервале, предшествующем предъявлению стимула, значимо не изменялась при запоминании, но в которых наблюдалось изменение компонентов реакций. Такие нейронные популяции были обнаружены в хвостатом ядре и вентролатеральном ядре зрительного бугра.

На рис. 27, *вверху* представлен пример ПСГ для одной из таких нейронных популяций. В этой популяции в тестах с предъявлением семантически значимых и бессмысленных релевантных стимулов (описание этих тестов см. выше) наблюдались ранние и поздние компоненты реакций, причем амплитуда длиннолатентного компонента была большей в ответ на предъявление семантически значимых стимулов (рис. 27, *справа вверху*). Видно, что в данной популяции практически не обнаруживавшей поздних компонентов в ответ на предъявление бессмысленных образов, при запоминании этих образов возникает длиннолатентный компонент вызванных реакций. Этот компонент отчетливо выявляется в начале обучения и полностью исчезает к концу.

В течение последних трех десятилетий было выполнено огромное количество работ, посвященных изучению импульсной активности нейронов при выработке условных рефлексов у животных и показавших участие широкого спектра структур мозга в обучении (см. например: Kamikawa et al., 1964; Василевский, 1968; O'Brien, Fox, 1969; Рабинович, 1975; Patterson et al., 1979). Подкорковые образования в этом списке не являются исключением. Представленные выше данные указывают на вовлечение нейронов ядер зрительного бугра и стриопаллидарной системы в обеспечение процесса ассоциативного обучения у человека. Тем самым они еще раз подчеркивают системный характер организации памяти и обучения. Не следует, однако, думать, что в этот сложный психический процесс, составляющий основу целенаправленного поведения, вовлекаются все без исключения нейроны мозга и на всех этапах. Полученные нами данные показывают, что эндогенные компоненты реакций, модифицирующиеся при обучении, обнаруживаются в подкорковых образованиях мозга в пределах исследованных зон в относительно небольшом (около 10 %) числе нейронных популяций, причем в части популяций эти компоненты обнаруживаются только на первых стадиях процесса обучения, исчезая после нескольких повторений стимулов.

Анализируя результаты приведенных выше исследований, следует обратить внимание на тесную связь процессов обучения и восприятия (см. также предыдущий раздел). Эта связь видна уже с общих позиций, представляющих обучение как процесс записи информации в память, а восприятие и опознание — как процесс считывания

информации из памяти. Результаты наших исследований указывают на то, что в обеспечение этих взаимосвязанных процессов могут вовлекаться одни и те же нейронные сети. Это подтверждается тем фактом, что нейронные популяции, в которых обнаруживались поздние эндогенные составляющие вызванных реакций, зависящие от состояния базиса долгосрочной памяти, участвуют также в обеспечении начальных этапов обучения, формируя поздние компоненты при установлении ассоциативной связи (рис. 27, *вверху*). На этом же рисунке *внизу* для сравнения представлены ПСГ для нейронной популяции, в которой эндогенные компоненты отсутствуют как в тестах на опознание, так и в тестах на обучение (причем ранние компоненты реакций являются стабильными, не зависящими от субъективного восприятия человеком зрительного стимула).

Один из важных принципов изучения механизмов психической деятельности заключается в анализе таких ситуаций, при которых нормальное протекание этих процессов нарушается. Для исследования нейронных коррелятов зрительного восприятия применялся метод предъявления зрительных стимулов на пороге опознания. При этом создавались такие условия, при которых одни и те же зрительные стимулы могли по-разному (в зависимости, по-видимому, от флюктуаций функционального состояния мозга) восприниматься человеком: опознаваться правильно, не опознаваться и опознаваться неправильно. Сама конструкция психологических тестов была следующей. Стимулы (цифры) предъявлялись на светодиодной матрице с такими короткими экспозициями, при которых их опознание было затруднено. Поскольку разные стимулы могут иметь различные пороги опознания, в наших исследованиях индивидуально для каждого испытуемого выбирались стимулы с одинаковыми порогами. Набор этих стимулов мог различаться для разных больных, но, как правило, включал цифры 0, 3, 5, 6, 8, 9. Пороговые экспозиции выбирались на основе кривой зависимости вероятности опознания стимула от длительности его правильного опознания, получаемой в психофизических исследованиях (Кропотов, Пономарев, 1985). Через 1.5 с (в части исследований через 1 с) после кратковременного предъявления опознаваемого стимула в каждой пробе следовал второй — регулярный точечный паттерн (в части исследований буква «А»), который служил сигналом для словесного ответа больного, необходимого в свою очередь для контроля правильности выполнения пробы. Всего в каждом исследовании больному предъявлялось 128 (в части исследований 256) цифр, следующих друг за другом в случайному порядке с интервалом 8—12 с. Больному давалось задание называть цифру в случае достаточной уверенности в ее опознании, в остальных случаях отвечать «нет». Степень уверенности (уровень риска) в правильности опознания была различной у разных больных: одни ошибались относительно часто (10—15 % от общего числа стимулов), другие — редко (1—5 %).

Характерные ПСГ для 8 различных нейронных популяций представлены на рис. 28. Отчетливо видны коротко-, длиннолатентные компоненты и медленные смещения частоты разрядов; причем

ранние компоненты не зависят от качества опознания зрительного образа, в то время как в части популяций длиннолатентные компоненты и медленные смещения частоты разрядов значимо больше по амплитуде в случае правильного опознания по сравнению с неопознанием. Следует подчеркнуть, что из общего числа обследованных нейронных популяций только в 20 % обнаруживались значимые различия между поздними компонентами для случаев опознания и

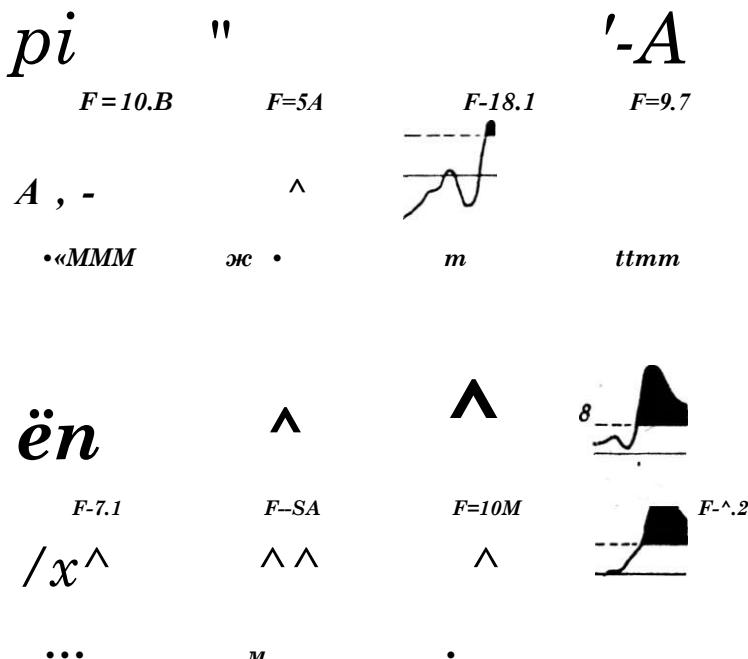


Рис. 28. Примеры пар постстимульных гистограмм, вычисленных для восьми (1–8) различных нейронных популяций головного мозга у разных больных в пробах с предъявлением цифр и букв на пороге опознания.

VP D — правое заднее вентральное ядро; *AV D* — правое переднее вентральное ядро.
Остальные обозначения — как на рис. 19 и 26.

неопознания стимулов, причем наряду с этими популяциями у одного и того же больного могли наблюдаваться и такие, в вызванных реакциях которых поздние компоненты, хотя и отчетливо выявлялись, но не зависели от качества опознания. Таким образом, проведенные исследования показывают, что ранние компоненты вызванных реакций лейронов ядер зрительного бугра и стриопаллидарной системы не зависят от качества опознания, в то время как амплитуда поздних компонентов в части нейронных популяций коррелирует с качеством опознания, причем правильное восприятие соответствует большей амплитуде длиннолатентных компонентов.

Особый интерес для понимания нейронных механизмов опознания имеет сравнение вызванных реакций нейронов при правильном и ошибочном опознании. Существуют ли в головном мозгу нейроны, сигнализирующие о неправильном восприятии? Впервые в мире эта проблема была поставлена в исследованиях Н. П. Бехтеревой и В. Б. Гречина (Бехтерева, Гречин, 1968) в середине 60-х годов,

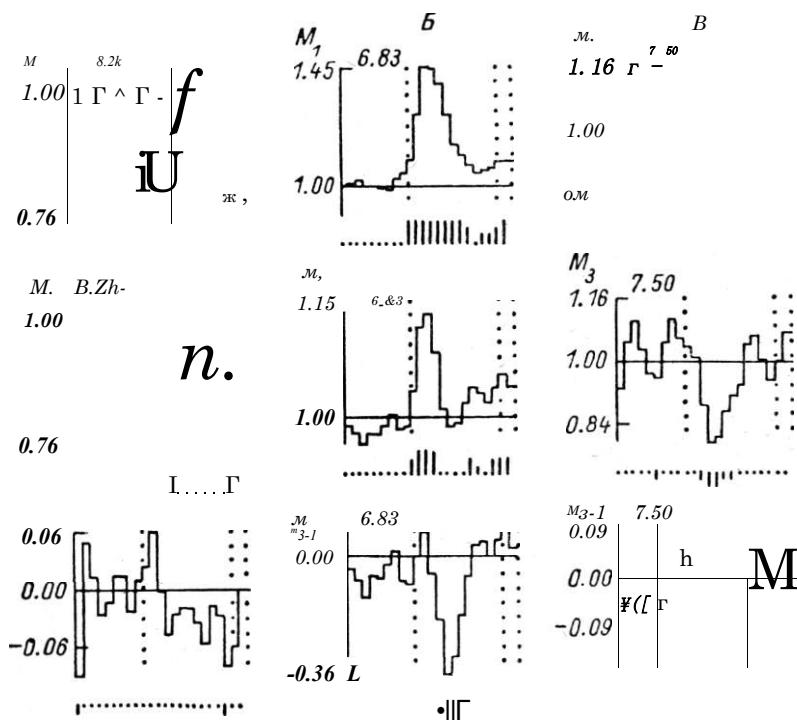


Рис. 29. ПСГ импульсной активности нейронных популяций вентролатерального ядра зрительного бугра левого полушария (А, Б) и бледного шара правого полушария (В) головного мозга человека, вычисленные для случаев правильного (M_g) и ошибочного (M_3) опознания зрительных стимулов, а также разности между соответствующими гистограммами (D_{3-1}).

Обозначения — как на рис. 17.

когда в связи с внедрением в клиническую практику вживленных электродов (Бехтерева и др., 1963) появилась возможность для прямого изучения показателей жизнедеятельности мозга человека при выполнении им различных видов деятельности. В этих исследованиях было замечено, что в некоторых зонах зрительного бугра и стриопаллидарной системы головного мозга изменения напряжения кислорода (регистрируемого полярографическим методом) являются различными при правильном и ошибочном выполнении тестов по запоминанию цифр. Уже тогда было высказано предположение о существовании в головном мозгу человека аппарата детекции ошибок

(Бехтерева, Гречин, 1968). Более полная оценка этого факта была представлена позднее (Бехтерева, 1971).

В наших исследованиях сравнивались ПСГ импульсной активности нейронов для случаев правильного и ошибочного опознания цифр, предъявляемых на пороге восприятия (Бехтерева и др., 1985б). Значимых различий между амплитудами ранних компонентов реакций нейронов при этих разных случаях восприятия обнаружено не было. В то же время нейронные популяции, в которых наблюдались поздние компоненты реакций, разделились на две группы: популяции, в вызванной активности которых не было различий при правильном и ошибочном опознании (рис. 29, А), и популяции, в которых значимые различия обнаруживались (рис. 29, Б). Относительное число тех и других нейронных популяций, которые встречались во всех обследованных структурах мозга, составило около 20 %. Особый интерес представляют нейронные популяции, в которых частота разрядов изменялась при ошибочном опознании стимула и не изменялась при правильном (рис. 29, В). Эти нейроны селективно реагируют изменениями частоты разрядов при ошибочном выполнении задания и являются, таким образом, детекторами ошибок.

Важно подчеркнуть, что свойством детекции ошибок обладают нейроны подкорковых структур, которые, согласно нашим предыдущим данным, участвуют как в обработке сенсорной информации, оценке ее смысловой значимости, так и в организации программ поведения, подготовке двигательной активности. Несоответствие нейрофизиологического описания зрительного стимула (сигнала «на входе») его смысловому содержанию (сигналу «на выходе») может, по-видимому, лежать в основе обнаруженного свойства полифункциональных нейронных популяций подкорковых структур. В свою очередь особенность нейронов мозга сигнализировать о рассогласовании сигналов «на входе» и «на выходе» может играть важную роль в оптимизации психической деятельности человека.

* * *

Исследования нейронных механизмов опознания и памяти у человека с помощью вживленных электродов в условии прямого контакта с мозгом имеют короткую историю. Несмотря на определенные успехи, достигнутые в этой области в последние несколько лет, многие вопросы остались не только нерешенными, но и незатронутыми. Однако уже сейчас можно подвести определенные итоги и наметить перспективы дальнейшего развития.

В обширной литературе, посвященной психологическим аспектам восприятия, под опознанием понимается сложный психический процесс отнесения внешнего стимула к одному из классов (категорий), хранящихся в памяти (см., например: Шехтер, 1981). Анализ полученных нами данных и частично представленных в данном разделе позволяет дополнить представления о восприятии, включив в него процесс оценки смысловой значимости стимула определяющий

в свою очередь программу поведения человека. Важно подчеркнуть гибкий характер последнего механизма и его большую лабильность, обеспечивающие быстрые изменения преднастройки человека на восприятие различных стимулов и быструю модификацию поведения в зависимости от изменений окружающей среды.

Полученные данные позволяют утверждать, что в обеспечение психического процесса восприятия вовлекается сложная мозговая система с последовательно-параллельными звенями (жесткими и гибкими) и с петлями обратной связи, включающая в качестве одного из элементов подкорковые структуры. Одна из этих структур — хвостатое ядро — получает разнообразную информацию из нижележащих образований мозга и из различных корковых областей. Эта интегрированная информация через бледный шар, специфические и неспецифические ядра таламуса модулирует активность нейронов различных зон коры, в том числе и моторной, осуществляя контроль за организацией целенаправленного поведения человека. Наличие такой петли обратной связи, имеющей выход интегральной информации к сенсорным областям коры, позволяет не только контролировать поведение, но и участвовать в модуляции функционального состояния соответствующих областей коры, обеспечивая тем самым подготовку (преднастройку) к восприятию предполагаемого (**и ожидаемого**) сенсорного потока.

В активности нейронов указанных подкорковых образований мозга отчетливо наблюдается взаимодействие сенсорных систем и систем, обеспечивающих программирование целенаправленного поведения. Помимо компонентов, связанных с обработкой сенсорной информации и организацией двигательного или мыслительного акта, в вызванной импульсной активности нейронов этих структур наблюдаются поздние (с ЛП свыше 200 мс) составляющие, связанные с оценкой человеком смысловой значимости стимулов. Важно отметить, что эта оценка отражается в поздних компонентах в такой степени, в какой она связана с последующей модификацией поведения (см. выше данные сравнения вызванных реакций нейронов на предъявление семантически значимых и бессмысленных релевантных и иррелевантных стимулов).

Наличие указанной выше петли обратной связи через подкорковые ядра, а также внутрикорковых обратных связей позволяет предположить, что восприятие является не только параллельным, но и циклическим процессом, в котором оценка человеком изменений во внешнем мире постоянно сравнивается с его сенсорными ощущениями. Рассогласование этих двух процессов, по-видимому, может отражаться в импульсной активности нейронов — детекторов ошибок, которые служат для управления (корректирования) активным процессом восприятия, принимая, таким образом, участие в оптимизации психической деятельности человека.

Успехи, достигнутые в области изучения нейронных механизмов восприятия и памяти у человека, позволяют говорить о перспективности метода изучения импульсной активности нейронов для понимания механизмов высших психических функций вообще и восприя-

тия — в частности. Дальнейшее развитие исследований лежит, на наш взгляд, в сочетании данного подхода с методами психологии, нейропсихологии и моделирования структуры и функций мозга.

КОДИРОВАНИЕ СОДЕРЖАНИЯ
МЫСЛITЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
В ЧАСТОТЕ, ПАТТЕРНАХ РАЗРЯДОВ
И В ХАРАКТЕРИСТИКАХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ
НЕЙРОНОВ МОЗГА

Основные принципы комплексного подхода к изучению нейрофизиологических механизмов мыслительной деятельности. Изучение нейрофизиологических механизмов психической деятельности, и в частности механизмов опознания, мышления и памяти у человека, имеет сравнительно короткую историю. Как известно, электрическая активность мозга человека (электроэнцефалограмма — ЭЭГ) была впервые зарегистрирована в 1924 г. немецким психиатром Бергером (Berger, 1929), однако это открытие получило признание лишь после подтверждения в 1934 г. наблюдениями Эдриана и Мэттьюса (Adrian, Matthews, 1934). С конца 30-х гг. и по настоящее время большая армия исследователей во всем мире пытается расшифровать мозговые коды психической деятельности по показаниям динамики биоэлектрической активности, регистрируемой с поверхности кожи черепа здоровых испытуемых.

Следует отметить, что в физиологию высшей нервной (психической) деятельности человека электроэнцефалография в сочетании с условнорефлекторной методикой и простейшими психологическими тестами внесла сравнительно небольшой вклад. Более того, в последние годы все чаще стали высказываться сомнения в том, что регистрация вызванных потенциалов (ВП) и ЭЭГ может вскрыть нервный код психической деятельности (Uttal, 1967; Fox, 1970; Somjen, 1975). Так, Сомъен (Somjen, 1975, с. 239), подтверждая эту мысль, пишет: «... колебания ЭЭГ являются усреднением электрической активности несметного множества нейронов, каждый из которых занят, по-видимому, своим частным делом, так что нет оснований хоть сколько-нибудь тесно связывать такого рода макропотенциалы с сенсорным кодом». При этом, однако, не отрицается неоспоримое значение ЭЭГ в клинических исследованиях для определения функционального состояния мозга больного.

Несмотря на указанные ограничения, изучение ЭЭГ и, в особенности, ВП в сочетании с современным статистическим анализом электрофизиологических данных в ряде случаев может дать ценную информацию о временном развитии нервных процессов при психической деятельности, например при опознании зрительных и слуховых стимулов (Chapman et al., 1978; Parasuraman et al., 1982), при целенаправленном движении (Deeke et al., 1976).

В 60-х годах в связи с внедрением в клиническую практику метода вживленных электродов для лечения и диагностики ряда

нервно-психических заболеваний появилась уникальная возможность изучения нейрофизиологических механизмов психической деятельности в условиях прямого контакта с мозгом человека. В связи с этим возникла и необходимость поиска принципов, определяющих стратегию и тактику исследований мозга человека. Такие методологические принципы были разработаны и подробно изложены в серии публикаций (Бехтерева, 1971, 1974, 1980). Они были положены в основу ряда конкретных исследований мозговых кодов психической деятельности (Бехтерева и др., 1977), с их использованием осуществляется поиск новых методов лечения паркинсонизма (Смирнов, 1976) и эпилепсии (Бехтерева и др., 1978), оценки функционального состояния мозга человека (Илюхина, 1977).

Один из главных принципов основывается на представлениях о многообразии материальных процессов, характеризующих различные стороны жизнедеятельности нейронных систем мозга и протекающих в различных временных диапазонах. Он подчеркивает важность полиметодического исследования мозговых механизмов. Принцип полиметодичности был реализован в виде комплексного подхода к изучению мозга (Бехтерева и др., 1967а), который может быть представлен в виде двух основных составляющих: 1) регистрации различных физиологических показателей жизнедеятельности мозга в динамике физиологических состояний обследуемого лица и при применении функциональных тестов и 2) регистрации различных показателей жизнедеятельности мозга и всего организма при диагностических и лечебных электрических воздействиях через вживленные электроды.

В исследованиях у больных с вживленными электродами изучаются различные показатели активности мозга — ЭЭГ, электросубкортиковая грамма, импульсная активность нейронов, ВП, сверхмедленные физиологические процессы в различных временных диапазонах, напряжение кислорода, локальный кровоток, импеданс, концентрация ионов натрия и др. Тщательный анализ динамики этих физиологических параметров, как по отдельности, так и во взаимосвязи[^] при выполнении больными различных психологических проб позволяет давать рекомендации для выбора адекватного параметра или их совокупности при решении определенной задачи. Основной вопрос — в каком из видов электрической активности искать корреляты (коды) мыслительной деятельности? Все электрические сигналы, снимаемые с электродов, условно можно разделить на три большие группы: импульсная активность нейронов, непрерывные сигналы двух диапазонов — ЭЭГ (здесь — субкортиковая грамма и кортиковая грамма) и так называемые сверхмедленные физиологические процессы. Это разделение отражает различные аспекты функционирования мозга, разные его «языки».

Согласно современным взглядам, роль сверхмедленных физиологических процессов (с периодом около 1 с) довольно хорошо описывается словами «медленная управляющая система» (Илюхина и др., 1981). Однако в этих процессах скорее всего нельзя и пытаться найти отражение тонких характеристик мыслительной деятельности,

точнее — ее смысловых характеристик. Это вытекает из того, что временные параметры медленных колебаний не сравнимы с временными параметрами, характеризующими мыслительные операции. Действительно, элементарные мыслительные операции, на которые можно разбить любую деятельность, совершаются за время порядка долей секунды, тогда как минимальный период медленных процессов 1 с. Сверхмедленные физиологические процессы отражают (или определяют) местное функциональное состояние мозга, развитие эмоциональных реакций и состояний, степень вовлечения той или иной структуры в обеспечение деятельности и др. Это заключение подтверждается большим количеством исследований (Аладжалова, 1979; Бехтерева, 1980; Илюхина и др., 1981).

Об ЭЭГ, электросубкортиковограмме (ЭСКоГ) написано ит настолько времени достаточно много. Для нас существенным является относительно высокая степень синхронизации ЭСКоГ при регистрации в близких зонах и относительно медленное ее изменение во времени, не соответствующее сложности мозгового обеспечения мыслительной деятельности и ее скоростям. Сказанное относится только к основным составляющим ЭСКоГ. Что же касается слабого градуального сигнала, то здесь еще существует неясность ввиду его малой изученности.

Таким образом, на сегодня в качестве объекта изучения физиологических кодов мыслительной деятельности оптимальен только один процесс — импульсная активность нейронов. Действительно, импульсная активность удовлетворяет всем перечисленным выше требованиям. Характерные времена сигнала одной клетки: 1 мс — длительность спайка и 30—60 мс — межимпульсный интервал. Это величины по порядку соразмерные с временными характеристиками мыслительной деятельности. Если учесть, что количество нейронов в мозгу порядка 10^{10} , то видно, что число состояний мозга, определяемых даже только через состояния нервных клеток, чрезвычайно велико. Если учесть еще и связи, которые могут образовываться между нейронами, то число возможных состояний станет астрономическим, значительно превосходящим количество информации, необходимой для реализации мыслительных процессов.

Следующим методологическим принципом, сформулированным на основе анализа результатов применения комплексного подхода к изучению мозга человека, является принцип нолифункциональности нейронных популяций.

Предположение о том, что сложные функции мозга реализуются не отдельными нервными клетками, а их системами, возникло давно. Так, еще в 1949 г. Хебб (Hebb, 1949) определил нейронный ансамбль как гипотетическое объединение нейронов, формирующееся в процессе обучения и выполняющее определенную функцию. Экспериментальные доказательства существования таких систем функционально объединенных нервных клеток, общие принципы их организации были представлены позднее в ряде работ (Mountcastle, 1957; Hubel, Wiesel, 1968; Коган, 1979).

При изучении нейрофизиологических кодов мыслительной дея-

тельности способом анализа импульсной активности нейронных популяций учет влияния полифункциональности нейронов и нейронных популяций играет важнейшую роль. Весь опыт исследования мыслительных процессов подчеркивает их характерную особенность — невозможность изучения в отрыве от других видов деятельности. Анализировать начальные стадии переработки сенсорной информации или нейрофизиологические механизмы моторных актов в ряде случаев возможно даже на выделенных из живого организма препаратах. Однако любой методический подход к анализу закономерностей мыслительной деятельности в норме опирается на использование психологических тестов, подразумевающих осуществление не только того процесса, который является предметом анализа в данном конкретном исследовании (например, мыслительной операции), но и целого ряда других: восприятия исходной информации, ее переработки на основе матриц долгосрочной памяти, принятия решения, формирования и выполнения программы необходимой ответной реакции.

В данном случае свойство полифункциональности нейронной популяции, которая может включать в себя ансамбль, часть его или несколько частей, выражается в том, что клетки этой нейронной популяции последовательно (а возможно, и параллельно) могут включаться в работу систем обеспечения различных видов деятельности, в том числе и упомянутых выше мыслительных процессов. Поэтому в импульсной активности одной и той же нейронной популяции в ответ на выполнение человеком данной психологической пробы могут проявляться перестройки, связанные с несколькими процессами.

Вместе с тем деятельность, сопутствующая изучаемому мыслительному процессу, позволяет решить две важнейшие методические задачи: варьировать за счет подбора характеристик предъявляемых в teste стимулов информацию «на входе» и осуществлять контроль выполнения задания «на выходе» системы обеспечения деятельности. Благодаря этому открываются обширные возможности идентификации реакций нервных клеток, сопутствующих протекающей деятельности, путем тщательного подбора совокупности основных и контрольных психологических тестов. Без использования контрольных тестов возникает значительная неопределенность физиологической интерпретации наблюдаемых изменений импульсной активности, каждое из которых может быть вызвано влиянием целого ряда факторов.

Один из возможных способов решения задачи идентификации реакций заключается в постановке такого контрольного теста, в котором изучаемый психический процесс отсутствует (например, опознания зрительного стимула не происходит), а все остальные психические процессы остаются без изменения. В качестве примера можно привести психологический тест, в котором зрительные стимулы предъявляются на пороге опознания таким образом, что примерно в половине случаев не опознаются испытуемым, однако вербальная реакция присутствует во всех случаях: при опознании называется увиденный предмет, при неопознании человек отвечает

«не опознал». Сравнение импульсной активности нейронных популяций, регистрируемой в этих двух вариантах выполнения проб, позволяет выделить нейронные корреляты собственно процесса опознания (см. предыдущий раздел).

Очевидно, что в естественных условиях выявление какого-либо одного психического процесса и его дальнейшее разделение на строго последовательные стадии не представляются возможными и не отражают реально протекающих явлений, для которых характерен не только последовательный, но и параллельный принцип организации. Вместе с тем можно не без оснований полагать, что в условиях психологического исследования с использованием специально сконструированного теста выделение последовательных стадий переработки информации при осуществлении мыслительной операции с какими-либо стимулами оправдано хотя бы в качестве первого приближения к реальности. С другой стороны, обнаружение перестроек нейрофизиологических показателей, закономерно приуроченных к определенным интервалам времени на протяжении выполнения задачи, может само по себе служить критерием выявления стадии переработки информации, т. е. результаты психологических и нейрофизиологических исследований в данном случае будут взаимно дополнять и уточнять друг друга.

Другой характерной особенностью психических процессов является значительная вариабельность их нейрофизиологических коррелятов, обусловленная, по-видимому, абсолютным и относительным преобладанием гибких звеньев в мозговых системах обеспечения психической деятельности (Бехтерева, 1980). С точки зрения подходов к изучению нейрофизиологических механизмов психической деятельности отсюда следуют два основных вывода. Во-первых, становится ясной невозможность использования психологических тестов, основанных на многократном выполнении одной и той же задачи с одним и тем же исходным материалом. Этот вывод хорошо согласуется с мыслью Сомьена (Somjen, 1975, с. 20) о том, что «расчет на бесконечное повторение одной и той же упрощенной процедуры нефизиологичен», поскольку исследователь при этом исходит из молчаливого допущения, согласно которому состояние изучаемого объекта сохраняется неизменным в течение многих повторений процедуры. Во-вторых, в условиях проявления значительной физиологической изменчивости реакций (Бехтерева и др., 1983) тем более необходимым выглядит строгий контроль ряда параметров исследования (длительности экспозиций, интервалов между стимулами, яркости предъявляемых изображений и т. д.), изменения которых могут служить источником дополнительной вариабельности реакций, в данном конкретном случае лишь затрудняющей их выявленной идентификацию.

Следующим важным методологическим принципом в исследованиях мозга человека является принцип кооперативноTM, сущность которого состоит в сопоставлении свойств одного нейрона и сообщества нейронов, ибо функционально объединенное сообщество приобретает новое качество, которое не является результатом простого

суммирования свойств отдельных единиц (Бехтерева, 1980). Этот методологический принцип тесно связан с основными идеями системного подхода (Bertalanfi, 1969; Блауберг, Юдин, 1973), которые в нейрофизиологии были творчески развиты П. К. Анохином и представлены в теории функциональных систем (Анохин, 1962).

Следует подчеркнуть, что в изучении нейрофизиологических механизмов психической деятельности этот принцип приобретает новый смысл, который возникает при попытке объяснить наблюдаемые реакции нейронов и их популяций при психологических пробах. Здесь исследователь сталкивается с проблемой анализа, выделения в отдельной перестройке импульсной активности нейронной популяции компонентов, связанных с приходом импульсов по внешним для данной системы афферентам и обусловленных коллективными взаимодействиями между нейронами популяции.

Эта проблема не может быть однозначно решена при изучении импульсной активности нейронных популяций мозга человека в процессе выполнения психологических проб. Объясняется это прежде всего тем, что активность исследуемых нейронов может модифицироваться активностью как соседних, так и удаленных нейронов, т. е. является результатом кооперативной деятельности большого количества распределенных в мозгу нейронов.

В последние годы проблема коллективных взаимодействий в локальных нейронных сетях, включающих короткоаксонные мелкие нейроны типа Гольджи II, привлекает большое внимание не только экспериментаторов (Schmitt et al., 1976), но и теоретиков (Amaral, 1982).

Если рассмотреть потенциальные возможности нервной системы в филогенезе, то можно выделить три принципиально различные возможности: 1) усложнение функций мозга, появление сознания, мышления и т. д. может происходить за счет усложнения конструкции нервной системы, в основном архитектоники связей между нервными клетками; 2) усложнение функций нервной системы можно соотнести с предполагаемым появлением в эволюционном развитии новых видов взаимодействия (или перераспределения роли старых) между нервными, а возможно, и глиальными клетками; теоретически возможно также 3) появление новых свойств нервных клеток, принципиально отличающих высших животных от низших. Следует отметить, что только третья из перечисленных возможностей носит чисто гипотетический характер, первые две имеют в своей основе достаточно серьезные экспериментальные данные (Костюк, 1979; Шаповалов, 1979).

Анализируя имеющиеся к настоящему времени сравнительно-физиологические данные относительно механизмов синаптической передачи и электрогенных свойств нервных клеток, П. Г. Костюк (1979) пришел к выводу, что основным способом создания все более и более сложных нервных конструкций, обеспечивающих непрерывное усложнение функций мозга, является перекомбинация сравнительно ограниченного количества элементарных механизмов, общих для всего доступного современному обозрению животного мира.

Одним из реальных экспериментальных подходов к решению проблемы коллективных взаимодействий в центральной нервной системе и их роли в реализации высших функций мозга являются исследования на переживающих срезах мозга млекопитающих с достаточно высоко организованной нервной системой. Этот подход позволяет полностью идентифицировать искусственно выделенную систему: определить динамические характеристики синаптических связей, электрические параметры нейронов в зависимости от внешних воздействий, управляемых экспериментатором. В таких модельных экспериментальных условиях можно производить стимуляцию одиночных афферентов и их совокупностей и таким образом наблюдать эффекты, возникающие за счет коллективных взаимодействий в нейронных популяциях. Следует подчеркнуть, что первые экспериментальные сведения о кооперативных эффектах в нейронных сетях были получены в исследованиях на переживающих срезах мозга (Воронин, 1982).

Другим подходом к решению проблемы коллективных взаимодействий и ее использованию для объяснения высших функций мозга является математическое моделирование переработки информации в нейронных сетях. Этот важнейший методологический прием широко используется во многих областях науки: вся теоретическая физика развивается в рамках такого подхода, он с успехом используется в экономике, автоматике, иммунологии и других, казалось бы, сугубо «экспериментальных» разделах науки и техники.

В этих исследованиях необходимо ответить, в частности, на следующие, принципиальные для современной нейрофизиологии вопросы: какой вклад в коллективные взаимодействия вносят нелинейные характеристики синаптической передачи и при каком минимальном числе нейронов, связанных локальными связями, проявляется кооперативный эффект (Бехтерева и др., 1985а).

Методические аспекты исследований мозговых систем обеспечения мыслительной деятельности. Условия прямого многоточечного контакта с головным мозгом человека, естественно, потребовали значительного изменения существующих и создания новых методик изучения происходящих в мозгу явлений. В основном это явилось следствием того, что впервые удалось регистрировать не интегральные характеристики, описывающие работу крупных участков мозга человека, а характеристики местных процессов, вплоть до импульсной активности одной нервной клетки. Это в принципе позволило поставить вопрос о поиске процессов, детально отражающих самый сложный вид деятельности человека — его мыслительную деятельность.

Изучение импульсной активности нейронов в отличие от остальных видов электрической активности мозга возможно только с применением метода наложенных на открытый мозг и интрацеребральных электродов. Этот метод чрезвычайно расширяет возможности исследователя, однако в его применении у человека имеется целый ряд естественных ограничений, связанных с заповедью «не повреди». Опишем их кратко.

Главное ограничение — электроды вводятся в мозг только по стро-

гим медицинским показаниям для диагностики и лечения. Поэтому они вводятся только в ядра-мишени (Смирнов, 1976), их нельзя двигать в процессе исследования, и их количество невелико. Вводимые в мозг электроды должны прежде всего обеспечивать диагностические и лечебные воздействия на мозг (электростимуляции, поляризации, лизисы). Это накладывает ограничения на величину активной поверхности электродов. Электроды не должны находиться в мозгу существенно дольше, чем это необходимо для лечения, — следовательно, время исследования тоже ограничено. Ограничен и набор воздействий, которые можно применить. И наконец, имеются ограничения самого метода стереотаксиса.

В мозг больного вводятся электроды, изготовленные из гонкой (диаметр порядка 100 мкм) проволоки круглого сечения, которая на всем протяжении, кроме активной поверхности, изолирована нейтральным пластиком (фторопласт-2). Одиночные электроды склеиваются в пучки (обычно 4—6 электродов в пучке, так что расстояние между активными поверхностями соседних электродов составляет 3—4 мм). Это связано с тем, что индивидуальные различия в строении мозга делают невозможным, даже при самых лучших расчетах, точное попадание именно в ту группу клеток, нарушение функционирования которых приводит к болезни. Объединение электродов в пучки резко повышает вероятность попадания хотя бы нескольких электродов в нужное место мозга. Одновременно вводится до 14 пучков в оба полушария, что связано с диагностическими задачами и необходимостью воздействовать на различные мозговые структуры. Площадь активной поверхности электрода варьирует от 0.1 до 0.015 мм^2 . Как уже говорилось, ее величина ограничена необходимостью подавать электрический ток при электростимуляциях, поляризациях и лизисах, плотность которого должна быть достаточно мала, чтобы не производилось электролитического и термического разрушения околоэлектродной зоны при электростимуляциях и поляризациях.

Многократные лечебно-диагностические электростимуляции, проводившиеся с этих электродов, оказывали функциональное воздействие на мозг, но, как показали тщательные проверки, не приводили к изменениям околоэлектродного пространства.

Описанные выше электроды имплантируются в структуры-мишени (Смирнов[^] 1976; Аничков, 1977), задаваемые по клиническим соображениям при собственно стереотаксических операциях, и могут быть введены в различные участки мозга при других нейрохирургических вмешательствах с целью контроля за состоянием мозга.

Остановимся подробнее на возможностях и ограничениях стереотаксиса в применении к исследованию импульсной активности нейронов. Разработанный в отделе нейрофизиологии Научно-исследовательского института экспериментальной медицины АМН СССР (Аничков, 1977) стереотаксический аппарат, являясь одним из лучших в мире, обеспечивает высокую точность попадания в расчетные зоны (+1 мм) наряду с¹ малой травматичностью самой операции. Он позволяет также провести все необходимые расчеты на ЭВМ до операции.

Однако, учитывая индивидуальные различия мозга, как правило, нельзя говорить о повторном попадании в ту же группу нейронов или попадании в некоторую конкретную группу. Учитывая резко выраженную неизотропность и неоднородность проводимости мозга, нередко нельзя сказать — близко или далеко от электрода расположены регистрируемые нейроны.

Кроме этих «физических» ограничений при исследовании мозга, и в частности нейрофизиологического обеспечения мыслительной деятельности, т. е. деятельности, которая не является жестко запрограммированной, существуют еще и «информационные» ограничения. Предположим даже, что мы попали точно в заданную группу нейронов. Нет никаких гарантий, что в результате онтогенеза на них оказались «вложены» те же функции в обеспечении мыслительной деятельности, что и на те же нейроны у другого больного. Но даже если это условие и выполнено, данная группа нейронов может принадлежать к гибкому звену системы обеспечения психической деятельности и мозг может в зависимости от различных условий по-разному формировать эту систему. Поэтому при интерпретации результатов исследования следует всегда учитывать, что результаты, полученные для у одного больного с одних и тех же электродов, но в разное время, могут быть различны. Вышеизложенное объясняет и то, что результаты обработки импульсной активности нейронов, зарегистрированной из одних и тех же зон у разных больных, бывают нередко различны.

Большая площадь активной поверхности электродов приводит к тому, что с одного электрода регистрируется импульсная активность большого количества нейронов и, как правило, приходится говорить не об импульсной активности нейронов, а о мультиклеточной активности.

Для ее регистрации в качестве основного усилителя используется разработанный С. Г. Данько и Ю. Л. Каминским (1982) полизелектронейограф. Входное сопротивление предварительных усилителей составляет 100 МОм, входная емкость достаточно мала, коэффициент усиления равен 20 при полосе пропускания 0—10 кГц. Такие параметры позволяют записывать одновременно с одних и тех же электродов мультиклеточную активность, ЭСКоГ и медленные процессы. Это необходимо для контроля за состоянием больного в процессе исследования и позволяет изучать все виды активности в комплексе, например изучать связь между активностью нейронов, ЭСКоГ и медленными колебаниями.

Нейронный канал полизелектронейографа имеет неравномерную частотную характеристику ($A'_{yo} \sim 1$), на частоте 1 кГц $A_{j,c}=500$. Неравномерность позволяет улучшить соотношение сигнал/шум за счет подавления низкочастотных помех. Такая характеристика означает, что мы регистрируем не сам сигнал, а его производную. При этом импульсный сигнал с крутыми фронтами выделяется значительно более четко. На частоте 1 кГц результирующий коэффициент усиления нейронного канала составляет 10 000 при амплитуде собственных шумов 25 мкВ от пика до пика в приведении ко входу.

Данная схема является 16-канальной, поэтому реальное количество каналов ограничивается наличием у пациента достаточного количества электродов с хорошо дискриминируемой мультиклеточной активностью.

При регистрации мультиклеточной активности наиболее выгодной является так называемая псевдоуниполярная коммутация, при которой регистрируется разность потенциалов между активным электродом (электродом, на котором есть высокоамплитудная мультиклеточная активность) и референтом — электродом, на котором амплитуда активности минимальна (20—25 мкВ). Такая схема позволяет резко снизить синфазные помехи, так как оба электрода находятся в одинаковых условиях и амплитуда наводок на них одинакова, поэтому наводки взаимно подавляют друг друга. Для ЭСКоГ и медленных процессов применяются другие референты. Одно из преимуществ (пожалуй, главное) полинейрографа заключается в возможности регистрировать с одних и тех же электродов одновременно разные процессы по отношению к разным референтам.

Блок-схема используемой в наших исследованиях установки изображена на рис. 30. Пациент находится в отдельной экранированной комнате. Для уменьшения наводок в этой комнате находятся только предварительные усилители, питание которых осуществляется постоянным током, и устройство для фото- и фоностимуляции. Вообще говоря, можно регистрировать мультиклеточную активность и без этих предосторожностей, однако, если учесть уровень помех в современном индустриальном городе, такая схема значительно уменьшает время и усилия, необходимые для получения качественной записи.

В процессе исследования больной либо сидит (полулежит) в удобном кресле, либо лежит на кушетке. Предпочтительнее сидячее положение, так как при этом больной меньше утомляется. Для уменьшения вкладов в мультиклеточную активность отражений движений и напряжения мышц подбирается такая поза, при которой все мышцы максимально расслаблены. В изголовье (максимально близко к голове) укреплены предварительные усилители.

Перед креслом больного находится экран (вырезанный в стене), на котором можно проецировать с тахистоскопа слайды. Предусмотрена двусторонняя звуковая связь с больным. При необходимости можно осуществлять фото- и фоностимуляцию. Имеющиеся в установке универсальные усилители позволяют в процессе исследования контролировать и регистрировать миограмму, окулограмму, кожногальванический рефлекс, дыхание, ЭКГ и т. п.

Предварительная обработка регистрируемой мультиклеточной активности осуществляется с помощью метода амплитудной дискриминации (рис. 31). При этом учитываются только те потенциалы действия, амплитуда которых превосходит некий заданный порог, т. е. потенциалы действия нейронов, расположенных вблизи электрода. Эти потенциалы преобразуются в импульсы стандартной формы и амплитуды, которые в процессе исследования или после его окончания (с ленты аналогового магниторегистратора) вводятся в ЭВМ для дальнейшего статистического анализа. Вопросы предваритель-

ной обработки и ввода мультиклеточной активности в ЭВМ детально рассматриваются в книге Н. П. Бехтеревой и соавторов (1985а).

Таким образом, в процессе ввода в ЭВМ импульсный поток представляется в виде так называемого точечного процесса, который характеризует моменты генерации спайков отдельными нейронами. Однако, как уже говорилось, применяя электроды с большой активи-

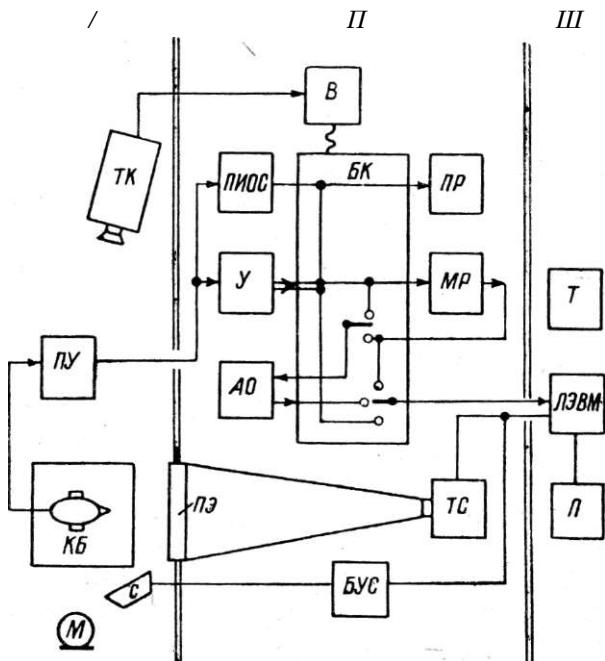


Рис. 30. Блок-схема установки для исследования нейрофизиологических коррекций деятельности мозга человека.

I — помещение пациента; КБ — кресло больного, ПУ — предварительные усилители, ТН — телекамера, М — микрофон, ПЭ — просвечивающий экран, С — устройства для подачи стимулов (светодиодная матрица, фото- и фоностимуляторы). II — приборное помещение: ПИОС — прибор измерения омического сопротивления, У — усилители, АО — блоки для аналоговой обработки (в том числе ограничитель-формирователь), БК — блок коммутации, ПР — первые регистраторы, МР — магнитные регистраторы, В — устройства визуальной информации (телемонитор, многоканальные мониторы, осциллографы), ТС — тахистоскоп, БУС — блок управления подачей стимулов. III — зал ЭВМ: Г — терминал большой ЭВМ, ЛЭВМ — лабораторные ЭВМ («Плюримат-С» и «ИН-110»). Л — периферийные устройства.

ной поверхностью, редко удается осуществить надежную дискримиацию разрядов отдельных нейронов. Поэтому мультиклеточную активность целесообразно описывать в первую очередь с помощью текущей частоты. При этом основной изучаемой единицей становится не одиночный нейрон, а субпопуляция.

Текущая частота определяется как число импульсов за некий временной интервал — бин. При этом, как правило, нельзя с уверенностью сказать, сколько нейронов вносит вклад в текущую частоту т. е. каков объем субпопуляции. Абсолютный уровень текущей

частоты определяется в основном уровнем амплитудной дискриминации и малоинформативен. Значительно большую информацию о поведении субпопуляции несет изменение текущей частоты, ее отклонение от фонового уровня.

Анализ вызванных изменений текущей частоты мультиклеточной активности включает в себя несколько этапов. Это предварительная

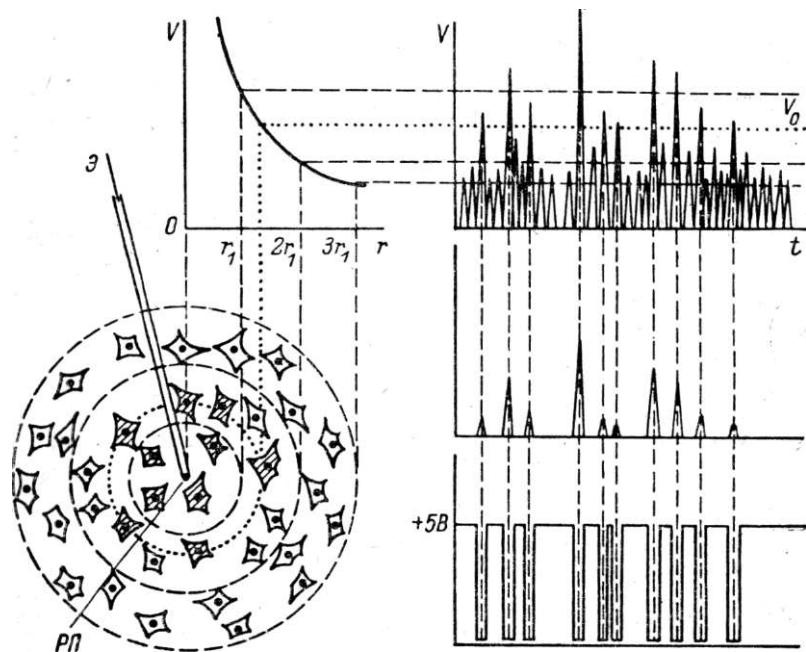


Рис. 31. Схема регистрации и амплитудной дискриминации мультиклеточной активности.

Слева внизу — схематическое изображение нейронной популяции. Э — электрод, РП — рабочая поверхность. Штриховые окружности нанесены через равное приращение радиуса Δr . Пунктирные окружности ограничивают исследуемую с помощью амплитудной дискриминации субпопуляцию. Защищованы нейроны, активность которых выделяется для анализа. Слева вверху — график приближенной зависимости регистрируемой амплитуды нейронного импульса (У) от расстояния (r) между нейроном и рабочей поверхностью электрода. На графиках справа: по горизонтали — время (О), по вертикали — напряжение (У). Вверху — схематическое изображение записи МКА изображенной популяции (отрицательные значения У не показаны); в середине — результат амплитудной дискриминации с порогом U_0 ; внизу — стандартные импульсы, поступающие на вход ЭВМ.

обработка данных, анализ динамики средних значений и дисперсии текущих частот разрядов в одной популяции, а также пространственно-временных корреляций между текущими частотами одновременно регистрируемых популяций. Подробно эти методы изложены в монографии Ю. Л. Гоголицына и Ю. Д. Кропотова (1983). Здесь же отметим только, что применяемые для исследования мозговых коррелятов мыслительной деятельности психологические тесты представляют собой последовательности однотипных по временной структуре проб. В рамках одного теста можно выделить группы проб,

однородных по смыслу. Сопоставление реакций, возникающих при выполнении проб, относящихся к различным смысловым группам, позволяет связать те или иные особенности этих реакций со спецификой осуществляющей при реализации проб деятельности. Предъявление различных проб в случайном порядке дает возможность ослабить влияние изменений функционального состояния мозга человека на протяжении всего теста.

На основе вышеизложенного задачи статистического анализа текущей частоты нейронных популяций могут быть разделены на две группы. К первой группе относятся задачи обнаружения достоверных реакций в виде изменений характеристик текущей частоты разрядов в процессе выполнения пробы. Для того чтобы такие изменения могли быть обнаружены, каждая пробы включала фрагмент фоновой активности, предшествующий моменту предъявления опознаваемого стимула. Вторую группу составляют задачи нахождения различий между реакциями на выполнение разных по смыслу проб.

Выявление достоверных реакций текущей частоты в ответ на выполнение пробы осуществлялось следующим образом. На первом этапе определялись усредненные характеристики фоновой активности — среднее значение и дисперсия текущей частоты. Они вычислялись по всем бинам, составляющим фоновый фрагмент, как средние значения соответствующих характеристик отдельных бинов. Затем для каждого бина с помощью статистических критериев осуществлялось сравнение среднего и дисперсии в этом бине со средними и дисперсиями текущей частоты в фоне. Для сравнения средних использовался χ^2 -критерий Стьюдента, дисперсии сравнивались по F -критерию Фишера (Sachs, 1976).

Для решения задачи сравнения реакций в ответ на выполнение проб, относящихся к различным смысловым группам, в каждом бине аналогичным образом сравнивались между собой средние и дисперсии, вычисленные по пробам, которые принадлежали к различным смысловым группам (рис. 32).

Рассмотренный выше метод анализа текущей частоты направлен на исследование суммарной активности нейронов, принадлежащих к выбранной субпопуляции. Однако данные литературы, а также результаты ранее проведенных собственных исследований (Бехтерева и др., 1977) показывают, что психическая деятельность сопровождается также изменениями структуры импульсного потока — появлением определенных последовательностей межимпульсных интервалов, изменениямиserialной зависимости между ними.

Свойства структуры импульсных потоков нейронов в течение ряда лет исследуются Накахамой и сотрудниками (Nakahama et al., 1983; Yamamoto, Nakahama, 1983). Для описания структуры они используют два критерия: первый — порядок марковости, совпадающий с порядком авторегрессии, и второй — характеризующий степень детерминированности процесса, т. е. указывающий, насколько жестко прошлые значения процесса определяют будущие значения. Для изучения характера изменений нейронных связей регистрируемой популяции при различных воздействиях подобное описание

является, очевидно, слишком общим. Поэтому был использован метод анализа структуры, предложенный в работе Н. И. Цыганкова (1983). Метод позволяет с помощью построения авторегрессионного уравнения указать конкретный характер связи межимпульсных интервалов. Изменение связей межимпульсных интервалов отражается в коэффициентах авторегрессионного уравнения, что позволяет проследить за их динамикой.

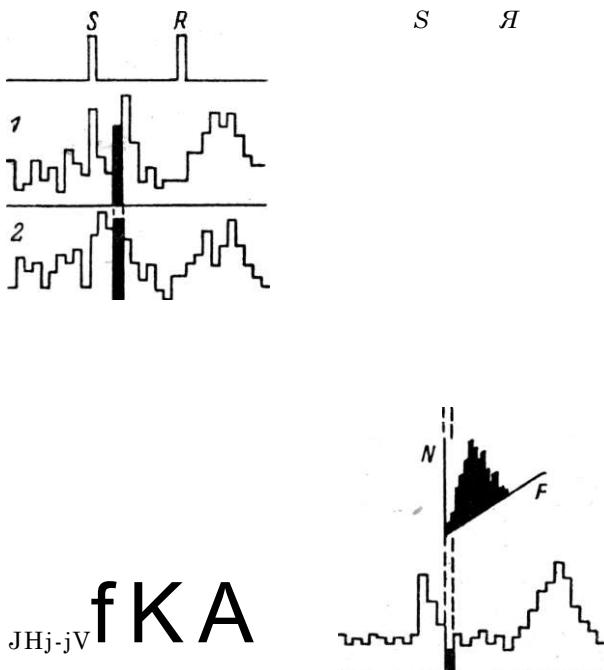


Рис. 32. Схема процедуры вычисления динамики средних значений и дисперсии частоты разрядов нейронных популяций мозга человека, а также различий между этими характеристиками для случаев опознания знакомых (слева) и незнакомых (справа) стимулов.

S — опознаваемый стимул; R — стимул, служащий сигналом для вербальной реакции испытуемого. 1, 2 — варианты динамики частоты разрядов нейронных популяций в отдельных пробах. Внизу — ПСГ. Для одного выбранного бина (отмеченного черным цветом) показаны гистограммы текущих частот, где N — число проб, в которых в данном бине отмечалась определенная частота разрядов (F).

Пусть мультиклеточная активность описывается последовательностью межимпульсных интервалов. Предположим, что величины межимпульсных интервалов не независимы друг от друга, т. е. значение, которое будет в среднем иметь интервал, обозначенный номером i , зависит от того, какие значения приняли интервалы с номерами $i-1, i-2, \dots, i-k$. В этом случае можно говорить, что поток мультиклеточной активности структурирован. В общем случае эта взаимосвязь описывается авторегрессионной функцией, имеющей k параметров. Параметр k называется порядком авторегрессии и оп-

ределяет число межимпульсных интервалов, оказывающих непосредственное влияние на t -тый межимпульсный интервал. Характер влияния (i — j)-того интервала на g -тый определяет l -тый параметр, причем качество влияния определяет знак u -того параметра, а степень влияния определяет величину параметра.

Рассмотрим два нейрона. Если существует какая-либо связь между импульсацией этих нейронов, то суммарный импульсный поток будет обладать отличной от нуля авторегрессионной функцией. Характер функции будет определяться параметрами связи нейронов. Если добавить третий нейрон, работающий независимо от первых двух, то величина авторегрессионных коэффициентов упадет.

Максимальные значения авторегрессионных коэффициентов соответствуют максимальной доле связанно работающих нейронов. Изменения внутренних связей популяции могут привести к изменению характера взаимосвязи межимпульсных интервалов в потоке мультиклеточной активности и, следовательно, авторегрессионной функции. Наблюдение за ее поведением дает возможность проследить динамику связей популяции.

Методы исследования текущей частоты мультиклеточной активности анализируют локальные изменения состояния нейронной популяции. Они же могут быть использованы для изучения взаимоотношений, и в частности корреляционных взаимоотношений, между активностью двух или нескольких популяций.

Широко распространенные корреляционные методы анализа не являются, однако, оптимальными для исследования взаимодействия дистанто расположенных нейронов. Полученные корреляционные взаимоотношения выявляют согласованность в их работе, которая может существовать и без наличия взаимодействия и связей между ними. Например, между работой дистанто расположенных нейронных популяций может существовать корреляционная зависимость за счет того, что они параллельно обеспечивают различные процессы при организации мыслительной деятельности.

Рассмотрим метод, специально созданный для анализа связей между популяциями, возникающими при их совместной работе, — метод анализа функций совпадений спайков дистанто расположенных нейронов.

Изложим кратко суть метода. Пусть мы зарегистрировали мультиклеточную активность двух дистанто расположенных популяций и амплитудной дискриминацией выделили активность нейронов, принадлежащих к субпопуляциям. Если обнаруживается, что количество совпадающих нейронных импульсов значимо превышает число случайных совпадений, предполагаемое для двух несвязанных потоков, обладающих теми же характеристиками, что и исследуемые, то можно сказать, что в работе этих двух субпопуляций существует связь. Изучая эти связи, можно пытаться изучать, как происходит образование функциональной системы при решении какой-либо задачи.

Идея анализировать функцию совпадений была выдвинута Герштейном (Gerstein et al., 1978) и развита в работах Бундзена и со-

авторов (1981). Новые подтверждения адекватности этого метода были получены в исследованиях па моделях нейронов коры (Abeles, 1982). В наших исследованиях метод был существенно модифицирован (Бехтерева и др., 1985а).

Отражение мыслительной деятельности в частоте разрядов нейронов. Представления о том, что во многих случаях носителем информации в головном мозгу можно считать среднюю частоту последовательности импульсов, поддерживают авторы ряда обзорных публикаций (Braitenberg, 1973; Stubbs, 1976; Barlow, 1983). Так, в обзоре, озаглавленном «Частота и мозг» (Stubbs, 1976), мозг рассматривается как информационно-управляющее устройство, «языком» которого является частота. По мнению автора, информация о стимуле кодируется нервной клеткой в виде частоты потенциалов действия, усредненной за короткий промежуток времени. Вместе с тем нейрон представляет собой не устройство с двумя состояниями (покой и возбуждение), а устройство с несколькими состояниями (покой и ряд возбужденных на различных частотах состояний), что существенно увеличивает его информационную емкость. В обзоре рассматривается также каким образом кора головного мозга обрабатывает частотную импульсную картину, поступающую от периферических нейронов. Подчеркивается, что существование «шума» в коре уменьшает вероятность правильной идентификации сигнала, но, с другой стороны, «шум» может увеличить эффективность функционирования системы. Этот вывод хорошо согласуется с данными работы (Grusser et al., 1975), специально посвященной исследованию влияния «шума» различного вида на «синтаксические» аспекты переработки информации нейронами. Авторы работы пришли к заключению о том, что случайные составляющие нейронных сигналов не являются полностью «шумом» в смысле теории информации и связи. Кроме того, нейронный канал связи оказывается устройством, в котором при росте эффективной мощности «шума» до некоторых пределов возрастает также и полоса пропускания, что приводит к компенсации потери емкости канала.

В силу особенностей самого способа выявления изменений частоты разрядов путем подсчета числа потенциалов действия, генерируемых одной или несколькими нервными клетками на [протяжении нескольких интервалов времени фиксированной длительности (бинов)], становится очевидным, что текущая частота обладает ограниченной пространственной и временной разрешающей способностью. Ограничение снизу на величину временной разрешающей способности определяется длительностью выбранного бина и сохраняется даже в случае регистрации активности одиночного нейрона. Природа ограничений пространственной разрешающей способности состоит в том, что при одновременной регистрации активности нескольких нервных клеток генерируемые ими импульсы не различаются, т. е. текущая частота выступает как параметр, характеризующий суммарную активность группы клеток.

Уже эти первые соображения позволяют утверждать, что текущая частота разрядов способна нести информацию лишь о тех нейро-

физиологических механизмах, в которых в качестве элементарной, неделимой единицы фигурируют одиночная нервная клетка или нейронный ансамбль. При одновременной регистрации активности нескольких одиночных нейронов или нейронных популяций с помощью анализа текущей частоты разрядов возможно изучение некоторых аспектов взаимодействия этих элементов и его роли в формировании механизмов, стоящих на более высоких уровнях иерархической организации мозговых систем обеспечения деятельности. Однако при изучении более элементарных (в данном случае термин «элементарные» отнюдь не означает «простые») механизмов, организующихся на одиночном нейроне или внутри регистрируемой популяции клеток, текущая частота разрядов не является адекватным параметром.

Изменение частоты разрядов нейрона при действии какого-либо стимула или при осуществлении поведенческой реакции является традиционно используемым показателем связи нервной клетки или зоны мозга, в которой данная клетка располагается, с механизмами, обеспечивающими переработку информации о стимуле или выполнение рассматриваемой реакции. Действительно, часто встречающиеся в нейрофизиологической литературе термины «реакция нейрона» или «ответы нейрона» в большинстве случаев применяются для обозначения именно перестроек импульсной активности, проявляющихся в форме кратковременного или более продолжительного учащения или урежения импульсации. Таким образом, выявляя зоны мозга, в которых располагаются отдельные клетки или группы клеток, изменяющие частоты разрядов при реализации изучаемого вида деятельности, можно строить карты мозговых систем обеспечения этой деятельности (Бехтерева, 1971). Такие исследования позволяют раскрывать пространственные аспекты организации мозговых механизмов. Анализируя при этом и временные характеристики реакций — латентный период, длительность, можно судить также и о том, в каком порядке осуществляется задействование различных звеньев системы обеспечения деятельности, т. е. изучать временные аспекты ее организации.

Существуют ли в вызванной активности нейронов головного мозга составляющие, непосредственно обусловленные собственно мыслительными процессами, такими как операции обобщения слов по смыслу и сравнения цифр по величине? Для ответа на этот вопрос были проведены специальные исследования.

При разработке психологических тестов, обеспечивающих выделение нейрофизиологических коррелятов мыслительной операции обобщения слов по смыслу, проявляющихся в форме паттернов текущей частоты, учитывались основные требования, предъявляемые к методике исследований, — возможность статистической оценки достоверности получаемых результатов и их воспроизведимость. Эти требования предопределили выбор структуры тестов, основанной на последовательном многократном выполнении операции обобщения слов по смыслу.

Вариант теста с многократным предъявлением для обобщения слов, принадлежащих к одной смысловой группе, был отвергнут,

поскольку при этом невозможно сохранить на всем протяжении теста хотя бы приблизительно постоянный уровень внимания: испытуемый может быстро определить структуру предъявляемой последовательности и отвечать без выполнения операции. Более адекватным представляется тест, в котором в псевдослучайном порядке предъявляются для обобщения слова, относящиеся к нескольким смысловым группам. Принимая во внимание то обстоятельство, что при многократном выполнении операции обобщения слов следует стремиться к уменьшению общего времени выполнения теста (возможно влияние на результаты исследований утомления пациента, а также спонтанных изменений функционального состояния структур мозга), мы остановились на предъявлении двух слов.

Однако даже при предъявлении в псевдослучайном порядке пар слов, относящихся к нескольким смысловым группам, легко представить себе такой вариант стратегии выполнения теста, при котором испытуемый будет определять смысловую группу по первому предъявленному слову, фактически не принимая во внимание значения второго. Для того чтобы предотвратить использование испытуемым такой стратегии, в число пар слов, предъявляемых для обобщения, были введены так называемые смешанные пары. Эти пары были составлены из тех же слов, но так, что первое слово являлось наименованием объекта одной группы, а второе — другой группы. Прямое обобщение по смыслу слов таких смешанных пар было невозможно. Такой прием позволил уравнять информационную значимость первого и второго слов каждой пары, поскольку предъявление только первого слова еще не позволяет получить требуемый ответ: второе слово может принадлежать к той же смысловой группе или к другой. Кроме того, использование смешанных пар слов позволяло исследовать случай, когда мыслительная операция обобщения не может совершиться, и анализировать нейрофизиологические корреляты такого события.

Перед выполнением теста испытуемый получал инструкцию следующего содержания: «Сейчас вам будут называть слова — первое и второе, в спокойном, размеренном темпе. Среди этих слов будут (в зависимости от конкретного варианта теста) названия деревьев; мебели и посуды. Вы должны найти то общее, что объединяет два названных слова, и ответить назначением этого общего. Отвечать нужно одним словом — „мебель”, „посуда” или „деревья”. Например, вы слышите слова „стол” и „стул”. Это мебель. Вы отвечаете: „мебель”. Но иногда два слова будут такими, что найти общее нельзя, например „липа”, „стакан”. В таком случае нужно ответить „нет”. Не следует торопиться, отвечайте спокойно, отчетливо, ваша задача — выполнить тест без ошибок».

После инструкции проводилась тренировка, во время которой испытуемому предъявлялись пять-шесть пар слов для проверки правильности понимания задачи.

При повторных исследованиях с участием того же пациента использовались другие списки последовательностей пар слов. Помимо указанных выше тестов в наших исследованиях использовались кон-

трольные тесты, применение которых преследовало несколько целей. Первая из них — выбор нейронных популяций, меняющих частоты разрядов при восприятии и переработке информации. Для этого использовались простые и короткие тесты — счет вслух предъявляемых с помощью громкоговорителя щелчков и обращение порядка цифр в трехзначных числах. С помощью программы ввода в ЭВМ «М-6000» и построения в реальном масштабе времени перистимульных гистограмм (ПСГ) при выполнении этих тестов анализировалась активность нескольких (до 14) нейронных популяций одновременно. Каждый тест включал 15—20 проб. Нейронные популяции, обнару-

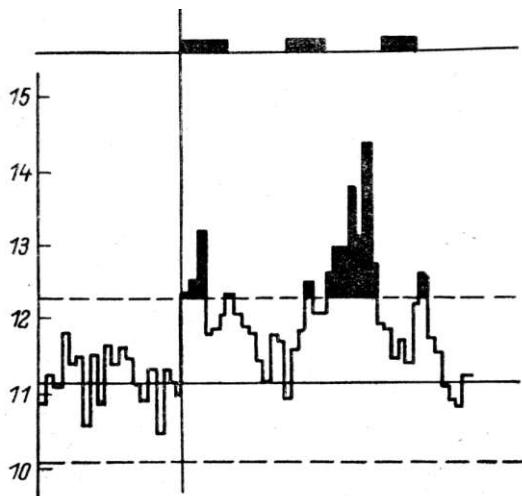


Рис. 33. ПСГ активности нейронной популяции в хвостатом ядре левого шария при выполнении теста на обобщение слов по смыслу.

По оси абсцисс — время (бин — 100 мс); по оси ординат — среднее число импульсов в бине при однократном предъявлении пары слов. Горизонтальные штриховые линии — доверительные интервалы ($P < 0.01$) для фонового уровня частоты разрядов. Вертикальная линия — условная отметка стимула (начало звучания первого слова). Над гистограммой на отдельной оси времени зачерченные прямоугольники — эпохи звучания двух предъявляемых слов и ответа испытуемого.

живавшие значимые отклонения частоты импульсации от фонового уровня в процессе подсчета вслух щелчков или обращения порядка цифр в трехзначном числе, считались связанными с процессами переработки информации. Активность таких популяций записывалась на ленту магниторегистратора при выполнении тестов на обобщение слов по смыслу.

Следует отметить, что выполнение подобных психологических тестов, предназначенных для отбора нейронных популяций, подразумевает вовлечение самых различных механизмов восприятия и обработки информации, осуществляющих кодирование акустических характеристик стимула, семантическую переработку с извлечением информации, хранимой в долгосрочной памяти, формирование и выполнение программы ответной реакции. Исходя из этого можно считать, что обнаружение значимых отклонений частоты импульсации

от фонового уровня свидетельствует о вовлечении популяции в деятельность хотя бы одного из перечисленных механизмов.

Более точное определение функциональной роли нейронной популяции и наблюдаемых в ее активности перестроек текущей частоты разрядов при выполнении мыслительной операции обобщения слов по смыслу было второй целью, преследуемой применением контрольных тестов. Один из вариантов контроля состоял в том, что те же последовательности пар слов, как и при обобщении слов по смыслу, предъявлялись испытуемому с инструкцией просто повторять услышанные слова вслух в спокойном, размеренном темпе. Эти контрольные предъявления производились перед выполнением тестов на обобщение слов по смыслу. Сравнение паттернов текущей частоты, возникающих в контрольных тестах, с паттернами при осуществлении мыслительной операции позволяло судить о том, в какой мере обнаруживаемые изменения частоты импульсации связаны с осуществлением мыслительной операции, в какой мере — с кодированием акустических характеристик предъявленных слов или с формированием моторных компонентов нервного кода ответной реакции.

Все исследованные нейронные популяции и одиночные нейроны, изменявшие частоту разрядов при выполнении контрольных тестов, достоверно изменяли ее и при выполнении тестов на обобщение по смыслу пар слов. В большинстве случаев наблюдалось увеличение частоты разрядов на какой-либо стадии теста, у трех популяций выявлено достоверное снижение частоты, паттерн текущей частоты одной популяции включал как снижение, так и возрастание частоты импульсации.

ПСГ, накопленные по всем пробам независимо от смысловой группы, к которой принадлежали предъявленные слова, демонстрируют большое разнообразие реакций нейронных популяций и отдельных нейронов в процессе выполнения теста, связанного с осуществлением мыслительной операции обобщения слов по смыслу. Все выявленные реакции оказались фазическими с относительно кратковременным нарастанием или уменьшением частоты разрядов на одной или нескольких стадиях теста.

Вместе с тем анализ паттернов текущей частоты различных нейронных популяций и одиночных нейронов позволяет выделить их общее свойство — наиболее выраженные изменения частоты импульсации происходили на стадиях предъявления второго обобщаемого слова, перед ответом и на протяжении звучания ответа испытуемого. В ряде популяций наблюдалось также повышение частоты разрядов уже после окончания звучания ответа. Пример характерного паттерна текущей частоты представлен на рис. 33. Видно, что возрастание частоты импульсации в период между предъявлением второго слова и началом звучания ответа испытуемого значительно более выражено, чем реакция на предъявление первого слова.

Уже само по себе существование такого различия реакций на предъявление первого и второго слов позволяет предположить, что даже если исследованные нейронные популяции и входящие в их состав одиночные нейроны вовлечены в механизмы переработки аф-

ферентной, сенсорной акустической информации, это не исчерпывает их роли в нейрофизиологическом обеспечении мыслительной операции обобщения слов по смыслу. Если бы кодирование акустических характеристик слов при осуществлении данной деятельности являлось главной, ведущей функцией исследованных нейронов, нужно было бы ожидать примерно одинаковой выраженности реакций на предъявление первого и второго слов. Такая возможность учитывалась при составлении списков пар слов, применяемых в тестах на обобщение. Именно поэтому тест был построен таким образом, чтобы каждое слово в сумме по всем пробам встречалось одинаковое число раз на первом и втором месте в паре.

Тогда если даже допустить, что нейронная популяция или одиночный нейрон могут реагировать изменением частоты импульсации только на определенные компоненты акустического сигнала, т. е. изменять частоту разрядов не на любое слово, то усреднение, происходящее при накоплении ПСГ по всем пробам, сгладит различия, обусловленные индивидуальными особенностями каждого слова как акустического сигнала.

В таком случае имеются основания связывать преимущественные изменения частоты разрядов на стадии предъявления второго слова и последующих стадиях с внутренними процессами (протеканием собственно операции обобщения, вычитыванием из долгосрочной памяти хранящейся там информации, формированием на ее основе нервного кода ответной реакции) или же с активностью механизмов, связанных с эффекторами (подготовкой и выполнением моторных управляемых команд, необходимых для вербализации). Если же учесть, что у 8 из 16 исследованных нейронных популяций и одиночных нейронов частота разрядов к моменту начала ответа уже снижалась, т. е. наиболее выраженная реакция наблюдалась на протяжении звучания второго слова и за 200 мс и более до начала ответа, прописать появление такой реакции механизмам, обеспечивающим подготовку к ответу и собственно процесс вербализации, не удается, хотя для того, чтобы строго обосновать этот вывод, необходимо провести дальнейшие исследования, в частности в условиях одновременной регистрации нейронной активности и миограммы речедвигательных мышц. Отметим, однако, что в пользу правомерности такого выводакосвенно свидетельствуют результаты некоторых работ (Воронин и др., 1974; Schram, Syka, 1975). Так, была проанализирована активность мышц гортани во время произнесения гласных звуков и тонов различной высоты и обнаружено, что первые, наиболее ранние перестройки электромиограммы, предшествующие фонации, начинаются за 40 мс до собственно вокализации.

Тем не менее все приведенные аргументы пригодны только для нескольких нейронных популяций, тех, у которых к моменту начала ответа текущая частота разрядов уже возвращалась к фоновому уровню. Более убедительные данные получаются при анализе результатов выполнения контрольных тестов, когда испытуемому предъявлялись те же пары слов, что и для обобщения, но с инструкцией просто повторять эти слова вслух вслед за предъявлением.

На рис. 34 приведен пример, иллюстрирующий результаты сравнения паттернов, зарегистрированных в нейронной популяции во внутренней капсуле при выполнении операции обобщения и при пассивном повторении вслух тех же пар слов. Видно, что при предъявлении и пассивном воспроизведении слов достоверные отклонения частоты импульсации от фонового уровня отсутствуют, наблюдается даже некоторая тенденция к снижению частоты на протяжении звучания предъявляемых слов. В то же время при обобщении слов по смыслу наблюдаются достоверные изменения частоты в области ответа, которые могут считаться связанными именно с выполнением операции, точнее с синтезом нервного кода обобщающего понятия с использованием информации, вычитанной из долгосрочной памяти.

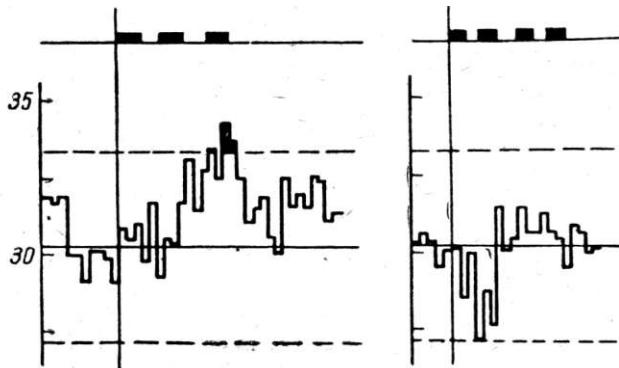


Рис. 34. ПСГ активности нейронной популяции во внутренней капсуле левого полушария при обобщении пар слов по смыслу (слева) и при пассивном повторении вслух тех же пар слов (справа).

Гистограммы накоплены по 64 пробам. Бин — 200 мс. Остальные обозначения — как на рис. 33.

Аналогичный вывод был сделан относительно паттернов, обнаруженных в двух нейронных популяциях хвостатого ядра, популяциях в передних отделах поясной извилины (медиальная кора), ножках лучистого венца, а также паттернов активности одиночных нейронов в передней и задней частях вентроорального ядра зрительного бугра и крючке гиппокампальной извилины.

В других нейронных популяциях реакции при выполнении операции обобщения слов по смыслу были сходны с реакциями при выполнении контрольных тестов, поэтому связывать их непосредственно с механизмами, осуществляющими синтез нервного кода обобщающего понятия, было бы неправомерно.

Помимо суммарных ПСГ, накопленных во всем предъявленным на протяжении психологического теста пробам, анализировались ПСГ, накопленные отдельно по пробам, в которых предъявлялись пары слов, относящиеся к каждой смысловой группе, а также по пробам со смешанными парами, когда прямое обобщение слов было невозможно. Сравнение таких ПСГ показало, что в большинстве исследованных нейронных популяций, в том числе и части тех, паттерны

текущей частоты активности которых отражали (судя по результатам сопоставления с паттернами при выполнении контрольных тестов) протекание мыслительной операции обобщения, значимые различия между гистограммами отсутствуют.

Можно предположить, что особенности динамики текущей частоты активности таких популяций и одиночных нейронов отражают процесс обобщения (синтеза кода ответа) в его инвариантных относительно конкретного смыслового значения обобщаемых слов аспектах. Иначе говоря, возрастание частоты разрядов при предъявлении второго слова и перед ответом есть отражение тех общих преобразований, которым подвергается в ходе мыслительной операции обобщения вычитанная из долгосрочной памяти информация. Эти преобразования, по-видимому, имеют место и отражаются в активности некоторых популяций и тогда, когда операция обобщения не дает результата (при предъявлении смешанных пар).

Вместе с тем паттерны текущей частоты активности двух нейронных популяций (расположенных в ножках лучистого венца и передних отделах носянной извилины) и двух одиночных нейронов (в задней части вентроорального ядра зрительного бугра и крючке гиппокампальной извилины) в ситуации, когда обобщение было невозможно, отличались от паттернов при успешном осуществлении операции. Эти отличия не были однотипными. Так, в нейронной популяции, расположенной в передних отделах поясной извилины, на ПСГ в случае, когда обобщение не совершилось, виден отчетливый всплеск частоты импульсации уже после того, как прозвучал ответ пациента. Этот пик отсутствует на трех других гистограммах, накопленных при обобщении пар слов, относящихся к смысловым группам «мебель», «посуда», «деревья» (рис. 35).

У одиночных нейронов в задней части вентроорального ядра зрительного бугра и крючке гиппокампальной извилины изменения частоты разрядов в случае, когда обобщение было невозможно, отсутствовали вообще, в то время как они наблюдались при успешном выполнении операции обобщения (рис. 36).

Оценивая функциональное значение таких коррелятов мыслительной деятельности, можно предположить, что наблюдаемые различия связаны с оценкой результата синтеза кода обобщающего понятия. Если это предположение справедливо, то отсутствие или меньшая продолжительность реакций одиночных нейронов и нейронных популяций при невозможности обобщения могут быть объяснены тем, что результат синтеза обобщающего понятия способен влиять на организацию нейрофизиологических механизмов, осуществляющих дальнейшую переработку информации. Такое организующее влияние выражается в том, что в зависимости от исхода процесса синтеза те или иные нейроны могут быть вовлечены или исключены из числа необходимых для осуществления ответной реакции. Подобные представления хорошо укладываются в рамки теории функциональных систем П. К. Анохина (1962) и могут рассматриваться как еще одно свидетельство в пользу концепции Н. П. Бехтеревой (1971) о существовании жестких и гибких звеньев различного функционального

значения в нейрофизиологических системах обеспечения психической деятельности.

Всплеск частоты разрядов нейронной популяции в передних отделах поясной извилины (медиальная кора) уже после конца зву-

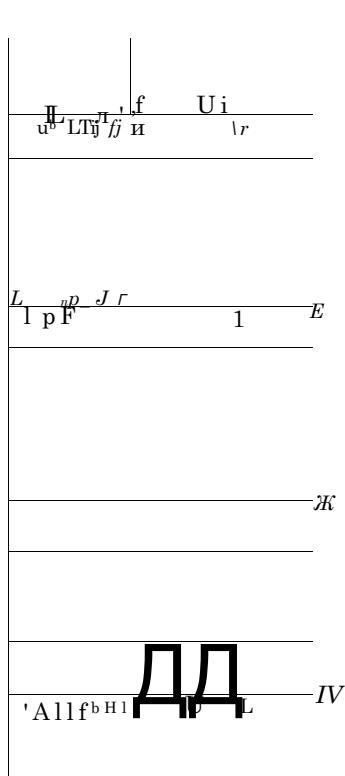


Рис. 35. ПСГ активности нейронной популяции в передних отделах поясной извилины при обобщении пар слов, относящихся к разным смысловым группам, и в случае, когда обобщение было невозможно.

I — елова, обозначающие названия деревьев; II — то же посуды и кухонных принадлежностей; III — то же деревьев; IV — обобщение невозможно. Каждая гистограмма накоплена на 12 предъявлениях пар слов. Бин — 200 мс. Остальные обозначения — как на рис. 33.

чания ответа испытуемого может, по-видимому, рассматриваться как нейрофизиологическое выражение деятельности механизмов, с помощью которых осуществляется контроль правильности выполнения мыслительной операции обобщения слов по смыслу и реализации ее результата в виде ответной верbalной реакции.



Рис. 36. ГСГ активности одиночного нейрона в задней части вентрооральной ядерной зоны зрительного бугра при обобщении по смыслу пар слов, относящихся к разным смысловым группам, и в случае, когда обобщение было невозможно.

III — цифры. Остальные обозначения — как на рис. 33 и 35.

Следует отметить, что подобное отчетливо выраженное и достоверное кратковременное увеличение частоты разрядов после ответа испытуемого наблюдалось в активности не только нейронной популяции в передних отделах поясной извилины, но и других популяций (ретикулярного ядра зрительного бугра, всех популяций хвостатого ядра, ножек лучистого венца) и одиночного нейрона в передней части вентроорального ядра зрительного бугра, причем не для всех перечисленных популяций удалось продемонстрировать связь характеристик паттерна текущей частоты непосредственно с процессом синтеза кода обобщающего понятия. В рамках высказанного выше предположения этот результат указывает на то обстоятельство, что механизмы контроля правильности выполнения операции и реализации ее результатов организуются не обязательно с участием тех же групп клеток, что и механизмы непосредственного осуществления операции.

На упоминавшемся уже рис. 36 представлены ПСГ активности нейрона в задней части вентроорального ядра зрительного бугра, накопленные отдельно по пробам, в которых предъявлялись для обобщения пары слов каждой смысловой группы («мебель», «посуда», «цифры») и смешанные пары. Выше отмечалось, что этот одиночный нейрон не изменял частоты разрядов, когда операция обобщения не совершалась. Кроме того, оказалось, что его реакции при обобщении пар слов, относящихся к смысловым группам «мебель» и «цифры», отличались друг от друга.

Эти данные показывают, что паттерны текущей частоты активности нейронов некоторых структур мозга способны отражать общие смысловые характеристики слов. Можно предположить тогда, что организующее влияние на нейрофизиологические механизмы, обеспечивающие выполнение мыслительной операции обобщения и осуществление ответной реакции, способны оказывать не только результат синтеза кода обобщающего понятия, но и содержание информации, вычитываемой из долгосрочной памяти при восприятии и переработке предъявленных слов.

Аналогичное предположение о зависимости динамики текущей частоты активности нейронных популяций от информации, вычитываемой из долгосрочной памяти, уже выдвигалось нами ранее на основе данных собственных исследований, а также данных, полученных в исследованиях П. В. Бундзена (Бехтерева и др., 1977). В этих исследованиях было показано, что динамика паттернов текущей частоты, отражающих акустические характеристики воспринимаемых слов (первичный акустический код), зависит от частоты использования слова в речи. При предъявлении часто встречающихся слов возникающие паттерны были нестабильными и быстро распадались, вместо них появлялись другие паттерны, в то время как при предъявлении редких слов первичный акустический код обнаруживался в активности нейронных популяций в течение более длительных отрезков времени.

Сходная и даже более отчетливо выраженная динамика первичного акустического кода была обнаружена в исследованиях, связанных

с предъявлением испытуемым иностранных слов, которые сначала были им незнакомы, а затем, после заучивания значений этих слов, становились знакомыми. Таким образом, новые данные, полученные при исследовании нейрофизиологических коррелятов мыслительной операции обобщения, позволили уточнить и дополнить сведения о роли информации, вычитываемой из долгосрочной памяти, в механизмах осуществления мыслительных операций.

Подведем некоторые итоги исследований по изучению нейрофизиологических коррелятов обобщения слов по смыслу.

В результате этих исследований удалось показать, что в ядрах зрительного бугра и стриопаллидарной системы, а также в некоторых исследованных отделах коры головного мозга человека существуют нейронные популяции и одиночные нейроны, частота разрядов которых характерным образом изменяется на разных стадиях выполнения психологической пробы на обобщение по смыслу двух предъявленных в слух слов. Анализ особенностей выявленных паттернов текущей частоты разрядов, дополненный данными контрольного тестирования, позволил аргументировать вывод, что возрастание частоты импульсации нейронных популяций и одиночных нейронов при предъявлении второго слова и перед началом ответа может рассматриваться как непосредственное нейрофизиологическое выражение протекания мыслительной операции обобщения.

Исследование особенностей паттернов текущей частоты разрядов в тех случаях, когда подбор пар слов делал обобщение невозможным, показало, что для некоторых популяций и одиночных нейронов (ножки лучистого венца, передняя часть вентроорального ядра зрительного бугра, крючок гиппокампальной извилины) характерно отсутствие или уменьшение длительности отклонений частоты импульсации от фонового уровня. В нейронной популяции, расположенной в передних отделах поясной извилины (медиальная кора), при невозможности обобщения возникал всплеск частоты разрядов уже после верbalного ответа испытуемого. Эти данные позволили выдвинуть предположение о том, что отсутствие или меньшая длительность реакции могут рассматриваться как проявления организующего влияния результата синтеза кода обобщающего понятия на нейрофизиологические механизмы, участвующие в осуществлении мыслительной операции обобщения, а возрастание частоты разрядов после ответа, наблюдавшееся и в других нейронных популяциях при любом\исходе операции обобщения, отражает функционирование механизмов контроля правильности выполнения операции.

Удалось продемонстрировать возможность дифференциации основных смысловых характеристик обобщаемых слов, что в свою очередь позволило выдвинуть предположение о существовании организующего влияния на нейрофизиологические механизмы операции обобщения по смыслу со стороны смыслового содержания информации, вычитываемой из долгосрочной памяти.

Таким образом, проведенные исследования показали, что паттерны текущей частоты отражают специфику протекания мыслительной операции обобщения и в ряде случаев позволяют выявлять и анали-

зировать весьма тонкие особенности организации нейрофизиологических механизмов ее обеспечения, складывающихся на уровне небольших групп нервных клеток и отдельных нейронов, входящих в такие группы.

Вместе с тем результаты проведенных исследований позволяют, как нам представляется, установить и пределы информативности частоты разрядов как характеристики, отражающей деятельность нейрофизиологических механизмов обеспечения психической деятельности человека. В наших исследованиях анализ текущей частоты разрядов нейронных популяций не дал возможности обнаружить более тонкие и детальные нейрофизиологические корреляты смысловой значимости слов, чем те, о которых говорилось выше. В этой связи следует учесть, что паттерн текущей частоты в силу самого способа его выделения характеризует изменения суммарной активности группы нервных клеток или отдельного нейрона, предоставляя лишь косвенные но не прямые данные о том, чем вызвана наблюдаемая реакция, с работой каких клеточных механизмов мозга ее следует связывать. Кроме того, анализ паттерна текущей частоты отдельной нейронной популяции или одиночного нейрона не позволяет учесть межструктурное и межнейронное взаимодействия, роль которых в обеспечении функций мозга была продемонстрирована в исследованиях М. Н. Ливанова (1972).

Следовательно, дальнейшее уточнение роли частотного кодирования в нейрофизиологических механизмах обеспечения мыслительной деятельности нужно проводить не только в условиях одновременной регистрации активности многих нейронных популяций, но и применения методики анализа, ориентированные на выявление пространственного распределения паттернов текущей частоты и взаимосвязи активности нейронных популяций, расположенных как внутри одной структуры мозга, так и в разных мозговых образованиях. Такой подход позволит перейти от изучения только временных аспектов организации нейрофизиологического обеспечения мыслительных операций на уровне нейронных ансамблей и одиночных нейронов к анализу процессов пространственно-временного кодирования.

Еще одним важным свойством паттернов текущей частоты разрядов нейронных популяций и одиночных нейронов явилась изменчивость реакций, обнаруженная при проведении повторных исследований с перерывом в один или несколько дней. Поскольку при использовании в качестве стимулов слов, предъявляемых исследователем вслух, такая изменчивость в какой-то мере могла быть следствием неодинаковой длительности звучания и громкости произношения слов, дальнейшее совершенствование методики исследования нейрофизиологических коррелятов мыслительной деятельности было направлено на устранение этих поддающихся контролю факторов. В основу усовершенствованной методики было положено предъявление зрительных стимулов с жестко контролируемыми выдержками и интервалами между стимулами.

Методика была основана на предъявлении испытуемым с помощью

светодиодного табло последовательностей символов, включавших цифру, букву и цифру. Все использованные для составления последовательностей символы (цифры 5, 6, 8, 9, буквы «И», «П») комбинировались из одинакового числа светодиодов, что обеспечивало одинаковую светимость табло в процессах из предъявления. В паузах между символами на табло горел один светодиод в центре, служивший в качестве точки фиксации взора.

После запуска очередной пробы с помощью кнопки через 2 с (используемые для накопления данных о текущей частоте нейронной активности в фоне перед началом операции) на табло появлялась первая цифра, затем через 1 с после нее вспыхивала буква «И» или «П» и еще через 1с — вторая цифра. Длительность экспозиции для всех символов составляла 128 мс. В ряде случаев для того, чтобы отсрочить речевой ответ испытуемого, через 1 с после второй цифры на табло появлялся рисунок из чередующихся зажженных и незажженных светодиодов («шахматный паттерн»), служивший сигналом, разрешающим произнесение ответа.

Перед началом теста пациенту давалась инструкция следующего содержания: «Вы увидите на экране цифру, потом букву, а потом еще одну цифру. Ваша задача будет зависеть от того, какую букву Вы увидите. Если увидите букву „И“, нужно дождаться второй цифры и сказать — больше она, чем первая, или меньше. Если же вы увидите букву „Г1“, то нужно просто повторить вторую цифру, не обращая внимания на первую». Проводилось несколько тренировочных проб, а затем выполнялась основная серия, включавшая до 108 проб. Каждая цифра в сумме по всем пробам предъявлялась одинаковое число раз на первом и втором месте. Пробы, в которых ожидался ответ «больше» или «меньше», и пробы, требовавшие повторения второй цифры, давались в случайному порядке, им приписывались разные значения меток, которые при последующей обработке использовались для разбиения проб на смысловые группы.

Выбор подобной конструкции теста преследовал цель объединить в единую серию пробы, требующие от испытуемого выполнения определенной мыслительной операции (в данном случае — операции сравнения цифр по величине), и сходные с ними по структуре пробы, играющие роль контрольных, когда операция не выполняется (точнее говоря, может не выполняться пациентом). Конечно, нет оснований утверждать, что при контрольных пробах действительно не происходит одновременно и сравнение цифр по величине, однако короткие длительности экспозиций и пауз между символами затрудняли деятельность.

По отчетам испытуемых после выполнения теста, они, увидев букву «П», забывали первую цифру и дождались второй, чтобы просто повторить ее. Тогда, сравнивая между собой изменения текущей частоты разрядов в том и другом случае, можно попытаться выявить те составляющие этих изменений, которые непосредственно соотносятся с выполнением операции сравнения цифр по величине, или обнаружить различия временного порядка следования компонентов ответа, обусловленные выполнением операции. Следует отме-

тить, что такие различия, естественно, могут обнаруживаться не ранее, чем на табло появится буква, определяющая действия испытуемого.

У большинства исследованных нейронных популяций при сравнении больными по величине двух зрительно предъявленных цифр удалось наблюдать достоверные ($P < 0.01$, а в ряде случаев и $P < 0.001$) изменения средней частоты разрядов. Лишь шесть нейронных популяций (в крючке гиппокампальной извилины правого полушария — две, вентральном ядре зрительного бугра левого полушария — две, в ретикулярном ядре зрительного бугра правого полушария и внутренней капсule левого полушария) не изменяли достоверно текущей частоты разрядов.

Как и в случае выполнения мыслительной операции обобщения но смыслу двух предъявленных вслух слов, выявленные изменения средней частоты разрядов имели преимущественно характер кратковременных всплесков на одной или нескольких стадиях теста, чаще всего в области речевого ответа пациента. Уменьшение частоты разрядов наблюдалось только в двух нейронных популяциях в ирепоторной коре у одного больного, в нескольких случаях имело место чередование снижения и увеличения частоты разрядов.

При обработке результатов исследований основное внимание уделялось попеку различий между динамикой текущей частоты в пробах, относящихся к разным смысловым группам (пробы, в которых пациент сравнивал предъявленные цифры по величине, и пробы, в которых он повторял вторую предъявленную цифру). В активности 14 нейронных популяций ни в одном из исследований не удалось обнаружить таких различий, хотя изменения среднего значения частоты на протяжении пробы почти во всех случаях были отчетливы и высокодостоверны.

У 13 нейронных популяций различия паттернов текущей частоты были обнаружены, но только между пробами, в которых выполнялась операция сравнения цифр по величине, с одной стороны¹, и пробами, в которых испытуемый называл вторую цифру, с другой. Ни в одном случае не удалось найти различия между паттернами текущей частоты в ситуациях, когда вторая цифра была больше первой (ответ «больше») и когда она была меньше (ответ «меньше»). Поэтому при дальнейшем анализе такие пробы объединялись в одну группу, соответствующую случаю осуществления операции сравнения цифр без учета ее конкретного результата, и противопоставлялись пробам, в которых испытуемый должен был просто назвать вторую предъявленную ему цифру, т. е. всего рассматривались две смысловые группы проб.

На рис. 37 представлены ПСГ нейронной популяции в заднем латеральном ядре зрительного бугра в правом полушарии, накопленные по пробам, относящимся к двум выделенным смысловым группам. Видно, что популяция реагировала кратковременным возрастанием средней частоты разрядов на предъявление первого и второго символов (цифры и буквы), а затем, к моменту предъявления третьего символа (второй цифры), начинался резкий подъем частоты,

достигавший максимума в начале ответа испытуемого. Нарастание частоты оказалось более крутым в случае, когда испытуемый называл цифру, что подтвердилось при статистическом сравнении паттернов текущей частоты на уровне значимости $P < 0.01$. Анализ отметок времени звучания ответа не дал оснований предполагать, что этот эффект мог быть связан с более ранним началом или меньшей продолжительностью ответа в пробах одной или двух смысловых групп.

Описанный тип различий динамики средних значений текущей частоты разрядов в пробах, на протяжении которых осуществлялась и не осуществлялась мыслительная операция сравнения цифр по величине, был самым распространенным. Аналогичные различия были обнаружены также в активности еще одной нейронной популяции заднего латерального ядра зрительного бугра, срединного центра и заднего вентрального ядра зрительного бугра, а также внутренней капсулы и хвостатого ядра в правом полушарии, вентрального ядра зрительного бугра и мозолистого тела в левом полушарии.

В нейронной популяции срединного центра зрительного бугра в правом полушарии больного эпилепсией различия описываемого типа проявлялись особенно ярко (рис. 37) во многом благодаря тому, что индивидуальной особенностью этого больного была замедленная речевая реакция. В данном случае различия появляются уже за 1.2 с до начала звучания речевого ответа, поэтому они не могут быть обусловлены различиями нервных сигналов, с помощью которых осуществляется управление мышцами при произнесении слов «больше», «меньше» и «нет». Кроме того, когда больной видел на табло букву «И», сигнализирующую ему о том, что нужно сравнивать следующую за ней цифру с первой, уже предъявленной, наблюдалось кратковременное повышение текущей частоты разрядов, которого не было при предъявлении буквы «П» — сигнала, указывающего, что нужно просто называть следующую цифру ($P < 0.01$). Такое же явление наблюдалось в активности еще одной нейронной популяции в мозолистом теле левого полушария у больного паркинсонизмом.

Наоборот, в нейронной популяции в хвостатом ядре (левое полушарие) частота разрядов кратковременно увеличивалась после предъявления буквы «П» и достоверно уменьшалась после предъявления второй цифры только в том случае, когда мыслительная операция сравнения цифр по величине не осуществлялась (рис. 37).

Поскольку различия этого типа уже исчезали к моменту появления на табло третьего предъявляемого в каждой пробе символа — цифры, которую нужно сравнить с предыдущей или назвать, их нельзя непосредственно соотнести с осуществлением мыслительной операции сравнения в одном случае и ее отсутствием в другом. Можно предположить, что такие избирательные реакции определяются различиями в сигнальной значимости букв «И» и «П», заданными перед началом теста с помощью инструкции. Появление на табло буквы «И» сообщает о том, что предстоит выполнение операции сравнения, поэтому наблюдаемые особенности динамики частоты разрядов могут рассматриваться как нейрофизиологическое выра-

жение процессов подготовки к операции и прежде всего поддержания в оперативной памяти кодов, несущих информацию о первой предъявленной цифре, необходимую для последующего сравнения. Как видно на примере динамики текущей частоты разрядов нейронной популяции в хвостатом ядре, этому процессу не обязательно должно соответствовать возрастание, снижение или какое-либо другое изменение частоты разрядов популяции.

В премоторной коре левого полушария предъявление второго символа (буквы-определятеля) вызывало кратковременное снижение частоты разрядов исследованной популяции, однако в случае, когда выполнялась мыслительная операция, за ним следовало еще одно снижение частоты, на этот раз более длительное, заканчивающееся уже после ответа испытуемого.

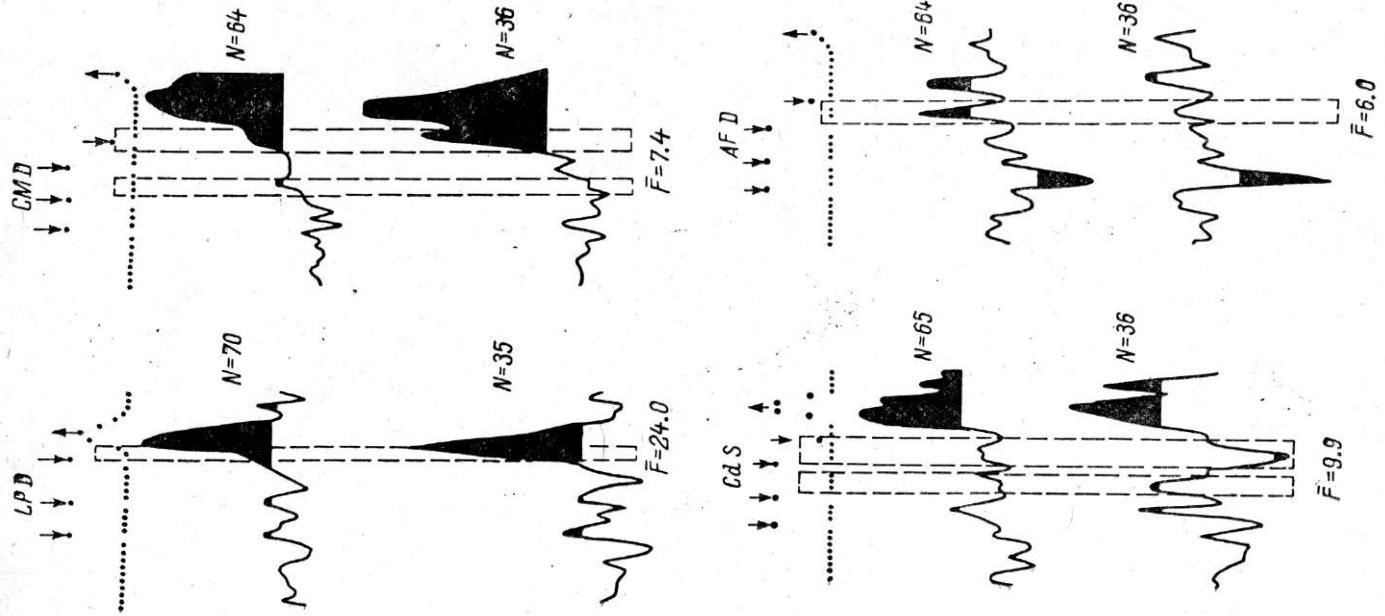
Различия паттернов текущей частоты разрядов после предъявления второй цифры, но до того, как на табло появлялся регулярный точечный паттерн (использовавшийся в ряде исследований в качестве сигнала, разрешавшего произнесение ответа), были выявлены в активности еще двух нейронных популяций. В популяции переднего вентрального ядра зрительного бугра правого полушария (рис. 37) в период между предъявлением второй цифры и разрешающего ответа сигнала обнаруживалось повышение частоты, длившееся около 500 мс, в случаях, когда осуществлялась мыслительная операция сравнения цифр по величине. Наоборот, в уже упоминавшейся выше нейронной популяции (в хвостатом ядре левого полушария) осуществление операции не сопровождалось значимыми изменениями частоты разрядов на рассматриваемом отрезке времени, тогда как при назывании предъявленной цифры происходило кратковременное снижение текущей частоты (рис. 36).

Обнаружение различий описанного типа в динамике текущей частоты активности нейронной популяции или одиночного нейрона является, по нашему мнению, достаточным основанием для того, чтобы рассматривать такую популяцию как одно из звеньев системы, тесно связанных с данной мыслительной операцией сравнения.

Подведем некоторые итоги исследований нейрофизиологических коррелятов мыслительных операций. Эти исследования проводились нами с помощью двух различающихся психологических методик, одна из которых основывалась на предъявлении зрительных, а другая — слуховых стимулов. Однако выявленные в том и другом случае перестройки мультиклеточной активности популяций подкорковых структур мозга и некоторых зон коры оказались не зависящими

Рис. 37. ПСГ активности четырех нейронных популяций в различных зонах мозга при сравнении по величине двух зрительно предъявленных цифр.

Верхние гистограммы — при осуществлении мыслительной операции сравнения цифр, нижние — при назывании второй предъявленной цифры. Точки над гистограммами — отмечки времени (бин — 256 мс). Положение точек по вертикали соответствует моментам появления на светодиодном табло первой цифры, буквы, второй цифры, символа, разрешающего вербальный ответ (стрелка вниз), также отмечает усредненную эпоху звучания ответа испытуемого (стрелка вверх). N — число проб, использованных при накоплении ПСГ. F — средняя частота разрядов на протяжении пробы (имп./бин). Штриховыми линиями выделена область достоверного различия ПСГ. Остальные обозначения — как на рис. 19 и 26.



от модальности стимула. Предъявление вслух словесных стимулов или цифр и букв с помощью светодиодного табло вызывало в некоторых популяциях однотипные кратковременные реакции в виде нарастания (гораздо реже — уменьшения) текущей частоты разрядов. Не было обнаружено различий основных характеристик наблюдавшихся реакций и между больными паркинсонизмом и эпилепсией, что позволяет рассматривать эти реакции как в значительной мере не зависящие от особенностей заболевания, а следовательно, считать, что они аналогичны перестройкам, возникающим при выполнении мыслительной операции в мозгу здорового человека.

Наиболее отчетливые и чаще всего встречающиеся реакции проявлялись в виде возрастания частоты разрядов в период перед словесным ответом испытуемого и на протяжении его звучания. Сопоставление с динамикой текущей частоты разрядов тех же нейронных популяций при выполнении других тестов со словесной реакцией испытуемого позволило показать, что во многих случаях реакции такого типа отражали, по-видимому, функционирование нейрофизиологических механизмов, обеспечивающих управление речедвигательным аппаратом. Объяснить преобладание реакций такого типа в исследованных нами нейронных популяциях глубоких структур мозга можно с учетом того обстоятельства, что при лечении больных паркинсонизмом по диагностическим показаниям вживление электродов осуществляется в структуры мозга, связанные с моторным контролем.

Вместе с тем проведенные исследования позволили доказать, что анализ структуры паттернов текущей частоты, основанный на сопоставлении результатов выполнения тестов различного типа, позволяет накапливать ценную информацию об участии различных структур мозга в механизмах обеспечения мыслительных операций у человека. Удалось обнаружить нейронные популяции, в которых возникали перестройки текущей частоты эндогенной природы, не связанные с конкретными физическими характеристиками афферентного стимула или эfferентных посылок, но определяемые информацией, вычитываемой в процессе выполнения психологической пробы из долгосрочной памяти, и результатами преобразования этой информации в оперативной памяти, необходимого для успешного осуществления мыслительной операции.

Анализ условий возникновения таких эндогенных перестроек в наших исследованиях показал, что они определяются по крайней мере двумя основными факторами. Первый фактор вводится в действие с помощью даваемой перед началом теста инструкции. Его влияние проявляется в том, что предъявление пациенту вслух одних и тех же пар слов, но с разными предваряющими инструкциями, в случае, когда необходимо было выполнять операцию обобщения слов по смыслу, вызывало изменения текущей частоты разрядов некоторых нейронных популяций, но, когда инструкция предписывала просто повторять эти слова, не приводило к появлению значимых изменений частоты разрядов. При предъявлении зрительных стимулов с помощью светодиодного табло этот же фактор, по-види-

мому, определял (в дополнение к аналогичным эффектам) различную значимость букв, указывающих, следует ли сравнивать по величине две предъявленные в ходе пробы цифры или нужно только называть вторую из них, что приводило к появлению различий динамики текущей частоты разрядов в этих двух случаях.

Вторым фактором является организующее влияние информации, вычитанной из долгосрочной памяти, на нейрофизиологические механизмы мыслительной операции. В тестах на обобщение слов по смыслу это влияние выражалось в том, что при невозможности обобщения (а у некоторых одиночных нейронов — даже при обобщении слов, относящихся к определенным смысловым группам) динамика текущей частоты разрядов отличалась от наблюдавшейся при успешном осуществлении мыслительной операции обобщения слов по смыслу (или при обобщении слов из другой смысловой группы).

Таким образом, полученные результаты позволяют, по нашему мнению, рассматривать паттерн текущей частоты разрядов нейронной популяции или одиночного нейрона как структуру, состоящую из определенных компонентов. Этими компонентами являются всплески (или падения) частоты разрядов, возникающие на определенных стадиях выполнения психологической пробы и отражающие, по-видимому, включение исследуемой группы клеток или одиночного нейрона в деятельность нейрофизиологических механизмов, складывающихся на разных этапах (стадиях) процесса переработки информации, протекающего при выполнении заданной психологической пробы.

Важное значение имеет и методологический аспект результатов, полученных при изучении нейрофизиологических коррелятов мыслительной деятельности. Анализ импульсной активности нейронных популяций проводился нами на основе единого подхода к статистической интерпретации данных, в рамках которого количество разрядов нейронной популяции на протяжении фиксированного бина рассматривалось как случайная величина, различными реализациями которой являлись значения, накопленные в этом бине в разных пробах. Основным приемом выделения искомых коррелятов на фоне флюктуаций частоты разрядов служило вычисление главных характеристик выборочных распределений — среднего значения, дисперсии, ковариации. При исследовании динамики текущей частоты разрядов в пробах на сравнение по величине двух зритально предъявленных цифр с помощью ЭВМ осуществлялся жесткий контроль всех факторов, которые могли бы давать вклад в вариабельность наблюдавшихся перестроек частоты от пробы к пробе (длительность экспозиций и пауз, яркость символов, предъявляемых с помощью светодиодного табло). Для устранения влияния медленных флюктуаций текущей частоты разрядов на протяжении психологического теста, длившегося 10—20 мин, применялся прием специального преобразования данных, не искажающий формы ПСГ.

Таким образом, примененный нами комплекс статистических методов обработки данных обеспечивал максимально возможное

устранение влияния на результаты анализа разнообразных внешних и некоторых внутренних источников вариабельности реакций и полный статистический анализ в рамках традиционной для нейрофизиологических исследований процедуры усреднения по ансамблю реализаций, накопленных в результате последовательного предъявления однотипных стимулов.

Основной целью использования усреднения является выделение полезного сигнала на фоне шума (увеличение отношения сигнал/шум). При этом явно или неявно подразумевается, что получаемая при каждом предъявлении пробы реализация представляет собой сумму искомого сигнала, одинакового во всех реализациях, и беглого шума, статистически независимого от сигнала. При справедливости этих предположений усреднение приводит к увеличению отношения сигнал/шум, пропорциональному корню квадратному из числа реализаций. Следствием этого предположения является также возможность разбиения непрерывной временной шкалы на отдельные равные отрезки (бины), одинаково выбираемые для каждой реализации. Подобное модельное описание сигнала может быть названо моделью с жесткой шкалой времени. На основе такой модели был построен и примененный нами комплекс статистических методов анализа импульсной активности.

Вместе с тем в современной нейрофизиологии накоплено достаточно большое количество фактов, ставящих под сомнение правомерность предположения о неизменности реакции при повторных предъявлениях стимулов применительно к анализу биоэлектрической активности мозга. В последнее время появился ряд работ, в которых анализируются ВП на одиночные предъявления стимулов различной модальности (Squires, Donchin, 1976; McGillem, Aunon, 1977; Heinze et al., 1981). В этих работах была выявлена значительная вариабельность одиночных реакций.

В наших исследованиях, несмотря на применение комплекса статистических методик обработки данных, специально ориентированного на максимально возможное устранение влияния на результаты анализа внешних и некоторых внутренних источников вариабельности реакций, добиться снижения этой вариабельности не удалось. Так, при повторных исследованиях с интервалом в несколько дней наблюдались изменения формы ПСГ многих нейронных популяций; такие изменения обнаруживались и при повторении исследований на протяжении одного дня.

На основе данных об изменчивости перестроек импульсной активности нейронов и результатов исследования динамики сверхмедленных физиологических процессов мозга человека было выдвинуто предположение о том, что динамичность нейрофизиологических коррелятов различных видов деятельности является физиологическим механизмом, играющим важную роль в приспособлении организма к условиям внешней среды и повышении информационной емкости мозговых механизмов переработки информации (Бехтерева и др., 1983). В связи с этим была предпринята попытка разработки такого математического подхода к анализу паттернов текущей ча-

стоты разрядов, который был бы направлен не на устранение, подавление физиологической изменчивости реакций, как большинство существующих методов анализа нейронной активности, а на ее количественное описание и учет в рамках более гибких представлений о паттерне текущей частоты, чем при использовании модели с жесткой шкалой времени (Гоголицын, Пахомов, 1984, 1985).

Результаты применения этого подхода — метода разложения на компоненты вызванных реакций в отдельных пробах — показали, что при исследовании жестких звеньев систем обеспечения деятельности ПСГ действительно отражают реальную динамику текущей частоты разрядов на протяжении одиночных проб. Это обстоятельство фактически является следствием того, что в отношении жестких звеньев мозговых систем обеспечения деятельности справедливо предположение о постоянстве реакции при повторных предъявлениях стимула. Однако взятый сам по себе метод построения ПСГ не только не обеспечивает возможности анализа гибких звеньев мозговых систем, но и не позволяет судить о степени жесткости или гибкости исследуемой нейронной популяции, в то время как компонентный анализ помимо информации, содержащейся в ПСГ, дает также возможность количественно оценивать степень вариабельности реакций. Такая количественная оценка открывает подход к анализу факторов, определяющих и влияющих на физиологическую изменчивость реакций. Именно с методом компонентного анализа, в рамках которого возможно также изучение различных форм взаимосвязи изменений текущей частоты разрядов разных популяций нейронов и целого ряда других явлений (Гоголицын и др., 1987), в настоящее время связывается перспектива дальнейшего исследования роли кодирования частотой разрядов в мозговых механизмах мыслительной деятельности.

Изучение структуры потока импульсной активности. Как уже упоминалось, описание импульсной активности нейронов с помощью текущей частоты может быть дополнено ее описанием в виде ряда межимпульсных интервалов (МИИ). Одной из попыток такого описания являлся поиск дистрибутивных паттернов, о котором было упомянуто выше. Естественным развитием этого подхода является изучение структуры потока импульсной активности нейронов и нейронных популяций, т. е. поиск и изучение не только конкретных последовательностей (триад, тетрад) интервалов, но более общих связей между интервалами и иногда даже самого факта наличия такой связи.

Если предполагать, что каждый нейронный импульс появляется независимо от предыдущих импульсов, то временной ряд, составленный из последовательных МИИ, может быть математически описан как случайный процесс Пуассона. Можно ожидать, что коллективная деятельность нейронов, организующихся в систему для обеспечения мыслительных процессов, будет приводить к нарушению независимости момента появления импульса нейрона (это будет проявляться как отличие ряда МИИ от пуассоновского) и появлению в нем структуры; поэтому отклонение наблюдаемого процесса

от пуассоновского может служить индикатором наличия в исследованной популяции системы (или ансамбля) нейронов, а связь моментов появления этих отклонений с фазами теста может давать информацию о «назначении» этих систем.

Как известно, для процесса Пуассона дисперсия частоты разрядов должна быть равна ее математическому ожиданию, следовательно, изменение средней частоты такого процесса должно сопровождаться соответствующим изменением дисперсии, а отклонения от этого соответствия будут указывать на наличие зависимости между интервалами, т. е. на появление в потоке структуры. Анализ динамики дисперсии частоты разрядов 76 нейронных популяций, расположенных в различных структурах головного мозга человека, в процессе выполнения психологических тестов показал, что значимые ($P < 0.01$) вызванные изменения дисперсии текущей частоты наблюдались в значительно меньшем числе популяций, чем вызванные изменения текущей частоты разрядов.

Действительно, в тестах с предъявлением цифр и букв на пороге опознания значимые изменения дисперсии во временном интервале между предъявлением опознаваемого стимула и регулярного точечного паттерна (служащего сигналом для вербального ответа большого) наблюдались в 26 % обследованных нейронных популяций, в то время как значимые ($P < 0.01$) изменения частоты разрядов по сравнению с фоновым фрагментом в этом же интервале наблюдались в 70 % нейронных популяций; в тестах с предъявлением сложных многоугольников вызванные изменения дисперсии наблюдались в 20 % нейронных популяций, а вызванные изменения средней частоты разрядов — в 70 %. Приведенные результаты подтверждают, что в течение протекания вызванной реакции предположение о пуассоновском характере импульсного потока нарушается.

Более убедительные свидетельства непуассоновского характера импульсной активности дает сравнительный анализ вызванных изменений средних значений и дисперсии частоты разрядов для тех нейронных популяций, у которых вызванные изменения обоих этих параметров были значимы, но различны по рисунку временной динамики. Полученные факты свидетельствуют о том, что импульсные потоки по крайней мере части нейронных популяций (4—6 % нейронных популяций в зависимости от типа теста), участвующих в обеспечении заданной психической деятельности, не отвечают предположению о пуассоновском характере их спайковой активности.

Таким образом, анализ динамики дисперсии текущей частоты разрядов нейронных популяций дает информацию, дополняющую результаты анализа динамики среднего значения частоты. Он показывает, что вызванную активность нейронных популяций мозга человека при мыслительной деятельности нельзя упрощенно представлять в виде пуассоновского процесса, модулированного некоторым входным воздействием (например, афферентным потоком от нейронов первичной зрительной коры или нижневисочной коры). Уменьшение дисперсии частоты разрядов, не сопровождающееся соответствующим уменьшением средней частоты (как это следовало бы

из предположения о пуассоновском характере импульсных потоков), может рассматриваться как одно из проявлений кооперативных эффектов, возникающих при объединении нервных клеток в систему.

Еще одним свидетельством ограниченности упрощенного представления об импульсном потоке нейронной популяции как пуассоновском процессе являются данные, полученные Н. Г. Шкуриной (1984) при анализе импульсной активности 16 нейронных популяций из областей вентролатерального ядра (пять), бледного шара (две), мозолистого тела (три), хвостатого ядра (три), на границе между внутренней капсулой и ретикулярным ядром зрительного бугра, в ретикулярном ядре и передней части вентроорального ядра зрительного бугра при различных тестах. Сравнивались ПСГ текущей частоты и гистограммы распределения МИИ. В 11 случаях удалось обнаружить значимые изменения в распределении МИИ при отсутствии значимых изменений текущей частоты разрядов. В двух случаях наблюдалось одновременное присутствие значимых изменений и формы распределения МИИ и текущей частоты разрядов. Оказалось, что различные соотношения между изменениями частоты разрядов и формы распределения МИИ могут наблюдаться дая^е в одной и той же нейронной популяции при выполнении различных тестов.

Перестройки структуры импульсного потока, проявляющиеся в виде изменения формы нормированной гистограммы плотности распределения МИИ, нельзя считать прямым следствием изменения текущей частоты разрядов. В пользу правомерности такого суждения свидетельствует существование нейронных популяций, в активности которых при отсутствии значимых изменений текущей частоты тем не менее наблюдаются значимые изменения формы нормированной гистограммы плотности распределения МИИ. Вместе с тем в других нейронных популяциях изменение частоты разрядов не сопровождается изменениями структуры импульсного потока, оцениваемыми с помощью нормированной гистограммы распределения МИИ. Таким образом, можно предположить, что различные характеристики импульсного потока — текущая частота разрядов и распределение МИИ — на протяжении относительно коротких временных эпох являются информативными взаимодополняющими коррелятами психической деятельности (Бехтерева, 1980).

Наличие структуры в потоке мультиклеточной активности указывает на наличие взаимодействия между нейронами. Здесь и далее мы не утверждаем, что любое мыслимое взаимодействие обязательно приведет к появлению структуры в потоке. Будем рассматривать только те взаимодействия, которые вызывают структурирование мультиклеточной активности.

Рассмотрим модельную ситуацию. Пусть имеются два нейрона, средние частоты импульсации которых l_1 и l_2 (причем $l_1 > l_2$) и МИИ распределены по нормальному закону. Импульсная активность каждого из нейронов в отдельности и суммарная активность не структурированы. Предположим, что между ними устанавливается

взаимодействие, выражющееся в том, что разряд первого из нейронов вызывает разряд другого нейрона через время $t = 1/(+, +_2)$.

Импульсные потоки каждого нейрона в отдельности останутся неструктурированными. Однако при рассмотрении суммарной импульсной активности мы получим последовательность интервалов вида: . . . —длинный—короткий—длинный—короткий—. . . Это означает появление в потоке жесткой структуры, в которой каждый последующий интервал зависит от предыдущего (т. е. порядок авторегрессии $K=1$). Таким образом, видно, что взаимодействие вызывает появление в потоке импульсной активности структурированности. Математически это выражается в том, что каждый интервал может быть представлен в виде линейной комбинации предшествующих ему интервалов с определенными коэффициентами r !.

В реальных условиях такие жесткие связи, как в описанной модели, наблюдаются редко. Обычно нежесткость связей, наличие шума от «посторонних» по отношению к взаимодействующим нейронов, полифункциональность нейронных ансамблей приводят к тому, что структурные коэффициенты малы по сравнению с единицей (большими считаются значения ~ 0.1). Вследствие малости коэффициентов для их статистической оценки требуются последовательности длиной в сотни МИИ.

В структуре потока мультиклеточной активности (МКА) отражается взаимодействие нейронов, однако именно взаимодействие объединяет множество отдельных нейронов в систему нейронов. Поэтому если определить нейронный ансамбль как множество связанных работающих нейронов, участвующих в обеспечении какой-либо деятельности, то, изучая структуру, мы изучаем отражение образования и функционирования ансамблей и можно надеяться найти в структуре потока МКА особенности, связанные с работой ансамблей, обеспечивающих психическую деятельность.

Однако сначала было необходимо подтвердить, что поток МКА действительно структурирован, и доказать, что эта структура может быть описана линейной авторегрессионной функцией. Для этого были проанализированы записи мультиклеточной активности различных мозговых структур (стриопаллидарная система, лимбическая система, различные области коры) у восьми больных. В связи с недостаточным объемом памяти ЭВМ пришлось ограничиться построением авторегрессионной функции четвертого порядка (вычислять только первые четыре авторегрессионных коэффициента).

Было обнаружено, что в большинстве проанализированных нейронных популяций удается выбрать уровень дискриминации (объем субпопуляции), при котором поток импульсной активности структурирован, т. е. несколько первых авторегрессионных коэффициентов отличны от нуля.

При анализе временной зависимости авторегрессионных коэффициентов было обнаружено, что для некоторых нейронных популяций их средние значения не менялись в течение всего периода исследования (до 1 мес). Если считать справедливым, что постоянная составляющая отражает стабильно существующие связи в работе

нейронов субпопуляции, факт ее неизменности показывает, что образующие ее нейроны принадлежат к некоему стабильно существующему на протяжении месяца ансамблю. В других случаях средние величины авторегрессионных коэффициентов существенно менялись от исследования к исследованию, что свидетельствует об образовании различных ансамблей.

Приведенные данные позволяют уточнить разницу между ансамблем и популяцией. Популяция — это множество нейронов, импульсация которых регистрируется электродом. Ансамбль — это множество связано работающих нейронов, обеспечивающих выполнение какой-либо деятельности. Возможность выделения ансамбля (точнее, его части, содержащейся в популяции) зависит от соотношения между общим количеством нейронов в субпопуляции и количеством нейронов, одновременно принадлежащих субпопуляции и ансамблю. Схематично можно выделить три случая.

1. Все нейроны популяции принадлежат к одному ансамблю. Тогда в МКА любой субпопуляции с большой вероятностью обнаруживается структура.

2. Все нейроны не принадлежат ни к какому ансамблю. При этом поток МКА любой субпопуляции не будет структурирован. Как показывают наши исследования, эти два случая реализуются редко.

3. Часть нейронов популяции принадлежит к ансамблю, а часть либо не принадлежит ни к какому, либо принадлежит к другому ансамблю.

Меняя уровень амплитудной дискриминации, мы в общем случае меняем соотношение между нейронами, принадлежащими к ансамблю и к нему не принадлежащими. Если распределение этих двух «видов» нейронов в регистрируемой области неоднородно (к примеру, большинство нейронов, не принадлежащих к ансамблю, находится далеко от электрода), то можно надеяться выбрать путем изменения уровня амплитудной дискриминации такую субпопуляцию, в которой доля нейронов, принадлежащих к ансамблю, по сравнению с остальными максимальна. Структура потока МКА такой субпопуляции будет максимальна среди всех субпопуляций. Может быть ситуация, когда меняя уровень дискриминации, мы будем последовательно выделять несколько разных ансамблей или по-разному функционирующие части одного и того же ансамбля. Возможен, однако, вариант, когда этого сделать нельзя. Пусть, например, 50 % нейронов популяции принадлежит к одному ансамблю, а 50 % — к другому и эти два «вида» нейронов распределены в зоне регистрации равномерно. Тогда, как бы мы ни выбирали субпопуляцию, импульсация любой половины нейронов будет рассматриваться как шум по отношению к импульсации другой половины. При этом никаким выбором субпопуляции ансамбль не выделяется (если, конечно, частоты импульсации ансамблей примерно одинаковы).

Итак, меняя уровень амплитудной дискриминации, в ряде случаев удается выделять для анализа не просто субпопуляций, но ансамбль или ансамбли нейронов.

Достоинством изложенного метода выделения ансамблей является его независимость от уровня возбуждения популяции и от проводимости околоэлектродного пространства. Это в принципе позволяет выделять одинаковые ансамбли в исследованиях, проводимых в разные дни. Действительно, метод нечувствителен к общему увеличению уровня частоты МКА, так как авторегрессионные коэффициенты не зависят от величины среднего межимпульсного интервала. Метод нечувствителен к общему увеличению или уменьшению амплитуды МКА. Как уже упоминалось, нам удавалось выделять одну и ту же структуру потока МКА (что, как мы допускаем, соответствует выделению одного и того же ансамбля) в течение месяца.

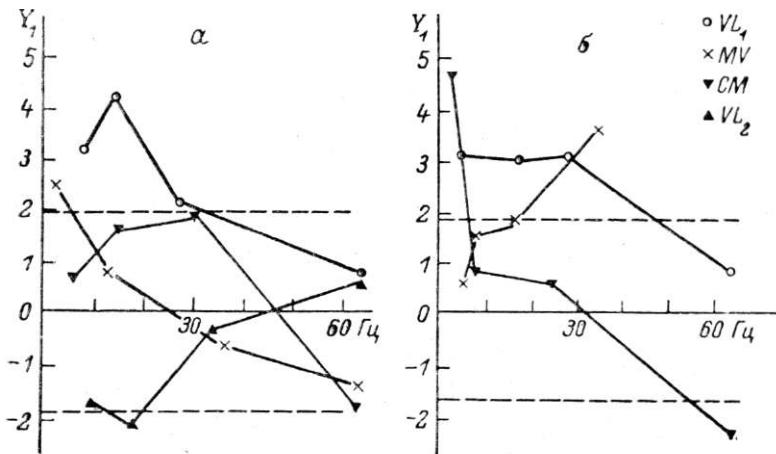


Рис. 38. Зависимость нормированного структурного коэффициента (Y_1) от уровня амплитудной дискриминации в двух исследованиях (а, б) у одного больного.

По оси абсцисс — среднее значение текущей частоты при различных уровнях амплитудной дискриминации, Гц. Штриховой линией показан уровень достоверности $P=0.05$. VL_1 и VL_2 — первая и вторая популяции вентролатерального ядра; MV — медиальное вентральное ядро; CM — срединный центр.

Мы можем регистрировать во время исследования не весь ансамбль, а его часть, принадлежащую анализируемой субпопуляции. Однако все приведенные выше рассуждения справедливы, если рассматривать не только взаимодействия нейронов субпопуляции, но также и воздействия на них со стороны нейронов ансамбля, не принадлежащих к анализируемой субпопуляции.

На рис. 38, а приведены графики зависимости величины среднего квадратичного от постоянных составляющих авторегрессионных коэффициентов, деленного на их дисперсию, от уровня амплитудной дискриминации для четырех различных мозговых образований. Видно, что эта величина меняется в широких пределах.

Из сравнения рис. 38, а и б следует важное методическое соображение. Изучая реакцию нейронной субпопуляции, мы, как правило, выбираем ее произвольно. Из рис. 38, б, однако, видно что, в одной популяции можно выделить две субпопуляции, в которых

структурой потока МКА будет достоверно различна. Как вполне понятно, при исследовании МКА этих субпопуляций будут получаться разные результаты. Выбрав промежуточную субпопуляцию, мы можем не суметь выделить ответ из суммы двух ответов двух ансамблей. Приведенные выше результаты служат основанием для выбора исследуемой субпопуляции, руководствуясь сведениями о структуре потока МКА. Это позволит выбирать для анализа не случайные множества нейронов, а системы, ансамбли или их части. Кроме того, при повторных исследованиях можно пытаться выбрать для анализа тот же ансамбль.

Исследование процессов взаимодействия. Представления о мозговом обеспечении психической деятельности корково-подкорковой системой со звеньями различной степени жесткости закономерно приводят к необходимости изучения структуры и временных характеристик этих систем при обеспечении различных видов психической деятельности. Структура любой системы предполагает наличие связанно работающих элементов, которые обладают определенными характеристиками, обеспечивающими их связанную работу. Под элементами мозговых систем мы понимаем как совокупность нейронной популяции — звеньев системы, так и связи между ними (Медведев, Кроль, 1986). Таким образом, выявление элементов и временных характеристик динамических систем обеспечения конкретных видов деятельности на уровне нейронных популяций позволяет прежде всего найти связи как элементы системы и на основании этого выделить связанные нейронные популяции как звенья системы.

Изучение связей между дистантно расположенными нейронными популяциями, их топографии и временных характеристик позволяет получить информацию, дополняющую данные о местных процессах, что важно для более полного представления о мозговом обеспечении психической деятельности человека.

Исследования процессов системообразования с помощью изложенных выше корреляционных методов, использующих процедуру усреднения, позволяют обнаружить сам факт корреляций, но не позволяют делать какие бы то ни было предположения о механизмах образования системы и о формах взаимодействия между нейронами, посредством которого реализуются связи, возникающие в процессе функционирования данной системы.

Как уже отмечалось, для изучения закономерностей образования этих систем и анализа параметров взаимодействия был создан метод, базирующийся на анализе функции совпадений (Кроль, Медведев, 1982). Суть метода заключается в предположении, что активация связи между дистантно расположенными нейронными популяциями может проявляться как достоверное увеличение числа совпадений нейронных разрядов в импульсных потоках, зарегистрированных из этих популяций. Методика поиска связей между дистантно расположенными нейронными популяциями базируется на статистическом анализе функции совпадений нейронных разрядов, который предусматривает статистическую оценку неслучайности текущего числа совпадений импульсов (в пределах заданного «окна» — времен-

нбго отрезка, на котором импульсы из разных потоков считаются совпадающими) относительно эпохи анализа и текущего числа импульсов в анализируемых потоках МКА.

Так как метод имеет недостаточно высокую разрешающую способность (0.5—1.0 с), то для набора достаточной статистики были выбраны корректурные тесты, обеспечивающие однородную, монотонную деятельность, требующую, однако, большого внимания. Корректурные тесты использовались в двух вариантах.

1. Больному предъявлялась на экране таблица из колец с разрывами, имеющими 8 различных ориентаций. Предлагалось сосчитать количество колец, имеющих заданную ориентацию. Время экспозиции (около 150 с) выбиралось таким образом, чтобы испытуемый не успевал закончить подсчет до конца. При появлении точки на экране (в течение 3—5 с) испытуемый говорил результат счета. Это задание повторялось 8 раз. При этом формировалось и поддерживалось определенное состояние, отвечающее определенной деятельности.

2. Предъявлялась описанная выше таблица, в которой могло содержаться одно или два сплошных кольца либо не содержалось ни одного. Испытуемому предлагалось обнаружить сплошное кольцо или указать на их отсутствие. Это задание отличалось от первого отсутствием счета. Количество повторений также равнялось восьми.

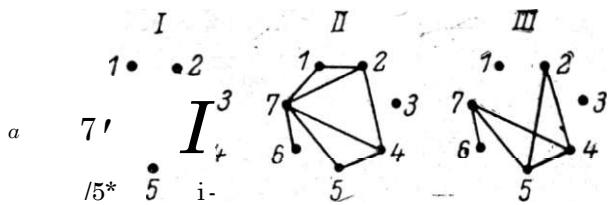
Различие первого и второго вариантов заключалось в наличии или отсутствии операции подсчета (суммирования). Регистрация нейронной активности из семи нейронных популяций производилась как во время выполнения больными описанных психологических проб (целенаправленная деятельность), так и в состоянии спокойного бодрствования при отсутствии целенаправленной деятельности.

Ввод в ЭВМ нейронной активности, зарегистрированной во время исследований, производился с использованием метода амплитудной дискриминации параллельно по всем имеющимся импульсным потокам (не более 7) на двух амплитудных уровнях.

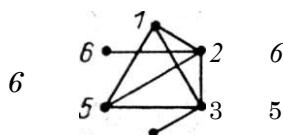
Для анализа временных характеристик связей между дистантно

Рис. 39. Топография стабильно связанных нейронных популяций в исследованном временном диапазоне при некоторых видах деятельности у разных больных (а-е).

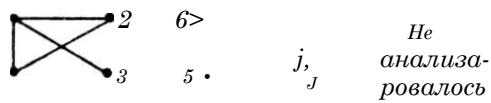
Римскими цифрами обозначены различные виды деятельности: I — фон, II — корректурные пробы со счетом, III — корректурные пробы без счета. Линии между популяциями, которые пронумерованы у каждого больного арабскими цифрами для анализа на ЭВМ, показывают наличие связи. Идентификация положения исследованных нейронных популяций у больного а: J и g — Lpo D (вентральное переднее ядро правого полушария), 3 — Put. S (скорлупа левого полушария), 4 и 5 — Vo S (вентрорулальное ядро левого полушария), 6 и 7 — MS (медиальная ядерная область левого полушария); б (левое полушарие): 1 — Gpl (латеральный членник бледного шара), 2 — Gpm (медиальный членник бледного шара), 3 — Cr. i. p (задняя часть внутренней капсулы), 4 — V. o. p. (заднее вентрорулальное ядро), 5 — V. im. e (наружное вентральное промежуточное ядро), 6 — V. im. i (внутреннее вентральное промежуточное ядро); « (левое полушарие): 1 — Rt (ретикулярное ядро), 2—4 — Cr. i (внутренняя капсула), 5 и 6 — Gpm (медиальный членник бледного шара); г (левое полушарие): 1 — Сс (мозолистое тело), 2 — V. o. p. (заднее вентрорулальное ядро), 3 — Cr. i. p (задняя часть внутренней капсулы), 4 — Rt (ретикулярное ядро), 5 — Put. (скорлупа), 6 — Р. sog (париетальная кора), 7 — V. o. p (переднее вентрорулальное ядро), 6 — P. sog (правое полушарие); д (правое полушарие): 1 и 2 — V. o. a (переднее вентрорулальное ядро), 3 — Z. o (центральное оральное ядро), 4 — D. o (дорсальное оральное ядро), 5 — V. o. p (заднее вентрорулальное ядро), 6 — Cd (хвостатое ядро); у больного « идентификация была затруднена.



<i>I.</i>	<i>U</i>	<i>I%</i>
<i>6*</i>	<i>»Z</i>	<i>»2</i>
<i>5</i> 1	5	<i>»3</i>
<i>h-</i>		<i>4-</i>



<i>y</i>	<i>*2</i>	<i>•7.</i>
<i>7 /</i>	<i>«J</i>	<i>7</i>
<i>6*</i>	<i>.</i>	<i>.</i>
<i>5</i>	<i>5</i>	<i>6•</i>
		<i>5</i>



u—«2 —

s v / t

расположенными нейронными популяциями использовался набор параметров анализа: «окна» — 1, 2, 3, 4 мс и эпохи анализа — 200, 300, 500, 700, 1000 мс, т. е. одно и то же исследование (8 предъявлений корректурных проб или 3 предъявления фоновых фрагментов по 150 с на каждое предъявление) многократно анализировалось с разными парами значений указанного набора параметров. Выбор такого диапазона значений эпохи анализа и «окна» определялся задачей исследований — изучением системы мозгового обеспечения психической деятельности, т. е. одной из наиболее быстродействующих систем обеспечения деятельности, а также результатами, полученными Е. М. Кроль, С. В. Медведевым (1982), Н. П. Бехтеревой и соавторами (1984).

В результате дальнейшего анализа в тех предъявлениях, для которых получено достоверное отклонение количества значимых статистических оценок функции совпадений, выявлялись связи с временем активации связи Т и характерным временем связи с, а соответствующая пара нейронных популяций считалась связанной (положительно, если отклонение достоверно больше, чем в случайному процессе, и отрицательно — если меньше). В целом по исследованию можно было судить о различной степени связанности (с определенными временными характеристиками) исследуемых пар популяций как в фоновых, так и в психологических исследованиях.

Результаты приводятся по исследованиям, проведенным у шести больных паркинсонизмом, которым с лечебно-диагностическими целями были имплантированы хронические интрацеребральные золотые электроды. Исследование психолога не выявило у этих больных отклонений мыслительной деятельности от нормы. Исследовано 39 нейронных популяций из глубоких структур мозга. Выбор популяций для регистрации был продиктован наличием в них высокочастотной мультинейрональной активности и никаких предположений о связи между ними не было. МКА была зарегистрирована из мозговых образований, идентифицированных по Хасслеру (Hassler, 1959), подробный перечень которых по каждому больному дан на рис. 39. Представленные результаты получены с характерным временем связи $\tau=1, 2$ мс и временами активации связи $T=200, 300, 500, 700, 1000$ мс.

Табл. 1 показывает, что наличие связи обнаруживалось в достаточно большом числе случаев. Однако количество стабильно связанных популяций у разных больных существенно различалось. У одних больных можно было обнаружить стабильную связанность большинства исследуемых нейронных популяций: у больного Ал-ва и С-ча 6 из 7 популяций при выполнении корректурных проб со счетом и у больного Б-го 5 из 6 нейронных популяций при выполнении корректурных проб без счета. У других больных, наоборот, стабильная связанность либо совсем не наблюдалась, как у больного Анг-ва в корректурных пробах без счета, либо были отдельные пары нейронных популяций, стабильно связанные при выполнении больными психологических проб, как, например, у Анг-ва, Д-ша, К-ва в корректурных пробах со счетом. Таким образом, между боль-

Таблица 1

Количественная характеристика стабильной связанности нейронных популяций у разных больных в исследованном временном диапазоне

Пациент	Всего исследо- вала ось		Стабильно связано					
			фон (отсутствие целенаправленной деятельности)		корректурные пробы			
	популя- ций	пар популя- ций	популя- ций	пар популя- ций	популя- ций	пар популя- ций	популя- ций	пар популя- ций
Ал-в	7	21	2	1	6	8	5	6
Анг-ов	6	15	2	1	2	1	0	0
Б-й	6	15	6	9	3	2	5	4
Д-ш	7	21	2	1	2	1	2	1
К-в	6	15	4	4	2	1	Не анализиро- валось	
С-ч	7	21	7	10	6	5	4	3
Итого:	39	108	23	26	21	18	16	14

ными наблюдались индивидуальные различия в количестве стабильно связанных нейронных популяций в исследованных условиях.

Табл. 1 показывает и различия в соотношении количества стабильно связанных популяций в фоне и при выполнении корректурных проб. Так, у больного Ал-ва лишь одна пара нейронных популяций выявила стабильную связанность в фоне, в то время как в корректурных пробах количество стабильно связанных популяций увеличивалось до шести. А у больного Б-го и С-ча наблюдалось обратное соотношение — в фоне наблюдалось максимальное число стабильно связанных популяций (соответственно семь из семи и шесть из шести исследованных), а при выполнении корректурных проб количество стабильно связанных нейронных популяций уменьшалось. Видно также, что количество стабильно связанных нейронных популяций могло не изменяться в течение всех исследований, как фоновых, так и корректурных, например у больного Д-ша. Таким образом, между больными наблюдались индивидуальные различия в соотношении количества стабильно связанных популяций по исследованным видам деятельности.

Кроме общей количественной оценки связей дистантно расположенных нейронных популяций, представляют интерес топография и динамика этих связей в анализируемой совокупности популяций для каждого больного при исследованных видах деятельности (рис. 39). Общим для всех больных являлось перераспределение связей, происходящее в анализируемых совокупностях популяций при различных видах деятельности. В особенности это заметно при сравнении связей в фоне (при отсутствии целенаправленной деятельности) и при корректурных пробах (наличие целенаправленной

монотонной, однообразной деятельности). Различие между больными заключалось в топографии связей, их количестве и постоянстве существования при разных исследованиях, а также в соотношении связей в исследованиях разного типа деятельности: фон-т-корректурные пробы, корректурные пробы со счетом—корректурные пробы без счета. Так, у больного Ал-ва анализ фоновых исследований (рис. 39, а) показал существование лишь одной связи — третьей с четвертой популяцией, в то время как анализ корректурных проб выявил существование связей многих популяций, но не третьей с четвертой. У того же больного наблюдались различия и между двумя видами корректурных проб. На рис. 39 видно, что у всех больных в исследованной совокупности нейронных популяций было выявлено перераспределение связей при разных видах исследованной деятельности.

Метод поиска связей, использованный в данной работе, позволяет находить связи между дистантно расположеными нейронными популяциями мозга человека как элементы динамических систем обеспечения психической деятельности человека, т. е. описать системную работу мозга.

Как было показано выше (табл. 1 и рис. 39), выявлены индивидуальные различия между обследованными больными как по общему количеству обнаруженных стабильных связей, так и по соотношению связей при различных видах исследованной психической деятельности; это объясняется тем, что выбранные для анализа нейронные популяции у каждого больного располагались в разных подкорковых мозговых образованиях. Кроме того, большую роль могут играть индивидуальные различия в локализации активной поверхности электрода в сходных мозговых структурах, а также индивидуальные различия в строении сходных мозговых образований конкретных больных. Даже если представить, что у двух разных больных электроды попали в идентичные условия — в те же самые микроучастки одноименных структур мозга, то и в этом случае сходные микроучастки у разных больных могут в результате онтогенетического развития стать звеньями разных систем обеспечения различных видов деятельности.

Здесь необходимо отметить нетранзитивность изучаемых связей. В приведенных результатах есть несколько примеров, когда в совокупности из трех нейронных популяций существует связанность первой со второй и второй с третьей, по нет связанности первой с третьей. Например, у больного С-ча связаны третья нейронная популяция с четвертой и третья с пятой, а четвертая и пятая популяции не связаны. Однако есть примеры, когда видна связь, скажем, трех из трех популяций. Означает ли это, что все три нейронные популяции связываются одновременно, т. е. что связи между ними трапзитивны? Так как для функционирования системы ее звенья должны работать согласованно, то необходим достаточно быстрый и регулярный обмен информацией между ними. Стабильная связанность в работе нейронных популяций в определенном смысле характеризует регулярность обмена информацией, а временные

характеристики активирующихся связей определяют быстроту обмена информацией. Если несколько нейронных популяций работают связанно — между ними существует связь, то это не означает, что все обмены информацией между ними происходят одновременно. Совсем наоборот, как показал анализ моментов активации связей, каждый обмен информацией между разными популяциями происходил статистически в разные моменты времени, т. е. каждая пара нейронных популяций связывается независимо от других популяций.

Помимо нетранзитивности связей, существенной их особенностью является независимость стабильной связанности в работе анализируемых нейронных популяций от расстояния между ними. Как видно на рис. 39, практически у всех больных была выявлена стабильная связанность между популяциями, которые располагались как на довольно близком расстоянии — порядка 3 мм для соседних электродов, так и на довольно большом расстоянии — в разных мозговых образованиях и даже в разных полушариях.

Динамические перестройки систем обеспечения психической деятельности можно наблюдать в нейронной активности как в виде появления новых стабильных связей, так и в виде исчезновения связей в одном виде деятельности по сравнению с другим, например при обеспечении корректурных проб по сравнению с фоном, как в данной работе, т. е. можно наблюдать системную деятельность на уровне нейронных популяций мозга человека.

По динамике связанности нейронных популяций были выявлены гибкие и жесткие элементы, гибкие и жесткие звенья динамических систем обеспечения деятельности. Отдельно проиллюстрируем случай, когда нельзя с определенностью судить о вовлеченности нейронных популяций в исследуемые виды деятельности. В корректурных пробах без счета, например, у больного Анг-ва (рис. 39, III), не выявлено ни одного элемента системы обеспечения этого вида деятельности. В этом случае единственное заключение, которое можно сделать — это то, что данные нейронные популяции при выполнении больным корректурных проб без счета либо не являются звеньями системы обеспечения данного вида деятельности, либо могут быть ее звеньями, но не связанными между собой. Однако отсутствие стабильной связи между популяциями не доказывает того, что они не являются звеньями системы.

Итак, выделенные связи как элементы системы могут быть жесткими, гибкими наряду с существованием жестких и гибких звеньев системы обеспечения деятельности.

Гибкие элементы систем обеспечения психической деятельности составляли большую часть обнаруженных в результате анализа элементов систем, что согласуется с основным принципом понятия о функциональных системах как динамических организациях, избирательно объединяющих элементы системы для достижения полезного результата (Анохин, 1970), а также с концепцией Н. П. Бехтеревой (1971) о соотношении гибких и жестких звеньев в системах центральной регуляции функций как принципиальном

критерии их сложности, так как в основе усложнения систем лежит абсолютное и относительное увеличение количества гибких элементов.

Существенным преимуществом метода совпадений является возможность с его помощью получить оценки временных характеристик взаимодействия. В приведенных исследованиях время акти-

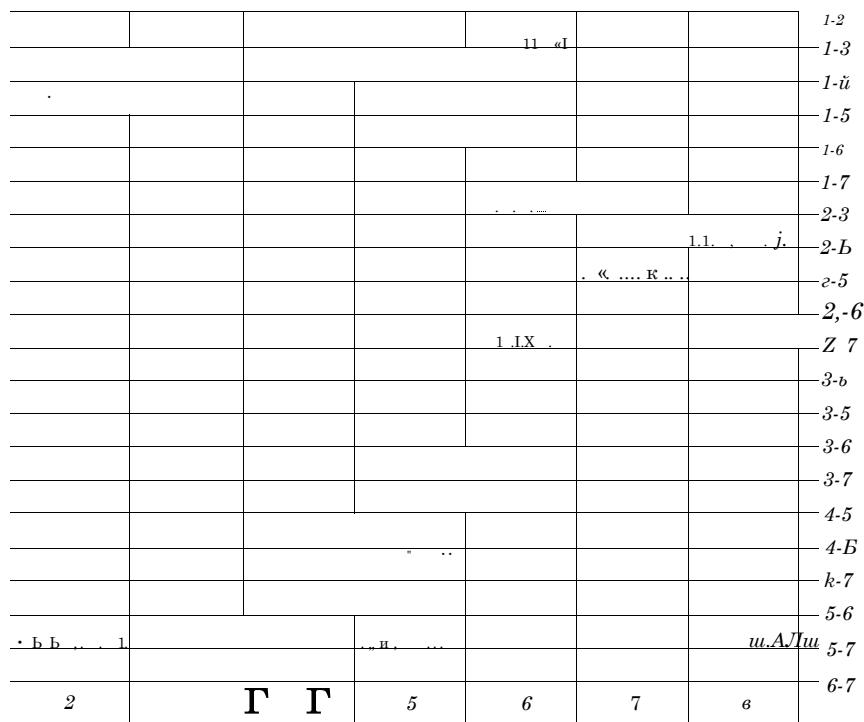


Рис. 40. Динамика моментов активации связей между семью нейронными популяциями зрительного бугра.

По оси абсцисс — время (номерами отмечены разделенные вертикальными сплошными линиями предъявления одинаковых корректурных проб). Справа — номера популяций, расположенных в зрительном бугре. Столбик единичной высоты означает, что в течение 3 с был случай активации связи, продолжавшийся 1 с. Двойная высота столбика означает, что было два таких случая.

вации связи в большинстве случаев составляло 750 и 1000 мс и моменты активации отстояли друг от друга на времена порядка 5—15 с (рис. 40). Степень жесткости связей, т. е. то, насколько точно совпадают импульсы в момент их активации, определяется через характерное время, которое в наших исследованиях в 80 % случаев составляло 1 мс, в 20 % случаев — 2 мс и в единичных случаях — 3 мс.

Что же касается вопроса о «назначении» этих связей, то, хотя этот вопрос является дискуссионным, физиологически непротиворечивым выглядит предположение о том, что активация связи из-

меняет состояние связывающихся популяций. Иначе говоря, при активации связи происходит организация или реорганизация мозговой системы обеспечения той деятельности, коррелятом которой является связь.

Описанные результаты хорошо согласуются с представлениями о физиологической изменчивости реакций как неотъемлемом свойстве мозговых систем, обеспечивающем высокую информационную емкость и адаптивные возможности мозга. Следует подчеркнуть, что ранее явление физиологической изменчивости рассматривалось преимущественно как проявление перестроек, вызванных адаптацией мозга к изменяющимся условиям внешней среды. Однако представленные данные показывают, что даже в условиях специально навязанной продолжительной монотонной деятельности через короткие промеягутки времени происходит реорганизация функционирования активных зон в мозгу, реорганизация мозговых систем. Поэтому есть основания полагать, что очень важные для жизни мозга более или менее общие его перестройки являются не только производными состояния внешней среды, но и внутренней среды мозга или организма в целом (Бехтерева и др., 1985а).

Таким образом, динамичность нейронных коррелятов мыслительной деятельности, изменчивость нейронных реакций даже в пределах одного теста, которую на ранних этапах исследования рассматривали либо как результат несовершенства методики, либо позднее как результат действия неконтролируемых внешних влияний, по-видимому, является органическим свойством мозга.

НЕЙРОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ СЛОВЕСНО НАПРАВЛЯЕМОГО ДВИЖЕНИЯ

В последние два десятилетия наметился существенный прогресс в изучении центральных механизмов деятельности мозга здорового и больного человека. Этому в немалой мере способствовало внедрение в нейрохирургическую клинику целого ряда современных электрофизиологических методов исследования мозга, как-то: метода электрических стимуляций (Walker, Ribstein, 1957; Hassler, Riechert, 1958; Spiegel, Wycis, 1961; Umbach, 1961; Heath, 1963; Бехтерева и др., 1967б; Ojemann et al., 1968; Sem-Jacobsen, Rioch, 1968; Бехтерева, 1971, 1980; Delgado, 1971; Смирнов, 1976), вживления долгосрочных электродов (Bickford et al., 1953; Sem-Jacobsen et al., 1953; Walter, Crow, 1961; Бехтерева и др., 1963, 1967а, 1977; Delgado, 1964, 1971; Бехтерева, 1971, 1980), микроэлектродного изучения активности отдельных нейронов в ходе одномоментных стереотаксических операций (Albe-Fessard et al., 1962, 1967; Li, John, 1964; Jasper, Bertrand, 1966; Bertrand et al., 1967; Раева, 1970, 1977; Ливанов, Раева, 1972; Martin-Rodrigues, 1982; Ohye, 1982). В силу этого в 60-х годах стала возможной постановка вопроса о прямом изучении нейронных процессов мозговых систем обеспечения психической деятельности человека (Бехтерева и др., 1967а, 1971, 1973, 1977; Бехтерева,

1971, 1980; Смирнов, 1974; Бундзен, 1976; Илюхина, 1977; Гоголицын, Кропотов, 1983), в том числе систем, связанных с реализацией словесно направляемой волевой двигательной и умственной активности человека (Раева, 1972; Раева, Ливанов, 1975; Раева, 1977, 19796).

Понимание основных принципов нейронной организации словесно направляемого двигательного акта остается и сегодня одной из наименее изученных проблем в нейрофизиологии, поскольку экспериментальное исследование этих вопросов невозможно на животных, а адекватных путей изучения их у человека до недавнего времени в науке не существовало.

В течение долгого времени представление об иерархической многоуровневой организации и общих закономерностях управления произвольными движениями в условиях естественной активности человека и животных строилось на концепции кольцевого управления, рассматривающей проприоцептивную обратную связь как обязательный и решающий фактор реализации движения (Анохин, 1935, 1970; Бернштейн, 1935, 1966). В последние годы появилось представление о ведущей роли в процессах управления движениями фиксированных центральных команд, которым отводится главная роль в определении пространственных и временных характеристик организации движения. В литературе имеется ряд обзорных экспериментальных работ, освещающих современное состояние изучения организации нисходящих кортико-спинальных двигательных систем мозга (Гурфинкель, Коц, 1966; Костюк, 1973; Иоффе, 1975; Коц, 1975; Козловская, 1976; Батуев, Таиров, 1978; Evarts, 1981). Рассмотрение их не входит в задачу настоящего раздела. Он посвящен изложению данных, освещающих особенности нейронной организации сознательно реализуемого человеком словесно направляемого движения. Основное содержание раздела составляет рассмотрение наименее изученных сторон этой проблемы: общих принципов пространственно-временной кинетики протекания электрических явлений в клетках подкорковых структур мозга человека в разные этапы реализации целенаправленного движения, нейронных механизмов центральных пусковых и преднастроек перестроек; выяснение роли речевых стимулов в возникновении и протекании пусковых, командных опережающих нейронных процессов.

Как известно, изучение нейронных коррелятов тех или иных поведенческих актов сталкивается с рядом общеизвестных трудностей, связанных с включением большого числа взаимосвязанных клеточных элементов в различных морфологических структурах и системным характером развивающихся в них процессов. В решении этих вопросов за эти годы наметилось два основных подхода.

Ряд авторов, регистрирующих множественную клеточную активность с помощью методики вживленных электродов, считают наиболее информативным показателем процессов мультиклеточную активность многих популяций нейронов (Бехтерева, 1971, 1980; Бехтерева и др., 1977; John, 1977, 1982). Для исследования соотношений перестроек импульсной активности нейронных популяций, возникающих при

реализации различных, в первую очередь мыслительных, форм деятельности, в лаборатории Н. П. Бехтеревой используется специально разработанный математико-технический аппарат анализа мультиклеточной активности (Бехтерева и др., 1971, 1973, 1977; Бундзен, 1976; Гоголицын, Кропотов, 1983).

Другой подход основан на данных регистрации отдельных нервных элементов (или небольших групп их) с помощью микроэлектродной техники при условии анализа статистически значимого числа клеток в ходе многократной реализации идентичных (или однотипных) тестов. При этих условиях активность нейрона может достаточно точно отражать процессы, протекающие в системах взаимосвязанных клеток, объединенных выполнением одной операции (Костюк, 1965, 1973; Ливанов, 1965, 1972; Berns, 1969; Анохин, 1970, 1974; Коган, 1974; Раева, 1977; Швырков, 1978; Шевелев, 1978). Успешность применения этого подхода для понимания принципов функциональной организации ряда сенсорных и двигательных систем мозга показана в ряде экспериментальных работ на животных (Evarts, 1966, 1982; Berns, 1969; Костюк, 1973; Granit, 1973; Somjen, 1975; Hubel, 1982), а также в исследованиях, проведенных с диагностически-лечебными целями у человека (Albe-Fessard et al., 1962, 1967; Jasper, Bertrand, 1966; Ливанов, Раева, 1972; Раева, 1977; Раева и др., 1982; Martin-Rodrigues et al., 1982; Ohye, 1982).

Анализируя возможности описываемых двух подходов, следует подчеркнуть, что каждый из них, имея ряд преимуществ, несомненно существенно дополняет друг друга, что в целом значительно расширяет арсенал методических приемов изучения нейронных механизмов деятельности головного мозга здорового и больного человека.

В свете рассматриваемой проблемы использование микроэлектродного метода применительно к человеческому мозгу нам представляется наиболее перспективным не только с традиционных классических позиций оценки сенсорных входов, но и понимания механизмов двигательного выхода, в формировании которого у человека принимают участие, наряду с двигательными, также и речевые системы.

В настоящее время не существует сколько-нибудь общепринятого представления о нейронной организации и центральных механизмах, лежащих в основе целенаправленного запускаемого речью движения, хотя такого рода данные представляют большой интерес не только в теоретическом, но и в практическом отношении, поскольку способствуют пониманию механизмов двигательных нарушений при ряде тяжелых заболеваний ЦНС. Большой фактический материал, накопленный с использованием микроэлектродной техники во время стереотаксических операций, позволяет в настоящее время уяснить понимание некоторых аспектов этой проблемы (Ливанов, Раева, 1972; Раева, 1972, 1977, 1979а, 1979б; Раева, Кади, 1973; Раева, Ливанов, 1975; Раева и др., 1982)/

Регистрация активности нейронов с помощью микроэлектродного метода в процессе стереотаксических операций использовалась с целью функциональной идентификации подкорковых структур и определения местоположения патологических зон, подлежащих се-

лективному хирургическому разрушению. В сопоставлении с рентгенологическими данными анализ временных и структурных различий клеточных реакций в тех или иных образованиях мозга при реализации однотипных функциональных (двигательных или психологических) тестов позволял уточнять пространственную топографию подкорковых структур и выявлять в них функционально-объединенные комплексы, связанные с двигательной или психической функцией и, в частности, с патологической tremорогенной системой паркинсонизма. Такой интраоперационный функциональный контроль позволяет хирургам в ходе операции вносить индивидуальные коррекции в стереотаксические расчеты, что, согласно литературным (Albe-Fessard et al., 1962, 1967; Jasper, Bertrand 1966; Bertrand et al., 1967; Ohye, 1982) и нашим (Раева, 1977; Раева и др., 1982) данным, существенно повышает эффективность оперативных вмешательств на глубоких структурах мозга при ряде тяжелых заболеваний ЦНС (паркинсонизм, тортиколис, гиперкинезы). Успешно решая практические задачи нейрохирургической клиники при лечении двигательных расстройств, микроэлектродные исследования вместе с тем открывают уникальные возможности прямого изучения тонкой структуры клеточных сигналов, динамики электрических явлений в нервных клетках при реализации словесно направляемых форм двигательной и умственной деятельности, которые, как известно, составляют качественно новые формы высшей нервной деятельности человека.

Экстраклеточное отведение импульсной активности осуществлялось с помощью вольфрамовых микроэлектродов (1 мкм, 1—5 МОм), погружаемых в мозг в направлении заданных хирургических мишней: вентролатерального ядра таламуса (VL), медиального членника бледного шара (Pal. t.), ростральных отделов среднего мозга (Mes). Продвижение микроэлектрода по ходу трех указанных основных траекторий контролировалось рентгенологически. Пространственное местонахождение исследуемых клеточных зон производилось по стереотаксическому атласу (Schaltenbrand, Bailey, 1959) в трехмерной системе основных внутримозговых рентгенологических стереотаксических координат. Параллельно со спайковой активностью осуществлялась полиграфическая регистрация ряда электрографических процессов: ЭЭГ в стандартных отведениях, ЭМГ со сгибателей пальцев контра- и ипсилатеральной (по отношению к оперируемому полушарию) руки больного, треморограммы и др. (рис. 41).

В процессе исследований на разных глубинах погружения микроэлектрода многократно использовались однотипные функциональные тесты — реализация простейших целенаправленных движений конечностей, осуществляемых либо при предъявлении вербальных команд типа: «Сожмите пальцы в кулак!», «Поднимите руку!» и т. д., либо при предъявлении ритмических сенсорных звуковых (щелчки) стимулов, которым с помощью словесной инструкции придавалась «побудительная» сигнальная значимость, требующая выполнения идентичных движений или умственных операций. Подробнее методические особенности этих исследований описаны ранее (Раева, 1970, 1977).

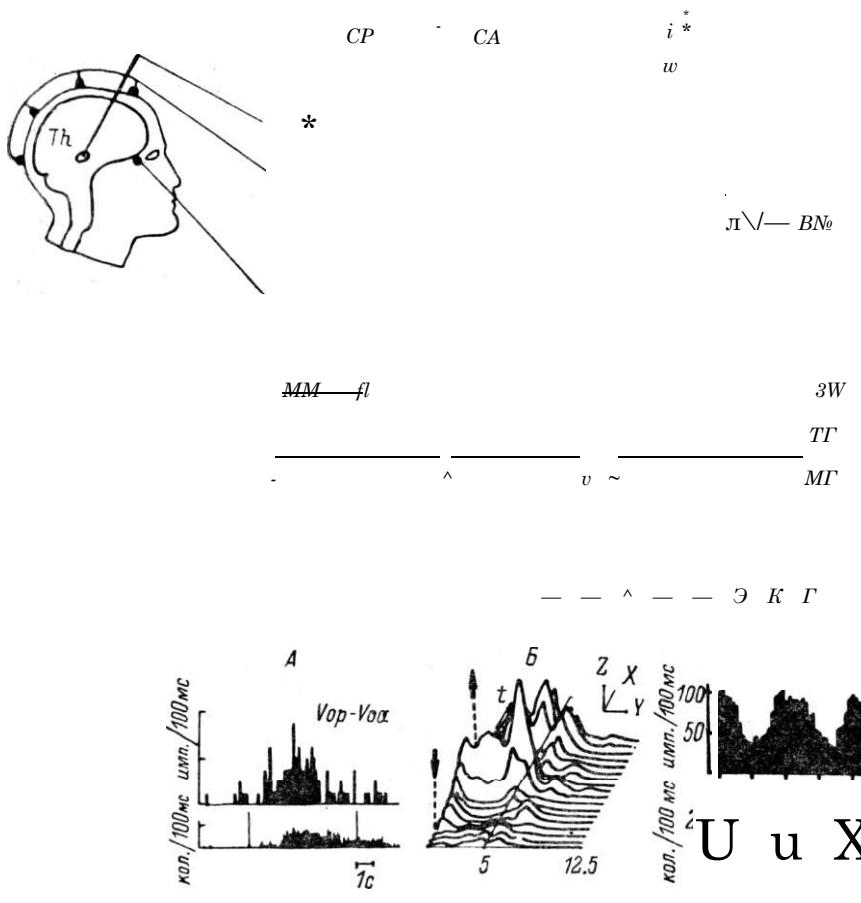


Рис. 41. Схема комплексного исследования интрапаренхиматических и экстракраниальных электрографических процессов головного мозга человека.

Вверху — анализ пространственной локализации исследуемых клеточных зон в трехмерной системе основных внутримозговых рентгенологических стереотаксических координат в сагиттальной (слева) и фронтальной (справа) проекциях. Последовательно представлены фрагменты регистрации: "активности нейронов (НГ), электроэнцефалограммы (ЭЭГ), вызванных потенциалов (БП), окулографии (ОКГ), электромиограммы (ЭМГ), трепомограммы (ТГ), механограммы (МГ), кожно-гальванической реакции (КГР), электрокардиограммы (ЭКГ). Внизу — примеры компьютерного анализа активности нейронов и потенциалов действий мыши: А — гистограмма текущей частоты клеточных импульсаций (вверху) и колебаний потенциалов действий мыши (внизу) за 100-миллисекундные отрезки времени; В — последовательность функций спектральной плотности во времени: по оси Х — время (шаг = 500 мс), У — частота, Гц, Z — мощность, усл. ед.; В — автокорреляционные гистограммы нейронной активности (вверху) и трепора (внизу) за 10-миллисекундные отрезки времени. Th — таламус; Vop-Voa — задняя и передняя части вентророрального ядра таламуса. N — число проб.

Количественный сопоставительный анализ пространственно-временной кинетики процессов, протекающих на нейронном и поведенческом уровнях в разные этапы реализации двигательного (или умственного) акта, производился с помощью специализированного анализатора и ЭВМ «СМ-3». Обработку осуществляли в зависимости от особенностей паттерна импульсной активности путем построения гистограмм: текущей частоты разрядов (бин=1СЦ-100 мс) межимпульсных (0.54-20 мс), внутрипачечных (0.2-40.5 мс) и межпачечных (104-20 мс) интервалов, ожидаемой плотности или автокорреляции (0.24-20 мс), кросскорреляции нейронной активности с электромиографическими изменениями, спектральных гистограмм исследуемых процессов. Анализировались также изменения указанных статистических характеристик во времени путем построения динамической корреляционной и спектральной функций, пост- и перпстимульных гистограмм с длительностью шага квантования 0.1—200 мс, временем анализа до 100 с. Анализ результатов обработки производился на уровне достоверности Р = 0.001—0.1. Помимо оценки распределения нейронов по функциональным, временными и динамическим характеристикам, использовался многопараметрический статистический анализ данных, включающих в себя элементы корреляционного, регрессионного и компонентного (метод главных компонентов) анализов. В работе обобщены данные количественного анализа импульсной активности более 3000 клеток различных ядер зрительного бугра, стриопаллидарного комплекса, образований среднего мозга и пограничных с ним подкорковых структур в процессе 133 стереотаксических оперативных вмешательств по поводу паркинсонизма и других дискинезий (хирурги: Н. Я. Васин, А. І. Кадин, В. А. Шабалов, Н. П. Гроховский).

Центральные пусковые и преднастроечные процессы словесно направляемого движения. Исходными теоретическими концепциями, позволившими оценить роль опережающих процессов в общей структуре целенаправленного поведенческого акта, явились представления об «опережающем возбуждении» (Анохин, 1935, 1970), «физиологии активности» (Бернштейн, 1935, 1966) и «уставочных процессах» (Miller et al., 1956; Pribram, 1975). Являясь творческим развитием идей современного системного подхода, эти во многом близкие, хотя и базирующиеся на разном экспериментальном материале, концепции позволили подойти к пониманию мозга как сложнейшей саморегулирующейся функциональной системы. Исходным узловым звеном этой системы, направленной на реализацию целенаправленного акта, являются «аппарат прогнозирования будущего результата» (Анохин, 1970), «двигательная задача» (Бернштейн, 1966), «аппарат плана и программы поведения» (Miller et al., 1956), которые, по-видимому, составляют функциональный субстрат процессов антиципации. Согласно представлению этих авторов, отличительной чертой функционирования этого звена является способность его к сложной интеграции многих входящих в систему компонентов.

Первые данные о церебральных опережающих явлениях, происходящих на корковом уровне в период подготовки и реализации челове-

ком произвольных движений, были получены с помощью методики электроэнцефалографии при выработке различных вариантов условно-рефлекторного обусловливания. Они выражались в возникновении депрессии альфа- или ролландинского ритма, в появлении вертекс-потенциалов. Более стабильными были локальные электроэнцефалографические изменения — феномен 2²-волны и потенциал готовности (Kornlumber, Deeske, 1965; Wakter, 1967; Tecce, 1972; Papacostopoulos et al., 1974; Брилинг, 1976; Батуев, 1981), регистрирующиеся в передних отделах коры за 500 мс—1.5 с до начала произвольного движения. Конкретные механизмы, как и функциональная организация этих электроэнцефалографических процессов остаются, однако, до сих пор недостаточно изученными.

Существенный сдвиг в понимании опережающих реализацию движения процессов наметился с момента применения микроэлектродного метода регистрации активности нейронов в различных церебральных структурах у животного, выполняющего спонтанные или условнорефлекторные движения (Evarts, 1966, 1982; Evarts, Thach, 1969; Kitsikis et al., 1971; Kubota, Niki, 1971; Баев, Костюк, 1974).

Позднее в исследованиях, проведенных у человека с использованием микроэлектродной техники во время стереотаксических операций, появились первые данные об опережающих перестройках, возникающих в связи с реализацией произвольных движений в клетках вентролатерального ядра таламуса (Jasper, Bertrand, 1966; Crowell et al., 1968; Раева, 1972, 1977, 1979а, 1979б; Раева, Кадин, 1973; Hongel et al., 1973; Ohye, 1982) и некоторых образований стриатума (Раева, 1972, 1977; Раева, Кадин, 1973). Были получены факты, свидетельствующие о том, что опережающие реакции нейронов в период подготовки движения могут иметь полифункциональный характер и отражать разные стороны организации процессов: связь с инициацией движений, с концентрацией внимания, с обратными афферентными потоками, идущими от рецепторов мышц при движении.

Опережающие популяционные сдвиги клеточной активности при реализации различных мыслительных операций выявлены во многих подкорковых структурах в исследованиях с использованием методики вживленных электродов (Бехтерева и др., 1971, 1973, 1977; Бундзен, 1976; Бехтерева, 1980; Гоголицын, Кропотов, 1983). Эти перестройки возникали у человека за 40+7.6 мс до ответной речевой реакции при воспроизведении слов в тестах на вербальную память, а также в задачах на умозаключение и принятие решения. Они выражались в появлении специфического частотно-модулированного управляющего кодового паттерна, коррелирующего с амплитудно-частотной характеристикой ответного верbalного сигнала. Организуясь по пейсмекерному механизму, этот управляющий нервный код, по мнению авторов, обеспечивает построение и контроль ответных речевых реакций человека при различных формах интеллектуально-мнестической деятельности. Детальное изучение пространственно-временных характеристик текущей частоты суммарной активности нейронных популяций при реализации мыслительных операций выявило в ряде подкорковых структур коротколатентный (до 300 мс) и длинно-

латентный (до 1 с) компоненты реакции опознания зрительного символа (цифры, буквы). Согласно данным Ю. Л. Гоголицына и Ю. Д. Кропотова (1983), в коротколатентном компоненте клеточных перестроек находят отражение физические, а в длиннолатентном компоненте — семантические характеристики предъявляемого символа. Продолжительность протекания (до 500 мс) и особенность формы длиннолатентного компонента авторы связывают с активацией энграмм и удержанием следа краткосрочной памяти.

Анализируя имеющиеся в литературе данные по изучению опережающих реализацию движения нейронных процессов, следует сказать, что и сегодня остаются неясными многие вопросы, имеющие принципиальное значение для понимания природы и функциональной роли этих биоэлектрических явлений в общей структуре целенаправленного двигательного акта человека. Какова роль слова, речевых систем мозга в формировании сознательного, программируемого человеком целенаправленного движения? Каковы нейронные механизмы, с помощью которых человеческий мозг может интегрировать и преобразовывать словесные «побудительные» стимулы в конкретное волевое словесно направляемое движение? Каковы особенности пространственно-временной кинетики перестроек, возникающих в клетках головного мозга человека на разных этапах подготовки и реализации двигательного акта? С какими реакциями поведенческого уровня выявляют связь регистрируемые в клетках биоэлектрические феномены?

В 1971 году во время стереотаксических операций при идентификации ядерных образований рострального таламуса мозга человека (главным образом ретикулярного ядра и пограничных с ним ассоциативных дорсальных ядер) нами были выявлены нейроны ранее неизвестного типа. Клеточные элементы этого типа (83 из 205 исследованных клеток, 40 %) выявляли избирательную реактивность к предъявлению вербальных команд, побуждающих человека к выполнению целенаправленных двигательных (или умственных) действий. Ответы этих клеток, позднее названных нами нейронами вербальных команд, были представлены физически или тонически протекающей активацией (32 из 83 реагирующих клеток) или торможением (51 из 83 реагирующих клеток), опереяющими на 0.5—1.5 с реализацию будущего движения. Эти реакции могли воспроизводиться многократно при повторных императивных словесных стимулах, выявляя достоверную связь главным образом с активацией произвольного внимания, а в некоторых зонах также и с инициацией движения. Сенсорные звуковые, так же как и словесные раздражители, не имеющие для человека функционально-смыслового значения побуждения к выполнению двигательной или умственной активности, не вызывали реакций этих клеток (Раева, 1972; Раева, Кадин, 1973; Раева, Ливанов, 1975).

В последующие годы было показано, что опережающие активационные или тормозные ответы обнаруженного нами типа нейронов — не случайный клеточный феномен местного значения, а закономерное биоэлектрическое явление, которое наблюдалось в клетках

структур определенного морфологического круга, связанных с деятельностью неспецифических и ассоциативных систем мозга: неспецифических (Rt, CM, Pf) и ассоциативных ядер (MD, Do, Zo) зрительного бугра, некоторых образований стриопаллидарного (Cd, Pal.) комплекса (Раева, 1977, 1979а, 1979б; Раева и др., 1982). Этот клеточный феномен выявлялся в нервных элементах указанных структур на самых начальных этапах подготовки двигательного (или умственного) целенаправленного действия в виде динамически протекающих локальных фокусов активности, возникающих в микросистемах функционально взаимосвязанных нейронов.

В неспецифических структурах реакции этого типа нейронов характеризовались рядом примечательных особенностей: принципиальным сходством временного, динамического и структурного паттернов ответов, опережающих реализацию движения, общностью функциональных характеристик нервных элементов. На поведенческом уровне эти пусковые нейронные процессы, как уже говорилось, выявляли связь с активацией произвольного внимания или инициацией движения, не обнаруживая достаточно четких корреляций с величиной или объемом планируемых движений.

На рис. 42 представлены характерные формы описываемого типа опережающих реакций, возникающих в нейронах ретикулярного ядра таламуса (*Rt*), головки хвостатого ядра (*Cd*), латерального членика бледного шара (*Pal. I.*) при реализации идентичного двигательного теста — сжимания пальцев руки в кулак. Видно, что физическая активационная реакция, подобно оп-ответу, возникает на предъявление вербальной команды: «Сожмите пальцы в кулак!». Реакция в этих разных морфологических образованиях характеризуется однотипным временным и структурным паттерном в виде короткого высокочастотного залпа или группы импульсов длительностью 100—200 мс, опережающих на 0.5—1.2 с реализацию будущего движения.

Детальное исследование этого клеточного феномена опережения в ретикулярном ядре таламуса, проведенное сотрудником нашей лаборатории А. О. Лукашевым (1983), показало, что в условиях регистрации ансамблевой активности (рис. 43) нейроны вербальных команд, реагируя стабильно либо активацией (рис. 43, нейрон 1, 2), либо торможением (рис. 43, нейрон 3) импульсации, выявляют кратковременно протекающее взаимодействие по реципрокному типу в моменты наибольшей концентрации произвольного внимания на этапе подготовки движения. Как видно из рис. 43, в эти короткие моменты времени группа исходно асинхронно работающих нейронов образует функционально-объединенный ансамбль взаимосвязанных клеток, объединенных выполнением одной операции.

Анализ этих динамически протекающих взаимодействий, возникающих, в микросистемах взаимосвязанных нейронов, позволяет приблизиться к пониманию клеточных механизмов командных, пусковых процессов в начальный, наиболее важный этап формирования сознательного словесно направляемого поведенческого акта человека. Об исключительно важной роли подобного рода взаимодействий

между различными корковыми и подкорковыми зонами в мозговом обеспечении функций свидетельствует ряд исследований (Ливанов, 1965, 1972; Анохин, 1970, 1974; Бехтерева и др., 1971, 1973, 1977; Коган, 1973, 1974; Костюк, 1973; Бундзен, 1976; Раева, 1977, 1979а; John, 1977, 1982; Швырков, 1978; Бехтерева, 1980).

Сходные нейронные перестройки, протекающие по активационному или тормозному типам (нередко с реципрокным типом взаимо-

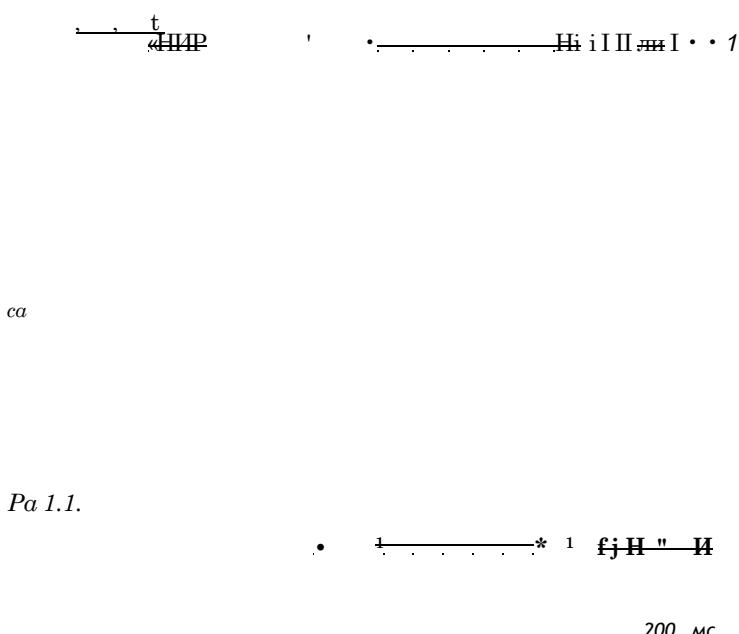


Рис. 42. Фазически паттерн реакций, возникающий в ответ на предъявление вербальной команды в нейронах ретикулярного ядра таламуса (*Rt*), головки хвостатого ядра (*Cd*), латерального членника бледного шара (*Pal. l.*) мозга человека при реализации идентичного целенаправленного движения — сжимания пальцев руки в кулак. Видно, что активационный ответ нейронов опережает инициацию движения, характеризуясь сходством временного и структурного паттернов.

1 — активность нейрона; 2 — ЭМГ сгибателей пальцев контралатеральной руки. Стрелки — предъявление словесной команды: «Сожмите пальцы в кулак!».

действий), были выявлены нами также в клетках других неспецифических ядер зрительного бугра: в срединном центре (СМ), в парасцикулярном ядерном комплексе (Pf). Однако в отличие от *Rt* клеточные элементы здесь характеризовались значительно более широким спектром реакций к разного рода воздействиям, не имеющим определенной функциональной значимости для человека. Наряду с вышеописанным типом нейронов вербальных команд здесь встречались клеточные элементы, реагирующие на сенсорные (или словесные) стимулы по типу ориентировочной реакции или на новизну раздраж-

жителя. Анализ функциональных характеристик, а также особенностей динамики протекания реакций этого типа клеток выявил близость их к «нейронам — детекторам новизны», описанным в литературе (Jasper, 1964; Трохачев, 1971).

Значительно более сложными по своей природе оказались опережающие нейронные процессы в ассоциативных ядрах зрительного бугра: в медиодорсальном (MD), дорсальном (Do) и центральных (Zo).

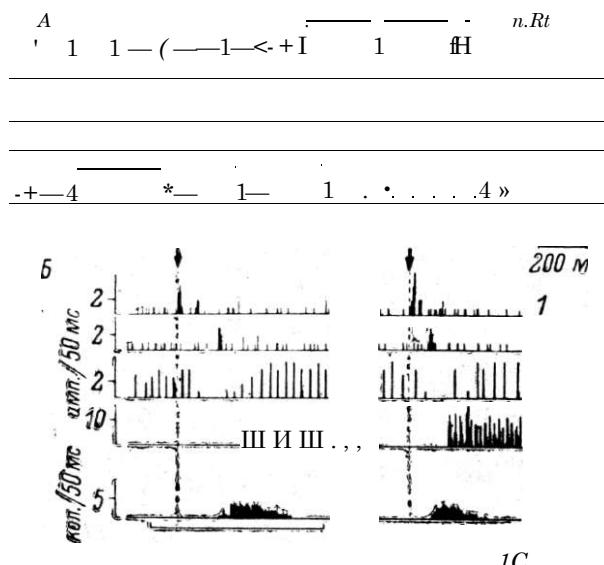


Рис. 43. Ответы четырех одновременно регистрируемых нейронов (1, 2, 3, 4) в ретикулярном ядре таламуса (*n. Rt*) на предъявление вербальной команды и реализацию целенаправленного движения — сжимания пальцев руки в кулак. Видно, что опережающие активационные (1, 2) и тормозные (3) реакции нейронов, возникающие !! ответ на предъявление вербальной команды, выявляют реципрокное взаимодействие на этапе подготовки словесно направляемого движения.

A — фрагмент нейрограммы, отводимой с левого таламуса (*L.Thal*) и ЭМГ сгибателей пальцев правой руки (*R-F*). *B* — гистограммы текущей частоты импульсации четырех, дискриминируемых по амплитуде, нейронов (1, 2, 3, 4) и колебаний потенциалов действий мышц сгибателей пальцев контроллатеральной руки (5). Представлены две повторные идентичные двигательные пробы. Стрелки — предъявление вербальной команды: «Сожмите пальцы в кулак!». Сплошной горизонтальной линией обозначен анализируемый фрагмент нейрограммы *A*,

Значительное число клеточных элементов и здесь также обнаружило избирательную реактивность к предъявлению словесных императивных стимулов. Ответы этих клеток, опережающие реализацию движения, характеризовались, однако, другим паттерном: длительными, тонически-протекающими перестройками по тормозному или активационному типам, продолжающимися в течение всего периода подготовки целенаправленного движения — от момента предъявления вербальной команды и до инициации, а иногда и до реализации движения (рис. 44, *A*). Сопоставительный анализ особенностей этих перестроек с реакциями поведенческого уровня выявил прямые психофизиологические корреляции динамики протекания этих тонических

't̪iːl̪iːui ɪl̪.iː j.

w - f r — & — — f — i ^ - U » — y r *

И

$$\Gamma^1 \cdot w - f - \Delta \cdot i$$

£32 JHHw J* ULLJ Z13

£3

w

1

+mmm

200 mc

nlin

III

200 mc

Рис. 44. Тонический паттерн реакции нейрона, возникающей в дорсальном ядре таламуса в ответ на предъявление вербальной команды и реализацию целенаправленного движения (Л), при выполнении теста на краткосрочную вербальную память (Б).

А — фрагмент нейограммы при реализации целенаправленного движения — скимания пальцев в кулак. Предъявление последовательно команд: «Пригответьесь» (две стрелки вниз), «Сожмите пальцы в кулак!» (стрелка вниз), «Разожмите!» (стрелка вверх). Прерывистая линия — момент реализации движения. **Б** — фрагмент нейограммы при реализации теста на краткосрочную вербальную память. Предъявление команд: «Запомните!» (две стрелки вниз), «Повторите цифры!» (стрелка вниз). Одинарная прерывистая линия — Фаза запечатления информации, двойная — фаза воспроизведения

перестроек с важнейшими психическими функциями: со степенью концентрации селективного внимания, с инициацией целенаправленного движения, с процессами краткосрочной вербальной памяти (рис. 44, Б).

Совершенно иным паттерном ответов и другими функциональными свойствами характеризовались нейроны подкорковых структур, связанных [с деятельностью двигательных систем мозга, а именно: релейного ядра латерального таламуса (VL), некоторых ядер стриопаллидарного комплекса (Pal.), черной субстанции и пограничных с ними образований. В отличие от описанного выше типа нейронов клеточные элементы здесь характеризовались высокой реактивностью на афферентацию, связанную непосредственно с выполнением произвольного движения. Ответы, возникающие в клетках исследованных структур, характеризовались большим полиморфизмом своих проявле-

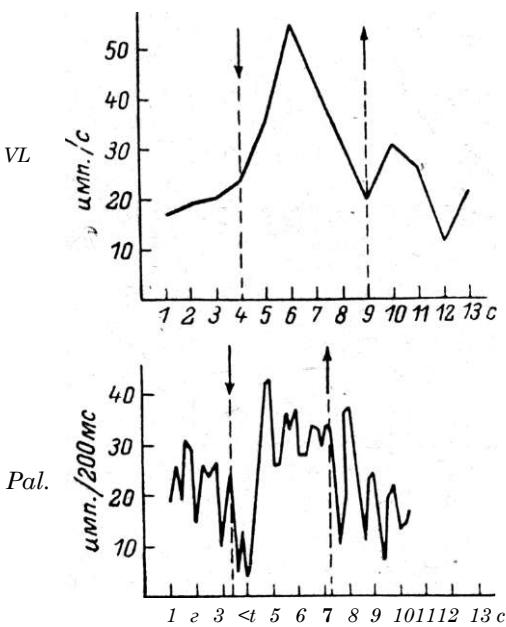


Рис. 45. Различные типы реакций нейронов вентролатерального таламуса (VX) бледного шара (Pal.) и скролупы (Put.) на реализацию идентичного движения — скжимания пальцев руки в кулак.

Графики текущей частоты импульсаций за 200-миллисекундные и 1-секундные отрезки времени. Стрелка вниз — начало, вверх — окончание движения.

§
§
§
3

UVAAJ- I I I
1 2 3 V 5 6 7 8 9 Ю 11 12 13 с

ний (рис. 45). Это выражалось в многообразии временного, динамического и структурного паттернов активационных или тормозных реакций, в различии преимущественной связи их с тем или иным этапом или фазой реализуемого двигательного акта. На поведенческом уровне эти реакции выявляли прямые корреляции с электромиографическими изменениями, обусловленными осуществлением движения (рис. 46, 47).

В настоящее время изучены особенности реакций в клетках вентролатерального ядра (VL) таламуса (Jasper, Bertrand, 1966; Crowell, 1968; Раева, 1972, 1977; Раева, Кадин, 1973; Hongel et al., 1973; Раева и др., 1982; Ohye, 1982). Примечательной особенностью клеточных реакций здесь, согласно нашим данным, являются весьма своеобразные ритмогенные ($5+1$ Гц) перестройки, возникающие в связи с реализацией произвольных движений. Эти ритмогенные перестройки в вентролатеральном таламусе (преимущественно в ядрах Voa и Vop) мы наблюдали у больных как с проявлением патологического паркинсонического ($5+1$ Гц) тремора, так и без него (при гибридных и акинетических формах паркинсонизма, а также при других дискинезиях).

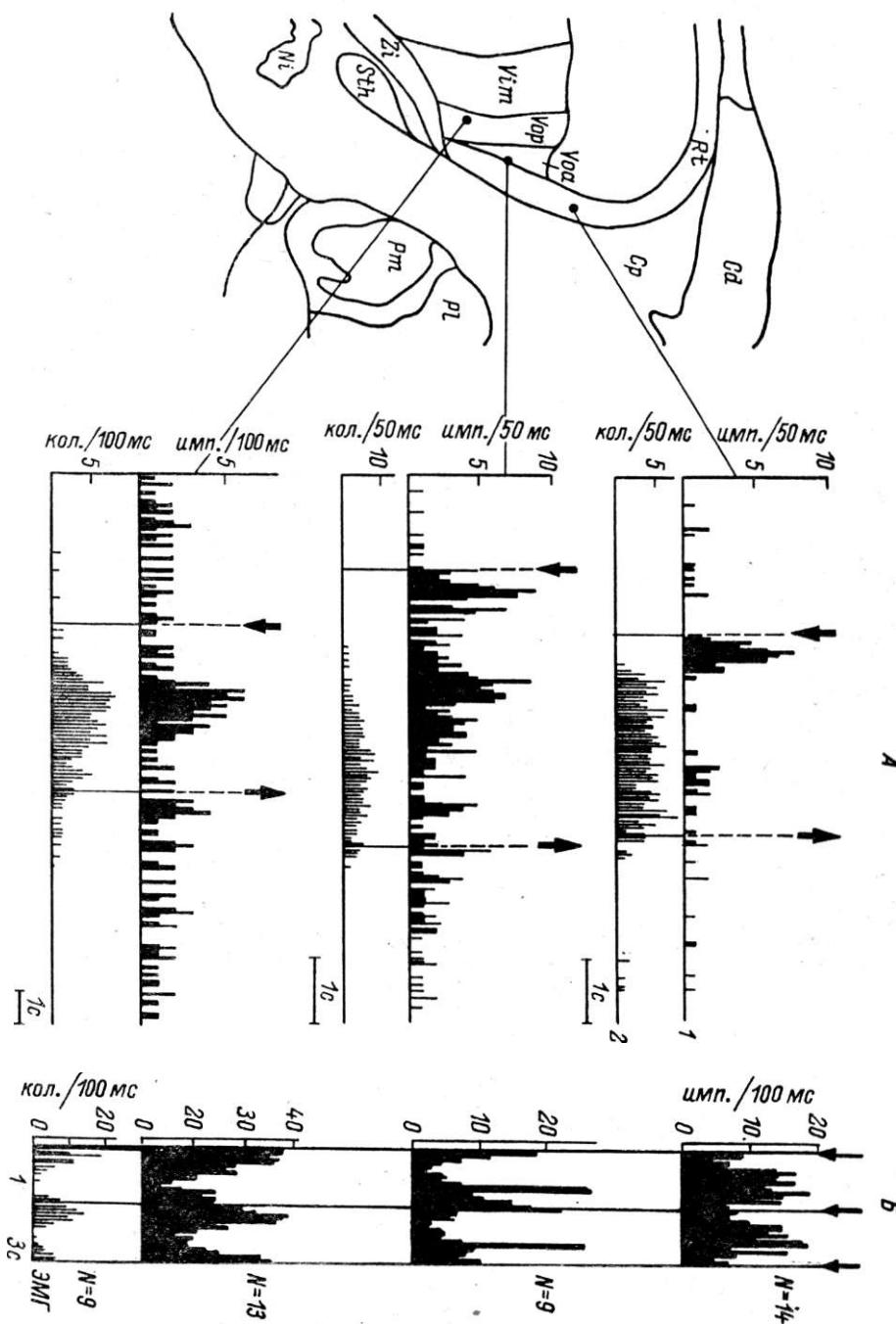
Популяционные сдвиги клеточной активности при реализации различных моторных тестов выявлены в исследованиях с использованием вживленных электродов (Бехтерева и др., 1967а; Трохачев, 1971). По данным анализа интегральной средней частоты клеточной активности, было показано, что в большом числе глубоких структур при этом возникали сдвиги преимущественно активационного характера. Сходные сдвиги в этих структурах могли наблюдаться при изменении эмоционального состояния больных, а также при активации внимания типа arousal.

При рассмотрении описанных выше разных по своему функциональному значению изменений, возникающих в клетках в связи с реализацией идентичного целенаправленного движения, наибольший интерес представляют опережающие перестройки в неспецифических и ассоциативных подкорковых структурах. Что кодируется описанным типом нейронов верbalных команд — акустические, физические параметры словесных стимулов или их внутренняя смысловая побудительная значимость?

Уяснить этот вопрос позволил сопоставительный количественный анализ динамики биопроцессов на микроуровне (активность нейронов) и макроуровне (ЭМГ) при предъявлении верbalных и сенсорных (звуковых) стимулов, имитирующих различные виды режима слежения, с применением разработанного в нашей лаборатории ав-

Рис. 46. Особенности паттерна ответов клеток в неспецифических (*Rt*, *Rt—Voa*) и релейных (*Vop*) ядрах таламуса на предъявление верbalных команд (*L*) и функционально значимых сенсорных звуковых стимулов (*B*), побуждающих к выполнению идентичного целенаправленного движения — сжимания пальцев в кулак. Видно, что активационный ответ, возникающий в одних и тех же нейронах при двух разных формах тестирования, характеризуется сходством паттерна.

Слева — схема с изображением подкорковых структур: *Cd* — хвостатое ядро; *Cp* — внутренняя капсула; *Ni* — черная субстанция; *Pi*, *Pm* — латеральный и медиальный членники бледного шара; *fit* — ретикулярное ядро; *Sli* — субталамус; *Voa*, *Vop* — переднее и заднее вентрорадиальные ядра; *Vim* — центральное промежуточное ядро; *Zi* — неопределенная зона. Точками обозначены анализируемые клеточные зоны. *A* — графики текущей частоты импульсации нейронов (*I*) и потенциалов действия ЭМГ сгибателей пальцев руки (*z*) за 50- и 100-миллисекундные отрезки времени. Стрелками обозначены предъявление верbalных команд: «Сожмите пальцы в кулак!» (стрелка вниз) и «Разожмите!» (стрелка вверх). *B* — перистимультиные гистограммы импульсации нейронов и колебаний потенциалов действия мышц сгибателей пальцев руки (ЭМГ) за 100 см. *N* — число накоплений за 3 с. Стрелки вниз — предъявление звуковых ритмических стимулов (щелчки),



томатизированного программного устройства (Соболь и др., 1982). Использование с диагностическими делями этого функционального теста позволяло в ходе операции уточнять индивидуальные особен-

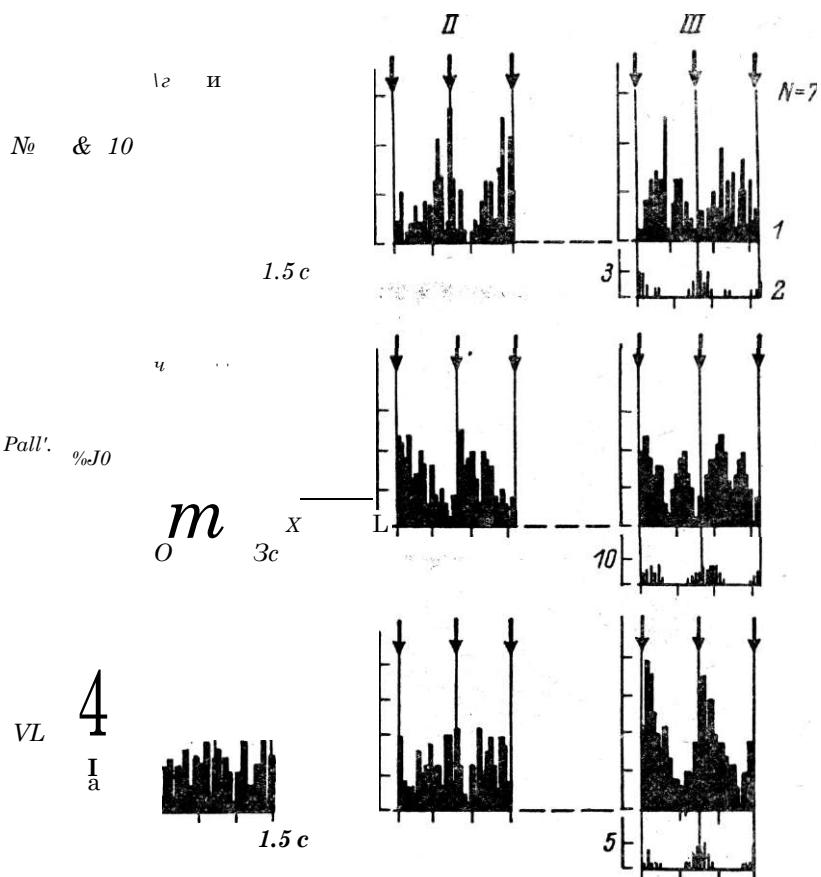


Рис. 47. Динамика перестроек паттерна реакций в клетках при изменении сигнальной значимости одного и того же звукового стимула (I—III) с помощью словесной инструкции. Видно, что изменение сигнальной значимости сенсорного стимула от индифферентного (I) до функционального значимого «побудительного» (II, III), требующего выполнения целенаправленного действия, сопровождается реорганизацией паттерна ответов в клетках.

I — инструкция: «Считайте щелчки!»; *III* — инструкция: «Сжимайте пальцы предельно точно в момент предъявления стимула!»; *Rt* — ретикулярное ядро; *Pal. I.* — латеральный членник бледного шара; *VL* — вентролатеральное ядро. Перистимультиные гистограммы импульсаций нейронов (1) и колебаний потенциалов действия ЭМГ сгибателей пальцев руки (*2*) с шагом квантования 20, 50 и 100 мс. *Период накопления* — 1.5 и 3 с. *N* — число накоплений. Стрелки вниз — предъявление звуковых ритмических стимулов (щелчки).

ности пространственного расположения нейронных зон, участвующих в реализации двигательной или психической деятельности, и, в частности, зон, непосредственно связанных с двигательной патологией паркинсонизма. Селективное разрушение этих зон способство-

вало повышению эффективности операций. Тест представлял собой последовательность из нескольких серий ритмических звуковых (щелчки) стимулов, информационное значение которых менялось с помощью словесной инструкции: от индифферентного до функционально-значимого «побудительного», требующего выполнения идентичного движения, что и на предъявление вербальной команды. При этом давалась инструкция предельно точно оценить временной интервал следования между звуковыми раздражителями, на который нужно было реагировать двигательной реакцией до предъявления сенсорного раздражителя. Правильность двигательной реакции определялась по данным регистрации ЭМГ сгибателей пальцев руки.

На рис. 46 представлены результаты компьютерной обработки одновременно двух процессов: двигательных электромиографических реакций и нейронных перестроек, возникающих в различных ядрах таламуса мозга человека при предъявлении вербальных и функционально-значимых сенсорных звуковых стимулов.

Видно, что реакции, возникающие в одних и тех же клетках при тестировании вербальными (*A*) или сенсорными «побудительными» стимулами (*B*) в условиях реализации идентичного движения, характеризовались принципиальным сходством своего паттерна.

Так, нейрон ретикулярного ядра таламуса (*Rt*) на предъявление вербальной команды отвечает фазической активацией, опережающей на 800 мс будущее движение (рис. 46, [^]4). Тот же опережающий усредненный ответ в этих же клетках мы видим при диагностическом функциональном тестировании их звуковыми «побудительными» стимулами (рис. 46, *B*). Примечательным является тот факт, что «пик» активности в этом случае возникает не в момент предъявления сенсорного раздражителя и не в момент реализации движения, а в межстимульный интервал. Учитывая описанные выше факты, обоснованный представляется этот опережающий активационный ответ нейронов связать с самокомандой, речевой посылкой исследуемого человека. Детерминирующим фактором в этом случае, по-видимому, является оценка временного интервала между сенсорными стимулами, осуществляемая человеком согласно инструкции в связи с поставленной перед ним задачей.

Сходный паттерн ответа при этих двух разных формах тестирования мы видим в клетках, отводимых с зоны,граничной между ретикулярным (*Rt*) и ростральным вентролатеральным (*Voa*) ядрами таламуса. При предъявлении вербальной команды (рис. 46, *A*) нейрон реагирует активацией как на словесную команду, так и на инициацию движения. Тот же паттерн в виде двух «пиков» активности выявляется при тестировании сенсорными «побудительными» стимулами (рис. 46, *B*). Примечательным представляется временной паттерн первого «пика», возникающего во вторую половину межстимульного интервала до инициации движения. Появление этого активационного пика, по-видимому, и здесь следует связать с речевой посылкой исследуемого человека. Второй пик активности возникает на этапе инициации движения, обнаруживая четкие корреляции с электромиографическими предпастroeчными процессами.

Иной тип реакции мы видим в релейном вентролатеральном ядре таламуса (*Vop*). Ответ клетки здесь, характеризуясь сходством паттерна реакции при этих двух разных формах тестирования, выявляет четкие корреляции непосредственно с двигательными электромиографическими изменениями в момент прихода соответствующихafferентных посылок.

Эти данные, таким образом, делают обоснованным вывод о том, что обнаруженные нами в неспецифических и ассоциативных структурах нейроны вербальных команд кодируют не акустические параметры словесных стимулов, а их внутреннюю смысловую функциональную значимость, побуждающую человека к выполнению целенаправленного действия. Вместе с тем они убедительно свидетельствуют об определяющей и регулирующей функции слова, речевых стимулов в возникновении и протекании описываемого типа опережающих нейронных процессов в общей структуре целенаправленных волевых актов человека. Обоснованность этого последнего вывода наглядно иллюстрирует рис. 47. Видно, как разная словесная инструкция, изменяющая информационную, сигнальную значимость одного и того же сенсорного стимула, может динамически перестраивать паттерн ответов описываемого типа клеток в неспецифических подкорковых структурах (*Rt, Pal. I.*), не влияя на активность нейронов релейных таламических образований (*VL*). Отсутствие при этом корреляций клеточных и электромиографических изменений говорит о нисходящей кортикофугальной природе опережающих процессов описываемого типа.

Рис. 47 убедительно свидетельствует также и о другой важной особенности реакций нейронов вербальных команд — о прямой связи их с процессами произвольного внимания. Действительно, изменение сигнальной значимости одного и того же сенсорного стимула — от индифферентного до функционально-значимого «побудительного», требующего выполнения мыслительных или двигательных словесно направляемых действий (счет, двигательный ответ), — приводит к существенным перестройкам паттерна реакций в клетках исследуемых неспецифических структур (*Rt, Pal. I.*). Сопоставление динамики этих перестроек с реакциями поведенческого уровня выявляет прямые психофизиологические корреляции их с изменениями интенсивности произвольного внимания, обусловленными разной степенью сложности реализуемой человеком целенаправленной деятельности.

Рис. 47 показывает также, сколь различными могут быть особенности нейродинамики этих процессов, «язык» кодируемой клетками информации в функционально разных элементах звеньев систем, связанных, в одном случае, с речевыми формами · "активации внимания, в другой — непосредственно с реализацией словесно направляемого движения.

На основании имеющихся в литературе данных мы предполагаем (Раева, 1977, 19796), что общеизвестные локальные электроэнцефалографические феномены, предшествующие произвольному движению, такие как негативный потенциал, или «волна ожидания» (*CNV*),

как потенциал готовности (Kornhiiber, Deecke, 1965; Walter, 1967; Тессе, 1972; Papacostopoulos et al., 1974), имеют прямое отношение к~описанным выше опережающим пусковым и преднастроечным нейронным процессам. Об этом свидетельствуют сходные временные параметры протекания локальных нейронных и корковых изменений, предшествующих произвольному движению (0.5—1.5 с), неспецифический характер клеточных и электроэнцефалографических ответов при разных формах (умственных, двигательных) сознательно реализуемой человеком деятельности, тесная связь их с интенсивностью направленного внимания человека.

Нейрокинетика словесно направляемого движения. Прямое изучение электрических процессов в статистически значимом числе клеточных элементов различных структур головного мозга человека в сопоставлении с реакциями поведенческого уровня открывает возможность подойти к пониманию особенностей пространственно-временной кинетики нейронных процессов, развивающихся при реализации сознательного словесно направляемого движения. Прослеживая во времени последовательность развития биоэлектрических перестроек, выявляя сходство и различие паттерна клеточных реакций в тех или иных морфологических образованиях, можно также в известной мере судить об особенностях межнейронных взаимодействий, возникающих в функционально-объединенных клеточных комплексах в разные этапы выполнения движения. Правомерность использованного нами кинетического подхода применительно к данному анализа элементарных электрических явлений обосновывается рядом работ экспериментальной нейрофизиологии, показавших перспективность исследования статистических, динамических и функциональных свойств отдельных нейронов для понимания основных принципов той или иной системной деятельности мозга (Костюк, 1965, 1973; Ливанов, 1965, 1972; Evarts, 1966, 1981; Berns, 1969; Коган, 1974; Раева, 1977; Швырков, 1978; Шевелев, 1978).

На рис. 48 схематически представлены особенности нейрокинетики биоэлектрических процессов и типовые формы активационных реакций, развивающихся в клетках исследованных подкорковых структур мозга человека от момента предъявления вербальной команды до реализации идентичного движения — сжимания пальцев руки в кулак. Динамика сопряженных тормозных реакций, а также многообразных ритмогенных перестроек, возникающих в пределах одного и того же (рис. 43) или в разных структурных комплексах, в схеме (в целях ее упрощения) не представлена.

При таком графическом рассмотрении становится ясным основной морфологический субстрат и последовательность развития объемного хода нейронных реакций в исследованных морфофункциональных звеньях анализируемой речедвигательной системы. О системном согласованном характере развивающихся нейронных перестроек свидетельствуют, с одной стороны, сходство, с другой — существенные различия временного, структурного и функционального паттернов ответов, возникающих в клеточных элементах этой многозвеньевой системы в разные этапы формирования движения. Складывается пред-

ставление, что они, по-видимому, отражают три иерархически и функционально разные, хотя и тесно связанные друг с другом, уровня организации рассматриваемой речедвигательной системы, —

Первое командное, пусковое, запальчное звено этой системы представлено описанным нами особым типом клеточных элементов —

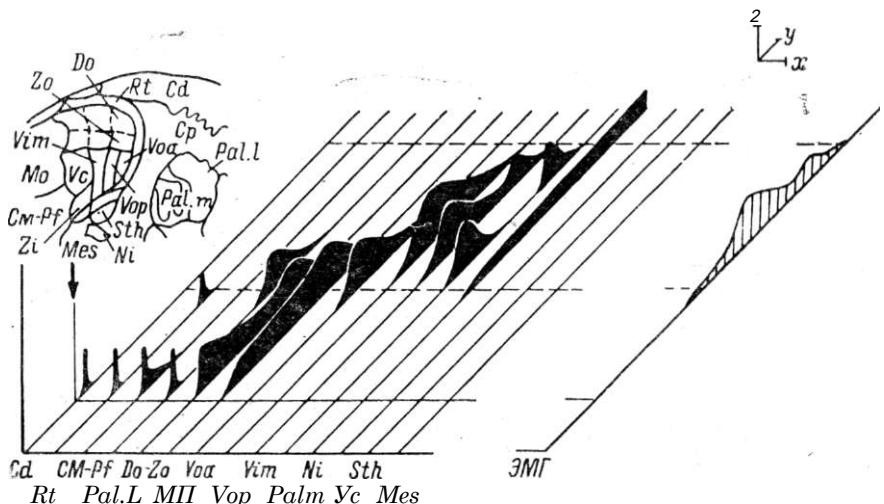


Рис. 48. Схематическое изображение в трехмерной системе координат (X , Y , Z) особенностей кинетики биоэлектрических процессов и типовые формы актиационных реакций, развивающихся в клетках подкорковых структур мозга человека в разные этапы формирования идентичного словесно направленного движения — сжимания пальцев руки в кулак. Видно, что биоэлектрические процессы, развивающиеся в клетках от момента предъявления вербальной команды («Сожмите пальцы в кулак!») до реализации движения, представлены тремя типами перестроек, характеризующихся различием временного и пространственного паттернов реакций.

По оси X — особенности пространственного паттерна клеточных ответов в исследованных структурах и двигательная электромиографическая реакция; Y — время; Z — условные единицы интенсивности ответов. Стрелка вниз — предъявление вербальной команды: «Сожмите пальцы в кулак!». Горизонтальные штриховые линии — начало и конец движения. Вверху слева — схема с изображением подкорковых структур (в сагиттальной проекции): CM — срединный центр; Do — дорсальное оральное ядро; Mes — промежуточное ядро; MD — дорсомедиальное ядро; Pal. I., Pal. m. — латеральный и медиальный членники бледного шара; P/ — парасацуккулярное ядро; Yc — вентрокуадальное ядро; Zo — центральное оральное ядро (остальные обозначения структур см. на рис. 46).

нейроном вербальных команд в неспецифических ядерных образованиях зрительного бугра (Rt , CM , Pf) и стриопаллидарного комплекса (Cd , $Pal.$) из числа исследованных нами подкорковых структур мозга человека.

Как видно из рис. 48, а также на рис. 42, 43, 46, 47, характерной особенностью нейронов этого звена является способность их реагировать на предъявление вербальных (или сенсорных) «побудительных» стимулов однотипным, преимущественно физическим, паттерном ответов, опережающих реализацию движения на 0.5—1.5 с. О системном характере этих кратковременно протекающих нейронных перестроек свидетельствует целый ряд фактов: 1) синхронность

возникновения и сходная временная последовательность протекания этих физических опережающих сдвигов (с активационным или тормозным знаком реакции) в ряде подкорковых структур мозга; 2) принципиальное сходство паттерна ответов, представленных однотипно в виде короткого высокочастотного залпа или группы импульсов длительностью 100—200 мс (рис. 42, 43); 3) общность функциональных характеристик клеточных элементов, выявляющих, с одной стороны, избирательную реактивность к речевым (или сенсорным) «побудительным» стимулам, с другой — связь с определенными поведенческими реакциями, главным образом с активацией произвольного внимания (рис. 47) или с инициацией двигательного (рис. 43, 46, 47) либо умственного волевого действия.

Не предопределяя деталей построения будущего движения, эти физически протекающие перестройки, по-видимому, являются отражением механизма, связанного с запуском речевыми «побудительными» стимулами сознательно направляемых человеком действий волевого типа (Раева, Ливанов, 1975; Раева, 1977). Возникновение этих перестроек в клетках структур определенного морфологического круга (*Rt*, *CM*, *Pf*, *Cd*, *Pal. I.*), связанных с деятельностью неспецифических, в первую очередь нисходящих кортикофугальных систем мозга, говорит о неспецифической природе этих пусковых (командных) процессов. Об этом также свидетельствует прямая связь их с процессами селективного внимания.

Второе интегративно-преднастроечное звено рассматриваемой речедвигательной системы представлено клеточными элементами ассоциативных ядер таламуса (*MD*, *Do*, *Zo*) и пограничных с ними образований. Как видно на рис. 44 и 48, отличительными особенностями нейронных процессов этого звена являются: 1) тонически протекающий паттерн опережающих изменений, возникающих в клетках в связи с предъявлением вербальных команд и продолжающихся в течение всего периода подготовки целенаправленного движения; 2) своеобразие функциональных характеристик клеточных элементов, выявляющих, с одной стороны, реактивность к вербальным (или сенсорным) «побудительным» стимулам, с другой — связь с реализацией ряда важнейших психических функций, имеющих непосредственное отношение к сознательной словесно направляемой двигательной или умственной деятельности человека.

Этот тонически протекающий тип опережающих нейронных процессов имеет иную, весьма сложную функциональную природу, которая обусловлена как нисходящими кортикофугальными, так и восходящими афферентными влияниями. Можно предположить, что клетками этого звена в тесном взаимодействии с корой и нижележащими структурами, возможно, осуществляется переработка информации, связанная не только с интеграцией вербальных (или сенсорных) «побудительных» стимулов, но также и с подготовкой и формированием программ будущего целенаправленного двигательного или умственного действия.

Третье исполнительное, оперативное, двигательное звено системы, исследованное нами на модели простейшего целенаправленного дви-

жения (главным образом сжимания пальцев руки в кулак), представлено клеточными элементами релейного вентролатерального ядра таламуса, бледного шара, черной субстанции и пограничных с ними структур (из числа обследованных морфологических образований).

Как видно на рис. 48, а также на рис. 45—47, функциональные характеристики нейронов здесь существенно отличаются от клеточных элементов двух описанных выше звеньев. Их отличительными особенностями являются: 1) высокая реактивность к реализации непосредственно самих двигательных актов; 2) большое многообразие паттернов ответов, регистрирующихся в клетках различных морфологических образований (в условиях выполнения идентичного движения!); 3) весьма тонкая структурно-функциональная специализация нейронов, выражющаяся в преимущественной реактивности их к выполнению какого-либо определенного этапа или фазы движения.

При интерпретации в целом всех описанных выше типовых форм перестроек, отражающих, по-видимому, структурно и функционально разные звенья рассматриваемой системы, особый интерес представляют наименее изученные командные, пусковые и преднастроечные процессы. Полученные факты свидетельствуют о связи этих нейронных процессов с речевым компонентом исследуемого сложного перцептивно-моторного акта человека. Существенную роль в возникновении и протекании этих командных процессов играет выявленный нами особый тип клеток — нейронов вербальных команд, который способен осуществлять вербальную, вербально-моторную, вербально-сенсомоторную интеграцию сигналов (Раева, Ливанов, 1975; Раева, 1977, 1979а, 1983; Раева и др., 1982).

Как показывают наши данные, интеграция этих сигналов осуществляется нейронами вербальных команд с помощью одного механизма, общего для многих неспецифических структур мозга и для реализации разных форм (двигательной, умственной) словесно направляемой деятельности. Благодаря конвергентным свойствам клеток этот механизм может осуществлять поливалентные формы обработки информации и активироваться неспецифически стимулами разных модальностей, интегрируемыми человеком в одно функционально-смысловое для него значение — значение сознательного словесно направляемого побуждения к выполнению целенаправленного действия. Способность нейронов вербальных команд мгновенно, физически перестраивать и повышать свою активность, динамически формировать кратковременно протекающие межнейронные взаимодействия в моменты, требующие концентрации произвольного внимания или инициации движения, позволяет яснее понять механизмы командных пусковых и преднастроечных процессов, составляющих начальный узловой элемент любого сознательно реализуемого, в том числе речедвигательного акта.

Все эти данные, вместе взятые, экспериментально подтверждают и развивают высказанную ранее (Раева, 1977, 1979а, 1979б) гипотезу о том, что обнаруженный биоэлектрический феномен нейронов вербальных команд составляет основу особой, присущей человеку ак-

тивирующей системы словесно направляемых действий волевого типа. Изложенные выше факты способствуют пониманию нейронной организации и механизмов деятельности этой активирующей системы, анализируемой нами на модели целенаправленного опосредованного речью движения.

МОЗГОВАЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЭМОЦИЙ

Среди множества проблем нейронаук, решаемых в рамках клинически ориентированных нейрофизиологических исследований, эмоции и проявления их болезненных изменений занимают особое место. Объясняется это прежде всего тем, что эмоции, являясь одной из базисных функций мозга человека, влияют на процессы восприятия, мышления, сознания, соматические и многие другие функции, окрашивают переживания действительности, отношение к окружающему миру и к самому себе и в значительной мере определяют поведение человека.

Проблеме физиологии эмоций посвящено не только огромное количество исследований и публикаций, но и большое количество обобщающих работ (Delgado, 1969, 1971; Vernet, Madsen, 1970; Adams, 1971; Health et al., 1980; Valzelli, 1980).

Исследований, посвященных мозговой организации эмоциональных реакций и состояний у человека, значительно меньше. Особенно невелико количество работ, отражающих исследование нейрофизиологических коррелятов эмоций в условиях прямого контакта с мозгом человека. Наиболее полные сведения в этом направлении представлены в ряде работ (Penfield, 1958; Penfield, Perot, 1963; Van Buren, 1968; Mark, Ervin, 1970; Van Buren, Baldwin, 1970; Valenstein, 1973; Бехтерева, Смирнов, 1975; Смирнов, 1976; Delgado, 1981; Бехтерева, Камбарова, 1984). Эти данные явились результатом развития и применения стереотаксической нейрохирургии при длительно текущих болезнях нервной системы для диагностики и лечения методом долгосрочных вживленных электродов.

Более двадцати лет тому назад нами впервые проводилось лечение больной паркинсонизмом с использованием вживленных электродов (Бехтерева и др., 1963). В результате лечения серией электрических поляризаций и лечебного микроэлектролиза больная была практически избавлена от проявлений основного заболевания, причем восстановился и ряд преждевременно (больной было 36 лет) утраченных функций организма, связанных с деятельностью эндокринных желез. Эффект лечения был более полным, чем у многих последующих больных, однако в ходе лечения развились непредвиденное и не сразу выявленное осложнение — сильное, сексуально окрашенное влечение к женщине-врачу, осуществлявшей основные лечебные мероприятия. Осложнение удалось купировать психотерапией, в ходе которой выяснилось, что поляризация зоны мозга, активной в отношении по-

давления тремора и ригидности, вызывала сильную эмоциональную реакцию сексуального типа.

Этот случай очень остро поставил две задачи: 1) повышения точности введения электродов в мозг, что было решено в Отделе нейрофизиологии человека Научно-исследовательского института экспериментальной медицины АМН СССР созданием компьютерного стереотаксиса (Усов, 1966; Аничков, 1977, 1980; Аничков и др., 1980); 2) организации контроля всего спектра свойств мозговых зон, в которые вживлялись электроды, что реализовалось в форме создания комплексного метода изучения мозга человека (Бехтерева, 1966). Комплексный метод включает анализ самых разнообразных изменений в мозгу и организме при локальных электрических воздействиях на структуры мозга через вживленные электроды и анализ динамики всех на сегодня возможных физиологических показателей мозга в процессе реализации человеком различных видов деятельности. Комплексный метод изучения мозга позволил, образно говоря, не только задавать вопросы «многоязычному» мозгу человека, но и получать ответы на том «языке», на котором мозг наиболеенятно «разговаривает» на избранную тему. Комплексный метод изучения мозга позволил по ходу диагностики и лечения больных формировать адекватные методические субкомплексы для изучения различных проблем мозга человека.

Для изучения эмоциональных реакций и состояний адекватным методическим субкомплексом явилось сочетание точечных электрических воздействий на мозг с регистрацией медленных электрических процессов в тех же условиях, а также их регистрацией при спонтанных и вызванных эмоциональных реакциях и состояниях. В данном случае следует обязательно подчеркнуть важнейшее медико-этическое положение, ^которому мы неуклонно следовали при исследовании эмоций: сколь бы важным для науки не явилось изучение организации эмоций у человека, в том числе и у данного больного, ни одно сколько-нибудь спорное по своим последствиям вмешательство не проводилось с этой целью. Отсюда получение результатов о мозговой организации эмоций при электрических воздействиях было всегда лишь анализом эффектов электрической стимуляции, электрической поляризации, электрического лизиса, проводимых для диагностики и лечения больных. За более чем двадцать лет наших исследований число диагностических электрических стимуляций измеряется десятками тысяч.

Электрические раздражения мозга человека могут вызвать разнообразные изменения психической деятельности (Delgado, 1964; Бехтерева, 1965, 1966, 1971, 1974; Смирнов, 1966, 1972, 1974; Sem-Jacobsen, 1968; Ильинский, 1970; Бехтерева, Смирнов, 1975). Наши исследования (Смирнов, 1976) у больных паркинсонизмом и фантомно-болевым синдромом показали, что осуществляемые в процессе лечения больных методом вживленных электродов электрические воздействия на глубокие структуры мозга вызывают своеобразные психические состояния. Речь идет в этих случаях о своеобразных искусственно вызванных (артифициальных) психических явлениях,

которые могут иметь как сравнительно элементарную, так и довольно сложную психологическую структуру. Психологическая структура артифициальных психических состояний определяется соотношением ее активационной, мотивационной, эмоциональной и гностической составляющих.

Артифициальные психические состояния могут быть вызваны электрическим раздражением различных подкорковых образований. В этих случаях электрическое раздражение выступает в качестве неспецифического агента, приводящего в действие механизмы запуска и механизмы реализации артифициальных психических состояний, в которых важное значение имеют не только нейродинамические, но и биохимические факторы. Происходящие при этом общие перестройки изменения режима работы мозга имеют вероятностный характер и в конечном счете определяют конкретную картину развивающегося артифициального психического состояния. Таким образом, артифициальные психические состояния рассматриваются как результат «переходного режима» работы мозга от одного устойчивого функционального состояния к другому. Важно подчеркнуть, что артифициальные психические состояния являются результатом дестабилизации деятельности целого мозга, которая может быть либо кратковременной (секунды, минуты), либо продолжительной (часы, сутки). В соответствии с этим наблюдаются кратковременные и продолжительные психические состояния. В «переходном режиме» могут создаваться новые, иногда необычные условия для деятельности многих церебральных аппаратов и систем: сенсорных, моторных, мнестических, мотивационных, эмоциональных и др.

Кратковременные артифициальные психические состояния проявляются, в частности, в виде изменения эмоционального состояния, которое очень редко достигает степени «эмоционального взрыва» (аффекта), а чаще проявляется в виде «эмоциональных вспышек». К кратковременным эмоциональным психическим состояниям, относятся, в частности, следующие: 1) состояния растерянности — изменчивое сочетание переживаний недоумения, беспомощности, страха и своеобразного интереса к необычным фактам своей психической жизни. Характерно быстрое изменение самосознания, которое воспринимается больным как распад привычной картины психической жизни и вызывает аффект недоумения; 2) состояния немотивированного беспредметного страха или немотивированной беспредметной радости. В момент аффекта больные не связывают его происхождение ни с содержанием сознания, ни с внешними обстоятельствами; 3) состояния «испуга». Страх в этих случаях имеет предметную отнесенность и прямо связывается с каким-либо отчетливым эффектом электростимуляции, который не знаком больному по прежнему опыту; 4) состояния «удовольствия» («наслаждения»), возникают в момент электрических воздействий в связи с ощущениями, обладающими приятным эмоциональным тоном; 5) и 6) состояния «удовлетворения» («довольства») и «неудовлетворения» («недовольства») — вспышки положительных или отрицательных эмоций, возникающие в тех случаях, когда получаемый результат электрических воздей-

ствий соответствовал или не соответствовал тому эффекту, который ожидался больным.

Проведенный анализ показал, что беспредметные, безотчетные эмоции страха и радости возникают вследствие относительно изолированной активности элементов церебрального аппарата эмоций, запущенной электрическим раздражением звеньев этого аппарата или структур, модулирующих его деятельность. В этих случаях активность церебрального аппарата эмоций никак не связана с его участием в работе мозга по оценке текущей информации. Формирования фиксированных форм поведения обычно не происходит, что может быть связано с неполнотой активации системы обеспечения эмоций, а также с другими факторами. Такие беспредметные и безотчетные переживания страха или радости являются эквивалентом эмоциональных психических автоматизмов.

Состояние «удовольствия» обычно приводит к развитию влечения к воспроизведению ситуаций, связанных с получением приятных переживаний, а состояние «испуга» — к развитию поведения избегания ситуаций, оцениваемых как опасные. Формирующиеся при этом типы фиксированного поведения имеют условнорефлекторную природу и быстро угасают после прекращения электростимуляций, вызывающих эмоции удовольствия или испуга, играющих роль подкреплений. В обоих случаях в развивающиеся поведенческие реакции может быть внесена коррекция превентивной или последующей психотерапией.

Кратковременные эмоциональные состояния «удовлетворения» и «неудовлетворения» возникают как результат высокодифференцированных личностных оценок разнообразных эффектов электрических воздействий. Критерии, которые использует личность для таких оценок, весьма индивидуальны и определяются высшими психологическими структурами личности, формирующими субъективную модель симптомов болезни и модель ожидаемых результатов лечения, с которыми связываются далеко идущие жизненные планы.

В настоящее время широко известны многочисленные результаты изучения эмоций, вызываемых электростимуляцией подкорковых структур мозга у животных. Эти исследования позволили сделать важные теоретические и практические выводы, но все же способствовали некоторому упрощению представлений об эмоциях человека и мозговой организации эмоций. В действительности, как показывают наши данные, эмоциональные состояния, вызываемые электростимуляцией глубоких структур мозга, представляют собой гетерогенную группу, включающую как сравнительно элементарные эмоции витального типа, так и сложнейшие высокоиндивидуализированные эмоции личностного типа.

Продолжительные артифициальные психические состояния характеризуются течением, измеряемым десятками минут, часами и даже сутками. Среди них наиболее часто встречаются активационные и инактивационные психические состояния, характеризующиеся изменениями уровня бодрствования в широком диапазоне от высоких степеней активации до глубокой инактивации, переходящей в сон.

Изменения уровня бодрствования, вызываемые электрическими воздействиями на подкорковые образования, принадлежащие непосредственно к активирующим или сомногенным системам, а чаще всего являющиеся модуляторами названных систем, рассматриваются как основной компонент развития активационных и инактивационных психических состояний.

В структуре активационных и инактивационных психических состояний эмоции находятся в зависимости от уровня бодрствования и выступают по отношению к нему как вторичные. Интенсивная генерализованная активация может развиваться с активацией эмоциональных аппаратов, вызывая либо положительное эмоциональное состояние (активация мозгового аппарата положительных эмоций — радостное настроение), либо отрицательное эмоциональное состояние (активация мозгового аппарата отрицательных эмоций, главным образом стенических, — гнев, злоба, а не тоска и печаль). Генерализованная инактивация, уменьшая возбудимость эмоциональных аппаратов мозга, снижает эмоциональную реактивность, что приводит к успокоению, безразличию, т. е. вызывает седативный эффект, а не депрессию.

Вариантами развития активационного состояния являются: 1) положительное эмоциональное состояние — гипоманиакальный синдром; 2) отрицательное эмоциональное состояние — дисфорический синдром; 3) сверхоптимальное состояние — люцидный синдром. Вариантами развития инактивационного состояния являются дремота и сон. Наиболее часто активационное состояние предшествует положительному эмоциональному состоянию, больные становятся веселыми, возрастают эмоциональные контакты, появляется склонность к шуткам и остротам, ассоциации становятся более разнообразными, иногда — «рискованными», ускоряется темп психических процессов, появляется отвлекаемость, мимика и жестикуляции становятся более выразительными, голос более громким, темп движений ускоряется. На фоне повышенного радостного настроения иногда возникают элементы расторможенности и мотивационные реакции. Описанная выше картина положительного эмоционального состояния рассматривается нами как аналог гипоманиакального состояния. Течение этого артифициального эмоционального состояния непродолжительное — около 1,5—2 ч. Значительно реже за артифициальным активационным состоянием следует отрицательное эмоциональное состояние типа дисфории, на фоне высокой психической активации (но без радостного оживления) возникает эмоциональная напряженность, сопровождающаяся иногда раздражительностью, гневливостью и злобностью, которые через 1,5—2 ч сменяются спокойным бодрствованием.

В структуру продолжительных артифициальных психических состояний иногда включаются компоненты мотивационного поведения, например внезапное побуждение к действию в активационном состоянии, ослабление побуждения к действию — в инактивационном. В течение активационных состояний наблюдалось усиление эмоционально-мотивационных реакций² отражающих личностные от-

ношения, например появление элементов полового, агрессивного или оборонительного поведения.

В весьма редких случаях повторные электрические воздействия на образования лимбико-ретикулярного комплекса становились причиной развития эмоционально-мотивационных артифициальных психических состояний. В этом случае аффекты не были преходящими, а приводили к развитию более стойких поведенческих реакций. Последние характеризуются эмоционально напряженной активностью, направленной на достижение определенной цели. Речь идет, например, о формировании влечения к получению электрических воздействий, дающих ощущения с исключительно приятным эмоциональным тоном, или поведения избегания ощущений с неприятным, тягостным эмоциональным тоном. Такие эмоционально-мотивационные состояния имеют, по-видимому, условнорефлекторную природу, причем в качестве подкрепления выступает положительный или отрицательный эмоциональный тон артифициальных ощущений. Самоконтроль в этих случаях относительный: при его ослаблении витальная основа мотивационного поведения выступает исключительно ярко. Эти формы мотивационного поведения без соответствующего подкрепления угасают или трансформируются в другие, более сложные — типа влюбленности, неприязни и пр. Однако они могут поддаваться внешней коррекции.

Наконец, имеются единичные наблюдения формирования эмоционально-мотивационного поведения типа навязчивых состояний — фобий и навязчивых представлений (Смирнов, 1976). В определенных условиях такого рода артифициальные состояния могут формироваться в течение нескольких секунд после электростимуляции некоторых точек зрительного бугра, мезэнцефального отдела ствола, а затем существуют, не требуя какого-либо подкрепления. Как показал анализ (Смирнов, 1974), основным условием для формирования механизмов таких артифициальных навязчивых состояний является осуществление поведенческого акта в момент экстренного изменения функционального состояния мозга, вызванного электростимуляцией. При этом происходит патологическая перестройка мозговой организации функциональной системы, реализующей поведенческий акт с прочной фиксацией появившихся в системе изменений в долгосрочной памяти по механизму импринтинга. Сущность импринтинга заключается в срочном формировании матрицы долгосрочной памяти особой прочности, предпосылка к чему создается возникающим особым состоянием мозга. Весьма вероятно, что описанный тип формирования навязчивых состояний на основе импринтинга является одним из возможных вариантов срочного развития устойчивого патологического состояния (Бехтерева и др., 19676; Бехтерева, 1974).

Необходимо отметить, что в отличие от первого случая все артифициальные навязчивые явления могут быть очень быстро и полностью устранены путем лечебных электростимуляций точек мозга (в структурах таламической или стволовой неспецифической системы), вызывающих изменения функционального состояния мозга, против-

воположные по знаку активационной и эмоциональной формам активности, наблюдавшимся при формировании конкретных официальных навязчивых явлений (Бехтерева, Смирнов, 1975).

Анализ электрических стимуляций показал, что в мозгу человека существуют зоны, электрическая стимуляция которых с высокой вероятностью вызывает эмоциональные реакции. Это — прежде всего некоторые зоны лимбико-ретикулярного комплекса среднего мозга, а также и ряда ядер зрительного бугра.

Проведенные наблюдения показали, однако, значительно большую распространенность в мозгу человека зон, электрическая стимуляция которых может вызывать эмоциональную реакцию. При этом сравнение результатов, полученных у разных больных, показало, что при стимуляции в пределах одних и тех же зон эмоциональная реакция могла наблюдаваться у одного больного и не наблюдаваться у другого.

Естественно, в этом случае следовало делать поправки на то, что электроды в связи с пределом точности метода расчетного попадания в заданные структуры мозга могли оказаться у разных больных в несколько различных точках одной и той же зоны мозга, а также на индивидуальные вариации строения мозга. Однако более чем двадцатилетний опыт наблюдений результатов электрической стимуляции позволяет нам сейчас говорить о внутривидовой вариативности строения эмоционального мозга человека. Только часть структур, прежде всего общих для человека и высших животных, вызывает в подавляющем большинстве электрических стимуляций эмоциональную реакцию. При стимуляции других зон мозга появление эмоциональной реакции — скорее исключение, чем правило; причем и у того больного, у которого была обнаружена эмоциональная реакция при стимуляции, скажем так, «нетривиальной» для этой реакции структуры, эффект наблюдался чаще всего не при каждой стимуляции. Этот эффект, по-видимому, существенно зависел от исходного состояния стимулируемой зоны мозга.

В тех случаях, когда через вживленные электроды проводилась диагностическая стимуляция, удалось наблюдать, что иногда уже только стимуляция приводила к уменьшению выраженности клинической симптоматики.

Это навело на мысль использовать в лечебных целях не только разрушение микро- или макрозон мозга, но и саму электрическую стимуляцию. Среди лечебных воздействий при хронических заболеваниях мозга появился новый прием — лечебная электрическая стимуляция (ЛЭС). Начиная с 1971 г. нами стали проводиться курсы ЛЭС глубоких структур мозга (Бехтерева и др., 1972; Смирнов, 1972) для лечения эпилепсии, гиперкинезов и фантомно-болевых синдромов. Во время диагностических и лечебных электростимуляций осуществлялся непрерывный контроль за динамикой симптомов болезни, общего и психического состояния и регистрировались физиологические показатели жизнедеятельности мозга. ЛЭС в зависимости от конкретных лечебных задач подвергались эмоционально нейтральные и эмоционально активные точки мозга. И если ЛЭС

явилась качественно новым, исключительно щадящим лечебным приемом, анализ ее результатов представил также качественно новые данные о мозговой организации обеспечения эмоциональных реакций.

Оказалось, что в процессе стимуляции эмоциогенных зон мозговое обеспечение эмоций может меняться; причем, по-видимому, именно это является по крайней мере одним из механизмов развития лечебного эффекта (если не основным его механизмом!). Это проявлялось в том, что при повторных стимуляциях эмоциогенных зон положительные эмоциональные реакции начинали вызываться не только с них, но и при стимуляции исходно эмоционально нейтральных зон мозга. В ходе повторных лечебных стимуляций существенно изменялось также общее функциональное состояние мозга. Это, наряду с изменением поведения и клинических симптомов, обнаруживалось и в реакциях на стимуляцию. Дело в том, что, как правило, при стимуляции различных мозговых зон — эмоциогенные зоны здесь не представляют исключения — наблюдается не только какая-то одна, но две-три или целый спектр реакций. Этот спектр реакций при стимуляции эмоциогенных зон, например в области срединного центра таламуса, миндалины, мог включать развитие витального страха или тоски, чувства неуверенности, удовольствия, повышенного настроения, ощущение бодрости, сексуальные мотивации и паряду с этим повышенную потливость, чувство голода, нелокализованное чувство боли, ощущение зуда в области лица, непроизвольные воспоминания отдельных фраз, картин из прошлой жизни. С изменением состояния мозга и соответственно состояния больного и одновременно с увеличением числа эмоциогенных зон спектр реакций постепенно менялся. Так, например, у больной Х. стимуляция эмоциогенных зон начала постепенно вызывать преимущественно эмоциональные реакции (Бехтерева, Камбарова, 1982, 1983, 1984). Следует подчеркнуть, что если при диагностической электрической стимуляции наблюдались и положительные и отрицательные эмоции, то для лечебной электрической стимуляции использовались исключительно зоны, стимуляция которых вызывала положительный эмоциональный эффект. При этом, так как с одной и той же зоны при изменении характеристик стимулирующего тока вызывались нередко и положительные и отрицательные эмоции, характеристики тока также строго выдерживались таким образом, чтобы вызвать в лечебных целях только положительные эмоции.

При попытках понять механизмы быстрого изменения территории эмоционального мозга под влиянием повторных стимуляций зон на первый взгляд напрашиваются представления о доминанте. О том, что под влиянием повторных стимуляций резко активируется зона стимуляции, приобретает свойства доминантного очага со всеми вытекающими отсюда последствиями «притягивания» возбуждения и появлением, таким образом, эмоциональной реакции при стимуляции исходно нейтральной зоны за счет дистантной активации собственно эмоциогенной зоны. Полное исключение роли этого ме-

низма было бы, вероятно, неверным. Однако наличие у человека «нетривиальных» (по сравнению с мозгом высших животных) звеньев в мозговых системах обеспечения эмоций, а также зависимость реакций на стимуляцию от исходного функционального состояния мозга делают вероятным механизм истинного увеличения территории эмоционального мозга в описываемой ситуации, раскрытие (восстановление!) потенциальных возможностей полифункциональных нейронных популяций. Потенциальная и реальная полифункциональность нейронных популяций, проявление различных и, наоборот, каких-то определенных свойств при различных функциональных состояниях — огромное богатство мозга, являющееся одним из краеугольных камней здания его надежности, возможности мобилизовать при необходимости дополнительные резервы (Бехтерева, 1971, 1974, 1980). Именно на основе полифункциональности нейронных популяций возможна модуляция территорий и прежде всего количества зон мозга, включающих в обеспечение той или иной деятельности. В описываемом нами случае модуляция эмоционального мозга происходит при общем изменении функционального состояния мозга за счет повторной электрической стимуляции эмоциогенных зон. Но функциональное состояние мозга меняется очень существенно и под влиянием факторов внешней среды и изменений биохимических процессов в мозгу и в организме. Отсюда понятно, какое значение имеют представленные материалы для педагогики, для нейрофизиологии и в том числе фармакологии биохимически активных веществ, тропных к ЦНС.

Как указывалось выше, уже давно, более двух десятилетий назад, после первого обнаружения эмоциогенной зоны (по расположению в мозгу, казалось бы, нейтральной), вызвавшей при воздействии на нее наряду с положительным лечебным эффектом и побочный эмоциональный, остро встал вопрос о необходимости создания системы оптимального контроля, максимального ограждения большого от побочных эффектов. Такой системой контроля явилось сочетание электрической стимуляции с регистрацией различных физиологических показателей жизнедеятельности мозга при разных физиологических и патологических состояниях и при применении функциональных проб, полнее проявляющих различные свойства мозговых зон. Эта система описывается в наших исследованиях под названием комплексного метода изучения мозга. Регистрация всех возможных показателей жизнедеятельности мозга, всех его физиологических «языков» позволила, в частности, при изучении индивидуальной организации эмоционального мозга выбрать тот физиологический процесс, с помощью которого данная задача решалась бы наилучшим образом. Сравнение результатов исследования различных физиологических процессов при эмоциогенных тестах и спонтанных эмоциональных реакциях показало, что наиболее адекватными физиологическими показателями для описания и изучения изменений в мозгу при эмоциональных реакциях и состояниях являются сверхмедленные физиологические процессы (СМФП) милливольтового диапазона, т. е. процессы, которые в литературе известны под на-

званиями: постоянный потенциал, устойчивый потенциал, потенциал постоянного тока, омега-потенциал (Илюхина, 1982).

Подобный физиологический процесс был, по-видимому, зарегистрирован с мозга одним из первых еще в конце прошлого века (Данилевский, Катон). Исследования этого процесса начали вновь проводиться с конца 30-х годов, однако следует подчеркнуть, что методика его регистрации стала достаточно удобной и надежной лишь с созданием усилителей постоянного тока, что произошло сравнительно недавно. Именно этим, по-видимому, можно объяснить то положение, что работ с применением этого показателя состояния мозга много меньше, чем с использованием электроэнцефалограммы (ЭЭГ), вызванных потенциалов (ВП) и других физиологических процессов. Это положение подчеркивается нами в связи с несоизмеримостью в настоящее время числа такого рода работ с исключительной адекватностью СМФП для изучения эмоциональных реакций и различных состояний мозга, а как сейчас ясно главным образом из работ В. А. Илюхиной, и не только мозга, но и печени, мышц и других органов.

В реальной жизни исследователей наряду с закономерным поиском и перебором возможностей вряд ли кто-нибудь, особенно в хорошо организованных исследованиях, будет отрицать значение «счастливого случая». Около двадцати лет назад у больной паркинсонизмом, лечение и диагностика у которой осуществлялись с помощью долгосрочных электродов, до диагностической стимуляции записывались различные физиологические показатели жизнедеятельности мозга. И вдруг обычно очень медленно меняющиеся СМФП милливольтowego диапазона резко отклонились от исходного уровня. Совершенно естественным был немедленный вопрос врача к больной: «Скажите, пожалуйста, что Вы чувствуете?». Больная испуганно ответила вопросом па вопрос: «Что, мое состояние действительно так плохо?». Состояние больной было вполне удовлетворительным, ее легко успокоили — и на глазах исследователя вернулся к исходному уровню сверхмедленный потенциал. А произошло вот что: в лабораторию внесли кислородную подушку, которую больная видела на кануне у постели умирающей соседки по палате. Важность использования СМФП для изучения эмоциональных реакций после этого «случая» стала очевидной.

Исследование внутримозговых коррелятов эмоциональных реакций первоначально проводилось одновременно с хорошо известным периферическим показателем эмоциональных перестроек — кожно-гальванической реакцией. И уже с самых первых записей стало также очевидным, насколько более информативными являются записи СМФП изнутри мозга по сравнению с любым другим физиологическим процессом и в том числе кожно-гальванической реакцией.

Регистрация СМФП осуществлялась между каждым из внутримозговых электродов и референтным электродом. В качестве измерительного прибора применяли специальный 8-канальный буферный усилитель постоянного тока с входным сопротивлением 150 МОм

в сочетании с цифровым измерительным микровольтметром «В-7—22». Математическую обработку результатов измерений проводили на ЭВМ «Электроника 100/И». Для каждого из выделенных состояний больных оценивали среднее значение СМФП и среднеквадратичное отклонение, вычисляли доверительную оценку среднего значения с использованием критерия Стьюдента при $P < 0.001$.

Регистрация СМФП при спонтанных и вызванных эмоциональных реакциях и состояниях впервые позволила исследовать интенсивность изменений в мозгу, коррелирующих с эмоциями, характер этих изменений, их длительность и пространственное распределение. СМФП позволили описывать интенсивность изменений в мозгу в мил-

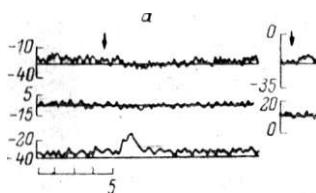


Рис. 49. Изменения устойчивого потенциала (УП) СМФП в период развития эмоции радости (а, б) и печали (в).

а — кора левой лобной доли; б — правый крючок гиппокампальной извилины; в — правая миндалина. По оси ординат — величина УП, мВ; по оси абсцисс — время, мин. Калибровка — 5 мин. Стрелками показаны моменты предъявления эмоциогенных тестов.

ливольтах, их длительность — в десятках секунд или чаще в минутах и часах (Бехтерева, Камбарова, 1982, 1983, 1984) (рис. 49).

На рис. 49 показана динамика устойчивой составляющей СМФП в области коры лобной доли, крючка гиппокампальной извилины и правой миндалины у больной с относительно сохранной эмоциональной сферой в период эмоций, вызванных специальными тестами (неожиданное для больной сообщение приятной и неприятной информации).

Динамика СМФП в период переживания эмоции радости характеризуется, как правило, значительными (от 20 до 40 мВ) кратковременными (5—10 мин) отклонениями СМФП в одной зоне той или иной исследованной структуры. Реакция СМФП в процессе переживания отрицательной эмоции (страх перед предстоящей операцией) принципиально сравнима с описанной выше. Основные отличия состоят в том, что местное увеличение интенсивности СМФП носит более затяжной характер (15—20 мин) и, как правило, сочетается с реципрокной (уменьшение интенсивности СМФП) динамикой СМФП в соседней зоне. Локальность изменений СМФП, значительные изменения их уровня, а также реципрокная динамика в близлежащих зонах структуры наблюдаются и в тех случаях, когда отрицательная эмоция в виде аффекта страха, испуга и др. возникает у больных с нарушениями эмоционального состояния.

На рис. 50 показан сдвиг СМФП, коррелирующий* с эмоциональной реакцией типа пароксизмально возникающего аффекта сильного

страха, длившегося около 3 мин. Сама больная после окончания реакции характеризовала это состояние как «предчувствие сильного страха», сознание в этот период не утрачивалось, больная адекватно оценивала пережитое состояние. Уровень СМФП изменился только в трех зонах правой миндалины. В остальных трех зонах этого образования, а также в других структурах (левые миндалина и гиппокамп, оба крючка, симметричные зоны коры в области полюса височных долей) динамика СМФП отсутствовала.

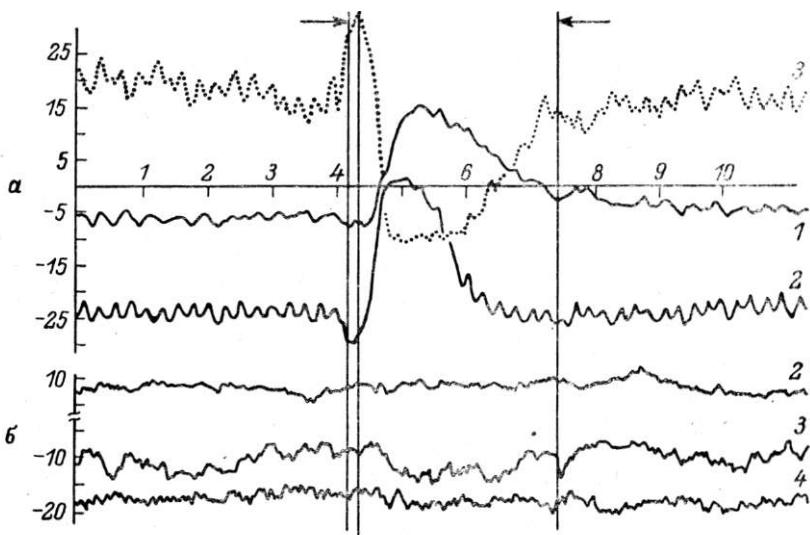


Рис. 50. Динамика УП СМФП в различных зонах правой (а) и левой (б) миндалин в процессе реализации пароксизмально развивающегося аффекта страха.

Стрелками показано начало и конец экспрессивных проявлений эмоции: «У меня предчувствие — сильный страх», «Страх прошел». Цифры над кривыми — номера электродов. Остальные обозначения — как на рис. 49.

Важным в этом случае представлялось появление первых изменений физиологического показателя более чем за одну минуту до экспрессивных признаков эмоций, ограничение изменений СМФП узким кругом зон мозга и, наконец, демонстративная рецилрокная динамика СМФП в соседних, отстоящих на 2–3 мм зонах мозга.

Прямая регистрация физиологических показателей мозга у больных, диагностика и лечение у которых осуществляются с помощью вживленных электродов, открыла, как вполне очевидно, совершенно новые возможности в познании мозга человека. В то же самое время следует всегда помнить об ограничениях, неизбежных в этих условиях. О медико-этических ограничениях, особенно значимых при исследовании эмоций, уже говорилось ранее. В данном случае речь идет об ограниченном числе зон в пределах также ограниченного числа мозговых структур, в которые вводятся вживленные электроды у каждого больного. Отсюда, как вполне понятно, обнаружение перестроек СМФП в определенных зонах мозга не может расцени-

ваться как показатель того, что эти изменения развились только в данных зонах мозга. Нельзя исключить при этом, что в других анатомических структурах мозга и зонах этих структур также развиваются изменения СМФП, которые в связи с этим методическим ограничением не обнаруживаются. И в то же самое время полученные данные все же свидетельствуют о возможности развития пространственно очень ограниченных и приуроченных к определенной мозговой зоне сдвигов СМФП, коррелирующих с эмоциональной реакцией. Таким образом, несмотря на исходные методические ограничения, есть основания говорить о том, что эмоциональная реакция может развиваться при вовлечении в ее обеспечение ограниченного числа мозговых зон. Иными словами, эмоциональные реакции имеют в мозгу структурную приуроченность, и не каждая даже интенсивная эмоциональная реакция обеспечивается генерализованными изменениями в мозгу или вызывает их. И, хотя подобного рода ограниченные изменения в мозгу наблюдались при эмоциональных реакциях, развивавшихся при сравнительно мало измененном или исходно близком к нормальному эмоциональному состоянию, они должны учитываться при обсуждении мозговых механизмов обеспечения эмоций.

На рис. 51 показана динамика СМФП в период реализации эмоциогенного теста больной, страдавшей психосенсорными (эмоционально-мнестическими) пароксизмами и расстройствами настроения. Динамика СМФП исследовалась на фоне спонтанного ухудшения состояния, сопровождавшегося колебаниями настроения с периодами негативизма.

Изменения СМФП в рассматриваемом случае были связаны с воспоминанием неприятных событий прошлого, переживаниями по этому поводу, слезами. Исследования проводились с диагностической целью для выяснения структурно-функциональной основы эмоциональных нарушений.

Сравнение динамики СМФП во время пароксизма аффекта (рис. 50) и в состоянии сильных переживаний (рис. 51) выявило, что длительное отрицательное эмоциональное состояние отличалось от кратковременного аффекта страха не только вовлечением в деятельность большего числа образований, в частности ряда зон в левой миндалине, но и характером самих изменений СМФП. В правой миндалине в организацию эмоционального состояния включались зоны, не вовлекавшиеся в формирование пароксизма аффекта. Только область 3-го электрода вовлекалась в формирование отрицательных эмоций и в том и в другом случае. Однако характер изменений существенно различился. В период длительных изменений настроения с эмоцией горя СМФП в обеих миндалинах градуально увеличивались, достигая максимальной величины на 10—14-й минуте от начала реакции (на 20 и 5 мВ соответственно в области 3-го и 5-го электродов). В левой миндалине наблюдалась та же тенденция — приблизительно к этому же времени СМФП увеличился на 20 мВ в зоне 2-го электрода и на 10 мВ в зоне 4-го электрода. На этом фоне у больной появились слезы и выраженные поведенческие при-

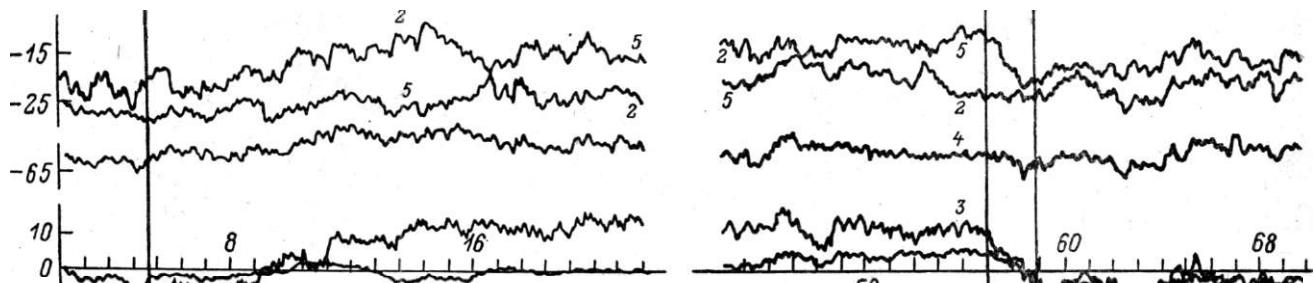


Рис.51. Динамика УП в различных зонах левой (а) и правой (б) миндалин в период развития эмоций переливаниями страдания, вызванных воспоминанием неприятных событий из прошлого.

Справа и слева — фрагменты исследования, длившегося 70 мин. Стрелкой слева обозначено начало **EMOTIONALНОГО** теста, двумя стрелками справа ограничено время психотерапевтической беседы. Остальные обозначения — как на рис. 49 и 50.

знаки сильных переживаний. Основные тенденции в динамике СМФП в области правой миндалины сохранялись, несмотря на изменения силы эмоциональной реакции, а в левой миндалине в это время обнаружились реципрокные изменения СМФП между зоной в области 5-го электрода и зонами в области 2-го и 4-го электродов. В области 5-го электрода потенциал быстро возрос (на 20 мВ), в двух других — уменьшился (соответственно на 25 и 5 мВ). Затем повторился аналогичный описанному цикл изменений СМФП в левой миндалине, и на 49-й минуте от начала эмоциогенного теста (на фоне слез) в левой миндалине вновь появилась динамика СМФП, практически воспроизводящая первый эпизод. Психотерапевтическая беседа исследователя с больной полностью успокоила больную, на этом фоне во всех описываемых зонах обеих миндалин наблюдалась отчетливая тенденция к быстрому возврату СМФП к исходному уровню.

Итак, сочетанное изучение динамики СМФП и характера поведенческих проявлений двух состояний (пароксизм страха и длительное негативное изменение эмоционального состояния) дает возможность рассмотреть вопрос о наличии общего и специфического в механизмах организации каждого из этих состояний.

Зона в области 3-го электрода в правой миндалине (где наблюдалось критическое увеличение СМФП в период организации эмоции страха), вероятно, играет роль основного звена в механизмах запуска этой реакции (рис. 50). Состояние этой же зоны, по-видимому, имеет принципиальное значение в организации отрицательного эмоционального состояния (рис. 51). Градуальный рост величины СМФП, стабилизация его на определенном уровне в период наибольшей выраженности экспрессивного компонента переживаний, отсутствие колебаний при изменениях СМФП в других зонах ипсис и контрлатеральной миндалины — все это говорит о том, что главным образом эта зона и в меньшей степени другие создают и поддерживают определенный уровень возбуждения в системах, контролирующих эмоции, и что этот уровень возбуждения является необходимым для формирования отрицательных эмоциональных реакций этого типа у данной больной. Вместе с тем следует отметить значительные колебания СМФП в левой миндалине, а также разнонаправленные изменения потенциала, связанные с выраженностью эмоциональной реакции. Это в свою очередь дает основание полагать, что динамика СМФП в левой миндалине в большей степени отражает, а возможно и детерминирует, интенсивность и содержательную часть эмоции переживания.

Изложенное выше позволяет заключить, что оба рассмотренных состояния формируются на основе очага гиперактивности в правой миндалине, но локализация других зон в системах их обеспечения и конкретный механизм организации соответствующих мозговых систем различны.

Положение о структурной привязанности эмоциональных реакций и состояний не исключает полностью бытующего представления о том, что эмоциональные реакции обеспечиваются или сопровожда-

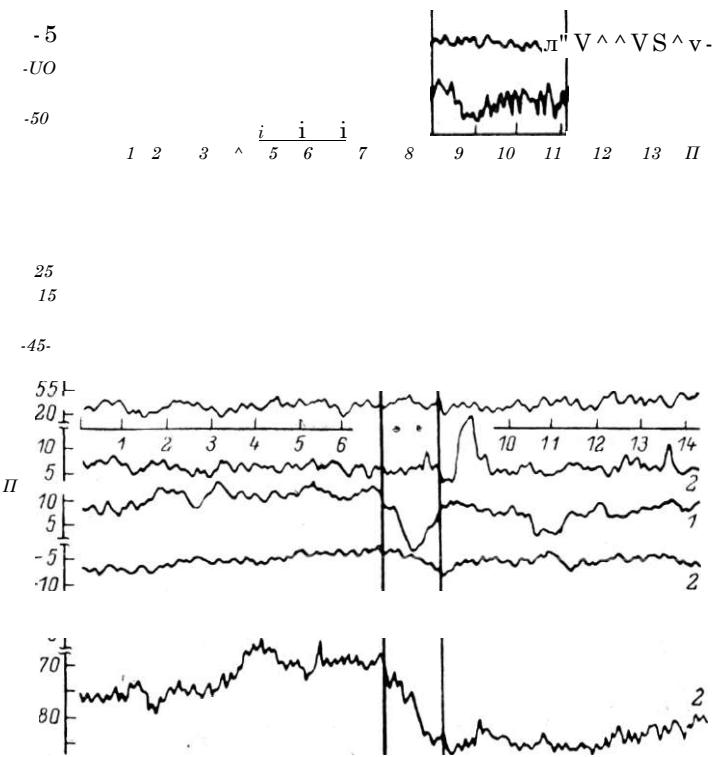


Рис. 52. Изменение УП СМФП в различных зонах правой (а) и левой (б) миндалин и правого (в) и левого (г) гиппокампов во время воспоминания мелодии любимой песни.

I — период компенсированного эмоционального состояния; II — перпод расстройства настроения в виде эмоциональной лабильности, раздражительности. Две вертикальные линии ограничено время самоотчета больной. Остальные обозначения — как на рис. 49 и 50.

ются Генерализованными изменениями в мозгу. При исходно изменившемся эмоциональном состоянии сдвиги СМФП при эмоциональных реакциях, как правило, регистрируются в значительно большем числе мозговых зон в пределах одной и нескольких мозговых структур (рис. 52). На рисунке видно, что при исходно неизмененном эмоциональном состоянии спонтанная положительная эмоциональная реакция (настроение ровное, вспомнила мелодию любимой песни) сопровождается изменениями СМФП (снижением их величины более чем на 15 мВ) только в одной зоне правой миндалины. У этой же больной воспоминание мелодии той же песни на исходно измененном эмоциональном фоне (колебания настроения с высоким уровнем тревожности) сопровождается сходными изменениями СМФП в той же зоне мозга. Однако наряду с этими изменениями СМФП в этом состоянии больной сдвиги СМФП наблюдаются и в других исследуемых зонах мозга. В организацию реакции дополнительно вовлекается зона в области 3-го электрода правой миндалины, две зоны в левой миндалине и левом гипокампе. В описываемом случае заслуживает внимания этап опроса больной. Самоотчет, предполагающий речедвигательную активность в компенсированном (близком к норме) эмоциональном состоянии, не вызывает значимых изменений СМФП. Напротив, рассказу больной, по содержанию сравнимому с первым (поскольку речь вновь шла о мелодии и словах любимой песни), на фоне болезненного изменения состояния сопутствует демонстративная динамика СМФП. Два признака характеризуют динамику СМФП в последнем случае: вовлечение в реакцию большинства исследуемых зон мозга и противоположная (предшествующей началу опроса) направленность изменений СМФП. Это наблюдение, таким образом, подчеркивает положение о том, что на фоне патологически измененного эмоционального состояния не только расширяется территория мозга, включающаяся в организацию эмоций, но и нивелируется избирательное вовлечение отдельных его образований в формирование деятельности разной модальности. Одни и те же области мозга берут на себя функции звеньев систем, формирующих как эмоцию, так и речедвигательную активность, о чем свидетельствует динамика СМФП в лимбических образованиях обоих полушарий. В описанном случае эти сдвиги имеют различный по интенсивности, длительности, направленности и времени их начала характер. Однако, как будет показано далее, при некоторых других и, как правило, более значительных исходных изменениях эмоционального состояния эти сдвиги могут иметь и односторонний характер.

Медико-этические соображения, не позволяющие провоцировать у больных развитие сильных эмоциональных реакций, ограничивают возможность исследования у человека пространственных изменений при искусственно вызванных эмоциональных реакциях. Можно лишь предполагать, что и при исходно неизмененном эмоциональном состоянии сильная эмоциональная реакция может обеспечиваться и соответственно сопровождаться более распространенными изменениями в мозгу. Можно также полагать, что такой показатель,

как СМФП, принципиально не может обнаружить более тонкие, более слабые изменения в мозгу при развитии эмоциональных реакций и других реакций и состояний. Однако с указанными ограничениями и в определенных пределах, по-видимому, верно положение о том, что именно исходное состояние определяет степень ограниченности или, наоборот, распространенности изменений в мозгу, коррелирующих с развитием сопоставимой по характеру и соизмеримой по интенсивности эмоции.

Получение объективных данных о мозговых физиологических механизмах обеспечения эмоциональных реакций позволило исследовать мозговую нейродинамику, коррелирующую с развитием неуправляемой эмоциональной реакции, переходящей в реакцию аффекта, и нейродинамику, развивающуюся при сильных эмоциональных реакциях, но не переходящих в аффект. Задачей исследований в этом случае был поиск мозговых физиологических механизмов ограничительного, защитного характера, предупреждающих развитие аффекта или другой патологической реакции. Этот вопрос был особенно важным у больных эпилепсией, у которых неуправляемая эмоциональная реакция могла предшествовать развитию эпилептического припадка. Сопоставление поведенческих (клинических) реакций с их нейрофизиологическими коррелятами позволило обнаружить три основных типа мозговой нейродинамики в этих условиях.

I. Развитие нормальной или близкой к нормальной эмоциональной реакции при исходно благоприятном эмоциональном состоянии сопровождалось различными по интенсивности и длительности, но, как правило, территориально ограниченными изменениями СМФП (рис. 49, 52). Характерным являлся быстрый возврат развившихся изменений СМФП к исходному фону или к фону, близкому к исходному. При этом в подавляющем большинстве случаев во время положительных эмоций в пределах исследованных структур не наблюдалось одновременных или непосредственно во времени связанных разнонаправленных сдвигов СМФП.

II. Развитие эмоциональной реакции на исходно неблагоприятном эмоциональном фоне позволило обнаружить, как указывалось выше, распространенность одновременных или непосредственно связанных во времени изменений СМФП в пределах исследованных структур. Возможность наблюдать нейродинамику у одних и тех же больных при исходных эмоциональных реакциях позволила выделить нейрофизиологические корреляты реакций на исходно неизмененном эмоциональном фоне и описать, таким образом, необходимую и достаточную (в пределах исследованных структур!) структурно-функциональную перестройку в мозгу, выделить основные зоны обеспечения реакции. При исследовании нейродинамики, развившейся на неблагоприятном эмоциональном фоне, распространенность изменений проявлялась развитием в близлежащих к основной зоне или на отдалении от нее сдвигов СМФП (рис. 50—52). Одновременно с изменениями в основной зоне или непосредственно связанно с ними во времени наблюдались сдвиги СМФП и в сторону увеличения, и в сторону уменьшения их интенсивности. Эти фак-

ты свидетельствовали о разнонаправленности физиологических изменений в мозгу в этих условиях. Однако раскрытие физиологического значения этой разнонаправленности оказалось возможным лишь тогда, когда удалось наблюдать и сравнивать динамику СМФП при интенсивных спонтанных эмоциональных реакциях того рода, которые обычно оценивались клинически как аура и в одних случаях, достигнув высокой интенсивности, внезапно прекращались (рис. 50), а в других — усложнялись и развивались далее в психомоторный приступ. Длительные многодневные записи СМФП позволили зарегистрировать динамику СМФП в этих условиях, а применение

II

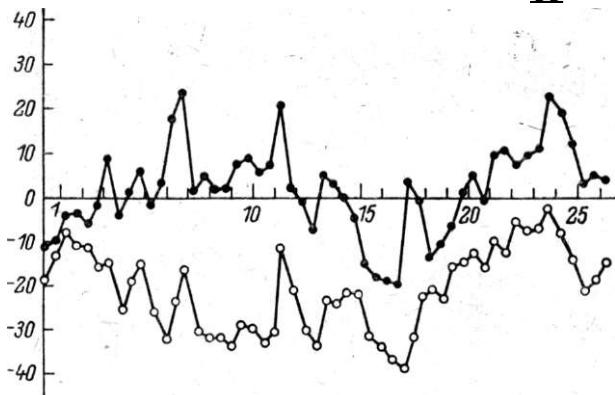


Рис. 53. Динамика средних значений УП СМФП в лимбических структурах и височных долях обоих полушарий.

Темные кружки — средние величины УП в зонах с устойчивой тенденцией к повышению, светлые — к понижению в периоды относительно компенсированного состояния. Стрелка слева — кратковременный пароксизм страха, стрелки справа — дисфория с частыми пароксизмами страха. По оси ординат — УП, мВ; по оси абсцисс — дни исследований.

специальных приемов анализа ежедневной динамики показателя выявило физиологические условия, благоприятные для развития патологических эмоциональных состояний и реакций разной интенсивности или, наоборот, препятствующие их формированию.

На рис. 53 приведена динамика среднесуточного значения величины СМФП. В данном случае динамика СМФП в медиобазальных височных структурах обоих полушарий анализировалась таким образом, что средняя величина СМФП подсчитывалась отдельно для зон мозга, в которых определялась устойчивая тенденция к повышению и понижению величины СМФП.

Критическое состояние (дисфория, частые — до 10 в сутки — пароксизмы аффективных расстройств) развивалось только в тех случаях, когда в обеих группах зон мозга возникали односторонние в сторону увеличения СМФП изменения (рис. 53: 17—23-й день). И наоборот, эмоциональное состояние нормализовалось на фоне выраженной разнонаправленной (реципрокной) динамики потенциала (рис. 53: 6—11-й день). Важным, определяющим состояние

больного, признаком является также показатель [многодневных тенденций в динамике СМФП]. Так, общая тенденция к нарастанию различий между средними значениями СМФП за счет увеличения показателя в одной и уменьшением в другой группах зон мозга совпадала по времени с улучшением состояния больного.

Дальнейшие исследования этого явления подтвердили положение о том, что патологическая эмоциональная реакция и патологическое эмоциональное состояние не развиваются при соизмеримых по интенсивности разнонаправленных сдвигах СМФП в мозгу.

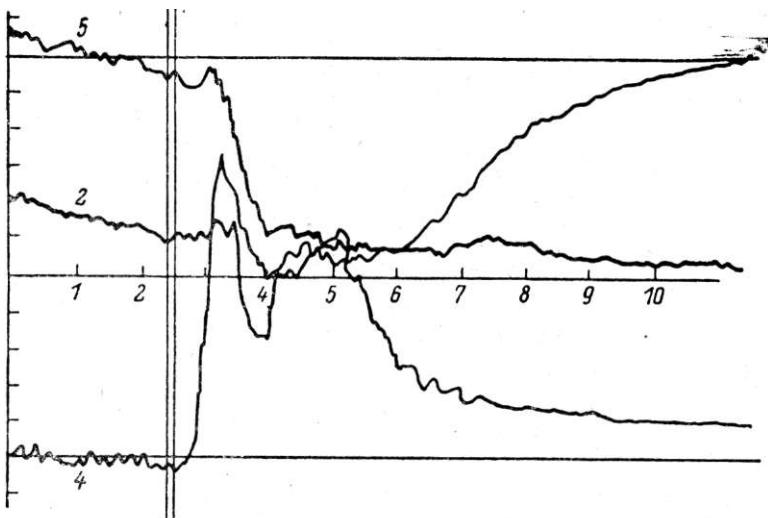
* Клинико-физиологическое рассмотрение всех этих данных и особенно разнонаправленных сдвигов СМФП при сильной эмоциональной реакции, не переходящей в аффект или припадок, позволило соотнести наблюдающие в этих условиях сдвиги СМФП в сторону негативности с ограничительными, защитными механизмами мозга. Этот вывод получил многократное подтверждение в процессе лечения больных с выраженным эмоциональным расстройствами, в том числе с помощью локальных электрических стимуляций, вызывающих редукцию, а затем исчезновение патологических эмоциональных состояний. При этом наблюдался отчетливый сдвиг суммарного показателя СМФП в сторону негативации. По аналогии с клиническим использованием воздействий, сходных с дельта-активностью ЭЭГ, по-видимому, в дальнейшем окажется возможным в лечебных целях усиливать эти, собственные защитные механизмы мозга.

III. Нейродинамика третьего типа наблюдалась в тех случаях, когда эмоциональная реакция развивалась до состояния аффекта или вслед за сильной эмоциональной реакцией следовал эпилептический припадок. При этом наблюдались более или менее распространенные, но преимущественно или полностью односторонние сдвиги СМФП. При кратковременном психомоторном припадке удалось наблюдать, что возврату СМФП к исходному уровню и соответственно прекращению припадка предшествовало появление разнонаправленноеTM сдвигов СМФП.

На рис. 54 и 55 показана динамика СМФП в левой миндалине (очаг патологической гиперактивации — эпилептогенный очаг), правом гиппокампе и в области полюса левой височной доли в период развития психомоторного припадка, которому предшествовал аффект насильтственного смеха.

Появление первых признаков смеха совпадало по времени с минутными колебаниями уровня СМФП в области 5-го электрода левой миндалины, градуальным снижением величины показателя в двух зонах правого гиппокампа и разной степенью снижения уровня СМФП в трех зонах полюса височной коры. Психомоторный припадок развился на «пике» смеха. Начало припадка совпадало по времени с быстрым увеличением уровня СМФП во всех зонах левой миндалины, в одной зоне правого гиппокампа и двух зонах коры височной доли. Период нарастания уровня СМФП совпадал по времени с кратковременной потерей сознания. На 3-й минуте припадка (2-й период) появлялись разнонаправленные тенденции в изменении уровня СМФП. Детальный анализ динамики СМФП на этом отрезке времени

a



b

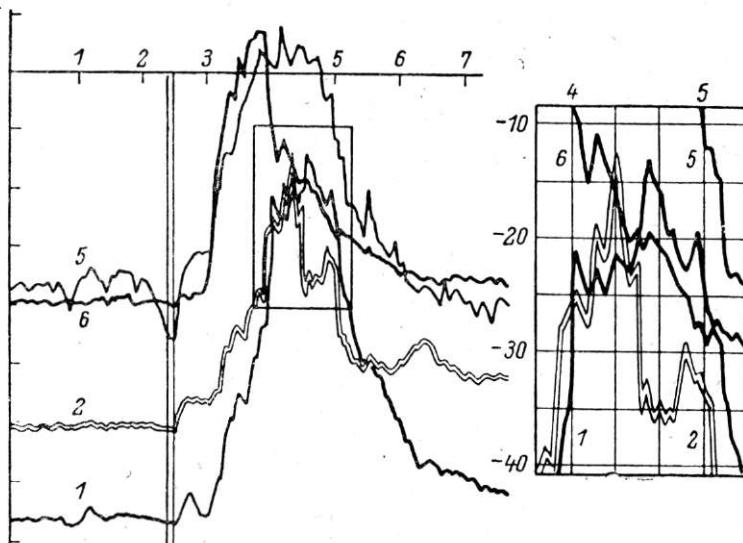


Рис. 54. Динамика УП СМФП в правом гиппокампе (а) и левой миндалине (б) в период развития насильтственного смеха, переходящего в психомоторный припадок.

Вертикальными линиями показано начало клинического проявления пароксизма в рамку взят период помрачнения сознания и двигательных автоматизмов.
Остальные обозначения — как на рис. 49 и 50,

показал, что в одних зонах миндалины (область 1-го и 5-го электродов) уровень СМФП более минуты удерживался на достигнутом высоком уровне, в других (зона 2-го и 6-го электродов) — круто снижался, затем несколько нарастал и вновь уменьшался. Поскольку изменения величины СМФП в области каждого из четырех электродов не совпадали по времени, между какими-то зонами миндалины на каждом отрезке времени возникали реципрокные (по дан-

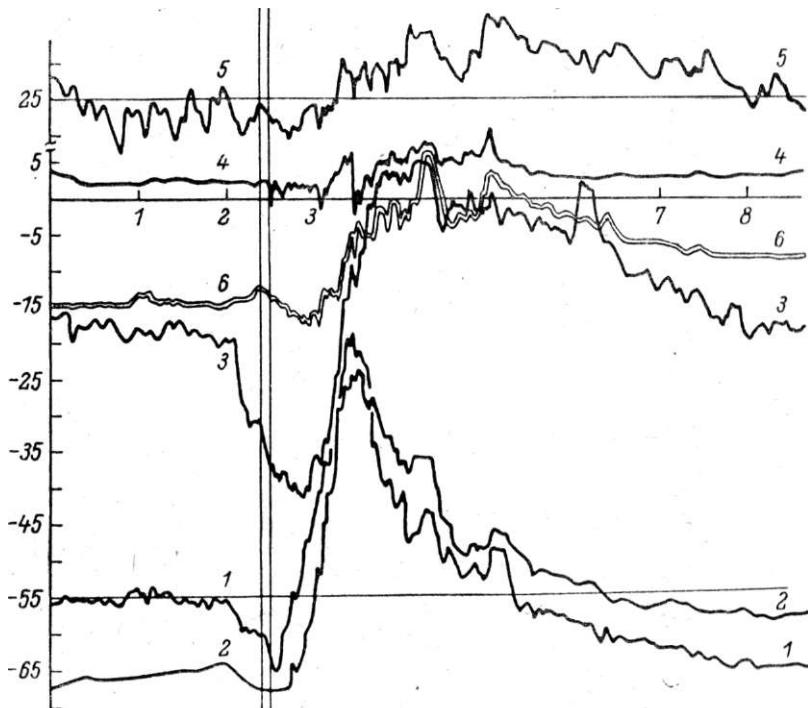


Рис. 55. Динамика УП СМФП в области коры левой височной доли.

Характеристика состояния та же, что на рис. 54. Остальные обозначения — как на рис. 4У и 50.

ным СМФП) отношения. Резкое падение уровня СМФП в зонах гиппокампа и двух зонах коры совпадало по времени с тотальным увеличением уровня СМФП во всех зонах миндалины.

Окончанию припадка и полному восстановлению сознания сопутствовала тенденция к восстановлению исходного уровня СМФП во всех исследованных зонах мозга. Эти данные, а также динамика СМФП, показанная на рис. 50, таким образом, дают дополнительные сведения о пространственно-временной и структурно-функциональной организации пароксизмальных патологических состояний, отличающихся степенью генерализации патологического возбуждения в мозгу.

Однонаправленные распространенные сдвиги Δ МФП в сторону увеличения их интенсивности и особенно такие, при которых умень-

шается межполушарная асимметрия, как правило, отражают развитие патологических реакций и являются признаком глубоких патологических сдвигов в головном мозгу.

Таким образом, нейрофизиологическое исследование эмоций не только на основе данных электрической стимуляции мозга, но и с помощью СМФП впервые позволило осуществить количественное описание перестроек в мозгу, развивающихся в этих условиях. В пределах зон, куда вживлялись электроды, оказалось возможным наблюдать последовательность и степень вовлечения различных мозговых структур в обеспечение эмоциональной реакции и состояния. Сопоставление поведенческой (клинической) реакции с ее нейрофизиологическими коррелятами позволило обнаружить ранее неизвестный защитный механизм мозга, проявляющийся сдвигом СМФП другой (чаще всего негативной!) направленности в близлежащих и отдаленных зонах мозга по отношению к той, в которой развивались сдвиги, обеспечивающие данную реакцию. Всестороннему исследованию этого явления способствовало изучение нейрофизиологических коррелятов одних и тех же и разных эмоциональных реакций, развивающихся в условиях различного эмоционального состояния. Эти исследования заложили реальные основы дальнейшего изучения мозгового обеспечения эмоциональных реакций и состояний, а также соотношений этих процессов с мозговыми процессами обеспечения различных других видов деятельности человека. Возможность записи СМФП не только с интрацеребральных электродов, но и с поверхности кожи черепа, все шире используемая в исследованиях мозга человека, увеличивает потенции метода. Однако, как вполне понятно, таким способом сейчас еще методически сложно получать сведения о тонкой внутримозговой нейродинамике и не вполне ясно, окажется ли это реально в последующем. Поэтому данные, получаемые при записи СМФП с вживленных электродов, остаются, несмотря на все указанные выше ограничения, уникальными. Важнейшим вопросом ближайших исследований является вполне методически реальное изучение мозговой нейродинамики при взаимодействии различных видов активности и прежде всего динамики СМФП в условиях взаимодействия эмоциональных и других, в частности мыслительных и двигательных, процессов.

ЛИТЕРАТУРА

- Агаджалова Н. А. Психофизиологические аспекты сверхмедленной ритмической активности головного мозга. М., 1979. 214 с.
- Альтман Я. А. Локализация движущегося источника звука. Л., 1983. 176 с.
- Ананьев В. Г. Теория ощущений. Л., 1961. 456 с.
- Аничков А. Д. Стереотаксический аппарат для введения долгосрочных множественных внутримозговых электродов // Физиология человека. 1977. Т. 3. С. 370—375.
- Аничков А. Д. А. с. 745515 (СССР). Стереотаксический аппарат НИИ экспериментальной медицины АМН СССР // Б. И. 1980. № 25. МКИ А616. 19/00. Патент США № 4228799 от 21.10.80.
- Аничков А. Д., Полонский Ю. З., Усов В. В. А. с. 745505 (СССР). Способ наведения стереотаксического инструмента на целевую точку // Б. И. 1980. № 25. МКИ А616 6/00. Патент США № 4230117 от 21.10.80.

- Анохин П. К. Проблема центра и периферии в современной физиологии нервной деятельности. Горький, 1935. С. 9—70.
- Анохин П. К. Теория функциональной системы как предпосылка к построению биологической кибернетики//Биологические аспекты кибернетики. М., 1962. С. 74—91.
- Анохин П. К. Теория функциональной системы // Успехи физиол. наук. 1970. Т. I, № 1. С. 19—54.
- Анохин П. К. Системный анализ интегративной деятельности нейрона // Успехи физиол. наук. 1974. Т. 5. № 2. С. 5—18.
- Анохин П. К. Психическая форма отражения действительности // Избр. труды (Философские аспекты теории функциональной системы). М., 1978. С. 336—360.
- Баев К. В., Костюк П. Г. Импульсная активность пирамидных нейронов не-наркотизированных кошек // Нейрофизиология. 1974. Т. 6. С. 451—457.
- Бардин К. В., Забродин Ю. М. Проблемы психического отражения свойств объективного мира на сенсорно-перцептивном уровне // Психофизические исследования восприятия и памяти. М., 1981. С. 9—42.
- Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга. Л., 1981. 255 с.
- Батуев А. С., Таиров О. П. Мозг и организация движений. Л., 1978. 139 с.
- Бернштейн Н. А. Проблема взаимоотношений координации и локализации // Арх. биол. наук. 1935. Т. 38. С. 1—38.
- Бернштейн Н. А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности. М., 1966. 349 с.
- Бехтерева Н. П. Динамика биопотенциалов глубоких отделов мозга человека // Проблемы современной нейрофизиологии. М.; Л., 1965. С. 100—133.
- Бехтерева Н. П. Некоторые принципиальные вопросы изучения нейрофизиологических основ психических явлений человека // Глубокие структуры головного мозга человека в норме и патологии. М.; Л., 1966. С. 18—21.
- Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л., 1971. 199 с.
- Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. 2-е изд., перераб. и доп. Л., 1974. 151 с.
- Бехтерева Н. П. Биоэлектрическое выражение активации долгосрочной памяти и возможные механизмы этого процесса II Физиология человека. 1977. Т. 3. С. 763—773.
- Бехтерева Н. П. Возможности нейрофизиологии в изучении устойчивого патологического состояния // Вестн. АМН СССР. 1979. № 7. С. 30—36.
- Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. Л., 1980. 208 с.
- Бехтерева Н. П., Бондарчук А. Н., Смирнов В. М., Мелючева Л. А. Лечебные электростимуляции глубоких структур головного мозга // Вопр. нейрохирургии. 1972. № 1. С. 7—12.
- Бехтерева Н. П., Бондарчук А. Я., Смирнов В. М., Трохачев А. И. Физиология и патофизиология глубоких структур мозга человека. М.; Л., 1967а. 259 с.
- Бехтерева Н. П., Бундзен Р. В., Гоголицын 10. Л. Мозговые коды психической деятельности. Л., 1977. 165 с.
- Бехтерева Н. П., Бундзен Р. В., Каидел В. Д., Давид 9. 9. Принципы организации структуры пространственно-временного кода краткосрочной вербальной памяти // Физиол. журн. СССР. 1973. Т. 59. С. 1785—1801.
- Бехтерева Н. П., Бундзен Р. В., Матвеева Ю. К., Каплуновский А. С. Функциональная организация активности нейронных популяций мозга человека при кратковременной памяти // Физиол. журн. СССР. 1971. Т. 57. С. 1745—1761.
- (Бехтерева Н. П., Гоголицын Ю.Л., Илюхина В. А., Пахомов С. В.) Bechtereva N. P., Gogolitsin Yu. L., Ilukhina V. A., Pakhomov S. V. Dynamic neurophysiological correlates of mental processes // Int. J. Psychophysiol. 1983. Vol. 1. P. 49-63.
- Бехтерева Н. П., Гоголицын Ю. Л., Кропотов Ю. Д., Медведев С. В. Нейрофизиологические механизмы мышления. Л., 1985а. 272 с.
- Бехтерева Н. П., Грачев К. В., Орлова А. Н., Яцук С. Л. Использование множественных электродов, вживленных в подкорковые образования головного

- мозга человека для лечения гиперкинезов // Невропатол. и психиатр. 1963. Т. 63, № 1. С. 3—8.
- (Бехтерева Н. П., Гречин В. Б.) Bechtereva N. P., Gretchin V. B. Physiological foundations of mental activity // Int. Rev. Neurobiol. 1968. Vol. 11. P. 239—246.
- (Бехтерева Н. П., Камбарова Д. К.) Bechtereva N. P., Kambarova D. K. Neurophysiological organization of emotional states and responses in man // Activ. Nerv. Super. 1984. Vol. 26. P. 169—190.
- Бехтерева Н. П., Камбарова Д. К., Иванов Г. Г. Мозговая организация эмоциональных реакций и состояний // Физиология человека. 1982. Т. 8. С. 691—706.
- Бехтерева Н. П., Камбарова Д. К., Поздеев В. К. Устойчивое патологическое состояние при болезнях мозга. Л., 1978. 239 с.
- (Бехтерева Н. П., Кропотов Ю. Д.) Bechtereva N. P., Kropotov Yu. D. Neurophysiological correlates of visual stimulus recognition in man//Int. J. Psychophysiol. 1984. Vol. 1. P. 317—321.
- Бехтерева Н. П., Кропотов Ю. Д., Пономарев В. А. Нейроны-детекторы ошибок в подкорковых структурах мозга человека // ДАН СССР. 1985. Т. 285. С. 1233—1235.
- Бехтерева Н. П., Медведев С. В., Кроль Е. М. Исследование связанныности дистанционно расположенных нейронных популяций головного мозга человека при реализации мыслительной деятельности // Физиол. журн. СССР. 1984. Т. 10. С. 892—903.
- Бехтерева Н. П., Смирнов В. М. Мозговая организация эмоций человека // Вестн. АМН СССР. 1975. № 8. С. 9—19.
- Бехтерева Н. П., Смирнов В. М., Трохачев А. И. Изменения электрических явлений в глубоких структурах мозга при оперативной памяти // Современные проблемы электрофизиологии ЦНС. М., 1967. С. 31—40.
- Блауберг И. В., Юдин Э. Г. Становление и сущность системного подхода. М., 1973. 270 с.
- Брилинг Е. Г. Связь условного медленного отрицательного потенциала с фокусированным вниманием // Журн. высш. нерв. деят. 1976. Т. 26. С. 252—259.
- Бундзен П. В. Дальнейший анализ кодового обеспечения информационно-управляющих функций головного мозга // Физиология человека. 1976. Т. 2. С. 39—49.
- Бундзен П. В., Цыганков Н. И., Роттердам А., Кроль Е. М. Динамика процессов синхронизации дистанционно расположенных нейронных ансамблей // Физиология человека. 1981. Т. 7. С. 541—546.
- Василевский Н. Н. Нейрональные механизмы коры больших полушарий. Л., 1968. 191 с.
- Величковский Б. М. Современная когнитивная психология. М., 1982. 33 с.
- Воронин Д. Л. Длительная посттетаническая потенциация в гиппокампе // Успехи физиол. наук. 1982. Т. 13. № 4. С. 45—73.
- Воронин Л. Г., Богданова И. И., Бурлаков Ю. Л. Динамика электромиографической активности в начальном периоде формирования речевой структуры // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1974. № 8. С. 42—44.
- Воронин Л. Л., Скребицкий В. Г., Шаронова И. Н. Микроэлектродные исследования конвергенции сигналов разных сенсорных модальностей на нейронах головного мозга // Успехи физиол. наук. 1971. Т. 2, № 1. С. 116—143.
- Глазер В. Д. Зрение и мышление. Л., 1985. 246 с.
- Гоголицын Ю. Л., Кропотов Ю. Д. Исследование частоты разрядов нейронов мозга человека. Л., 1983. 120 с.
- Гоголицын Ю. Л., Пахомов С. В. Анализ изменений частоты разрядов нейронов мозга человека в ходе однократного выполнения психологических проб // Физиология человека. 1984. Т. 10. С. 796—812.
- Гоголицын Ю. Л., Пахомов С. В. Нейрофизиологические возможности изучения вызванных изменений частоты разрядов нейронов методом разложения на компоненты // Физиология человека. 1985. Т. 11. М. 544—551,
- Гоголицын Ю. Л., Медведев С. В., Пахомов С. В. Компонентный анализ импульсной активности нейронов. Л., 1987. 300 с.

- Гурфинкель В. С., Коц Я. М. Двигательная преднастройка у человека // Нейронные механизмы двигательной деятельности. М., 1966. С. 158—165.
- Данько С. Г., Каминский Ю. Л. Система технических средств нейрофизиологических исследований мозга человека. JL, 1982. 133 с.
- Завалишина Д. Н., Ломов Б. Ф., Рубахин В. Ф. Уровни и этапы принятия решения // Проблемы принятия решения. М., 1976. С. 16—32.
- Зинченко В. П. Продуктивное восприятие // Вопр. психол. 1971. № 6. С. 27—42.
- Иваницкий А. М. Вызванные ответы и анализ раздражения в коре головного мозга человека // Журн. высш. нерв. деят. 1969. Т. 19. С. 1020 1026.
- Иваницкий А. М. Мозговые механизмы оценки сигналов. М., 1976. 263 с.
- Иваницкий А.М., Корсаков И. А. Определение времени зрительного восприятия: методика и результаты // ДАН СССР. 1983. Т. 268. Серия 2. С. 750—753.
- Иваницкий А. М., Стрелец В. Б. Функциональные связи различных отделов коры больших полушарий при восприятии внешнего раздражителя // Журн. высш. нерв. деят. 1979. Т. 29. С. 1071—1074.
- Иваницкий А.М., Стрелец В. Б., Корсаков И. А. Информационные процессы мозга и психическая деятельность. М., 1984. 200 с.
- Илюхина В. А. Медленные биоэлектрические процессы головного мозга человека. Л., 1977. 184 с.
- Илюхина В. А. Омега-потенциал — количественный показатель состояний структур мозга и организма. Сообщение I. О физиологической значимости омега-потенциала при регистрации его с глубоких структур и с поверхности кожи головы // Физиология человека. 1982. Т. 8. С. 450—456.
- Илюхина В. А., Дамбинова С. А., Медведева Т. Г. Состояния головного мозга и организма и их физиологико-биохимические основы // Современные проблемы клинической физиологии ЦНС. Л., 1981. С. 18—58.
- Йоффе М. Е. Кортико-спинальные механизмы инструментальных двигательных реакций. М., 1975. 203 с.
- Коган А. Б. О принципах нейрональной организации рабочих механизмов управления функциональной системы // Принципы системной организации функции. М., 1973. С. 125—131.
- Коган А. Б. Нейронные ансамбли как элементы конструкции нервного центра // Механизмы объединения нейронов в нервном центре. Л., 1974. С. 21—27.
- Коган А. Б. Функциональная организация нейронных механизмов мозга. Л., 1979. 224 с.
- Козловская И. Б. Афферентный контроль произвольных движений. М., 1976. 295 с.
- Корсаков И. А. Электрофизиология научения. М., 1985. 99 с.
- Корсаков И. А. Психофизиологические характеристики восприятия при поляризации затылочной и лобной областей коры // Физиология человека. 1986. Т. 9. С. 300—306.
- Костюк П. Г. Современные электрофизиологические исследования нервной клетки // Проблемы современной нейрофизиологии. М.; Л., 1965. С. 5—36.
- Костюк П. Г. Основные механизмы объединения нейронов в нервном центре // Принципы системной организации функции. М., 1973. С. 115—125.
- Костюк П. Г. Физиология центральной нервной системы. Киев, 1977. 220 с.
- Костюк П. Г. Основные нервные механизмы как фундамент эволюции нервной деятельности // Жури, эволюц. биохим. и физиол. 1979. Т. 15. С. 222—226.
- Коц Я. М. Организация произвольного движения. М., 1975. 248 с.
- Кроль Е. М., Медведев С. В. Об исследовании связей между дистанционно расположеными нейронными популяциями мозга // Физиология человека. 1982. Т. 8. С. 667—670.
- Кропотов Ю. Д. Динамика импульсной активности нейронов головного мозга в процессе запоминания вербальных сигналов // Физиология человека. 1979а. Т. 5. С. 796—803.
- Кропотов Ю. Д. О нейрофизиологическом механизме начальных этапов консолидации долгосрочной памяти // Механизмы управления памятью. Л., 1976. С. 102—106.
- Кропотов Ю. Д. Динамика паттерна текущей частоты разрядов нейронных популяций мозга при запоминании числовых последовательностей // Физиология человека. 1982. Т. 8. С. 280—287.

- Кропотов Ю. Д. Нейронные корреляты опознания зрительных стимулов. Сообщение I. Динамика средних значений и дисперсии текущей частоты разряда нейронных популяций головного мозга человека в пробах на опознание зрительных стимулов // Физиология человека. 1983а. Т. 9. С. 778—786.
- Кропотов Ю. Д. Нейронные корреляты опознания зрительных стимулов. Сообщение II. Изучение пространственно-временных корреляционных связей между текущими частотами импульсной активности нейронных популяций мозга человека при опознании зрительных стимулов // Физиология человека. 1983б. Т. 9. С. 787—792.
- Кропотов Ю. Д. Анализ компонентов реакций нейронных популяций мозга человека в процессе запоминания зрительных стимулов // Физиол. журн. СССР. 1984. Т. 70. С. 904—911.
- Кропотов Ю. Д., Пономарев В. А. Реакции нейронов и вызванные потенциалы в подкорковых структурах мозга человека при зрительном опознании. Сообщение I // Физиология человека. 1985. Т. 11. С. 563—575.
- Кропотов Ю. Д., Пономарев В. А. Реакции нейронов и вызванные потенциалы в подкорковых структурах мозга человека при зрительном опознании. Сообщение II // Физиология человека. 1986а. Т. 12. С. 58—64.
- Кропотов Ю. Д., Пономарев В. А. Реакции нейронов и вызванные потенциалы в подкорковых структурах мозга человека при зрительном опознании. Сообщение III / Физиология человека. 1986б. Т. 12. С. 715—722.
- Леонтьев А. Н. Проблемы развития психики. М., 1981. 584 с.
- Ливанов М. Н. Нейрокинетика // Проблемы современной нейрофизиологии. М.; Л., 1965. С. 37—73.
- Ливанов М. Н. Пространственная организация процессов головного мозга. М., 1972. 182 с.
- Ливанов М. Н., Раева С. Н. Микроэлектродное исследование головного мозга человека // ДАН АН СССР. 1972. Т. 204. С. 507—509.
- Ломов Б. Ф. Человек и техника. М., 1966. 464 с.
- Лукашев А. О. Анализ импульсной активности нейронов ретикулярного таламуса ненаркотизированного мозга человека // XIV съезд Всесоюзного физиологического общества. Баку, 1983. Т. 2. С. 310—311.
- Лурия А. Р. Основы нейропсихологии. М., 1973. 374 с.
- Медведев С. В., Кроль Е. М. Некоторые аспекты функционирования динамических систем обеспечения психической деятельности в головном мозгу человека // Физиология человека. 1986. Т. 12. С. 410—415.
- Невская А. А. О пределах инвариантности зрительного опознания у человека // Механизмы опознания зрительных образов. Л., 1967. С. 102—111.
- Павлов И. П. Двадцатилетний опыт изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных//Поли. собр. соч. 2-е изд. М.; Л., 1951. Т. 3, кн. 2. 438 с.
- Полонский Ю. З. Вычислительная рентгенограмметрия // Физиология человека. 1981. Т. 7. С. 755—757.
- Рабинович М. Я. Замыкательная функция мозга (нейронные механизмы). М., 1975. 248 с.
- Раева С. Н. Исследование нейронной активности головного мозга человека // Физиол. журн. СССР. 1970. Т. 56. С. 1104—1110.
- (Raeva C. N.) Baeva S. N. Unit activity of some deep nuclear structures of human brain during voluntary movements // Neurophysiology studied in man. Amsterdam, 1972. Р. 69—78.
- Раева С. Н. Микроэлектродные исследования активности нейронов головного мозга человека. М., 1977. 208 с.
- Раева С. Н. Микроэлектродные исследования электрической активности нейронов подкорковых структур мозга человека // Нейрофизиология. 1979а. Т. И. С. 268—283.
- Раева С. П. Опережающие реакции нейронов подкорковых структур мозга человека при инициации произвольных движений и реализации простейших форм умственной деятельности // ДАН АН СССР. 1979б. Т. 245. С. 499—501.
- Раева С. П., Вайнберг Н. А., Тихонов Ю. Н., Лукашев А. О. Анализ микроэлектродного изучения импульсной активности некоторых ядер таламуса // Физиология человека. 1982. Т. 8. С. 734—745.

- Раева С. Н., Кадин А. Л. Особенности спонтанной вызванной активности нейронов глубоких структур мозга человека при произвольных движениях человека // Физиол. журн. СССР. 1973. Т. 59. С. 198—205.
- Раева С. Н., Ливанов М. Н. Микроэлектродное изучение произвольной мнестической деятельности человека // Физиология человека. 1975. Т. 1. С. 36—43.
- Русинов В. С. Доминанта. Электрофизиологическое исследование. М., 1969. 231 с.
- Сеченов И. М. Рефлексы головного мозга. М., 1952а. 231 с.
- Смирнов В. М. Эмоциональные проявления у больных при лечении методом долгосрочных интерцеребральных электродов // Вопр. психол. 1966. № 3. С. 85—95.
- Смирнов В. М. Таламус. Стриопаллидум // Клиническая нейрофизиология. Л., 1972. С. 49—115. (Руководство по физиологии).
- Смирнов В. М. Электрическая стимуляция мозга человека и функциональная анатомия психической деятельности // Нейрофизиологические механизмы психической деятельности. Л., 1974. С. 214—226.
- Смирнов В. М. Стереотаксическая неврология. Л., 1976. 264 с.
- Смирнов В. М., Сперанский М. М. Медленные биоэлектрические процессы коры и глубоких структур мозга человека и эмоциональное поведение // Вопр. психол. 1972. № 3. С. 21—38.
- Соболь А. И., Тихонов Ю. Н., Вайнберг Н. А., Раева С. Н. Устройство для исследования деятельности человека-оператора, работающего в режиме слежения за временными интервалами // Физиология человека. 1982. Т. 8. С. 1041—1044.
- Соколов Е. Н. Ориентировочный рефлекс как информационный регулятор // Ориентировочный рефлекс и проблема регуляции в норме и патологии. М., 1964. С. 3—20.
- Трохачев А. И. Импульсная активность мозга человека. Л., 1971. 152 с.
- Усов В. В. О процедуре стереотаксических расчетов с помощью электронной цифровой вычислительной машины // Глубокие структуры головного мозга человека в норме и патологии. Л., 1966. С. 176—197.
- Цыганков Н. И. Метод анализа взаимосвязи значений характеристик биоэлектрической активности головного мозга // Физиология человека. 1983. Т. 9. С. 1027—1030.
- Шаповалов А. И. Эволюция механизмов связи между нейронами: электрические, смешанные и несмешанные синапсы // Журн. эволюц. биохим. и физиол. 1979. Т. 15. С. 268—277.
- Швырков В. Б. Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М., 1978. 240 с.
- Шевелев И. А. Взаимосвязь свойств зрительных нейронов // Успехи физиол. наук. 1978. Т. 9, № 3. С. 28—38.
- Шехтер М. С. Зрительное опознание. Закономерности и механизмы. М., 1981. 264 с.
- Abeles M. Role of the cortical neuron: integrator or coincidence detector // Isr. Med. Sci. 1982. Vol. 18. P. 83—92.
- Adam N., Collins G. I. Late components of the visual evoked potential to search in short term memory // Electroencephal. clin. Neurophysiol. 1978. Vol. 44. P. 147—156.
- Adams J. E., Hosobuchi Y., Linchitz R. The present status of implantable intracranial for pain // Clin. Neurosurg. 1977. Vol. 24. P. 347—361.
- Adrian E. D., Matthews B. H. C. The interpretation of potential waves in the cortex // J. Physiol. 1934. Vol. 81. P. 440—471.
- Albe-Fessard D'Arfel G., Guiot G., Hardy J., Vourc'h G., Hertzog E., Aleonard F., Derome P. Derivations d'activités spontanées et évoquées dans les structures cérébrales profondes de l'homme // Rev. neurol. 1962. Vol. 106. P. 97—101.
- Albe-Fessard D., Arfel G., Derome P., Guibland G. Thalamic Unit Activity in Man // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1967. Suppl. 25. P. 132—142.

- Amari S.* Competitive and cooperative aspects in dynamics of neural excitation and self-organization // Lect. Notes Biomath. 1982. Vol. 45. P. 1—28.
- Angelov A., Stomomyakov V., Boev M.* Changes in the P_3 wave of auditory evoked potentials, reaction time and subjective probability // 28th Intern. Congr. Physiol. Sci. Vol. 14. Abstrs Budapest, 1980. P. 300.
- Avanzini G., Broggi G., Franceschetti S., Sprefacio R.* Multisensory convergence and interaction in the pulvinar lateralis posterior complex of the cat's thalamus // Neurosci. Lett. 1980. Vol. 19. P. 27—32.
- Barlow H. B.* Visual coding; the retina // Proc. Intern. Union Physiol. Sci. 1983. Vol. 15. P. 72.
- (*Berns B.*) *Бернс Б.* Неопределенность в нервной системе. М., 1969. 251 с.
- (*Bertalanfi L.*) *Берталанфи Л.* Общая теория систем // Исследования по общей теории систем. М., 1969. С. 23—82.
- Bertrand G., Jasper H., Wong A.* Microelectrode study of the human thalamus. Functional organization on the ventro-basal complex // Confin Neurol. 1967. Vol. 29. P. 81—86.
- Bates J. A. V.* Depth electrodes in the human subject. Basis technical, interpretative and ethical considerations 11 Excerpta Med. 1961. Vol. 37. P. 62—64.
- Berger H.* Über das Electroenkephalogramm des Menschen // Arch. Psychiatr. 1929. Bd 87. S. 527.
- Bickford R. G., Dodge H. W., Peterson M. C., Sem-Jacobsen C. W.* A new method of recording from subcortical regions of the human brain // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1953. Vol. 5. P. 464—482.
- Braitenberg V.* Remarks on the texture of brain II Int. J. Neurosci. 1973. Vol. 6. P. 5—6.
- O'Brien J. H., Fox S. S.* Single-cell activity in cat motor cortex. I. Modifications during conditioning procedures // J. Neurophysiol. 1969. Vol. 32. P. 267—284.
- Broadbent D. E.* Perception and communication. New York, 1958. 148 p.
- Champen G. M., McCrary J. W., Champen J. A.* Short-term memory: the storage component of human brain responses predicts recall // Science. 1978. Vol. 202. P. 1211—1216.
- Courchesne E., Courchesne R. Y., Hillyard S. A.* The effect of stimulus deviation of P_3 waves to easily recognized stimuli // Neuropsychologia. 1978. Vol. 16. P. 189—199.
- Crowell P. M., Perret E., Siegfried J., Velloz J. P.* Movement units and tremor phasic units in the human // Brain Bes. 1968. Vol. 11. P. 481—488.
- Deek L., Grotzinger B., Kronhuber H. H.* Voluntary finger movement in man: cerebral potentials and theory // Biol. Cybern. 1976. Vol. 23. P. 99—119.
- Delgado J. M. R.* Free behavior and brain stimulation // Int. Rev. Neurobiol. 1964. Vol. 6. P. 349—449.
- Delgado J. M. R.* Physical control of the mind. New York, 1969. 242 p.
- (*Delgado J. M. R.*) *Дельгадо Х.* Мозг и сознание. М., 1971. 264 с.
- Delgado J. M. R.* Brain stimulation and Neurochemical studies on the control of aggression // The biology of aggression / Ed. P. F. Brain, D. Denton. New York, 1981. P. 427—455.
- Delgado J. M. R., Rivera M., Mir D.* Repeated stimulation of amygdala in awake monkeys // Brain research. 1971. Vol. 27. P. 111—131.
- Desmedt I. E., Robertson D., Brunko E., Debecker I.* Somatosensory decision tasks in man: Early and late components of the cerebral potential evoked by stimulation of different fingers in random sequences // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1977. Vol. 43. P. 404—415.
- Donchin E.* Event related potentials in psychological research // Didactic Lecture: 10th ICECN. Kyoto, 1981. P. 140—148.
- Evarts E. V.* Pyramidal tract activity associated with a conditioned hand movement in the monkey // J. Neurophysiol. 1966. Vol. 29. P. 1011—1027.
- Evarts E. V.* Control of voluntary movement by the brain // Psychiatry and Biol. Human Brain. New York, 1981. P. 139—164.
- (*Evarts E. F.*) *Эвертс Э.* Механизмы головного мозга, управляющие движением // Мозг. М., 1982. С. 199—218.

- Evarts E. V., Shinoda Y., Wise S. P. Neurophysiological approaches to higher brain functions.* New York, 1984. 198 p.
- Evarts E. V., Thach W. Motor mechanisms CNB: Cerebrocerebellar interrelations // Annual. Rev. Physiol.* 1969. Vol. 31. P. 451—498.
- Ford I. M., Roth W. T., Mohs R. C. Event related potentials recorded from young and old adults during a memory retrieval task // Electroenceph. clin Neurophysiol.* 1979. Vol. 47. P. 450—459.
- Fox S. S. Evoked potential coding and behavior 11 Neurosciences: Second study program.* New York, 1970. P. 243—259.
- Frohlich F. W. Die Empfindungszeit: Ein Beitrag zur Lehre von der Zeit-Raum und Bewegungsempfindung.* Jena, 1929. 214 S.
- Gerstein G. L., Perkel D. H., Subramanian K. N. Identification of functionally related neural assemblies // Brain Res.* 1978. Vol. 140. P. 43—62.
- Goff W. R., Allison T., Vaughan H. G. The functional neuroanatomy of event-related potentials // Event-related brain potentials in man.* New York, 1978. P. 1—80.
- (*Granit R.*) Гранит Р. Основы регуляции движения. М., 1973. 367 с.
- Griesser O.-J., Kroller /., Pellnitz K., Querfurth H. Noise and signal processing by receptors and neurons // Biokybernetik.* Jena, 1975. Bd 5. S. 19—34.
- Halgren E., Squires N. A.', Wilson C. L., Rohrbaugh J. W., Badd T. L., Crandall P. H. Endogenous potentials generated in the human hippocampal formation and amygdala by infrequent events 11 Science.* 1980. Vol. 210. P. 803—805.
- Hassler R. Anatomy of the thalamus introduction to stereotaxis with an atlas of the human brain / Ed. G. Schaltenbrand, P. Bailey.* New York, 1959. Vol. 1. P. 230—290.
- Hassler R., Riechert T. Über die Symptomatic und operative Behandlung der exterrapiramidalen Bewegungsstörungen // Med. Klin.* 1958. Bd 53. S. 817—824.
- Health R. C. Electrical stimulation of the brain in man // Amer. J. Psychiatr.* 1963. Vol. 120. P. 571—577.
- Health R. G., Dempsey C. W., Fontana C. J., Fitzjarrell A. T. Futbaekloop between cerebellum and septal-hippocampal sites, its role in emotion and epilepsy // Biol. Psychiatry.* 1980. Vol. 15 (4). P. 541^556.
- Hebb D. O. The organization of behavior: A neurophysiological theory.* New York, 1949. 215 p.
- Henze H. /., Kiinkel H., Massing W. Selective filtering of single evoked potentials by high performance ARMA method // Recent advances EEG and EMG data process: Proc. Intern. conf. Kanazawa, sept. 10—12, 1981. Amsterdam etc., 1981. P. 29—46.*
- Hillyard S. A., Hink R. F., Schwent V. C., Picton T. W. Electrical signs of selective attention in human brain // Science.* 1973. Vol. 183. P. 177—180.
- Hillyard S. A., Picton T. W., Regan D. Sensation, perception and attention: analysis using ERP's // Event related brain potentials in man.* New York, 1978. P. 223—322.
- Hink R. F., Van Voorhis S. T., Hillyard S. A., Smith T. The division of attention and the human auditory evoked potential // Neurophysiologia.* 1977. Vol. 15. P. 17—25.
- Hogell A., Wallin G., Hagbarth K.-E. Unit activity connected with movement initiation and arousal situations recorded from the ventrolateral nucleus of the human thalamus // Acta neurol. scand.* 1973. Vol. 49. P. 681—698.
- Hubel D. H., Henson C. D., Rupert A., Galambos R. «Attention» units in the auditory cortex // Science.* 1959. Vol. 129. P. 1279—1280.
- Hubel D. H., Wiesel T. N. Receptive field and functional architecture of monkey striate cortex // J. Physiol. (Gr. Brit.).* 196S. Vol. 195. P. 215—244.
- (*Hubel D., Wiesel T.*) Хюбел Д., Визел Т. Центральные механизмы зрения // Мозг. М., 1982. С. 167—197.
- Jasper H. Transformation of cortical sensory responses by attention and conditioning // IBRO Bull.* 1964. Vol. 3. P. 80—83.
- Jasper H. H., Bertrand G. Thalamic units involved in somatic sensation and voluntary and involuntary movements in man // Thalamus / Ed. D. Purpura, M. Yahr.* New York, 1966a. P. 365—390.

- John E. R. The neurophysiology of learning and memory // Consciousness and self regulation. Advances in Research / Ed. G. Schwarts, D. Shapiro. New York, 1976. P. 1-50.*
- (*John E. R.) Джон Е. Р. Анатомическое распределение и нейрональные механизмы процессов считывания памяти // Функциональное значение электрических процессов головного мозга. М., 1977. С. 138—151.*
- (*John E. R.) Джон Е. Р. Нейрофизиологическая модель целенаправленного поведения // Нейрофизиологические механизмы поведения. М., 1982. С. 103-128.*
- John E. R., Schwarts E. L. The neurophysiology of information processing and cognition // Ann. Rev. Psychol. 1978. Vol. 29. P. 1—29.*
- Kamikawa K., McIlwain J. T., Adey W. R. Response patterns of thalamic neurons during classical conditioning // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1964. Vol. 17. P. 485—496.*
- Kitsikis A., Angyan L., Buser P. Basal ganglia unitary activity during motor performance in monkey // Physiol. and Behavior. 1971. Vol. 6. P. 609—611.*
- Kornhuber H. II., Deecke L. Hirnpotentialanderungen bei Willkürbewegungen und passiven bewegungen des Menschen: Bereitschaftspotential und reafferente Potentials // Pflug. Arch. ges. Physiol. 1965. Bd 284. S. 1—23.*
- Kubota K., Niki H. Prefrontal cortical unit activity and delayed alternation performance in monkey // J. Neurophysiol. 1971. Vol. 34. P. 337—347.*
- Kutas M., McCarthy G., Donchin E. Augmenting mental chronometry: The $P_{m\triangleleft}$ as a measure of stimulus evaluation time // Science. 1977. Vol. 197. P. 792.*
- Li C.-L., John M. Reciprocal activation and inhibition of cortical neurones and voluntary movements in man: cortical cell activity and muscle movements // Nature. 1964. Vol. 203. P. 264—265.*
- Libet B., Albers W. W., John M. Responses of human somatosensory cortex to stimuli for conscious sensation // Science. 1967. Vol. 158. P. 1597—1600.*
- Mark V. H., Ervin E. F. Violence and the brain. New York, 1970. 174 p.*
- Martin-Rodrigues J., Buno W., Garcia-Austi E. Human pulvinar units spontaneous activity and sensory-motor influence // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1982. Vol. 54. P. 388-398.*
- McCarty G., Donchin E. Brain potentials associated with structural and functional visual matching // Neurophysiologia. 1978. Vol. 16. P. 571—585.*
- McCarthy G., Donchin E. A metric for thought: A comparison of P_3 latency and reaction time // Science. 1981. Vol. 211. P. 71—80.*
- McGillem C. D., Aunon J. I. Measurement of signal components in single visually evoked brain potentials // IEEE Trans Bio-Med. Engl. 1977. Vol. 24. P. 232—241.*
- Miller G., Pribram K., Galanter E. Plans and organization of behavior. New York, 1956. 318 p.*
- Morell F. Visual system's view of acoustic space // Nature. 1972. Vol. 238. P. 44—46.*
- Mountcastle W. B. Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex // J. Neurophysiol. 1957. Vol. 20. P. 408—434.*
- Naatanen R. Processing negativity: an evoked potential reflexion of selective attention // Psychol. Bull. 1982. Vol. 92. P. 605—640.*
- Nakahama H., Yamamoto M., Aya KShina K., Fujii H. Markov dependency based on Shannon's entropy and its application to neural spike trains // IEEE Trans. Syst. Man Cybern. 1983. Vol. 13. P. 692—701.*
- (*Neisser U.) Наиссер У. Познание и реальность. Смысл и принципы когнитивной психологии. М., 1981. 830 с.*
- Ohye Ch. Depth microelectrode studies // Stereotaxy of the human brain. Stuttgart; New York, 1982. P. 372-389.*
- Ojemann G., Fedio P. Effect of stimulation of the human thalamus and parietal and temporal white matter on short-term memory // J. Neurosurg. 1968. Vol. 29. P. 51—59.*
- Parakostopoulos D., Cooper K., Croy H. Cortical potentials evoked by finger displacement in man // Nature. 1974. Vol. 252. P. 582—584.*
- Parasuraman R., Riechert E., Beatty J. Detection and recognition: concurrent processes in perception // Percept. Psychophys. 1982. Vol. 31. P. 1—12*

- Patterson M. M., Berger T. W., Thompson R. F. Neuronal plasticity recorded from cat hippocampus during classical conditioning // Brain Res. 1979. Vol. 163. P. 339-343.
- Penfield W. Functional localization in temporal and deep sylvian areas 11 Res. Publ. Assoc. Res. Nerv. Ment Dis. 1958. Vol. 36. P. 210—226.
- Penfield W., Perot P. The brain record of auditory and visual experience II Brain. 1963. Vol. 86. P. 595—696.
- Pieron H. La sensation P: Presse univ. France, 1960. 178 p.
- Posner M. I. Psychobiology of attention // Handbook of psychobiology / Ed. M. S. Gazzaniga, C. Blakemore. New York, 1975. P. 317—350.
- (Pribram K.) Прибраль К. Языки мозга. М., 1975. 464 с.
- (Sachs L.) Закс Л. Статистическое оценивание. М., 1976. 598 с.
- Schaltenbrandt G., Bailey P. Introduction to stereotaxic with an atlas of the human brain. Stuttgart, 1959. 274 р.
- Schmitt F. O., Dev P., Smith D. H. Electric processing of information by brain cells // Science. 1976. Vol. 193. P. 114—120.
- (Schram F., Syka Y.) Шрам Ф., Сыка Й. Анализ активности мышц горгани в процессе фонации // Физиология человека. 1975. Т. 1. С. 822—824.
- Schwent V. L., Hillyard S. A., Galambos R. Selective attention and the auditory vertex potential. II. Effects of signal intensity and masking noise // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1976. Vol. 40. P. 615—622.
- Sem-Jacobsen C. W., Bickford R. G., Dodge H. W., Petersen M. C. Human olfactory recorded by depth electrography U Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1953. Vol. 5. P. 464—475.
- Sem-Jacobsen C. W. Depth electrographic stimulation of the human brain and behavior. Springfield, 1968. 222 р.
- Squires K. C., Donchin E. Beyond averaging: The use of discriminant functions to recognize event related potentials elicited by single auditory stimuli // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1976. Vol. 41. P. 449—459.
- Squires K. C., Donchin E., Herning R. J., McCarty G. On the influence of task relevance and stimulus probability of event-relatedpotential components // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1977. Vol. 42. P. 1—14.
- (Somjen G.) Сомъен Дж. Кодирование сенсорной информации в нервной системе млекопитающих. М., 1975. 415 с.
- Spiegel E. A., Wycis H. T. Stimulation of the brain stem and basal ganglia in man // Electrical stimulation of the brain. New York, 1961. P. 487—497.
- Srenberg S. Memory-scanning: mental processes revealed by reaction time experiments // Amer. Sci. 1969. Vol. 57. P. 421—457.
- Stubbs D. F. Frequency and the brain // Life Sci. 1976. Vol. 18. P. 1—14.
- Sutton S. P_{300} — thirteen years later // Evoked brain potentials and behavior Ed. H. Begleiter. New York, 1979. P. 107—110.
- Sutton S., Brazen M., Zubin J., John E. R. Evoked potential correlates of stimulus uncertainty // Science. 1965. Vol. 150. P. 1187—1188.
- Swets V., Tanne W., Birdsall T. Decision processes in perception // Psychol. Rev. 1961. Vol. 68. P. 15—19.
- Tecce J. Contingent negative variation (C. N. V.) and psychological processes in man // Psychol. Bull. 1972. Vol. 77. P. 73—108.
- Umbach W. Vegetative Reactionen bei elektrischer Rezung und Ausshaltung in subcortikalen Hirnstrukturen des Menschen // Acta neurol. scand. 1961. Bd 23. S. 225—245.
- Uttal W. R. Evoked potentials: signs or codes? // Perspect. Biol. Med. 1967. Vol. 10. P. 627—639.
- Valenstein E. S. Brain control. New York, 1973. 407 p.
- Valzelli L. An approach to neuroanatomical and neurochemical psychophysiology]// C. G. Edizioni Medico Scientifica s. r. l. Torino, 1980. P. 376.
- Van Buren J. M. A stereotaxic for man // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1968. Vol. 24. P. 458—466.
- Van Buren J. M., Baldwin M. Comparison of sensations about mouth face head-neck elicited by cortical and depth stimulation in man // Second Symp. on oral sensation and perception. Springfield, 1970. P. 148—169.
- Vernet K., Madsen A. Stereotaxic amygdalotomy and basofrontal tractotomy in

- psychotics with aggressive behavior // Neurol., Neurosurg., Psychiatry. 1970. Vol. 33. P. 858-863.
- Walker A. E., Ribstein M. Enregistrements et stimulation des formations rhinencéphaliques avec électrodes profondes à demeure chez l'homme // Rev. Neurol. (Paris). 1957. Vol. 96. P. 543—549.
- Walter W. G. Slow potential waves in the human brain associated with expectancy, attention and decision // Arch. Psychiat. Z. ges. Neurol. 1964. Bd 206. S. 309.
- Walter W. G., Crow H. J. Depth recording from human brain // Experta Med. 1961. N 37. P. 85-87.
- Wilson C. L., Badd T. L., Halgren E., Crandall P. H. Visual receptive fields and response properties of neurons in human temporal lobe and visual pathways // Brain. 1983. Vol. 106. P. 473—502.
- Yamamoto M., Nakahama H. Stochastic properties of spontaneous unit discharges in somatosensory cortex and mesencephalic reticular formation during sleep-waking states // J. Neurophysiol. 1983. Vol. 49. P. 1182—1197.

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СОСТОЯНИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА ЧЕЛОВЕКА

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СОСТОЯНИЯ МОЗГА И МЕТОДОЛОГИЯ ИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Определение понятия «функциональное состояние» и его связь с задачами, стоящими перед мозгом. Исследование функционального состояния мозга занимает одно из центральных мест в нейрофизиологии человека по своему методологическому и практическому значению. Хотя сам термин «функциональное состояние» используется уже давно, лишь в последние 15—20 лет он получил достаточно четкую трактовку. Причиной такого позднего решения явилось длительное господство представлений аналитической физиологии, рассматривающей отдельные рефлекторные реакции вне их связи друг с другом, без вскрытия их роли в едином, целостном ответе организма, который рассматривался главным образом как сумма независимых реакций. Если рефлекторные акты совпадали в целевом ответе, говорилось о сочетанности, аллированности рефлексов, в ситуациях противоположного характера развивалось представление об антагонистических рефлексах или антагонистических системах.

Однако по мере развития наших знаний о работе мозга стало очевидным, что теория антагонистических систем не в состоянии объяснить ряд сложных поведенческих реакций, и возникло представление о единстве целевой направленности рефлекторной активности. Уже в работах И. П. Павлова (1951б) была выдвинута идея о целевой функции, определяющей целостность сложного многокомпонентного ответа организма. Возникла концепция интеграции, первоначально развитая в работах Шеррингтона (Scherrington, 1969), однако ведущей в рамках этой концепции осталась идея о борьбе антагонистических систем, в конечном итоге заканчивающаяся победой одной из них. Представления об антагонизме долгое время владели умами физиологов, достаточно вспомнить традиционное противопоставление симпатических и парасимпатических влияний. Идея постоянного конфликта, разрешаемого только в борьбе сознательного и бессознательного, по сути дела является центральной для психоаналитической концепции Фрейда. Даже в работах П. К. Анохина (1971), много сделавшего для упрочения системного принципа в физиологии, нет полного отказа от представлений об антагонистической борьбе,

просто локализация ее механизмов перенесена из области мотонейронов спинного мозга в вышележащие отделы ЦНС.

В начале 30-х годов Л. А. Орбели было опровергнуто мнение о независимости и антагонизме нервной и гуморальной регуляции. Им было показано (Орбели, 1949), что в процессе жизнедеятельности организма ЦНС в соответствии с содержанием целевых задач по-разному используют оба возможных способа регуляции.

Идея системной организации, впервые появившаяся в работах И. М. Сеченова, была реализована в работах И. П. Павлова. По его мнению, организм представляет крайне сложную систему, состоящую почти из бесконечного ряда частей, связанных как друг с другом, так и в виде единого комплекса с окружающей средой и находящимися с ней в равновесии. Равновесие этой системы, как и всякой другой, является условием ее существования. Там, где мы в этой системе не умеем найти целесообразных связей, это зависит только от нашего незнания, но вовсе не означает, что эти связи при продолжительном существовании системы в действительности отсутствуют. Значительным шагом вперед была теория построения движений Н. А. Бернштейна (1947).

П. К. Анохиным (1971) было выдвинуто положение о функциональной системе как специализированной форме организации деятельности организма. К началу 70-х годов окончательно было сформулировано представление о сложной интегрированной системе рефлекторных реакций, объединенной определенной программой их целевого взаимодействия. Это представление и послужило основой для формирования понятия функционального состояния. Поскольку идея интеграции является общей для различных уровней рассмотрения жизнедеятельности организма, начиная с клетки и кончая популяцией, то это допускает различные варианты для определения термина «функциональное состояние».

Для изучения физиологических реакций человека центральным является понятие функционального состояния мозга. Однако понимание функционального состояния как системного ответа оставляет возможность достаточно широкого круга вариантов определения этого понятия, поэтому, естественно, становится необходимым уточнение самого термина.

Ряд исследователей рассматривают функциональное состояние мозга как некоторый фон, на котором развертывается реализация целевых реакций мозга, однако это вряд ли правильно, так как в основе этой точки зрения лежит искусственное разделение целостного ответа на две независимые части, более того, как это было отчетливо показано в лаборатории Н. П. Бехтеревой (1974), ответная реакция в ряде случаев может начинаться (а иногда только этим и ограничиваться) именно с преобразования фона. Само понятие «фон» в свете современных данных является достаточно расплывчатым (см., например, понятие «фоновая активность нейронов»). Более правильным является положение о том, что любое функциональное состояние является результатом включения мозга в конкретную деятельность, в ходе которой оно активно преобразуется, обусловливая успешность

реализации этой деятельности. В основе всех видов деятельности лежит цель, поэтому понятие цели должно обязательно войти в определение функционального состояния мозга.

Выше отмечалось, что в принципе любая деятельность мозга всегда является системной реакцией, поэтому ряд положений общей теории систем должен быть учтен при формировании теории функциональных состояний. Ключевое понятие цели уже рассматривалось, здесь следует остановиться на понятии связей, определяющих взаимодействие элементов системы и обеспечивающих работу системы как единого целого; в нашем случае — это связи, обусловливающие соединение различных мозговых структур в интегральный комплекс и обеспечивающие их функциональное взаимодействие, скоординированность друг другу.

Наличие связей обусловлено информационными потребностями, поэтому важна избирательность и селективность этих связей для обеспечения информационного обмена в требуемом для работы системы объеме и в течение необходимого времени. Таким образом, характер и особенности интеграции обеспечиваются характером и особенностями связей.

Наконец, понятие системы отрицает привычный для физиологии классического периода принцип линейной иерархии, главенства одних структур над другими, более низкого порядка. Речь может идти только о разных функциях, разной роли структур, каждая из которых выполняет свою четкую подзадачу в общей работе системы. Вопрос о том, что главное — кора или гипоталамус, так же неправомочен, как и вопрос о том, что главное — сердце или печень. Исполнительные звенья, регулирующие звенья, звенья — хранители памяти не подчиняются друг другу, а как бы сливаются в единый сплав, обеспечивающий достижение целей деятельности.

Очень важным положением, вытекающим из общей теории систем и окончательно подрывающим постулат линейной иерархии, является то, что в результате формирования системы она приобретает новые свойства и функции, которые не могут быть обеспечены ни одним из ее элементов в отдельности. Отрицание этого положения лишает смысла само понятие системы, она не нужна, поскольку какая-то ее часть может выполнить все задачи. С этих позиций функциональное состояние есть не что иное, как сплав, отражающийся в ряде характеристик системы.

Исходя из сказанного, функциональное состояние мозга можно определить как звено в системной реакции организма, проявляющееся в виде интегрального динамического комплекса различных характеристик тех функций и качеств нервных структур, которые прямо или косвенно обусловливают выполнение деятельности. Эти характеристики могут рассматриваться на разных уровнях и требуют поэтому, согласно положению А. И. Берга (цит. по: Медведев, Парачев, 1970), различных языков описания. Так, можно выделить физиологический и психологический аспекты, каждый из которых в свою очередь может быть проанализирован на разных подуровнях. Можно изучать энергетический, активационный, операционный и другие

подуровни, выделять отдельные компоненты, например память, мышление, интеллект, организацию действий, внимание, эмоциональную и коммуникативную сферы.

Однако возможность и, вероятно, необходимость аналитического рассмотрения функционального состояния не должны маскировать главного — работы системы как интегрального единого комплекса. Такое рассмотрение требует, во-первых, определения цели системы (конечно, мозг является, согласно положению, выдвинутому в 1959 году А. Б. Коганом, многоцелевой системой, но надо помнить, что изменение цели перестраивает внутреннюю структуру этой сложной системы, т. е. формирует в рамках старой, на базе элементов этой старой системы, — новую) в терминах стоящих задач; во-вторых, выяснения звеньев системы, обеспечивающих ее функционирование как единого целого, и вклада каждого звена в интегральную функцию системы и, в-третьих, выявления законов связей между этими звеньями (совокупность отношений); определяющих появление новых свойств системы и связей между системой как целым и той средой, в которой действует система.

Исходя из этих положений, зафиксированных в данном нами определении понятия функционального состояния, исследование функционального состояния мозга должно начинаться с выявления целей, стоящих перед его деятельностью. Общая задача мозга, ЦНС — обеспечение адекватного взаимодействия организма как единого целого с внешней средой в виде пассивных реакций ответа на раздражитель и активных — в виде воздействия на внешнюю среду и ее преобразования — не очень пригодна именно в силу своей глобальности как основа для изучения функциональных состояний прежде всего потому, что она подразумевает возможность формирования бесконечно большого числа различных состояний. Поэтому целесообразно разбить эту задачу на некоторое множество подзадач.

Вероятно, можно выделить два основных класса целей, достижение которых обеспечивается функциональным состоянием мозга. В первый класс необходимо свести все те задачи, которые постоянно стоят перед мозгом, т. е. постоянные цели. Во второй класс войдут цели, существующие временно, которые возникают на какой-то период и исчезают, когда они достигнуты или их исчезновение обусловлено внешними по отношению к мозгу причинами. Следует отметить, что для человека характерна ситуация, когда достижение одной цели, выступающей как потребность, обычно порождает ряд новых целей, корни которых лежат в старой цели.

В класс постоянных целей входят прежде всего те, которые обеспечивают гомеостаз организма.

Хотя термин «гомеостаз» был введен Кенноном (Gannon, 1927), однако наиболее четко целевой смысл постоянства внутренней среды был определен его предшественником Бернаром (Bernard, 1878) как необходимое условие свободной жизни организма.

В основе теории гомеостаза лежит положение о том, что метаболические процессы в организме, являющиеся непременным условием жизни, с одной стороны, могут адекватно протекать только в очень

узких рамках допустимых колебаний ряда параметров — так называемых физиологических констант, определяемых общими для природы физико-химическими законами (например, законом соотношения концентраций, законом Вант-Гоффа—Аррениуса и др.). С другой стороны, диапазон колебаний внешней среды иногда на несколько порядков шире этих допустимых рамок. Поэтому необходимо наличие механизмов, обеспечивающих сведение такого диапазона изменений внешней среды обитания к возможному для осуществления процессов обмена и прежде всего белкового. Если эта задача будет выполнена, то организм становится свободным, не привязанным к каким-то стабильным условиям внешней среды.

В то же время на физиологические константы влияет сам процесс обмена — образующаяся тепловая энергия, промежуточные и конечные продукты метаболических процессов, как энергетических, так и пластических. Здесь опять проявляется постоянная цель — ликвидация этих неблагоприятных последствий обмена или их нивелирование.

Привлекая положение И. М. Сеченова (1953) о том, что в научное определение организма входит и среда, его окружающая, гомеостаз, предназначенный для обеспечения свободной жизни, можно представить себе в виде системы, которая включает три компонента, или звена: 1) воздействующие факторы, включая сюда как внутренние, эндогенные, факторы, так и факторы внешней среды, 2) регулируемую константу и 3) регулирующие механизмы. Цель системы — по допустить выход регулируемой характеристики за допустимые пределы. Эта цель постоянная, поскольку воздействующие факторы постоянно сдвигают регулируемые константы от оптимального положения. Носителями отношений между звеньями системы гомеостаза являются информационные каналы. Физиология знает три типа таких каналов. Первый — каналы прямой передачи, где воздействующий фактор непосредственно влияет на второе или третье звено системы без промежуточного кодирования (по крайней мере на внеклеточном уровне). Примером такого типа каналов являются те клетки гипоталамического терmostата, которые непосредственно реагируют на температуру протекающей крови или тканевой жидкости. Синаптическая щель, вероятно, также является примером подобных каналов. Можно думать, что такой же механизм действует и на других рецепторных поверхностях клеточных мембран, регулируя функционирование насосов и каналов. Второй и третий каналы — это каналы опосредованных влияний, где информация проходит стадию промежуточного кодирования в виде нервных импульсов (второй канал) или гуморальных факторов (третий канал). Вряд ли следует настаивать на обособленности этих каналов, так как в подавляющем большинстве случаев используются для передачи информации оба способа в одной и той же линии связи. Например, гуморальная передача нервного импульса в синапсе.

Поддержание гомеостаза не является единственной постоянной целью. Это — лишь необходимое условие для достижения других целей.

Второй постоянной целью является осуществление метаболических процессов, решающих две основные задачи: накопление и освобождение энергии, необходимой для процессов жизнедеятельности, и обеспечение протекания пластических процессов. В принципе это — задачи, решаемые во всех структурах организма, начиная с субклеточного уровня, и осуществление этих целей может протекать и выше связи с функциональным состоянием мозга (например, цикл Карно на биохимическом уровне метаболизма, пластическая активность клеток и т. п.). Однако высокая специализация тканей приводит к тому, что на уровне целостного организма, исходя из решения приведенной выше глобальной задачи, становится необходимым, во-первых, интеграция частных, отдельных реакций в единую систему, обеспечивающую эту целостность, во-вторых, определение уровня активности, выраженной этих реакций и, в-третьих, выбор способов решения частных задач в интересах выполнения общей задачи.

Все эти три уровня реализуются при деятельности организма как целого, и их осуществление обеспечивается соответствующим функциональным состоянием мозга. Конечный итог в виде тех или иных энергетических или пластических процессов, где бы они ни развивались, является следствием сложной координированной деятельности, в которой принимают практическое участие все системы организма. Для какой-то разовой реакции, вероятно, достаточно внутренних резервов клетки, однако при постоянстве задачи отсутствие целостной реакции организма приведет к невозможности достижения цели. Действительно, вся логическая структура построения физиологических функций направлена на фиксированную специализацию, обеспечивающую адекватный требованиям развития уровень протекания метаболических процессов. По сути главной, если не единственной, задачей физиологической активности всех висцеральных систем организма является выполнение именно этой функции. Нарушение деятельности какого-либо звена в такой системной реакции приведет к невозможности решения стоящей перед организмом задачи, если не будет, конечно, включен какой-либо резервный механизм или не произойдет Бинаризации функции, т. е. не произойдет перестройка функционального состояния как системного ответа.

Необходимость решения задач обеспечения метаболизма в целом организме заставляет включить в системную реакцию не только висцеральные системы, но и ряд сложных поведенческих реакций, схематическая программа которых, контролируемая состоянием метаболизма, тесно связана с висцеральными программами и зафиксирована в гипоталамических структурах или структурах лимбического мозга в виде, например, программ пищевого или питьевого поведения.

Очень важным здесь для понимания роли функционального состояния мозга является то, что описанные выше две постоянные цели — обеспечение постоянства внутренней среды и протекания энергетических и пластических процессов — являются теснейшим образом связанными друг с другом. Действительно, с одной стороны, процессы энергетики и пластики все время воздействуют на регулируемые элементы гомеостаза — физиологические константы, а с дру-

гой — протекание этих процессов ограничивается допустимыми рамками отклонения этих констант. Результатом такой связи и явилось то, что в процессе эволюции для решения задач регуляции и интеграции мозг использует одни и те же периферические механизмы.

Следующая постоянная цель заключается в *охране вида*. Здесь также можно условно выделить две задачи: задачу сохранения генофонда и задачу воспроизведения. Самосохранение также входит как частная подзадача этой группы постоянных целей, хотя чаще она выявляется при решении временных целей. Внешне представляется, что и задача воспроизведения относится к временным целям, поскольку этот процесс осуществляется циклически. Однако современная физиология хорошо знает, что в течении всех периодов этого цикла осуществляется постоянная деятельность по подготовке и реализации этой задачи. Правильно было бы сказать, что здесь постоянная цель решается последовательностью решений частных задач, циклически повторяющихся, отражающих различные этапы достижения цели, т. е. постоянная цель состоит из совокупности временных целей.

Генетическое постоянство организма — это одна из наиболее охраняемых констант организма, и система его обеспечения является четкой представительницей так называемых закрытых систем, которые в противоположность открытым системам работают только по принципу нивелирования, устранения возможных внешних по отношению к этой системе воздействий. Это, конечно, не закрывает возможности модуляции генетических потенций, например, гормональными влияниями, но суть дела от этого не меняется. Однако эта закрытость системы для внешних воздействий не является исключительным свойством самих клеток или их ядер, носителей генофонда, служащего целям охраны вида. Решающим в большинстве случаев являются комплексные реакции организма как единой системы, реакции, как правило, связанные с задачей гомеостатического регулирования.

Нет нужды подробно останавливаться на задаче воспроизведения. Прямые, нервные, гормональные и гуморальные влияния, определяющие все этапы решения этой задачи, хорошо изучены и описаны в целом ряде руководств и часто приводятся как наиболее яркий пример, иллюстрирующий особенности меняющихся во времени соотношений, связанных с различными периодами включения различных периферических исполнительных механизмов ЦНВ, оказывающих регулирующее влияние не только на количественные характеристики процессов, но и на их качественные особенности — стадии гормональной активности на различных этапах овогенеза и беременности.

Среди бесконечного множества действующих на организм факторов специально выделяются те, которые приводят к нарушению целости организма, к выпадению или дисфункции отдельных его элементов, т. е. факторы, действие которых вызывает патологический процесс, — патогенные факторы.

Это приводит к появлению еще одной постоянной цели — *защиты организма от патогенных факторов*. Для решения этой задачи существуют специальные системы как стержень, вокруг которого форми-

руется функциональное состояние мозга как системный ответ. Среди этих систем можно выделить две.

Первая из этих систем выполняет функцию информации о том, что воздействующий фактор близок или превысил ту интенсивность (или адекватную ей характеристику), которая приводит к нарушению морфологической целостности структуры, на которую направлено воздействие. Это не обязательно должен быть механический, тепловой или химический фактор, пожалуй, более типичен для нее фактор гипоксии. Это — система боли. Она построена в достаточной мере сложно и, строго говоря, ее следует рассматривать как совокупность двух равновесных систем — системы боли и системы антиболи. Задача второй системы — снимать, затормаживать информацию о повреждающем воздействии тогда, когда боль выполнила свою задачу мобилизации, приведения в действие всех защищающих от действия фактора реакций. Кроме этого, система антиболи, по-видимому, действует постоянно для того, чтобы не включались защитные реакции при физиологическом разрушении клеток либо их структур или при физиологических уровнях гипоксии. Материальным носителем этой системы являются, очевидно, некоторые нейропептиды, особенно из группы энкефалинов и эндорфинов. Возможно, что явления так называемых каузалгических болей обусловлены исходной слабостью системы антиболи.

Вторая из систем защиты специализирована на борьбу с поступившими в организм, контактирующими с ним или же возникшими в самом организме чужеродными структурами органического происхождения — это система иммунной защиты. В настоящее время имеются убедительные данные, что функциональное состояние мозга, формируя системный ответ на воздействие, включает в систему и этот механизм (Корнева и др., 1978), регулируя и определяя деятельность многих его компонентов.

Можно возразить против отнесения цели защиты к постоянным целям, так как, конечно, имеются периоды, когда эта система не работает, однако это неверно. Можно сослаться на данные теоретической онкологии, показывающие постоянную работу клеток-киллеров в здоровом организме, но главное не в этом. Одним из важных положений развиваемой нами здесь концепции является то, что организм относит к постоянным не только все время существующие цели, но и те, для которых высока вероятность их появления или значимость цели чрезвычайно высока. Именно поэтому и формируются системы, постоянно готовые к решению задач достижения определенных целей.

Если принять этот принцип, то можно выделить еще две постоянные цели, для достижения которых имеются уже готовые системы, входящие как элементы, звенья в системный ответ организма, определяемый функциональным состоянием мозга, которое обеспечивает не только запуск, но и характеристики их работы.

Одной из таких целей является *обеспечение информационного обмена*, коммуникаций между людьми. В основе коммуникативной функции лежит обмен понятий и отношений между понятиями в форме

суждений, умозаключений и решений, а носителем, кодом понятийного содержания является речь, мимика, жесты и средства искусства (живопись, музыка, архитектура и др.). Важная характеристика информационного обмена — степень абстрагирования понятия от его предметного первоисточника. Чрезвычайно интересным, но почти не разработанным в физиологическом плане является возникший еще чуть ли не в период античности вопрос о коммуникации мозга самого с собой, т. е. вопрос о том, как мозг получает сведения о своей работе.

Многие из воздействующих факторов так или иначе отражаются в сознании человека, которое осуществляет среди прочих разных задач одну очень важную функцию оценки воздействия, определения его биологического и социального семантического содержания; отсюда возникает еще одна постоянная цель — оценка ситуации, ее компонентов и своих возможностей в этой ситуации. С этой точки зрения кажется вполне оправданным и возврат к старому представлению Вундта об оценочной функции эмоций как особому функциональному состоянию мозга (Wundt, 1984).

Этот пример постоянной цели приведен для того, чтобы показать, что все перечисленные выше виды постоянных целей не являются полностью изолированными друг от друга: решение одной цели приводит к необходимости перевода деятельности на другую цель, переключению с одной цели на другую. Так, решение целевой задачи — оценки воздействия — приводит к появлению другой цели, например игнорированию воздействия или организации адекватного ответа во имя наиболее важной цели.

Наконец, постоянной целью является *удовлетворение потребностей*. Сами потребности, как материальные, так и духовные, выступают обычно в виде временных целей, однако, согласно представлениям современной советской психологии, существует, помимо биологических (например, потребность в кислороде), одна постоянно существующая потребность, свойственная только человеку, — это потребность в трудовой деятельности (Рубинштейн, 1934). Она и рождает еще одну постоянную цель — *трудовую деятельность* в интересах общества. Наличие этой цели формирует систему, являющуюся нейрофизиологической основой многих психических процессов, главнейшим из которых является мышление как понятийное или наглядно-образное решение проблемных ситуаций.

Заканчивая изложение постоянных целей, следует остановиться на одном, еще не решенном окончательно вопросе. Как видно из изложенного, постоянных целей достаточно много, и вполне возможны ситуации, когда решение этих целей будет захватывать одни и те же периферические механизмы, причем их требуемая активность может различаться не только количественно, но и быть противоположна по знаку. Таким образом, вопрос стоит так: что произойдет при наличии двух или более постоянных целей, конфликтующих между собой?

Вероятно, однозначного ответа быть здесь не может. Некоторые данные, полученные при изучении адаптации (Медведев, 1982), показывают, что возможно установление приоритетной иерархии обслуживания, когда вначале решается наиболее значимая цель,"

затем менее значительная и так далее. Возможно игнорирование цели, хотя это бывает и редко. Однако наиболее часто, и, по нашему мнению, в этом и состоит главный смысл формирования функционального состояния мозга как системной реакции организма, формируется такое функциональное состояние, которое обеспечивает субоптимальное компромиссное решение возникшей проблемной ситуации. Правда, возможности мозга при этом не безграничны. Так, как было показано в нашей лаборатории (Асташин, 1986), организм оказывается бессильным перед задачей адаптации к попеременному (по два часа) действию тепла и холода.

Очень сложные задачи стоят перед функциональным состоянием мозга тогда, когда к необходимости решения постоянных целей присоединяются задачи, обусловленные временными целями.

Из рассмотрения перечня постоянных целей читатель может еще раз убедиться в ошибочности определения функционального состояния мозга как фона, на котором развертывается деятельность. Фон здесь выступает как функциональное состояние, обеспечивающее достижение постоянных целей.

Второй класс составляют цели, имеющие временный характер. Они возникают в процессе деятельности и после их достижения могут никогда больше не появиться перед человеком или же появиться вновь в том же или измененном виде через неопределенный промежуток времени. Как правило, это цели, имеющие частный характер и в большинстве случаев связанные с социальной деятельностью человека, прежде всего трудовой. Таковы например, цели преодоления увеличенной силы тяжести при действии ускорений, перестройки физиологических систем при невесомости во время космического полета, адаптации к ряду природных или технологических факторов, при выполнении различного рода трудовых действий и операций или циклов трудовой деятельности. Однако чаще всего временные цели выступают как конкретные задачи реализации выбранной стратегии достижения постоянных целей.

Постоянная цель может быть достигнута разными путями в зависимости от возможностей организма и тех конкретных условий, которые существуют в момент появления цели и в процессе ее достижения. Иными словами, временные цели возникают как варианты постоянных целей или же как отдельные этапы в динамической картине решения постоянных целей. Постоянная цель еще не значит, что организм должен ее постоянно решать, это лишь значит, что рано или поздно, но эти цели обязательно возникнут и их будет необходимо решить. Таким образом, большая часть постоянных целей решается поэтапно, т. е. можно выделить периоды отдыха, переключения на решение другой, более существенной в данный момент цели, периоды ожидания, когда необходимо какое-то время, чтобы количественные значения цели достигли определенного порогового или критического уровня.

Динамическая среда, с которой взаимодействует человек, постоянно меняет условия реализации целей и частные задачи, возникающие в процессе ее достижения, поэтому приходится постоянно менять,

корректировать не только количественные, но и качественные характеристики имеющихся алгоритмов достижения постоянных целей, и поэтому временные цели и выступают в первую очередь как цели приспособления, вариативного изменения старых, уже имеющихся программ или цели-выработки новых программ этапного решения постоянной цели. Временная цель может выступить и как задача поиска компромиссного решения при одновременном наличии нескольких целей.

Исходя из этого положения логически вытекает вывод о том, что в любом функциональном состоянии мозга мы можем обнаружить какую-то инвариантную основу, на которой базируется обобщенная, принципиальная схема ответа, направленного на достижение постоянной цели или постоянных целей, и конкретные, частные алгоритмы, механизмы, характеризующие особенности решения возникающих задач в условиях, характерных для наличной динамической ситуации. Возможные алгоритмы решения этих частных задач будем называть стратегиями решения.

Виды функциональных состояний мозга. Материал, приведенный в предыдущем подразделе, заставляет предполагать, что имеется практически бесконечное множество различных функциональных состояний мозга, поскольку как постоянные, так и временные цели охватывают весь диапазон видов и форм деятельности, весь диапазон взаимоотношений человека с внешней средой в их активной и пассивной формах. Однако, исходя из анализа задач, решаемых мозгом, можно провести определенную классификацию функциональных состояний, при этом в зависимости от выбранного классификационного принципа возможно допустить наличие нескольких типов такой классификации.

Наиболее часто в качестве классификационного принципа берется критерий целевой предназначности функционального состояния мозга. В этом случае классификационная схема будет выглядеть следующим образом.

I. Функциональные состояния *обеспечения гомеостатического регулирования*: а) при нормальном протекании физиологических процессов; б) при действии факторов, требующих напряжения имеющейся программы регулирования; в) при действии факторов, требующих перестройки программ гомеостатической регуляции.

II. Функциональные состояния *обеспечения энергетики организма*: а) в покое, б) при деятельности, в) при защитных реакциях (например, при действии низких температур).

III. Функциональные состояния *обеспечения пластических процессов*: а) при восстановлении утраченных структур, б) при решении задач внутриутробного развития плода.

IV. Функциональные состояния *охраны вида и индивида*. Сюда относится большое число состояний. Как на типичный пример подобного функционального состояния мозга укажем на состояние, характерное для ориентировочного рефлекса.

V. Функциональные состояния *обеспечения коммуникативных задач*.

VI. Функциональные состояния *обеспечения трудовой деятельности*. В этот класс входит большое число подклассов, связанных с общей динамикой работоспособности, видами и формами деятельности и ее этапами. Примерная классификация состояний, относящихся к VI классу, была разработана В. И. Медведевым (см.: Зинченко, 1974), исходя из этапов трудовой деятельности. Эта классификация включает: состояние мобилизации, когда формируется готовность к предстоящей деятельности и происходит выбор и актуализация одной из имеющихся программ деятельности и «проигрывание» ключевых точек будущей деятельности; состояние первичной реакции, где происходит преодоление компонента внешнего торможения как свойства элементов деятельности; состояние гиперкомпенсации, целью которого является активный поиск количественных и временных параметров деятельности, наиболее оптимальных для данных конкретных условий; состояние компенсации, характеризующееся наиболее полной адекватностью деятельности поставленным задачам, когда все требования деятельности обеспечены работой соответствующего звена системного ответа; состояние субкомпенсации, характеризующееся поиском дополнительных регуляторных и энергетических механизмов, как следствие снижения активности и возможностей основных звеньев системного ответа, обеспечивающих состояние компенсации; состояния декомпенсации и срыва компенсации, основными признаками которых являются нарушение деятельности и распад системного ответа организма.

Другим классификационным признаком может быть критерий адекватности функционального состояния целям,, стоящим перед ЦНС. В этом случае можно провести следующую классификацию.

I. Функциональные состояния *адекватной мобилизации*.

II. Функциональные состояния *динамического рассогласования*.

III. *Патологические функциональные состояния*.

IV. *Фантомные функциональные состояния*.

В I класс входят все функциональные состояния, при которых системная организация деятельности мозга полностью как по количественным, так и по качественным параметрам соответствует стоящим перед организмом задачам, при этом в систему включены оптимальные для целей системы элементы. Одним из признаков адекватной мобилизации является включение в систему зарезервированных элементов, обеспечивающих высокую надежность и помехоустойчивость функционального состояния мозга.

Во II класс входят те состояния, которые характеризуют системную деятельность мозга или недостаточную для решения задачи, для достижения цели, или, наоборот, слишком неэкономную, «щедрую», где в систему включены излишние элементы, а сами звенья системы работают на режимах, превышающих требуемые. В этот класс входят состояния экстремальные, как те, которые характеризуются развитием реакции тревоги, так и те, которые входят в реакции адекватного ответа (Медведев, 1979). Целый ряд состояний, обычно описываемых как состояния эмоциональной напряженности, также обусловлен

лен наличием динамического рассогласования в функциональном состоянии мозга.

III класс составляют функциональные состояния, которые принципиально не могут решить требуемые задачи, т. е. по своей структуре и уровню требуемой деятельности неадекватные задачам здорового мозга. Патологические функциональные состояния мозга не следует смешивать с функциональными состояниями мозга при патологических процессах в организме. В последнем случае могут возникнуть и функциональные состояния адекватной мобилизации, включающие и регулирующие механизмы защиты организма.

Выделен еще особый класс (IV) фантомных функциональных состояний, которые возникают в случаях неадекватного отражения внешней и фундаментальной среды, в результате чего человек находится в иллюзорном фантомном мире, почти не имеющем общих точек с реальным (типичным примером являются галлюцинаторные, бредовые состояния при психических заболеваниях). Функциональное состояние мозга (не учитывая, естественно, патологического процесса) формирует системный ответ, адекватный этому иллюзорному миру, но абсолютно неадекватный реальной действительности. Можно было бы рассматривать такое состояние как сугубо частный случай, однако имеется ряд данных, показывающих, что при крайних степенях экстремального состояния, развивающегося по типу реакции тревоги, фантомное функциональное состояние развивается и у здорового оператора (Медведев, 1979).

Если в качестве классификационного показателя взять степень отклонения функционального состояния мозга от оптимального для данных целей и задач, то возникает следующий классификационный ряд.

I. Физиологические функциональные состояния.

II. Пограничные функциональные состояния.

III. Реактивные функциональные состояния.

IV. Патологические функциональные состояния.

Здесь специально выделяются пограничные функциональные состояния, которые характеризуют такое состояние системы, когда ее отдельные звенья уже не способны обеспечивать адекватно свою функцию в системном ответе, хотя это еще не сказывается при данном уровне работы системы на ее конечном ответе благодаря работе компенсирующих звеньев, обеспечивающих надежность, но и эти звенья работают на пределе, поэтому дальнейшее функционирование системы или увеличение на нее нагрузки неминуемо приведет к развитию патологического функционального состояния.

Реактивные функциональные состояния мСЭГа развиваются после интенсивной работы системы, исчерпавшей все физиологические резервы регуляции, в результате чего звенья системы, вошедшие в функциональные системы другого назначения и прежде всего в постоянно работающую систему обеспечения гомеостатического регулирования, не могут нормально работать даже при малой нагрузке на эти системы. Характерным для реактивных состояний является наличие застойной рабочей доминанты с выраженным ретроактивным торможением.

Установление важной роли гиппокампа в формировании общего уровня активации и организации сложных поведенческих реакций позволяет предположить, что его структуры могут чрезмерно активизироваться в период выполнения деятельности, особенно при наличии динамического рассогласования, т. е. нарушения адекватности ответа, вследствие массивной импульсации из ретикулярных структур, поступающей через септогипotalамический вход. После окончания деятельности гиппокамп принимает на себя компенсаторную функцию и выступает в качестве общей тормозной системы мозга, что и обуславливает наличие реактивного состояния (Douglas, 1967; Kimbe, 1969, Shess, Berlyn, 1978). Вследствие реципрокности гиппокампально-ретикулярных отношений происходит блокада активации тормозными лимбическими влияниями (Суворов, Таиров, 1985).

В общей форме можно считать, что реактивное состояние является следствием очень высокой цены деятельности и выступает как большая плата за предыдущую деятельность.

Наконец, можно использовать и количественный классификационный признак, но при этом следует помнить об относительности термина «количественный». В основе этой классификации лежит довольно распространенная сейчас теория активации (Lindsley, 1960; Хомская, 1972). В ней рассматриваются психофизиологические механизмы упорядоченного множества состояний ЦНС организма в целом в пределах шкалы «кома—сверхвозбуждение», различаемой по степени активированности различных физиологических систем. Под уровнем активации понимаются «уровень нервного и соматического функционирования» (Bloch, 1970) или «степень энергетической мобилизации» (Duffy, 1962), необходимые или участвующие в реализации того или иного поведенческого акта. Не касаясь явной неопределенности и расплывчатости таких определений, отметим, что предположительно зависимость между уровнем активации и уровнем бодрствования прямая: возрастание активации непосредственно приводит к переходу на более высокий уровень бодрствования. Однако эта зависимость меняется при ряде условий. Мы вновь обратимся к этому вопросу в дальнейшем, при рассмотрении механизмов регулирования функционального состояния.

Следует указать, что в последние годы в связи с накоплением ряда экспериментальных данных, говорящих в пользу и против теории активации, само понятие «активация» стало размытым (см., например: Hamilton et al., 1977) и его сейчас используют по крайней мере в трех неодинаковых смыслах. С одной стороны, в соответствии с традиционной установкой термином «активация» обозначается психофизиологический механизм формирования системного ответа и определенный уровень соответствующего функционального состояния мозга. С другой стороны, активация понимается как некоторый самостоятельный процесс, нейтральный по отношению к особенностям конкретной ситуации и содержанию выполняемой деятельности по достижению цели. Этот процесс сам определяет форму протекания деятельности через функцию внимания, что, в частности, нашло отражение в из-

вестной модели влияния активации на решение поведенческих задач, разработанной Канеманном (Kahnemann, 1973).

В работах В. И. Медведева (1979, 1982) активация определяется как степень реализации потенциальных свойств мозга или его звеньев и выделяются специальные активационные свойства, процессы и механизмы, как физиологические, так и психологические.

Тем не менее, какой бы ни придерживались исследователи концепции, возможна шкала градации степени активности, подобная той, которая легла в основу теории активации. Так, согласно Блоку (Bloch, 1970), можно выделить следующие уровни: сон—диффузное бодрствование—активное бодрствование—эмоции—сверхвозбуждение. В ставшей классической для теории активации работе Линдсли (Lindsley, 1960) выделено девять градаций: кома—глубокий сон—поверхностный сон—дромота—пробуждение—пассивное бодрствование—активное бодрствование—эмоциональное возбуждение—сверхвозбуждение.

Среди многообразия существующих функциональных состояний нами были выделены группы качественно неоднородных состояний, по отношению к которым невозможно сопоставление в рамках единой шкалы, единого критерия. Такие группы были названы *экстенсивными* (Генкин, Медведев, 1973). Состояния, отражающие различные фазы, динамику развития, объединены в группу *интенсивных*.

Как видно из проведенного разбора классификаций, одни из них базируются на теоретических концепциях функциональных состояний, а другие отражают прагматику проблемы, возможность использования классификации в практических целях.

Затрагивая концепцию классификаций функциональных состояний мозга, необходимо остановиться еще на одном вопросе. Как было показано выше, функциональное состояние характеризует в подавляющем большинстве случаев формирование системы, способной решать постоянные цели и связанные с ними и возникающие в процессе решения временные цели. Это приводит к тому, что в каждом конкретном функциональном состоянии присутствует какой-то стандартный каркас, отражающий принципиальные звенья системы, и наложенные на этот каркас временные, отражающие конкретную специфику цели, структуры. Более того, рассматривая функциональные состояния мозга человека в процессе осуществления деятельности, можно легко увидеть, что решается не одна, а более или менее постоянный комплекс целей. Это двуединство функционального состояния мозга отражается в том, что можно формально выделить две составляющие состояния: *неспецифическую*, реализующую общий принцип решения целевой задачи, одинаковый для большой группы состояний, и *специфическую*, отражающую конкретную цель в конкретных условиях и динамику приближения к цели. Это позволяет в ряде случаев в зависимости от того, насколько выражен каждый из компонентов, в практических целях использовать классификацию в виде двух классов состояний — неспецифических и специфических. Одним из наиболее известных примеров неспецифического функционального состояния

является состояние оперативного покоя, описанное А. А. Ухтомским (1954). Состояние активации, исходя из основной теории активации также является неспецифическим, что особенно подчеркивается в работах главных сторонников этой теории.

Периферические механизмы реализации функционального состояния мозга. Как уже указывалось в определении, функциональное состояние является системной реакцией и для формирования системы, для ее работы как единого целого, необходимы механизмы, осуществляющие связь между элементами системы. Естественно, что формирование функционального состояния не является самоцелью мозга, оно создается для реализации определенных форм ответа организма, для этого тоже необходимы каналы связи, каналы передачи регулирующих и исполнительных воздействий. Рассмотрение этих механизмов и является задачей этого подраздела.

В общем, рассматривая организацию мозга человека, мы можем выделить три основных механизма, с помощью которых нейрон, нейронный ансамбль, мозговая структура, мозг в целом осуществляют внутреннюю и внешнюю передачу информации: через аксоны нейронов посредством нервных импульсов, с помощью гормонов и широкого класса химических соединений, получивших общее название гуморальных факторов. Каждый из этих механизмов имеет свои особенности, благодаря которым при различных условных выгоднее использовать тот или иной способ связи, и имеет общие черты, поскольку конечная задача у них в принципе одна и та же — передача информации.

Рассмотрим некоторые особенности *прямых нервных влияний*. В настоящее время господствует теория, которая связывает передачу информации с некоторыми характеристиками последовательности нервных импульсов. Информационным кодом могут быть: частота импульсов, межимпульсные интервалы, скважность импульсов, сочетание групповых посылок и некоторые другие показатели. Чрезвычайно интересным является то обстоятельство, что, регистрируя нейронную активность, мы можем вскрыть, используя сложные методы математического анализа, ряд других форм кодирования. Возникает вопрос, является ли это действительно кодом или же это своеобразный физиологический артефакт, связанный с волновыми процессами, не несущими информацию. Если принять первую точку зрения, то мы должны наделить как воспринимающий, так и передающий нейрон свойствами своеобразного счетно-решающего устройства, обладающего широкими математическими способностями. Это ставит очень заманчивую проблему «математики мозга», причем на основе уже сейчас имеющихся данных, связанных с анализом ряда поведенческих актов, становится ясным, что в основе этой математики лежит не одна, а довольно обширное множество логик, отличных от обычной формальной логики. С этим фактом в качестве объяснения связывают феномены окклюзии и облегчения, но несомненно, что есть и другие механизмы. Так, уже довольноочноочно установлена способность нейрона осуществлять Фурье-преобразования, имеются, правда не очень удачные, попытки обосновать ряд психофизиологических феноменов

на этой основе, например голографическая теория памяти, одновремя выдвинутая Прибрамом (Pribram, 1975).

Вторая точка зрения очень сужает возможности кодирования, сводя алфавит кода к минимальному числу элементов. Теоретически существует возможность безымпульсной передачи сигнала с помощью механизма электротона, но ее информационные возможности практически почти не исследованы.

Классическая физиология описывает несколько форм прямых нервных влияний. Это — пусковые влияния, благодаря которым осуществляется запуск какой-либо функции или ее прекращение, т. е. положительные и отрицательные пусковые влияния; трофические влияния на обменные процессы в регулируемых структурах. Л. А. Орбели (1949) в качестве специальных адаптационно-трофических влияний выделил влияния, осуществляемые через симпатические образования и обусловливающие уровень активности, адекватный требованиям цели. Описываются сосудодвигательные влияния, где прямое нервное влияние опосредуется изменением кровотока; секреторные влияния, где результатом воздействия является изменение уровня секреции. Выделяется еще одна своеобразная форма нервных влияний, которая была названа *влияниями готовности* (Медведев, 1981). В этом случае информация, пришедшая по аксону, переводит регулируемую структуру (например, контактирующий нейрон) из состояния покоя в состояние готовности немедленно включиться в деятельность, когда придет пусковая информация.

Наличие в этом перечне секреторных влияний как особой формы одно время считалось сомнительным, поскольку здесь подразумевались влияния на секреторные клетки желез внешней и внутренней секреции. Действительно, еще со времен Гейденгайна и ранних работ И. П. Павлова (1951а) было известно, что, например, секреция слюнной железы обеспечивается пусковыми, трофическими и сосудодвигательными влияниями и, если по каким-либо соображениям выделять еще секреторные влияния, то с одинаковым успехом следовало бы описывать мышечные, кожно-эпителиальные и т. п. влияния, включая все структуры, облагающие не только свойством возбудимости, но и раздражимости.

Однако в последнее время понятие прямых нервных секреторных влияний получило значительную поддержку в связи с успехами как физиологии синаптического аппарата, так и физиологии гипоталамуса. В свете современных данных секреторные влияния следует рассматривать как влияния на: а) химические механизмы образования нейромедиаторов, нейромодуляторов, б) аутокринные и паракринные механизмы действия гормонов и в) образование статинов и либеринов.

Ко второму механизму относятся *гормональные влияния*. Здесь нет основания описывать особенности их действия, строение и функции такой нейрогормональной системы, как гипоталамо-гипофизарная. Для целей этой главы необходимо лишь знать, что передатчиками нервных влияний могут быть как сами гормоны, так и продукты их распада, особенно пептидных гормонов. В принципе нервная и гуморальная формы регуляции выполняют одни и те же задачи, однако

есть некоторые существенные различия в механизмах и формах их влияния.

Прямая нервная передача характеризуется прежде всего своим быстродействием. Сигнал, несущий информацию-решение, движется по аксону со скоростями от 0,5 до 120 м/с, т. е. воздействие осуществляется через несколько миллисекунд или десятков миллисекунд в случае многонейронной цепи, где около 10 мс приходится на синаптическое переключение. Второй особенностью нервной передачи является строгая локализация адресата, вплоть до одной функциональной единицы в виде клетки или клеточного пула. Отмечаются более широкие возможности градуальности, Дозирования возбуждения и более короткий по сравнению с гормональным воздействием период последействия.

Гормональная передача характеризуется более длительным периодом, связанным с выходом гормона из синтезирующей клетки или депо, переносом через кровеносную систему или по парааксонному жидкостному току и для ряда гормонов, особенно стероидной природы, наличием вторичного передатчика, переносящего воздействующие влияния от рецепторных образований клетки-мишени к ее дополнительным элементам. В отличие от строгой локальности нервных влияний гормональные обладают массовым эффектом, воздействуя в ряде случаев на все клетки, имеющие соответствующие гормону специализированные рецепторы.

В последнее время все больше внимания обращается на многоадресность влияния гормона. Так, например, вазопрессин (гормон задней доли гипофиза), согласно современным данным, помимо сужения артериол и капилляров имеет еще 26 адресов, влияя не только на физиологические но и психические функции — внимание, память, настроение и др. Отсюда возникает предположение, что в отличие от прямых нервных влияний гормоны оказывают воздействие на все элементы какой-либо общей системы или функции. Забегая немного вперед, можно сказать, что гормон как бы сопровождает реализацию какой-либо программы.

Успехи нейрохимии гормонов и медиаторов позволили обнаружить еще одну периферическую систему регуляции — так называемую систему нейропептидного управления. В эту систему включают как ряд пептидных гормонов, так и относительно короткие пептидные цепочки, представляющие продукты расщепления гормона-предшественника, а также ряд пептидов не очень ясного происхождения, например дельта-пептид, мет- и лей-энкефалины. В настоящее время открытых нейропептидов насчитывается более 50, а вместе с их искусственно синтезированными аналогами — несколько сотен. Большой интерес вызывает их влияние на некоторые психические функции, например так называемая группа анорексинов тормозит чувство голода. К нейропептидам еще в большей мере, чем к гормонам, может относиться термин «вещества сопровождения программ».

Третий путь влияний осуществляется рядом веществ, так же как и гормоны и нейропептиды, *переносимых циркулирующей жидкостью*. К ним следует отнести ряд ионизированных молекул, в первую очередь

ионы кальция. Регулирующую функцию выполняют ионы калия, натрия, а также CO_2 . Непосредственным объектом управления является рецепторная мембрана, а способ управления скорее всего осуществляется путем концентрационного маневра, т. е. изменения содержания этих веществ у поверхностей мембранны. Для некоторых ионов, по крайней мере для кальция, описана способность образовывать временные комплексные соединения с рядом веществ и тем самым менять их проницаемость через мембрану. В осуществлении ряда этапов такого маневра несомненно участвуют некоторые гормоны, особенно аутокринного и паракринного действия, но во многом механизм подобных регуляторных влияний еще содержит много неизученных моментов, хотя непосредственное влияние на рецепторную мембрану ионов изучено довольно хорошо.

Выходные показатели функционального состояния мозга. Можно выделить два основных методических подхода к изучению функционального состояния мозга по выходным показателям, реализованным в деятельности, и по внутренним показателям, отражающим системную организацию функционального состояния. В основе первой группы показателей лежит принцип так называемого черного ящика, где, подавая те или иные возмущения на входе, мы регистрируем выход системы и по этим показателям судим о работе системы в целом, не претендуя на полное раскрытие работы ее отдельных звеньев, хотя предположения о наличии тех или иных звеньев и особенностях их деятельности вполне допустимы. Таким образом, методические подходы в данном случае заключаются в выборе воздействия, определении его параметров, в выборе выходного показателя или группы показателей, наименее коррелирующих друг с другом, и регистрации их характеристик.

Выбор воздействия, естественно, зависит от тех задач, которые мы ставим перед изучением функционального состояния мозга. Прежде всего характер воздействия определяется целью, для решения которой возникло -то или иное функциональное состояние. Поэтому любое воздействие должно интерпретироваться человеком как задача. Если мы имеем дело с уже возникшим функциональным состоянием; то воздействие должно появляться или как условие, влияющее на решение задачи — отягощающее, облегчающее, видоизменяющее, или как условие, переключающее систему на другие задачи. В первом случае ведущими будут физические характеристики стимула, а во втором — его информационное содержание. Так, например,, различного рода воздействия на анализатор человека сигналами, не несущими никакой информации кроме о нем самом (наличие, отсутствие, интенсивность, прерывистость, частота, экстенсивность и др.), широко используемые при изучении сенсорных свойств человека и сенсорного анализа сигналов мозгом, принадлежат к первой группе. Здесь стоит задача обнаружить или более сложная — охарактеризовать параметры сигнала. При втором типе воздействия применяется большое число сложных проблемных методик, носящих общее название «тесты», или несколько методик последовательно — «батарея тестов». Они своей постановкой должны сами сформулировать в мозгу

человека требуемое или ожидаемое исследователем функциональное состояние.

В своей принципиальной основе выбор воздействия должен базироваться на получении ожидаемых характеристик на выходе, т. е. дать сведения о пяти обобщенных компонентах функционального состояния. Это, конечно, не отрицает возможности, исходя из задач исследования, изучать лишь какое-либо одно свойство мозга или какой-либо психофизиологический показатель как компонент сложного функционального состояния.

Экспериментальные, лабораторные ситуации, которые исследуются для изучения выходных характеристик функционального состояния, можно свести в три группы.

В первую группу входят методы, которые можно назвать аналитическими, так как они создают ситуацию, при которой возникает возможность изучения какого-либо одного свойства, одной характеристики функционального состояния либо какого-то свойства или процесса, причем они до предельной возможности выступают свободными от всех связей с другими свойствами, процессами, состояниями, характерными для их обычной реализации. В других модификациях методов специально остаются произвольно выбранные и ограниченные в своем числе связи. Входящие в эту группу методики разделяются на два класса: прямые и ситуационные.

Прямые методы — это такие, где непосредственно исследуется какое-либо свойство, характеристика, а участие других предполагается минимальным или во всяком случае не изменяющимся от условий и динамики исследования. Может быть исследовано какое-либо элементарное свойство, таковы, например, методы определения остроты зрения, силы сжатия кисти, слухового порога на тональные звуки разной частоты и т. п. Таким образом, на входе имеется элементарный раздражитель, изменяющийся только по одному параметру, а на выходе — такой же простой одноразмерный ответ в виде отчета или действия. Это так называемые элементарные методы. К прямым следует отнести и сложные методы, где исследуется не одна, а две или больше характеристик, например методы изучения глубинного бинокулярного зрения, задача с черно-красной таблицей, для решения которой должны участвовать как зрительный поиск, так и память и некоторые свойства внимания.

Аналитические ситуационные методы характеризуются тем, что те же элементарные свойства, процессы или состояния изучаются в ситуации, которая воздействует или на устойчивость функционального состояния, или на анализ сигнала, несущего информацию, или же на активационные свойства функционального состояния. В зависимости от связи ситуации с информационным сигналом ситуационные методы могут быть релевантными или иррелевантными.

К *релевантным ситуационным методикам* относятся те, где ситуация в виде помехи или, наоборот, условий облегчения реализации функционального состояния органически связана с сигналом и адресуется непосредственно к тем звеньям, которые формируют системный ответ. Релевантные методики, при которых работа происходит

в условиях помех, отягощающих основную деятельность, называются нагрузочными. К таким методам относится, например, метод определения порога яркости одним глазом при действии на второй глаз световых мельканий. Широко распространена методика устного счета, в процессе которого испытуемый слышит произносимые по телефону числа. Поскольку время всегда входит как непременная составляющая реализации функционального состояния, то исследования в условиях дефицита времени также относятся к группе нагрузочных методик. Нагрузочные методики могут быть связаны и с дефицитом информации, обусловленным коротким временем предъявления сигнала. Многие тахистоскопические методики относятся также к этой группе.

Релевантные методики, которые содержат элементы, облегчающие реализацию функционального состояния, называются релевантными методами с внешней активацией. В основном внешняя активация направлена на обеспечение появления соответствующей мотивации длительности. Так, довольно широко используются методы, включающие штраф за неправильные действия, ошибки и поощрение за правильные действия. К этой же группе относятся и варианты методов, где проводится парное выполнение задачи, а активационным фактором является возникающая эмоция соревнования. Выгода методик с активацией состоит в том, что варьируя цену ошибки и правильного ответа, можно направленно заставлять испытуемых выбирать одну из двух игровых стратегий — или максимизации выигрыша, или минимизации проигрыша. Очень большой штраф (например, удар электрическим током) приводит к выбору второй стратегии, а большая награда при минимальном штрафе (например, при оплате правильного ответа) обуславливает выбор первой.

Иррелевантные ситуационные методики характеризуются тем, что помеха не связана органически с сигналом, она просто выступает или как внешний шум, или как неспецифическая нагрузка, поэтому подавляющее большинство методик этой группы являются нагрузочными. В зависимости от задач такой нагрузкой может явиться, например, высокая температура помещения, предварительная тяжелая физическая работа, недостаточный сон, большой акустический шум и т. и. Эти методики используются значительно реже, поскольку они меняют функциональное состояние сами по себе и не всегда ясно, какое из звеньев системного ответа нарушилось. Наибольшее применение они находят тогда, когда специально исследуется такой обобщенный показатель функционального состояния мозга, как устойчивость.

Во вторую большую группу методов входят методики, где изучается главным образом не аналитическая, а синтетическая деятельность мозга, причем в зависимости, от объема и сложности этой деятельности в нее входят три класса методов: функциональные, элементарно-операционные и структурно-операционные. Если при методиках, входящих в группу аналитических, большое внимание уделяется организации сенсорного входа, то в синтетических главным является постановка цели и метод, которым достига-

ется цель. Кроме того, очень важным является уровень абстрагирования экспериментальных условий от тех, с которыми встречается человек при работе в реальных условиях.

Класс *функциональных методик* включает все методы, задачей которых является выяснение возможностей реализации какой-либо характеристики функционального состояния, которая в этом случае выступает как функция. При этом условия, при которых эта функция реализуется, не имеют связи с теми, где эта функция будет осуществляться в конкретной деятельности с определенными средствами производства или деятельности.

Так, например, может быть специально из состава деятельности вычленена функция слежения или селекции, или счета, функция перекодирования и др. Такую функцию изучают с помощью приборов или установок, обеспечивающих лишь формальные условия для реализации функции. Методики подобной группы названы имитационными. Например, функция слежения исследуется при использовании осциллографа, на экране которого движется точка (так называемый метод двухкоординатного слежения). С помощью примерно такой же установки можно изучать феномен Вертгеймера и т. п.

Если же эти или подобные им функции изучаются с помощью средств, которые затем будут использоваться и в реальной деятельности, то такие методики называются моделирующими. Например, определение отношения оси тела к линии горизонта проводится с помощью прибора «авиагоризонт», который для этой же цели устанавливается в кабинах самолетов.

При *элементарно-операционных методиках* исследуется какая-либо последовательность логически связанных между собой операций. Они могут так же, как и для функциональных методик, быть имитационными (такими являются, например, широко используемая в практике психологического эксперимента методика сложения с переключением и методы решения силлогизмов) и моделирующими, где воспроизводится какой-либо отрезок алгоритма реальной деятельности.

Структурно-операционные—это наиболее сложные методики, где исследуется законченный цикл деятельности. К структурно-операционным относятся методы исследования на тренажерах и методы исследования непосредственно на рабочем месте.

Естественно, что все методы второй группы, как и первой, могут быть прямыми и ситуационными. Методы исследования на рабочем месте всегда являются ситуационными. Вообще ситуационные методы используются, как правило, тогда, когда необходимо выявить уровень активации.

Третью группу методов составляют *целостные методики*, которые изучают некоторые общие свойства, например адаптивность, пластичность, коммуникабельность, интеллект и т. п. Эти методы используются в психологии в виде различных опросников или проективных тестов, например тест Роршаха на воображение, методика Розенцвейга, проба Сонди, тест Лютера и т. п. (см. подробнее: Anastasi, 1982).

Рассмотрим теперь некоторые показатели системы, названные нами выходными. В принципе выбор этих показателей определяется той классификационной схемой, в которую исследователь считает необходимым ввести ожидаемое или исследуемое функциональное состояние. Однако вне зависимости от этого выбор показателей должен основываться на двух основных положениях.

Первое из них связано с необходимостью выявить, обеспечивает ли данное функциональное состояние выполнение тех целей, для которых оно формируется. Для этого чаще всего пользуются некоторыми общими показателями, заимствованными из общей теории систем, и в первую очередь понятием «надежность». Под надежностью понимается вероятность выполнения системой поставленной задачи в течение заданного времени и с допустимой точностью при сохранении в заданных пределах параметров функционирования работающей системы. Критериями надежности являются безотказность, бессошибочность и своевременность выполнения задач.

Вторым показателем является *устойчивость*, определяемая по колебаниям какого-либо конкретного показателя или выходящего за допустимые пределы, или изменяющегося в этих пределах. Как видно, этот показатель тесно связан с более обобщенным критерием надежности. В последнее время развивается идея, что один из показателей устойчивости — дисперсия — является надежной характеристикой качества регулирования в живых системах, особенно в системах мозга (Трифонов, 1980).

Другим общим показателем является *понятие цены (стоимости) деятельности*. Этим термином обозначаются те физиологические затраты, которые реализуются человеком при выполнении всей деятельности или отдельных ее типов. Естественно, можно говорить и о психологических затратах. Понятно, что чем выше эта цена, тем выраженнее напряженность деятельности, или, что более важно, тем выраженнее неоптимальность системы, неоптимальность ее структуры или функций. Цена деятельности указывает на степень допустимости физиологических или психологических затрат, актуализируемых в процессе деятельности.

Обычно используются два приема для определения цены деятельности. Один определяет цену деятельности по степени отклонения частных показателей работы системы от принятых за оптимальные. Последние, как правило, основываются на результатах статистической обработки результатов изучения функционального состояния однородной с исследуемой группой совокупности лиц, занимающихся той же деятельностью. Недостатком этого метода является то, что в ряде случаев особенности человека или ситуации требуют использования совершенно другой стратегии деятельности, чем та, которая была принята в контрольной труппе. Вместе с тем этот прием дает абсолютные критерии суждения о цене деятельности в том случае, когда отклонение функции подходит к границам, выход за которые приводит к развитию патологического процесса. Второй прием определяет цену деятельности косвенно, по времени, потребному системе для восстановления исходных характеристик. Это очень надеж-

ный прием, значительно более простой в реализации, но дающий меньше сведений для содержательного анализа цены деятельности.

При деятельности, связанной с физическими нагрузками, используются различные варианты методов измерения энерготрат, при некоторых исследованиях изучают биохимические показатели, разработан метод измерения уровня поглощения кислорода в тканях мозга, но все эти показатели лишь свидетельствуют об уровне активности, а не прямо о цене деятельности.

Следующим обобщенным выходным показателем является *результативность*, или *эффективность*, т. е. способность системы решить задачу. Она определяется путем сравнения требуемых для деятельности действий и операций и реально осуществляемых, т. е. путем регистрации рабочих реакций.

Эффективность выводит нас еще на один важный показатель — *используемую стратегию деятельности*, т. е. принятую программу организации и реализации функционального состояния, необходимого для достижения цели. Под программой понимается развернутая во времени и пространстве логическая последовательность действий и операций, обеспечивающая достижение цели и представленная в виде энграмм в структурах мозга. Любая цель может быть достигнута разными путями, поэтому может быть несколько стратегий, т. е. программ, обеспечивающих решение проблемы. В зависимости от условий эти программы могут быть оптимальными, субоптимальными и неоптимальными, т. е. критерий оптимальности является лабильным.

При всем многообразии конкретных форм функционального состояния мозга мы можем выделить те их выходные показатели, которые как бы формируют ядро исследуемой системной реакции, они обязательно присутствуют в структуре любого функционального состояния. Получение сведений об этих показателях позволяет дать достаточно полную характеристику. Анализ разнообразных видов функционального состояния позволил нам прийти к выводу, что такие показатели (компоненты) функционального состояния можно объединить в пять групп.

В первую группу входят энергетические компоненты реализуемой деятельности, т. е. та сторона функционального состояния, которая обеспечивает как энергетику самой системы, так и ее выходных элементов. Энергетическое обеспечение функционального состояния обычно изучается на разных уровнях, от биохимического до уровня систем органов, взаимодействующих между собой. В принципе ответ на вопрос об энергетическом обеспечении дает изучение вегетативных систем организма в той их части, в которой они обеспечивают энергию мозга. Обычно это решается путем изучения внутренних показателей. Динамические характеристики функционального состояния мозга могут изучаться непосредственно с помощью меченых атомов, во время мозговых операций или у больных с вживленными электродами по динамике обмена кислорода, тепловизорными установками различных типов, например термоэнцефалоскопом, а также при использовании биохимических реакций.

Применяются и косвенные показатели — регистрация кровотока в мозгу, оксигеметрия и даже такие, как общие показатели дыхания и кровообращения. Последнее время широко распространены методы изучения цереброспинальной жидкости и венозного кровотока. При некоторых состояниях, связанных с воздействием внешних факторов, например высокой или низкой температуры, измененного газового состава среды, большое значение придается характеристикам крови и терморегуляционной системе.

Вторую группу составляют сенсорные компоненты функционального состояния, которые характеризуют особенности приема и обработки поступающей информации. Сюда входит вся последовательность обработки информации от момента воздействия на рецепторные поля и до ее поступления в соответствующие корковые отделы. На психологическом и психофизиологическом уровнях сенсорные компоненты изучаются как процессы ощущения и восприятия с привлечением методов психофизики и психометрики. Для характеристики функциональных состояний мозга особенно показательными являются результаты изучения отдельных параметров сигнала и его субъективных коррелятов — интенсивности (субъективные корреляты — сила, громкость, яркость), частоты (цвет, тональность), прерывистости, пространственных и временных характеристик. Помимо восприятия отдельных параметров, специальный интерес представляет изучение их производных характеристик, например контраста, восприятия движения, формы, фактуры, объема, или таких характеристик звука, как тембр, полетность и др. Не менее важным является и анализ динамических свойств сенсорных систем: адаптации, сенсибилизации, динамических порогов ощущения и восприятия, явлений маскировки, динамики последовательных образов и др.

В ряде случаев используются косвенные показатели процесса обработки информации, такие как биоэлектрические характеристики рецепторного аппарата, в частности электроретинограмма, состояние сосудистого русла и микроциркуляции в рецепторных полях, например в сетчатке глаза. Интересны данные по взаимодействию гетероморфных рецепторных систем.

Применяется и ряд методов экспериментальной психологии, особенно для описания ряда динамических характеристик восприятия, например иллюзий, константности восприятия, селективности, пространственно-временной эквивалентности; ряд методов, предложенных гештальт-психологией.

Третью группу составляют операционные компоненты функционального состояния, обеспечивающие на основе дальнейшей обработки информации выработку решения, т. е. решающие интегративные свойства. К этой группе относятся показатели протекания основных когнитивных процессов и прежде всего памяти и мышления, на основе которых и происходит преобразование и интеграция информации, формирование концептуальной модели ситуации, выбор (или построение новой) программы и ее реализация.

Условно все операционные компоненты можно разделить на ряд групп. Первую из них составляют операции преобразования и упорядочивания.

дочения информации, обеспечивающие формирование таких свойств, как константность, предметность и других, на основе которых и создается концептуальная модель ситуации, существующей в данный момент, и прообраз концептуальной модели той ситуации, в которую следует перевести наличную, т. е. формирование конкретной цели — формирование концептуальной модели проблемы. Важно, что эти концептуальные проблемы включают и самого человека как субъекта деятельности, т. е. мозг формирует свою собственную модель. Вторую группу составляют операции, связанные с решением проблемы. При этом выделяются три типа операций.¹

I. *Репродуктивные операции*, при которых используются уже известные алгоритмы, хранившиеся в долговременной памяти и переданные в оперативную или непосредственно содержащиеся в полученной информации. Среди них выделяют следующие.

I. Группировочные операции, т. е. операции объединения сигналов, объектов, понятий по определенным, имеющимся в памяти признакам, и расчленения на этой основе имеющегося множества на подмножества.

а) Выявление отношений по заданному признаку — это операции сравнения и объединения ряда сигналов путем нахождения заданных признаков среди множества присущих им признаков. Например, испытуемому дают ряд геометрических фигур и ставят задачу найти фигуры, имеющие прямой угол. Могут быть заданы задачи отношения целого и части (по типу детских кубиков), отношения противоположностей, задача отождествления, выбора синонимов и т. п.

б) Выявление отношений по неполному сходству; оно включает ряд групп отношений — по внешним признакам (цвет, форма и т. п.), например, огурец — лист, луна — тарелка, автомобиль — телега. Внешние признаки могут быть явными, т. е. быть даны в восприятии непосредственно и не требовать соотнесения с каким-либо неенным непосредственно в сигнале признаком, входящим в более обобщенное понятие.

Неявные признаки в зависимости от иерархического уровня, содержащего данный признак понятия, могут быть разных порядков. Например, по внешним признакам первого порядка, автомобиль и телега сходны по наличию круглых частей — колес, по неявным признакам (второго порядка) их можно сравнить как средства передвижения, а по признаку третьего порядка — как продукты труда человека. Это, конечно, вносит известную неопределенность, особенно при высоких иерархических признаках. Обычно используются: статические отношения, выявление которых проводится по признаку «часть — целое»; функциональные отношения по участию в каком-либо процессе, например «электричество — проволока», «театр — зритель»; отношения по количественной характеристике общего признака включают отношения типа «больше — меньше», «ярче — бледнее»; от-

¹ Эта часть подраздела, посвященная классификации операций, написана Г. М. Зараковским.

ношения по временному следованию: «утро—день», «январь—март»; причинные отношения типа «молния—гром», «мороз—лед».

2. Классификация по заданному признаку. Классификация — это процесс разделения множества сигналов на подмножества, соответствующие разным объединяющим признакам. Эта операция представляет собой как бы второй этап после выявления отношений и не может быть осуществлена без него.

Выделяют две группы классификации по заданному признаку: отнесение к одному классу и отнесение к разным классам. Отнесение к одному классу является типичной информационной задачей выделения полезного сигнала из шума. В отличие от элементарного восприятия, где всегда имеется признак, непосредственно включенный в образ или сигнал, при операции классификации этот признак необходимо актуализировать согласно инструкции. Например, среди множества перемешанных картинок необходимо выбрать те, которые можно классифицировать по признаку «изделия из металла», «угрожающая ситуация» и т. п. Отнесение к разным классам включает методики, где предлагается не один, а ряд признаков, например растения, животные, неодушевленные предметы и т. п.

3. Сериация по заданному признаку. Этот вид операции выделяется как самостоятельный, хотя он близок к классификации. Серияция представляет процесс разделения множества сигналов на подмножества и расположения их в односторонний ряд по какой-то разновидности отношений, обычно количественных; при этом имеется в виду не абсолютное значение признака, а относительное, модальное (самый большой, меньше, еще меньше). Эти методики используются для исследований у детей или в психиатрической клинике. Перед испытуемым находится множество предметов и предлагаются расположить их в порядке возрастания или убывания какого-либо признака. Как и в методиках на выявление отношений, признаки избираются с учетом их типа (внешние, неявные, статические, постоянные и т. п.).

Более сложный вид операций сериации представляет выполнение последовательных операций, когда эта последовательность задана определенной линейной программой. Так, используется методика собирания конструкций из кубиков Кооса по изоморфному образцу.

4. Счетные операции. Счетные операции представляют собой преобразования на основе количественных признаков и отношений, отражающих дискретное восприятие окружающего мира. Здесь выделяются: порядковый счет — это элементарная операция, лежащая в основе количественных представлений; элементарные арифметические операции.

5. Комплексные репродуктивные операции. Это большая группа операций, которые нельзя отнести к какому-либо одному виду, здесь выступает способность осуществлять совокупность репродуктивных операций. Конечно, комплексность означает не просто сложность, но и наличие в памяти человека определенной, хорошо усвоенной программы (алгоритма) преобразований. Эта группа включает следующие виды операций.

а) Преимущественно группировочные операции. Примером такого

типа преобразований являются формально-логические задачи типа позициональных функций. Так, определение истинности или ложности отдельных его частей и вида логической связи является типичной операцией репродуктивного мышления с детерминированным алгоритмом.

Г. М. Зараковским разработана схема методики, основанная на использовании элементарных формально-логических преобразований — отрицания, конъюнкции и дизъюнкции. Испытуемому разъясняют смысл этих преобразований и соответствующих связок («не», «и», «или»).

Затем предлагается задача вида:

«A» связка «B» ответ
«да» «или» «нет» . . . «да»

В этом примере какое-то явление, событие «A» имеет место (истинно), второе явление «B» не наблюдается (ложно). При логической связке «или» (т. е. либо «A», либо «B», либо оба вместе) ответ должен быть «да». Например, дана логическая формула: «я пойду в кино, если пойдет либо „A“, либо „B“, либо оба вместе». Справшивается, пойдем ли мы в кино, если «A» дал согласие («да»), а «B» — отказался («нет»). Ответ — «да».

б) Операции, основанные на понимании простых физических законов. Сущность этих операций связана с тем, что возникает, создается ситуация, решение которой возможно*на основе знаний некоторых простых законов механики или других разделов физики (не обязательно школьных, достаточно житейского знания этого закона). Такими являются различные варианты теста Меде с трансмиссиями. Испытуемому предъявляется рисунок с изображениями дисков или колес, соединенных ременными трансмиссиями, прямыми и перекрещивающимися. Стрелкой указано направление вращения одного из дисков, и испытуемый должен определить, будет ли вращаться система в целом.

в) Преимущественно счетные операции. Иллюстрацией этой подгруппы методик является методика «шкалы». При этой методике испытуемому предъявляется бланк, где изображено 9 шкал приборов, расположенных в три ряда. Внизу имеется 10 квадратов, в которых нарисованы стрелки, указывающие на последовательность складывания показаний приборов. Испытуемые должны в процессе выполнения задания осуществить следующие операции: определить цену деления на каждой шкале, снять показания приборов, определить последовательность сложения и произвести само сложение.

II. *Продуктивные операции.* Процесс активации энграмм, их мысленной перестройки, способность к воображению играют особую роль в продуктивных операциях. Так, например, известна методика изучения пространственного воображения. Ее смысл в том, что на согнутом листе бумаги на месте сгиба вырезают фигуру и необходимо ответить, какая фигура получится, если лист развернуть. В модификации испытуемому предлагают мысленно представить плоскую фигуру, согнуть ее по определенной оси, отсечь часть и вновь раз-

вернуть фигуру. Более сложной является методика, известная как тест Роршаха.

К числу продуктивных операций относятся следующие.

1. Комбинированные операции. Эти комбинации аналогичны группировочным в классе репродуктивных операций, но выявление отношений осуществляется не на основе заданного признака, а посредством нахождения пути активизации и динамического узнавания и сравнения энграмм общих и различных признаков в сигналах с последующим формированием и переформированием моделей-понятий я моделей-суждений.

а) Нахождение общих и различных признаков при отсутствии заданной группировки сигналов. Здесь стоит задача найти любые, внешние, неявные или другие виды признаков, эквивалентных типу отношений, описанных выше. Например, дается ряд: «Москва, Париж, Лондон, Чикаго, Улан-Батор», и предлагается исключить лишнее слово. Почти явным здесь является признак «столица государства» и лишним оказывается слово «Чикаго». Но могут быть и другие решения, например по признаку континентальные и островные города, города с миллионным населением и менее миллиона и др. Вариантом являются задачи свободной классификации, где из набора сигналов-признаков требуется осуществить возможные группировки в разных допустимых вариантах.

б) Нахождение общих и различных признаков при наличии заданный группировки подмножества сигналов. Эти операции обычно известны как нахождение аналогий. Здесь для какого-то подмножества сигналов определено наличие общих и различных признаков, но не указано, каких именно, и необходимо выявить эти признаки и затем найти в дополнительном множестве сигналы с соответствующими признаками. Например, дано исходное подмножество: электричество—проводка; дополнительное подмножество: пар, лампочка, лошадь, ток вода, трубы, кипение. В этом примере необходимо обнаружить по первому подмножеству, что используется функциональный признак, и во втором найти аналогию: пар—трубы.

2. Классификация по незаданным признакам. В отличие от такой же репродуктивной операции здесь осуществляется как поиск общих (и различных) признаков для разных комбинированных сигналов внутри заданного множества с выделением подмножества сигналов на основе этих признаков. Конечным результатом этих процессов является формирование понятия или суждения.

а) Формирование понятий. В основе формирования понятий лежит динамическое выявление обобщающих связей (признаков) среди признаков различных объектов, явлений, процессов и фиксация этих связей введением символа (слова), "обозначающего объединенную данным признаком группу.

Обычно в качестве экспериментальных методов используется прием формирования искусственного понятия. Испытуемому сообщается, что один из показываемых ему объектов имеет признак «ГЕТ», и дается задание найти среди множества других объектов те, которые обладают этим признаком. В ряде методик это понятие должен сфор-

мировать сам испытуемый, рассматривая серию объектов, т. е. осуществить обобщение отношений¹. Иногда вводится упрощение путем какого-то ограничения, например, число объектов должно быть не менее пяти.

б) Формирование суждений. Под суждением понимается выраженное в знаковой (обычно в словесной) форме на основе общности признаков обнаружение связи между объектами-понятиями.

Одной из операций суждения является формирование вариантов связей между несколькими понятиями. Например, даны исходные понятия: «стол», «пароход», «каюта». Испытуемый должен составить варианты фраз, в которых эти слова находятся в разных позициях.

Другим вариантом является метод восстановления суждений из знакомого набора слов и определения истинности полученного суждения. Например, дается набор «день, зимнего, короче, летний». Связи восстанавливаются на основе жизненного опыта.

: [Базирующиеся на этих методах приемы легли в основу ряда методов, развивающихся в психолингвистике и нейролингвистике, исходя из положения, что язык и использование его формальных категорий, и построений отражают состояния сознания и особенно мышления (см.: Спивак, 1986).

в) Преобразование понятий и суждений. В методиках этой группы изучается способность такого преобразования понятий и суждений, когда на их основе формируются иные, новые, с другими признаками и связями. Примером используемой методики преобразования является известная игра в «20 вопросов».

г) Операции умозаключения. В суждениях выражается связь между сигналами, образованными в процессе личного опыта или усвоенными в процессе ознакомления с общественно-историческим опытом человечества. Из нескольких суждений, которые в этом случае носят название «посылок», умозаключение выводит новые связи, не содержащиеся непосредственно в посылках. Закономерности формирования умозаключений исследуют с помощью задач, составленных в форме силлогизмов.

К дедуктивным умозаключениям относятся такие, для которых действует правило, что если посылки в них имеют определенную структуру и являются доказанными, то и заключение, имеющее также определенную структуру, будет доказано.

Категорические умозаключения позволяют делать вывод с точным определением его истинности или ложности. Так, были предложены посылки, основанные на связях четырех видов: больше—меньше, темнее—светлее, возможное—менее возможное и близкие родственные отношения, например: «А» немного больше «Б» (первая посылка), «Б» несколько меньше «В» (вторая посылка). В каких отношениях находится «А» к «В»?

Правдоподобные (или эвристические) умозаключения лежат в основе гипотетических рассуждений. Они имеют вид: из «А» следует «Б». «Б» — истинно, следовательно, «А» более правдоподобно. Одна из наиболее удобных методик была разработана на основе известной игры в «морской бой».

Второй группой умозаключений являются индуктивные умозаключения. Здесь на основании наличия каких-то свойств (связей, процессов) в одном подмножестве делается вывод о наличии этих свойств в множестве, т. е. процесс индукции носит характер обобщения. Выводы из индуктивных умозаключений всегда носят правдоподобный характер. Различают две разновидности индуктивных умозаключений: неполной индукции и аналогии.

Умозаключающие операции неполной индукции имеют характер либо экстраполяции по объему множества, либо установления обобщающих закономерностей (антиципирующих семантических связей). Экстраполяция по объему есть не что иное, как непосредственное перенесение свойств группы явлений на весь класс, объединенный по уже известному признаку предметов данного рода. Например: железо, медь, ртуть, серебро — электропроводны. Железо, медь и т. д. — металлы. Следовательно, все металлы электропроводны.

Операции установления обобщающих закономерностей заключаются в выявлении таких общих признаков в ряду сигналов, которые позволяют сформировать образ более высокого уровня, чем классификационный. Это дает возможность антиципировать (предвидеть) признак любого сигнала, как угодно далеко продолжающего непосредственно данный ряд сигналов. Таковы известные задачи на продолжение данного ряда чисел, на ряды фигур.

Умозаключения по аналогии — это такие умозаключения, когда на основе сходства двух предметов в нескольких признаках делается умозаключение о сходстве этих объектов и по другим признакам. Примером такого умозаключения явилось, например, убеждение об обязательном наличии гелия на Земле, после того как он был открыт на Солнце.

Специфика этого вида умозаключений состоит не в самой операции, а в процессе нахождения аналогии, т. е. выделении из ряда признаков таких, которые являются сходными, тождественными. Для примера приведем один из вопросов теста «синонимы»: отметьте слово, которое по смыслу ближе всего подходит к первому: 1) «близкий», 2) «огненный», 3) «правильный», 4) «хороший».

III. *Эвристические операции*. Согласно современным представлениям, эти операции, вероятно, связаны со способностью преодолевать привычный алгоритм переработки информации, преодолевать накладываемые самим мозгом усвоенные раньше неявные ограничения, видеть то, что еще не было обнаружено.

Для исследования эвристических операций используются методы на нестандартность мышления и методы на богатство ассоциаций.

Первая группа методов чаще всего связана с геометрическими представлениями, в ходе которых необходимо отказаться от неявных ограничений, т. е. таких, которые не содержатся в самой задаче и накладываются традиционными представлениями. Такова, например, задача — построить с помощью шести спичек четыре равносторонних треугольника. Трудность здесь в отказе от двухмерного представления и переходе к трехмерному пространству. Однако могут быть и сюжетные задачи, например: встречаются два друга детства и один

говорит: «Сколько лет тебя не видел и ничего не знаю». — «А у меня уже дочка». — «А как ее зовут?» — «Так же, как и ее мать». — «А сколько лет Леночке?». Как было узнано имя?

Есть задачи арифметические, с наталкиванием на «кочевидный», но неверный ответ. Например: чему равен вес кирпича, если он весит один килограмм и еще столько, сколько весит половина кирпича?

Используются задачи на преодоление «само собой разумеющихся» представлений, например: на связанной в кольцо нитке нанизаны стеклянные бусы двух типов — О и Х. Как избавиться от бусинок Х в связке ОХХОХООХО, не разрезая нитку? Ответ — разбить.

Методы на выявление богатства ассоциаций описывают операции дивергентного мышления. Такова, например, задача: опишите все виды использования кирпича, придумайте как можно больше названий для рассказа, рисунка и т. п. Решая первую задачу без творческого мышления, испытуемый обычно перечисляет все виды применения кирпича в строительстве, как щебня для садовых дорожек и т. п. При дивергентном мышлении называется еще множество предназначений типа: «подставка для таганка», «чистка посуды» и т. п.

Есть группа комплексных задач, которые обычно сводятся к задачам типа головоломок. Например такая физическая головоломка: имеются два одинаковых по диаметру и весу шара; один сделан из металла, а другой из дерева. Как это удалось? Для правильного ответа следует преодолеть ставшее законом убеждение, что любой металл всегда (!) тяжелее дерева.

Для исследования разных сторон творческого мышления используют группы логических задач, задач с лабиринтами и др.

Четвертую группу постоянных компонентов функционального состояния мозга составляют эфекторные, ответственные за реализацию принятых решений. Разбор этих компонентов был дан в предыдущем подразделе, поэтому здесь следует остановиться лишь на некоторых важных показателях их работы.

Прежде всего — это так называемые *эргономические показатели*, получение которых связано с анализом качественных и количественных характеристик деятельности, осуществляющейся при реализации решения. Эти методы успешно применяются тогда, когда имеется деятельность, направленная вовне. К ним относятся данные об эффективности и производительности системы, ее временные (интенсивность, во времени, длительность) показатели, характеристики точности, генез и характер ошибок. К сожалению, существующие классификации ошибок очень громоздки и малопригодны для практического применения, в том числе и та, которая была разработана нами совместно с Г. М. Зараковским. Далее идут показатели *непосредственного осуществления двигательных актов*, например мышечная сила, скорость реакции, ее координированность, точность и устойчивость. Работами В. П. Зинченко и Н. Д. Гордеевой (1982) был вскрыт ряд важных положений, связанных со структурой двигательного акта: наличие стадий программируемого движения, его непосредственной реализации и коррекции. Экспериментально показано[^] что изменение функционального состояния приво-

дит к перестройке функциональной загруженности и изменению соотношения времени протекания различных стадий движений. В ряде случаев эффекторные компоненты не имеют внешней презентации, поскольку эффекторная реализация может выражаться, например, при мыслительной деятельности в постановке следующей очередной проблемы. В этих случаях обычно ориентируются на внутренние показатели деятельности.

В пятую группу входят активационные компоненты, обуславливающие направленность и степень реализации потенциальных возможностей звеньев системного ответа при данном функциональном состоянии. Активационные компоненты включают целый ряд физиологических и психологических показателей: особенности гормональной активности и других модуляторов нервных процессов, уровни мотивации, установки, особенности мобилизации внимания. Все большую роль при разработке показателей этой группы исследователи уделяют анализу эмоционально-волевого комплекса свойств личности, непосредственно задающего специфичность направленности формирования функционального состояния. Имеется ряд работ, показывающих роль тревожности (Spilberger, 1983), эмоциональной устойчивости (Посохова, 1982) и характера эмоций. Считается, что нейрофизиологическим базисом этих свойств являются типологические особенности высшей нервной деятельности. Ряд работ указывает на роль гиппокампа и миндалины в выраженности проявлений этих свойств (Pribram, 1975).

Конечно, читатель без труда увидит, что четкого различия и разделения этих групп нет, между ними имеются достаточно выраженные связи, в том числе и причинно-следственного характера. Однако это нельзя рассматривать как недостаток, поскольку такие связи внутренне присущи функциональному состоянию как интегральному комплексу.

Теперь следует остановиться на некоторых методических приемах, используемых для анализа и изучения функционального состояния мозга по выходным показателям. Сами эти приемы известны уже давно, но в последнее время они получили новое гносеологическое содержание.

Дело в том, что до настоящего времени как в физиологии, так и психологии основной опорой исследователей для суждения о состоянии или его динамике является изменение какого-либо изучаемого показателя. Если такие изменения не обнаруживались, то делался вывод, что состояние осталось прежним. Однако целый ряд данных, впервые, насколько нам известно, полученных при изучении адаптации в процессе ряда токсикологических исследований, показал, что такой вывод не всегда является правомочным. Напомним, что для любой системы очень важны отношения между ее элементами, звеньями. Поэтому, если выходные показатели не изменились, это не значит, что функциональное состояние тоже не изменилось. весьма правомочно предположение, что произошла внутренняя перестройка системы ради сохранения постоянства выходного показателя, особенно если этот показатель — физиологическая кон-

станта. Отсюда следует вывод, что решающим является характеристика связей между отдельными показателями.

Наиболее адекватным методом изучения динамики отношений является использование различных нагрузочных проб. В зависимости от особенностей функционального состояния мозга и содержания диагностических задач эти методы можно разделить на четыре основных класса.

Методы тестирующих нагрузок наиболее традиционны и заключаются в сравнении выбранных показателей какой-то группы функций до и после выполнения дозированной стандартной деятельности, в которой заведомо участвуют данные функции или ожидается косвенное влияние на них через другие компоненты функционального состояния. Наиболее распространенным среди этих методов является велоэргометрическая проба с определением коэффициента PWC-170 и степ-тест в классической или облегченной форме. Используются и другие виды физической нагрузки. Рассматривая литературные данные, мы нашли более 60 вариантов таких проб. Широко используются различные виды умственной нагрузки, подобные тем, которые были описаны выше. Эти методы удобны в применении, но их принципиальным недостатком является необходимость переключения человека при тестировании на выполнение другой деятельности, отличающейся от основной, для которой и сформировано соответствующее функциональное состояние. Поэтому переключение ведет к необходимости создания нового функционального состояния, иной системной реакции, характеризующейся другим содержанием, установками и мотивами. Кроме того, поскольку одним из основных условий этих методов является необходимость использования нагрузок больших, чем при основной деятельности, то сама проба может вызвать нетипичные реакции, особенно если физиологические резервы уже в достаточной мере находятся на пределе.

Эти недостатки устраняются при использовании второго класса методов — *методов интенсифицирующих нагрузок*. Их смысл за ключается в том, что на короткий промежуток времени изменяется интенсивность той деятельности, которая выбрана для изучения функционального состояния. Это может быть увеличение тяжести деятельности, ускорение темпа работы или же работа в условиях, которые отягощают деятельность, например в среде с пониженным содержанием кислорода, с высокой или низкой температурой и т. п. При этом регистрируются выбранные показатели до, во время и после выполнения пробы. Методы интенсифицирующих нагрузок хорошо зарекомендовали себя при циклических видах деятельности, особенно в тех случаях, когда длительность цикла близка к длительности пробы. Это позволяет применять один и тот же метод многократно в течение всего периода деятельности. Если же ее характер не предполагает систематического повторения цикла, а каждый временной отрезок заполнен качественно иным содержанием, а следовательно, и связан с иным функциональным состоянием, то использовать метод интенсифицирующих нагрузок в полном объеме не удается, а однократное его применение значительно обедняет

результаты, прежде всего тем, что нельзя судить о динамике состояния.

При нестереотипной деятельности предпочтительно пользоваться третьим классом методов — так называемыми *методами встроенных структур*. Для этих методов характерно то, что в обычную для человека деятельность вводится какое-либо действие или операция, которые тесно связаны с деятельностью, но не занимают в ней какого-то определенного места, а могут появиться на любом ее этапе. К таким методам можно отнести, например, введение сбоя аппаратуры, который известен человеку, и он знает способы его устранения. Это значит, что встроенная структура не должна выступать как поисковая деятельность, а выглядеть как естественный компонент деятельности.

Применение всех описанных выше методов может привести к ошибочной оценке функционального состояния вследствие наличия у каждого человека возможности срочно актуализовать дополнительные резервы за счет резкого усиления активационных компонентов. Это часто происходит в результате значительного повышения мотивации, особенно когда исследование проводится в целях экспертизы. Вообще для многих испытуемых любые диагностические исследования часто выступают в виде игровой ситуации, где каждый из взаимодействующей пары — исследователь—испытуемый — стремится найти для себя стратегию выигрыша. В некоторых случаях это может быть просто следствием эмоции новизны или исследовательской эмоции, обусловливающих повышенную гедонистическую ценность пробы на фоне ставшей рутинной деятельности.

Для выключения подобных влияний, связанных с краткосрочной мобилизацией и выявлением устойчивых ответных реакций, применяется четвертый класс методов — *методы дополнительных нагрузок*. Их особенностью является большая длительность проведения теста, которая заведомо превосходит возможную продолжительность краткосрочной мобилизации. Так, часто используются: удлиненная проба с кольцами, тест с зачеркиванием клеточек и т. п. Отмечается число просмотренных знаков в единицу времени и количество ошибок.

Внутренние показатели функционального состояния мозга. Конечно, разделение на внешние и внутренние выходные показатели в достаточной мере условно и, например, ряд показателей, приведенных при изложении энергетического обеспечения, с полным правом может быть отнесен к внутренним показателям. Мы тем не менее пользуемся понятием «внутренний» для обозначения собственно реакций нейрона или нейронного пула, которые отражают самую существенную сторону его работы — интеграцию информации и выработку регуляционного решения тех или иных форм его деятельности, которые обеспечивают все виды поведения. Отсюда следует, что внутренние показатели — это прежде всего показатели различных форм биоэлектрической активности мозга и отношений между этими формами, а также ряд биохимических и биофизических проявлений активности нейронов.

Поскольку эти виды активности подробно излагаются в главах 2 и 4, то здесь нет оснований останавливаться так подробно, как это сделано для внешних показателей функционального состояния мозга. Необходимо, пожалуй, лишь сделать некоторые методологические комментарии.

Прежде всего, исходя из развивающейся здесь концепции функциональных состояний как системной реакции мозга, разделение показателей, как уже говорилось, условно, с методологических позиций это единый комплекс показателей, неразрывно связанных друг с другом и отражающих разные грани, разные стороны одного и того же процесса. Именно эта мысль заложена в концепцию комплексного изучения мозга (Бехтерева, 1980). Эта концепция является не выражением стремления получить как можно больше данных, зарегистрировать все позволяемые имеющейся аппаратурой показатели -функциональной активности, а строго ограниченным рамками задач исследования выбором показателей, по которым можно судить о функциональном состоянии мозга. Таким образом, при любой постановке исследования комплексный метод и входящий в него набор методик должны прежде всего определяться теми задачами, которые ставит исследователь.

В этой связи возникает одна проблема, которая, как нам кажется, лежит в непонимании некоторыми исследователями-методологами ряда кардинальных принципов, лежащих в основе деятельности мозга. Речь идет о так называемой проблеме субъективных и объективных методов исследования. Ее суть заключается в том, что достаточно бездоказательно все субъективные показатели, выраженные в виде отчета испытуемых, трактуются как не очень достоверные, второсортные, недостаточно, а зачастую и ошибочно, отражающие функциональное состояние. Лишь методы аппаратурного исследования якобы могут дать истинную объективную картину деятельности мозга.

Анализ доводов, правда, сейчас не очень многочисленных сторон-**ников** изложенной теории показывает, что они, как правило, путают термин «изучение субъективного состояния» с понятием «интроспективное изучение психической деятельности», которое было главным оружием интроспективной психологии XIX века, но опровергнутое работами И. М. Сеченова, И. П. Павлова и других ученых сейчас стало лишь историческим понятием. В настоящее время субъективные методы исследования выступают как методы изучения субъективных характеристик (свойств, процессов, понятий) обследуемого человека, а не субъективной интерпретации получаемых данных исследователем.

Исходя из принципа адекватности методического обеспечения следует четко руководствоваться положением, что субъективные стороны изучаются методами, предназначенными для такого изучения, в каком бы виде не выражалась эта регистрация — с помощью отчета испытуемого, снятия физиологических показателей или анализа поведенческих и рабочих реакций, в том числе и трудовых. Легко показать, что любая другая позиция должна неминуемо при-

вести к отрицанию диалектического единства материального и идеального, т. е. в принципе к кантианским позициям. §§5

Другое направление, также в принципе отрицающее изучение субъективных проявлений функционального состояния, основывается на том, что субъективное состояние не всегда может точно соответствовать состоянию физиологических функций и поведенческим реакциям. Так, в качестве довода приводятся результаты опроса испытуемых, находящихся в крайне тяжелом функциональном состоянии, иногда даже патологическом, когда они характеризуют свое состояние как хорошее, отличное и т. п. Отсюда делается вывод о более точном отражении состояния в объективных показателях физиологических реакций.

Здесь допускаются две ошибки. Первая из них связана с тем, что в категорию субъективных состояний включаются лишь осознанные состояния, причем даже не все, а лишь те, которые могут быть вербализованы. Конечно, ставить знак равенства между осознанным и вербализованным нельзя: сознание значительно шире, особенно в области отношений, и сейчас очень многие явления, которые традиционно относились к сфере глубинной психологии, к сфере подсознательного или бессознательного, рассматриваются как осознанные, но невербализованные, т. е. не принявшие понятийную форму. В качестве примера можно привести такие состояния, как фрустрация, тревожность на определенных уровнях их развития. Как ужо говорилось, субъективные компоненты функционального состояния это не просто самоотчет испытуемого. Вторая ошибка заключается в том, что расхождение субъективной оценки и объективных данных это не артефакт, не результат намеренного или Ненамеренного обмана, искажения сообщаемых данных, а реальность, характеризующая специфику функционального состояния мозга, специфику стратегии поведения при решении каких-либо задач. При стратегии опоры на интеллектуальное поведение или при стратегии опоры на вегетативные возможности расхождение данных является почти законом. Базироваться только на одной группе данных и отвергать другие можно лишь признавая полный отрыв идеального от материального или же встав на позиции вульгарного материализма.

Из сказанного нам важно, чтобы читатель сделал основной вывод, что методология этой проблемы должна базироваться на основном материалистическом принципе первичности материи и вторичности сознания, психики, о наличии между ними множества причинно-следственных связей, и игнорирование идеального также неверно, как и игнорирование материального.

Вероятно, не очень правильно вообще говорить о субъективных и объективных методах, более правильным является деление на методы изучения субъективных и объективных сторон функционального состояния, деятельности мозга. С этих позиций любая бланковая или аппаратурная методика, метод беседы и наблюдения могут выполнять либо одну, либо другую задачи.

Значительно более серьезен вопрос о соотношении психических и нейрофизиологических процессов. Это не аппаратурный методиче-

ский вопрос, а глубокая принципиальная проблема методологического, философского плана, в основе которой лежит решение об отношении сознания и мозга. Интересным является то, что некоторые ведущие нейрофизиологи буржуазных стран (Шеррингтон, Пенфилд, Экклс), которые внесли чрезвычайно много в изучение механизмов деятельности мозга, в конце своей активной деятельности декларировали тезис о принципиальном отсутствии связи между психикой, разумом и мозгом. Конечно, можно думать о разных причинах принятия такой концепции, но нет оснований сомневаться в научной честности этих ученых. Нам кажется, что одной из главных причин является наличие антигуманистических противоречий капиталистического мира с его войнами, социальным бесправием, ужасающими условиями угнетения и эксплуатации. Видя эту картину, они старались сохранить оптимистический взгляд на будущее признанием наличия нематериального, существующего вне мозга «чистого разума», который вне общественных отношений заставит людей установить какую-то абстрактную справедливость.

Близкие к этой позиции занимают и ряд психологов, которые прямо или закамуфлированно принимают положение о принципиальной невозможности установления связей между внутренними показателями функционального состояния мозга, или нейрофизиологическими процессами, и психическими актами, психикой человека, т. е. отрывают психическое содержание от нейрофизиологической базы. Конечно, неверно полностью отождествлять психику и физиологию нейронных образований: как уже указывалось, это две стороны одного материального процесса. Но нельзя разрывать эти процессы.

Сейчас нарастающим потоком появляются работы, показывающие наличие тесных корреляционных отношений (причем в ряде работ показано, что это причинно-следственные связи) между нейрофизиологической картиной активности мозга и его структур (см. главу 2) и проявлением психических процессов, начиная от более близкого к физиологии процесса восприятия и кончая процессом мышления, как решение проблемных ситуаций.

На начальных этапах изучения этой проблемы с помощью метода вживленных электродов Уолтер, получив специфические для некоторых форм психических проявлений картины электрической активности, писал: «Было бы грубой ошибкой полагать a priori . . . , что регистрируемые нами кривые электрической активности мозга (паттерны этой активности) непосредственно отражают состояние психики . . . Паттерн есть сырой материал порядка» (Walter, 1966, с. 75).

Последующие работы позволили во многом снять уолтеровское a priori. В частности, рядом работ Прибрама (Pribram, 1975) была показана непосредственная зависимость некоторых психических актов от ряда структур мозга, являющихся как бы продуцентами определенных проявлений психики. Большие работы были проделаны по изучению физиологических механизмов эмоций, где также

были выявлены структуры, по крайней мере отвѣтственные за внешнюю картину эмоционального поведения.

Весьма убедительные данные были получены Н. П. Бехтеревой (1985) и ее сотрудниками, исследовавшими функциональное состояние людей с различного рода нарушениями мозговой деятельности, которым с лечебной целью в различные структуры мозга были введены электроды, позволяющие как регистрировать биоэлектрическую активность мозга, так и раздражаты [однородные структуры]. Величина диаметра электродов позволяла отводить потенциалы от нейронных пуллов с малым числом нейронов.

Используя те методические приемы, о которых говорилось в предыдущих разделах, т. е. осуществляя комплексное исследование мозга, Н. П. Бехтеревой и соавторам (1985) удалось зарегистрировать паттерны активности, специфические для понятий-парадигм и понятий-сигнатур.

Продолжая эти исследования, Н. П. Бехтерева показала электроэнцефалографическую картину принятия решений мозгом человека в модельной ситуации «классификация по заданному признаку». Анализ полученной динамики электрических реакций мозга позволил отдифференцировать фазы восприятия информации, принятия решения «да»—«нет» и фазу реализации решения в форме речевого ответа. Таким образом, была показана причинно-следственная связь физиологической активности с психической деятельностью. Это позволило автору вместо осторожного термина «корреляты психической деятельности» прямо говорить о нервном коде психической активности, используя информационное определение кода как способа презентации информации.

Итак, методологические принципы внесли ясность и в методические проблемы, по существу закрыв дискуссию по поводу объективных и субъективных методов.

В заключение этого раздела следует остановиться еще на одной методической проблеме — на так называемых интегральных показателях.

Сама проблема возникла из довольно простого соображения: если функциональное состояние является системным ответом и, как это следует из определения, характеризуется интегральностью, то, вероятно, мы можем судить о функциональном состоянии по любому показателю, поскольку он, в силу своих связей, отражает состояние всех звеньев системы. Вместе с тем стремление к максимально широкому сбору данных о самых различных функциях и их параметрах не оправдывает себя как в силу своей громоздкости и трудности практической реализации, так и в связи с малой эффективностью ввиду наличия некоторых принципиальных трудностей, о которых речь пойдет в следующем разделе.

Конечно, в силу больших корреляционных связей, отражающих причинно-следственные связи и отношения в системах, по сути многие показатели в принципе могут приниматься как интегральные. Стало уже традиционным в качестве примера приводить такой показатель, как частота пульса, и некоторые его характеристики. Дей-

ствительно, данные нормальной физиологии позволяют охарактеризовать его как интегральный показатель, тонко реагирующий не только на изменения в энергетике организма или сердца как органа, но и на сдвиги в любом из описанных выше компонентов функционального состояния мозга. Действительно, мы по этому показателю часто судим и об эмоциональном возбуждении, и о напряжении процессов мышления, и о механизмах терморегуляции и т. п.

Но интегральный показатель, как это ни парадоксально, плох именно тем, что он интегрален и его регистрация не позволяет нам вскрыть звено, которое привело к изменению функционального состояния мозга, и установить, какие причины лежали в основе этого изменения. Более того, как уже говорилось выше, наиболее ценная информация о динамике функционального состояния содержится не в знании абсолютных значений регистрируемых параметров, а в их отношении между собой, поэтому интегральный показатель в принципе не может дать этой ценной информации. Трудно также согласиться с достаточно часто высказываемыми положениями, основанными на наивных категориях «здравого смысла» и звучащих следующим образом: «Поскольку же работоспособность системы в целом определяется состоянием тех звеньев, которые испытывают наибольшую нагрузку или несут наибольшую ответственность за успешность работы, поскольку соответствующие методики исследования работоспособности должны быть адресованы в первую очередь к этим звеньям» (Леонова, 1984, с. 123).

Прежде всего в целостной системной реакции достаточно сложно выделить главные (см. выше) и второстепенные механизмы, главные или наиболее нагружаемые элементы могут обладать разной степенью устойчивости и в первую очередь могут выйти из строя не они, а те звенья, устойчивость которых наиболее низка, хотя нагрузка на них и не будет такой большой, как на другие. Кроме того, необходимо иметь в виду, насколько обеспечено то или иное звено резервными элементами. Были описаны некоторые состояния экстремального типа, при которых решающим была степень кортикаллизации функций, т. е. ее подчиненность волевому контролю (Медведев, 1979).

Все это позволяет сделать вывод, что интегральный показатель может говорить лишь о том, что как-то изменилось функциональное состояние, но за счет каких элементов и почему, можно узнать, только используя комплекс внешних и внутренних показателей.

ОРГАНИЗАЦИЯ СИСТЕМНОГО ОТВЕТА И ЕЕ СТАДИИ, ИНТЕГРАТИВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ

Общие принципы организации. Структура функционального состояния. Попытаемся воссоздать общую структуру функционального состояния мозга. Представим себе, воспользовавшись примером И. П. Павлова (1951), мозг человека в виде мозаичной матрицы, каждая клетка которой условно соотносится с некоторой

функцией независимо от реального положения нейронных структур и их связей с периферическими механизмами.

Рассмотрим теперь некоторое гипотетическое функциональное состояние, необходимое для формирования какой-либо деятельности, знакомой человеку, т. е. состояние, образуемое по уже имеющимся программам. Согласно существующему представлению, при получении сигнала о появлении цели, т. е. при возникновении для человека проблемной ситуации, в коре больших полушарий актуализируется программа предполагаемой деятельности И происходит увеличение корреляционных связей между разными зонами по пейсмекерному механизму. Согласно представлениям М. Н. Ливанова (1965), установление корреляционных связей обеспечивается синхронизацией биоэлектрической активности мозговых структур, которые объединяются в функциональный центр, обеспечивающий реализацию какого-то элемента или группы элементов программы.

В принципе существуют два механизма дальнейшего развития структуры функционального состояния на начальном этапе. Первый из них состоит в постепенном усложнении формируемого системного ответа путем присоединения к первоначальному ядру — центру необходимых элементов — до того момента, когда достигается полное соответствие функционального состояния требованиям программы. Образно говоря, система начинает ка[^]бы обрастать рядом необходимых элементов, ассимилируя их в единый комплекс. Второй путь предполагает начальную мобилизацию всех элементов системы с включением в нее явно избыточных компонентов — звеньев (на это указывает стадия гипермобилизации). При увеличении экстремальности воздействующего фактора второй путь оказывается явно предпочтительным.

В последующем, при уточнении адекватности стратегии реализации программ, избыточные элементы временно выключаются из системного ответа, они формируют резерв функционального состояния и тем самым обеспечивают большую надежность работы системы. Анализ ряда форм такого маневра показывает, что, как правило, при достаточно прочной «отработанной» в предыдущем опыте программе избыточными оказываются наименее выгодные для организма звенья системного ответа (например, обеспечение необходимого уровня кровоснабжения за счет повышения частоты пульса, а не увеличения ударного объема).

Период поиска оптимального функционального состояния, полностью адекватного задачам достижения цели, характеризуется включением функций, непосредственно направленных на решение задачи и на минимизацию расхода внутренних резервов организма.

Зарезервированные функции могут быть полностью выключены из интегрального комплекса функционального состояния, хотя потенциальные связи остаются и могут быть даже частично использованы, но не они несут главную нагрузку. Так, продолжая наш пример с частотой пульса, следует сказать, что практически при деятельности мы никогда не встречаемся с изолированным увеличением ударного объема, в одних случаях это сопровождается некоторым

увеличением частоты, а в других — урежением. Как одна, так и другая формы реакции указывают на потенциальную связь этих видов ответа.

При реализации функционального состояния часть функций, включенных в интегральный ответ в качестве основных звеньев, снижает уровень активности и может оказаться неспособной внести свой вклад в осуществление деятельности. Такое изменение может быть следствием физиологически упорядоченной динамики, когда оно предусмотрено алгоритмом функционирования (например, мерцание и флюктуация рецепторов в однородных рецепторных полях, переменный тетанус волокон тонической скелетной мускулатуры, попеременная активность отдельных нейронов, входящих в нейронный ансамбль, и т. п.), но может быть и следствием снижения функциональных возможностей в результате деятельности. Это компенсируется мобилизацией резервных функций, позволяющих добиться достижения цели за счет повышенной стоимости деятельности. Вероятно, вообще включение в интегральный комплекс некоторого спектра возможных заменителей основной функции является необходимым механизмом продолжения деятельности при изменении условий ее выполнения, например в процессе динамики приближения к цели. Быстрота и эффективность приспособления к новым условиям во многом зависят от степени подготовленности и разнообразия имеющихся резервных механизмов. Последнее предположение на уровне биохимических механизмов достаточно полно обосновано работой Хочачка и Сомеро (Hochachka, Somero, 1977).

Следует добавить, что отсутствие таких связей делает невозможным корrigирующую функцию обратной афферентации, особенно если она работает в режиме акцептора действия согласно механизма, обоснованного в работах П. К. Анохина (1971).

Совершенно очевидно, что большинство функций, включаемых в состав интегрального комплекса, может участвовать и при реализации программ, связанных с другими функциональными состояниями, обеспечивающими иные задачи, но их отношения будут характеризоваться другими корреляционными связями. При этом для функциональных состояний, обеспечивающих достижение постоянных целей и характеризующихся очень жесткими связями, последние оказываются настолько прочными, что при возникновении активности одного из нейронных пулов, участвующего в такой программе, обязательно происходит изменение активности связанного с ним в этой программе жесткими связями другого нейронного пула, хотя последний может не иметь никакого значения для реализуемого в данный момент функционального состояния, решавшего временную задачу. Таким образом, эта структура оказывается включенной в системный ответ как бездействующий элемент. Такую форму связи можно назвать коллатеральным оживлением.

Следовательно, интерпретируя наблюдаемые показатели функционального состояния мозга, исследователь должен найти место и значение наблюданного увеличения или уменьшения активности одних показателей и стабильности других (как не входящих в систему

или находящихся в состоянии глубокого резервирования). Отсюда необходимо сделать очень важный вывод о том, что пестрота, неоднозначность изменений есть необходимый признак любого функционального состояния, даже патологического.

Интегративные механизмы формирования функционального состояния мозга. Примем в качестве исходного такое функциональное состояние мозга, когда перед организмом нет никаких внешних целей временного характера и решаются только внутренние постоянные цели, связанные с осуществлением метаболических процессов, энергетических или пластических. Эти задачи обеспечиваются постоянными, генетически закрепленными программами, закодированными в стриогхаллидарных структурах и реализуемыми активностью лимбического мозга. Некоторые периферические образования формируют свою собственную закрытую гомеостатическую систему, работающую по принципу саморегуляции. С некоторыми допущениями можно понять, что общий интегральный ответ отсутствует, корреляционные связи ослаблены.

Основная функция коры больших полушарий в данный момент заключается в необходимости быть готовой к обнаружению, оценке и переработке могущей поступить информации. Таким образом, перед мозгом стоит одна цель — быть готовым к приему информации. Как уже указывалось, прием информации связан не только с ощущением, но и обязательным обнаружением, классификацией и идентификацией информации, ее оценкой, т. е. с восприятием.

Восприятие уже предполагает интегральную деятельность. Поэтому в этот период нейроны сенсорных систем и в первую очередь коры больших полушарий должны быть соответствующим образом настроены, активированы.

Постоянная активация — это невыгодное решение, поскольку она приводит к неоправданному расходу энергетических ресурсов и возможности появления ретроактивного торможения. Поэтому более выгодна форма периодической активности, примеры которой были приведены в предыдущем подразделе. Однако если в этих случаях периодическая активность касалась только лишь какого-то частного вида деятельности, то для решения задач восприятия необходим другой, общий механизм, который имел бы отношение как ко всем сенсорным, так и решающим структурам. Пожалуй, первым, кто обратил внимание физиологов на такую необходимость, был Г. Уолтер, который, разбирая общие механизмы деятельности мозга, выдвинул положение о том, что задача периодической активации мозговых корковых структур обеспечивается альфа-ритмом, и привел ряд доводов в пользу такой гипотезы (Walter, 1966).

В наиболее законченном виде теория интегрирующей роли биоэлектрических процессов представлена в работах Н. П. Бехтеревой, в частности в ее монографии «Здоровый и больной мозг человека» (1980). Основываясь на представлениях классической физиологии об изменении возбудимости в период возбуждения и современных данных о происхождении и путях движения альфа-ритма, автор приходит к выводу, что восходящий и нисходящий фронты волны обеспе-

Чивают попеременное закрытие и открытие нервных клеток для информационного потока, т. е. открытие и закрытие сенсорного входа. Для подкорковых структур таким регулятором является, возможно, тета-ритм, что объясняется большей инертностью этих структур.

Эта теория успешно объясняет и причину появления медленноволновой активности при патологических состояниях мозга. Быстрые компоненты электрической активности мозга обеспечивают переменный уровень активности уже в период деятельного состояния мозга.

Вторая группа данных была получена при изучении биоэлектрической активности мозга в период сна. Как известно, каждый цикл сна заканчивается стадией парадоксального сна, характеризующейся появлением на короткий период нормальной или близкой к ней активности, существенным признаком которой является возникновение альфа-ритма. Имеется большое число различных интерпретаций сущности этого феномена, одна из которых представляет в свете рассматриваемых концепций особый интерес. В основе этого предположения лежит представление о том, что сон, особенно в его глубоких стадиях, не есть состояние полного покоя, бездеятельности мозга, а состояние особой формы активности, задачей которой является перевод энграмм кратковременной памяти в долговременную, их кодирование на белковой матрице и упорядочение, т. е. селекция и установление связей с энграммами, хранящимися в долгосрочной памяти. Через определенное время возникает необходимость проверки, выполнена ли эта задача, готовы ли нейроны к продолжению деятельности по приему новой информации. Такая проверка и осуществляется альфа-ритмом, как бы пробегающим через структуры коры мозга и «опрашивающим» нейроны об их состоянии.

Сопоставляя эти две функции альфа-ритма, можно сделать вывод о том, что они лежат в основе механизма интеграции, обеспечивая оптимальные условия функционирования нейронов и осуществляя контроль за их состоянием, т. е. выполняя задачу формирования готовности к приему информации. Как уже указывалось, для глубоких структур мозга эта задача обеспечивается, вероятно, тета-ритмическим диапазоном. Но готовность к информационному взаимодействию, как это следует из изложенной выше теории функциональных состояний, есть и база для формирования интегративного системного ответа.

Периодическое открытие информационного входа нейронов вносит новые условия для работы мозга, это, во-первых, поступление информации из внешней среды и, во-вторых, необходимость выполнения конкретных социальных задач деятельности, определяемых помимо внешней поступающей информации и активации оперативной памяти нейрофизиологическими процессами, лежащими в основе сознания. Это ставит новую задачу — формирование готовности к деятельности. В этом плане величайшей заслугой А. А. Ухтомского (1954) является открытие состояния оперативного покоя как состояния готовности к деятельности вообще, вне зависимости от будущего конкретного содержания этой деятельности. Рассматривая те характеристики оперативного покоя, которые были описаны А. А. Ухтомским и его

Последователями, можно прийти к заключению, что готовность к деятельности вообще реализуется как готовность к физической деятельности. По мнению JL A. Орбели (1949), это есть результат эволюционно унаследованного общего принципа быть готовым к наиболее важной деятельности — сохранению вида и индивидуума.

Исследования, проведенные при изучении оперативного покоя у людей, занятых различными видами трудовой деятельности, показывают, что возможно и другое объяснение этого феномена, связанное с тем, что у человека в состоянии бодрствования всегда существует потребность в трудовой, физической деятельности и оперативный покой отражает готовность к любым формам реализации этой деятельности. Так, но нашим данным, у людей, занятых физической деятельностью, более выражен мышечный компонент оперативного покоя, а у представителей преимущественно умственного труда — сенсорный компонент. Отсутствие реализации этой потребности приводит к явлениям, описываемым как гиподинамия и гипокинезия.

Здесь важно подчеркнуть одно — оперативный покой предусматривает выведение структур на какой-то новый уровень активности. Изучение этого вопроса привело исследователей к предположению, что эта задача выполняется сверхмедленными колебаниями биоэлектрической активности, в частности в диапазоне омега-потенциала (Илюхина и др., 1983). Показана зависимость его параметров от уровня активности мозга и, что особенно важно, синхронизация этих колебаний при активации сенсорных систем (Гибадулин, 1980). Динамика изменений омега-потенциала, сопоставленная с динамикой адаптации организма, также показывает, что имеется связь уровня активности с омега-потенциалом.

Включение в процесс взаимодействия с внешней средой, предусматривающего активное достижение постоянных и временных целей, предъявляет к мозгу требование формирования функционального состояния как системного ответа, что в свою очередь приводит к необходимости перевода состояния оперативного покоя в иное состояние, адекватное стоящим конкретным задачам. Такой перевод требует дифференциации активности мозговых структур соответственно их роли и степени участия в системном ответе, обеспечения условий их синхронизации и включения механизмов контроля. Для решения этих задач используются помимо уже описанных другие механизмы и в первую очередь ретикулярная система. Общий принцип ее работы связан с тем, что в соответствии с информацией, поступающей из специфических и ассоциативных структур зрительного бугра, и используя восходящие и нисходящие влияния, передаваемые по соответствующим волокнам, ретикулярная система обеспечивает сонастройку звеньев системного ответа.

В последние годы особое внимание исследователей обранено на интегративную функцию системы нейропептидов, которые выше были рассмотрены как аппарат реализации функционального состояния. С каждым годом открываются все новые и новые нейропептиды естественного происхождения и расширяется экспериментально найденный диапазон их влияния на те или иные функции.

Одной из особенностей влияния нейропептидов является очень широкий спектр действия. Уже говорилось, что для вазопрессина описано около 30 форм влияния, примерно столько же для аденокортико-тропного гормона и его осколков. Среди множества форм влияния выделяются те, которые изменяют протекание ряда сложных комплексных процессов. Так, описано влияние на память (вазопрессин, фрагменты АКТГ), на внимание (те же нейропептиды), на питьевое и пищевое поведение (нейротензин, динорфин, мозговой гастрин, инсулин), настроение и эмоциональное состояние (вазопрессин, эндорфины), на сексуальное поведение (осколки АКТГ, люлиберин) и т. п. Логическим следствием этого является предположение о том, что нейропептиды выполняют роль активаторов поведенческих программ.

'3

Щ

Так, в исследованиях нашей лаборатории было показано, что вазопрессин и АКТГ₄₋₇ стимулируют программы поведения тепловой защиты, а так называемый пептид дельта-сна обеспечивает готовность мозга к переводу в состояние сна. Отсюда можно сделать важный вывод о том, что если роль описанных выше механизмов заключается в активации отдельных структур, то нейропептиды обеспечивают активацию программ, т. е. формирование функционального состояния мозга как динамического системного ответа.

Рассматривая общие положения о функциональном состоянии мозга, мы указывали, что системная организация оказывается связанный с выбором предпочтаемых исполнительных механизмов, обеспечивающих возможность разных стратегий поведения при наличии одной и той же цели. Из этого следует, что при наличии какой-либо уже встречавшейся ранее цели или постоянной цели возможна активация не единственной программы, а выбор одной из нескольких имеющихся, но неактивированных программ. Так, например, для защиты от теплового воздействия имеются две программы — программа преимущественной мобилизации сердечно-сосудистой системы и программа, где основную роль играет потоотделительная система. Исследованиями наших сотрудников было показано, что в достаточно репрезентативной группе всегда можно выделить людей, предпочитающих реализовать то одну, то другую программу. Применение некоторых нейропептидов (вазопрессин, АКТГ₄₋₇) показало, что при воздействии тепловой среды у добровольцев-испытуемых происходит усиление предпочтаемого ответа, более быстрый выход на адаптационный уровень. Это позволило сделать важное предположение, что роль нейропептидов заключается в актуализации наиболее часто используемой, наиболее «близкой» программы, т. е. в интеграции в пространстве и времени структур мозга, формирующих необходимое функциональное состояние.

На то, что происходит мобилизация наиболее близкой программы, указывают данные следующего исследования. Если у испытуемых, обычно реагирующих на тепло реакцией потоотделения, перед началом исследования стимулировать реакцию сердечно-сосудистой системы путем ежедневной работы на велоэргометре при нагрузке 30—60 Вт, то первичная реакция и адаптационный ответ при после-

дующем воздействии нагревающей среды характеризуются более выраженным и более быстрым появлением сердечно-сосудистого ответа.

В предыдущем подразделе указывалось на два принципиальных пути формирования структуры функционального состояния — постепенного усложнения и полной первоначальной мобилизации. Нетрудно видеть, что приведенные выше данные расшифровывают некоторые механизмы такого формирования.

Однако ряд данных, полученных при изучении проблемы нейропептидного управления, показывает, что процесс актуализации программ нейропептидами значительно более сложен. Основная группа данных заключается в следующем. Было показано, что нейропептиды (вазопрессин) благоприятно действуют при различного рода нарушениях эмоционального состояния, в частности при депрессивных состояниях у больных с психическими расстройствами. Если принять концепцию, что нейропептиды только мобилизуют наиболее близкую программу, то следует ожидать, что применение вазопрессина только усилит депрессию как компонент функционального состояния или по крайней мере у одних больных усилит, а у других снимет депрессию. На самом же деле, если исключить группу больных с галлюцинаторным синдромом и бредом, на которых вазопрессин оказывает значительно меньшее влияние, у всех больных наблюдался однозначный эффект снятия депрессии. Различия наблюдались лишь в степени его выраженности. Более того, в ряде случаев маниакального состояния, противоположного депрессивному, вазопрессин также давал положительный эффект.

Снять это противоречие можно следующим предположением. Функциональное состояние, как было постулировано выше, определяется характером действующих факторов и возможностями исполнительных, эффекторных механизмов, т. е. системный ответ формируется на основе анализа среды и внутреннего статуса организма. Исходя из этого, депрессивное состояние, как и маниакальное, можно рассматривать как результат ошибочной оценки ситуации, основанной на нарушениях сенсорных, мнестических или эмоциональных (оценочных) механизмов. В то же время известно, что нейропептиды обусловливают успешное протекание процессов памяти, внимания, обучения и других психических функций, т. е. формируют адекватность отражения. Это и приводит к правильной оценке ситуации и снятию таким образом причин возникновения депрессивного состояния.

Таким образом, вывод об актуализации наиболее близкой программы следует расширить как актуализацию наиболее близкой адекватной программы. Как было показано, нейропептиды принимают участие и в формировании адекватных программ.

Динамика формирования этапов функционального состояния. Начальные фазы динамики формирования функционального состояния, заканчивающиеся состоянием готовности к деятельности, оперативным покоям, были описаны в предыдущем подразделе. Их в общем можно определить как неспецифический ответ. Специфический

ответ начинается С момента актуализации программы. Приведенные данные показывают, что механизмы неспецифического ответа значительно сложнее и более многогранны, чем это предусматривается даже усложненной схемой Селье (Selye, 1956).

Поступление в сенсорные структуры мозга информации, закодированной нервными импульсами, обусловливает реакцию вызванного ответа, регистрируемую по появлению характерной биоэлектрической активности вызванного потенциала. Использование микроэлектродной техники и современных методов обработки регистрируемой активности позволило достаточно убедительно установить, что она отражает начальные стадии специфического функционального состояния, цель которого, в отличие от предыдущих стадий, обеспечивающих уровень исходной активности, заключается в первичном анализе информации, который осуществляют специализированные нейроны, получившие название детекторов.

В принципе наличие таких детекторов было теоретически предсказано еще в конце прошлого столетия И. М. Сеченовым (1953), предположившим наличие более двадцати признаков, характеризующих объекты внешнего мира, хотя первая экспериментальная работа Леттвина и соавторов (Lettvin et al., 1959), обнаруживших ряд детекторов в мозгу лягушки, появилась уже в середине этого столетия.

Наиболее подробно роль и задачи детекторов были изучены для нейронов зрительной системы, где в настоящее время описано около двух десятков детекторов, каждый из которых выполняет одну, узко-специализированную функцию. Было показано, что они обеспечивают выделение ключевых признаков, по которым можно производить опознание образа. Итак, можно выделить как бы два этапа этой стадии — приход возбуждения в нейроны и последующая работа нейронов-детекторов, «обнаруживших» специфический признак. Это положение сформировало несколько спорных вопросов, до сих пор не имеющих окончательного решения. Первый из них связан с проблемой «фиксированноеTM свойств нейрона-детектора. Осуществляет ли нейрон какую-либо одну, узко специализированную функцию благодаря своему исходному предназначению или же в процессе индивидуального опыта эти свойства приобретаются, видоизменяются или даже исчезают? Возможно ли решение нейроном двух или более задач по дифференциации признаков, а не одной — есть или нет признака? Уже в первых работах было обнаружено, что мозг лягушки обладает большим числом детекторов, чем мозг головастика. Это получило экологическое объяснение, хотя можно было предполагать и более позднее созревание нейрона. Однако попытки перестроить детектор в эксперименте в результате, может быть, чисто методических трудностей оказались безуспешными. Если интерпретировать с этих позиций данные И. П. Павлова, основанные на опытах Цитовича со щенками и позволившие выделить особую группу натуральных условных рефлексов, то можно предположить, что появление новых детекторных свойств есть результат активации «дремлющих», потенциальных, но фиксированных свойств нейрона. В то же время

исходя из известных общих принципов работы коры головного мозга фиксация в сенсорной коре определенного набора признаков кажется весьма сомнительной.

Второй вопрос связан с выяснением того, каким образом из отдельных элементов сенсорного анализа, производимого разными нейронами, интегрируется единый образ, т. е. каковы механизмы синтеза. Еще Конорский (Konorsky, 1970) выдвинул гипотезу о наличии «интегративных нейронов», однако поиск этих нейронов привел скорее к отрицательным, чем положительным, результатам.

В принципе можно обойтись и без «интегративного нейрона», если предположить, что каждый отдельный обнаруживаемый признак является просто ключом, открывающим тот или иной блок долговременной памяти и актуализирующим хранящиеся там образы. Это предположение вполне укладывается в представления об иерархическом построении мнестических процессов и последовательности мнестического поиска. Однако его признание неминуемо "приводит нас к шеллингианским позициям, к представлениям о врожденном гештальте, что противоречит материалистической методологии современной физиологии и в конечном итоге может привести к так называемой концепции иероглифов.

Решить это противоречие можно, основываясь на концепции о первой сигнальной системе И. П. Павлова и экспериментальных данных о формировании восприятия в ранний постнатальный период. Результаты этих работ заставляют предполагать, что по мере действенного познания внешнего мира первоначально формируется память на отдельные признаки объектов, которые сами по себе и выступают единственным образом реального объекта. В процессе действий в памяти происходит обрастанье этого признака другими, связывание их в единый, все более усложняющийся и более приближающийся к реальному образу. При сформировавшемся в памяти образе наличие отдельных, даже неполных признаков восстанавливает образ как целое, что и позволяет обойтись без представления о необходимости интегрального нейрона и концепции врожденного гештальта. Нетрудно видеть, что сказанное делает более привлекательным представление о нефиксированных, приобретенных и развивающихся свойствах нейрона-детектора.

Однако как бы ни решались эти вопросы, для теории формирования начального этапа функционального состояния можно считать прочно установленным, что задача этого состояния — это анализ среды и подбор программы реагирования.

Этот этап, начало которого определяется появлением вызванных потенциалов, переходит в следующий, который характеризуется, с одной стороны, формированием цели как проблемной ситуации, а с другой — подготовкой ответа.

Уже в первых исследованиях с использованием вживленных электродов было обнаружено, что изменения электрической активности при поступлении сигналов к деятельности в ЦНС можно практически зарегистрировать во всех структурах головного мозга, в том

числе и тех, которые в принципе не должны были бы участвовать в формировании деятельности.

Путем тонкого анализа этой активности во времени и сопоставления ее с внешними проявлениями ответа было показано (Бехтерева и др., 1985), что такая, почти глобальная, активность характеризует первый этап формирования ответа, связанный, вероятно, с физическими характеристиками сигнала, который предшествует информационно-семантическому анализу и заключается в активации всех структур, которые могли бы включиться в программный ответ, т. е. как бы предварять стадию гипермобилизации. Эта реакция об разно была определена как сигнал «слушайте все». По мере выяснения семантики начинается активная мобилизация одной из программ.

Естественно, необходимо рассмотреть задачу, когда организм впервые сталкивается с ситуацией, для которой нет готовой программы ответа, или, как например при адаптации, имеющаяся программа оказывается неадекватной.

Общие принципиальные механизмы формирования новой программы были установлены еще А. А. Ухтомским в его учении о констелляции центров, в основу которого было положено обнаруженное им явление доминанты. Целый ряд основополагающих принципов был описан Н. А. Бернштейном (1947). В последующие годы были получены новые данные, раскрывающие некоторые стороны этого процесса. Здесь прежде всего необходимо указать на то, что непременным условием образования связи является синхронизация биоэлектрической активности, обусловленная пейсмекерным механизмом (Ливанов, 1965).

При наличии фиксированных морфологических аксонных связей механизм синхронизации объясняется довольно легко, более того, хорошо известны и медиаторные механизмы такой синхронизации. Однако было показано, что очень быстро между нейронными образованиями, не имеющими такой связи, формируются выраженные корреляционные отношения. В основу первоначального предположения был положен расчет, показывающий, что при сложных видах мозговой деятельности, когда происходит согласованная работа многих тысяч нейронов, синаптические механизмы оказываются слишком медленными, даже если не учитывать необходимый в таких случаях длинный обходной путь. С. В. Медведевым (Бехтерева и др., 1985) была выдвинута гипотеза о возможности прямого электрического взаимодействия, отражением которого является резкое увеличение электропроводности между взаимодействующими нейронными пулами, где бы они ни находились.

В эксперименте с установлением артифициальных стабильных функциональных связей (АСФС) было показано, что при фотостимуляции с частотой, на которой была сформирована АСФС (10 Гц), происходит резкое падение импеданса между активным и ранее пассивным участками мозга. Таким образом, обнаружено, что возникает кратковременный канал высокой проводимости, способный обеспечить быструю направленную передачу информации. Предполагается возможность его открытия во внеклеточной среде, что не является

необычным. Как известно, подобный более короткий канал обеспечивает сальтаторную передачу импульса по аксону, поэтому вполне возможно теоретически допустить гигантский транснейронный «прыжок», аналогичный «ложному синапсу» Гранита (Granit, 1973). Неизвестно, что является физическим носителем информации и какова семантика передаваемой информации. Сопоставляя методику формирования АСФС-2 и описанный выше сигнал «внимание всем», можно думать, что по этому каналу достаточно лишь подачи сигнала «включиться в систему», даже не команды, а приглашения или подтверждения готовности к включению, оставляя решение за нейронным пулом, в который пришла команда. Правда, и это предположение не совсем согласуется с длительностью существования такого канала, захватывающей и фазу ответа. Может быть, канал в этот период осуществляет функцию временного согласования?

Вне зависимости от решения этих проблем необходимо рассмотреть следующий вопрос. Если в будущую программу готовы включиться все структуры, то каковы механизмы осуществления выбора звеньев формируемой системы, т. е. как создается построение структуры функционального состояния мозга?

Ответ на этот вопрос связан с проблемой функциональной фиксированнойTM. Рассматривая функции отдельных образований мозга, имеющих отношение к двигательным или вегетативным компонентам ответа, физиологи уже давно пришли к выводу, что каждый отдельный компонент, каждая отдельная функция имеют достаточно фиксированную локализацию, не обязательно располагающуюся в одной морфологической структуре (ядре, центре). Имеются и фиксированные связи между этими образованиями, что обеспечивает реализацию врожденных, генетически закрепленных программ. В законченном виде концепция функционирования этих фиксированных структур представлена в положениях И. П. Павлова о безусловнорефлекторной деятельности. Согласно современным представлениям (Бехтерева, 1980), у человека фиксированность связей может быть разной степени жесткости и чем сложнее функция, тем более гибкими являются эти связи. Таким образом, можно считать, что в мозгу имеются готовые функциональные блоки и задача построения программы сводится вначале к построению во времени и пространстве динамического набора этих блоков. Существенной особенностью мозга человека в отличие от мозга животных является то, что степень жесткости связей между блоками даже прочных гипоталамических программ у него значительно меньшая.

РЕАЛИЗАЦИЯ ПРОГРАММЫ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ МОЗГА

Функциональное состояние мозга в процессе реализации программ. Рассматривая функциональное состояние мозга в процессе реализации программы, мы должны иметь в виду, что деятельность человека может быть развернута по двум типам про-

трамм — осознанным и неосознанным. Неосознанные программы обеспечивают в основном физиологические процессы, связанные с поддержанием гомеостаза, т. е. выполняют задачи организации достижения постоянных целей благодаря регуляторным воздействиям главным образом на вегетативные системы, а осознанные — обеспечивают в основном внешнюю деятельность, направленную на преобразование среды, активное или пассивное.

Конечно, такое деление во многом условно и в ряде случаев имеются осознанные программы, направленные на охрану гомеостаза, и ряд неосознанных программ, выполняющих задачу достижения временных целей путем воздействия на среду. Так, были описаны и систематизированы формы поведенческих реакций, обеспечивающих адаптацию к воздействиям внешней среды, вызывающим нарушения или отклонения гомеостазированных показателей (Медведев, 1982). Хорошо известны и безусловнорефлекторные двигательные реакции, обеспечивающие защиту от внешних раздражителей в виде реакций избегания или устраниния.

Тем не менее высказанное положение верно для большинства реакций человека. Если, как это было отмечено выше, рассматривать сознание широко, включая сюда и его невербализованные формы, то это приводит нас к выводу о том, что реализация всех осознанных программ осуществляется благодаря наличию общей программы в виде концептуальной модели деятельности, главнейшая функция которой заключается, во-первых, в формировании образа наличной ситуации не в виде фотографии, а однозначного, инвариантного, освобожденного от случайных признаков, корrigированного на основе долговременной памяти, т. е. прошлого опыта, образа; во-вторых, определении цели и задач, решаемых в процессе ее достижения; в-третьих, в выборе плана деятельности, стратегии поведения. Таким образом, концептуальная модель выступает как прогностическая модель, т. е. включает не только образ наличного временного среза, но и предполагаемые будущие изменения. Отсюда можно сделать важное предположение о том, что любое функциональное состояние включает элементы, адекватные прошлому, настоящему и будущему. В этом аспекте становится понятной и та, казалось бы, избыточность в работе мозговых структур, о которой говорилось в предыдущем разделе. В процессе реализации программы деятельности происходит динамическая смена состояний, при которой элементы прошлого исчезают, элементы настоящего становятся прошлым, а элементы будущего — настоящим. В зависимости от характера цели или стратегии ее достижения прогнозируемая сторона функционального состояния может постепенно сужаться или же, наоборот, расширяться, включая все более или более дальнюю перспективу.

О физиологических механизмах, лежащих в основе концептуальной модели, известно сравнительно немного. Они несомненно имеют нейронную основу, поскольку нарушения работы нейронов приводят к перестройке или невозможности построения концептуальной модели. На это указывает ряд психических заболеваний, связанных с нарушением нейромедиаторных систем. В последнее время в литера-

туре появляются попытки связать способность к формированию концептуальных моделей с функцией некоторых эндорфинов, например при расшифровке феномена шизофрении. Исходные данные, полученные при изучении ряда препаратов, получивших общее название психотомиметиков, легли в основу поиска так называемых модификаторов поведения, допускающего неприемлемые с позиций коммунистической морали воздействия на психику человека, лишающего его возможности формирования адекватных концептуальных моделей и подчиняющих его внешним воздействиям, заставляя реагировать лишь по биологическим закономерностям, лишенным социальных коррекций, выключая из психики мировоззренческие, волевые и другие компоненты.⁴ PI i* ftsP^{6^8}

Остается неясным вопрос и о том, в каких конкретно структурах мозга формируется эта модель. Увлечение в 40—50-х годах лейкотомией и лобэктомией как способами борьбы с асоциальными компонентами шизофрении, а также наблюдения за больными, у которых передние доли были повреждены в результате травмы, опухоли или кровоизлияния, дали много факторов в пользу предположения о лобных отделах коры больших полушарий как месте локализации физиологических механизмов формирования концептуальной модели. Вместе с тем возможность создания концептуальных моделей у людей и без лобных долей не ликвидируется полностью, однако образующиеся при этом модели лишены адекватных оценочных характеристик, особенно тех, которые выражены в форме эмоционального поведения.

Довольно большая литература, связанная с выявлением функциональной неоднозначности правого и левого полушарий, предполагает, что вклад каждого из полушарий в формирование концептуальной модели неодинаков. Левое полушарие формирует нечто вроде абстрактной концептуальной модели, главными элементами которой являются отношения и знак отношений между ключевыми компонентами, а правое — формирует на этой основе конкретную модель, учитывающую имеющиеся в наличной и будущей ситуации реальные признаки.

Работы В. А. Илюхиной и соавторов, приведенные в главе 4, показывают, что для функционального состояния, сформированного для выполнения той или иной деятельности, характерна определенная динамика омега-потенциала, реализующаяся в ряде показателей, постоянных или выявляющихся при выполнении той или иной нагрузки. К числу таких показателей относятся синхронизация волн, их амплитуда и динамика ответа. Эти характеристики являются для данного состояния относительно стабильными. В то же время можно отметить, что их специфичность при разных видах деятельности относительно мала.

Исходя из представлений об общей роли омега-потенциала вполне реальным является предположение о том, что одной из его функций в процессе реализации программы является «склейка», интеграция в единое целое концептуальной модели. С этих позиций становится понятными факты нарушения деятельности при отклонении характе-

ристик омега-потенциала от тех, которые существуют при нормальной деятельности, особенно тех нарушений, которые связаны с ошибками деятельности, т. е. интегративная функция омега-потенциала значительно шире той, которая была описана в конце предыдущего раздела.

В формировании и реализации программ функционального состояния мозга принимает участие еще один существенно важный механизм, который был вначале назван нами как «формальный анализатор», но сейчас более привычным стало использование термина «детектор». В принципе, вероятно, эти оба названия не очень удачны, так как в основе работы этого механизма лежит не анализ, а контроль за протеканием программы по некоторым ее формальным характеристикам, вне зависимости от семантики деятельности. Этот контроль осуществляется благодаря учету характеристик входа, самой системы и выхода.

Не учитывая хронологический порядок описания отдельных детекторов разными авторами, укажем на некоторые, на наш взгляд, наиболее важные. Гранитом (Granit, 1973) был описан детектор, который регистрирует отношение поведения и цели и корректирует реализацию программы двигательного поведения по мере изменения его отношения к цели, — так называемый детектор цели. Е. Н. Соколов (1975) описал детектор новизны, вероятно, осуществляющий поиск программы реагирования и индуцирующий построение новой программы в случае ее отсутствия. Н. П. Бехтерева (1974) описала наличие чрезвычайно важного детектора, регистрирующего ошибки в деятельности и осуществляющего в этом случае коррекцию программы или повторение неправильного осуществленного ее элемента. Автор оставляет открытym вопрос о том, является ли этот анализатор (детектор ошибок) единственным в ЦНС или некоторые структуры имеют свои детекторы.

Нами (Медведев, 1982б) был описан детектор стохастичности, который регистрирует динамику изменения стохастичности в процессе реализации плана решения. Другой вид стохастического детектора анализирует вероятностную структуру среды перед принятием решения, активируя программу, адекватную наиболее вероятной предполагаемой ситуации. Анализируя некоторые клинические случаи синдрома навязчивых состояний, а также некоторые недостатки схемы «ТОТЕ», предложенной Миллером и соавторами (Miller et al., 1965), нами высказано предположение о наличии специального on—off-анализатора, задачей которого является определение момента остановки реализации одного дискретного элемента программы, уже выполнившего свою задачу, и включение следующего.

Коррекция функционального состояния. Коррекция функционального состояния осуществляется в процессе реализации системного ответа и обеспечивает две задачи: а) более быстрое и точное достижение цели и б) уточнение программы в интересах будущих реализаций.

Первая задача решается главным образом путем количественной коррекции, хотя возможны и качественные изменения системного ответа, т. е. изменения его структуры. Рассматривая как пример корrigирующих влияний адаптацию, легко обнаружить, что наиболее простой вид коррекции связан с уточнением количественных характеристик и отношений между ними. Так, в начале ответа на физическую нагрузку происходит почти параллельное увеличение частоты пульса и ударного объема сердца, а затем, спустя очень короткое время, ударный объем в своей динамике опережает увеличение частоты сокращений. Физиология деятельности дает много таких примеров изменения отношений между рядом параметров. Таковы, например, частоты и глубина дыхания, степень физической работы и объем поглощенного кислорода и т. п. Этот вид коррекции можно охарактеризовать как поиск оптимального соотношения, и его механизм, вероятно, связан с упорядочением внутрицентальных отношений, поскольку по мере тренировки или адаптации необходимость такой коррекции сводится на нет.

Второй вид коррекции также, вероятно, имеет внутреннее происхождение и заключается в том, что в системный ответ включаются некоторые новые механизмы, причем такое включение не является результатом утомления или истощения ранее включенных элементов системного ответа, а обусловлено просто различной степенью инертности реакции. Так, через несколько часов после кратковременной, но тяжелой физической нагрузки можно отметить выраженный всплеск содержания в крови лейкоцитов и молодых эритроцитов. Надобность в их появлении давно отпала, однако раз запущенный, но очень инертный процесс уже не мог остановиться.

Для ряда программ возможен еще один важный вид коррекции — осуществляемый по механизму так называемого акцептора действия, особенности работы которого наиболее подробно описаны П. К. Анохиным (1971), предложившим и сам термин. Основная суть этого вида коррекции заключается в том, что в процессе реализации решения происходит постоянное сравнение результата действия с целью и на основании такого сравнения в программу вносятся текущие коррективы. П. К. Анохин собрал достаточно большой экспериментальный материал, показавший наличие этого механизма и особенности его работы.

Однако нам кажется, что последователи П. К. Анохина несколько абсолютизируют роль акцептора действия как единственного механизма не только коррекции, но даже и построения программ, рассматривая его наличие как обязательный компонент системного ответа. Можно привести много примеров системных реакций, для которых такой механизм не только не нужен, но и не может иметь места, например биохимические системные реакции, реакции вегетативной регуляции и т. п. Даже на уровне сложных поведенческих реакций не всегда необходим акцептор действия, например для реакций отсчета времени. Однако не подлежит сомнению, что механизм обратной связи играет существенную роль в коррекции функционального состояния.

В коррекции функционального состояния принимает участие еще один весьма любопытный механизм. Его суть заключается в том, что в процессе упрочения состояния происходит внутри системы передача какой-либо функции из одного элемента системы в другой, что влечет за собой и изменение самого механизма реализации функций. Поясним сказанное на примере экспериментов, выполненных нашим сотрудником Н. И. Косенковым (1985). В его задачу входило выявление причин достаточно удивительного явления, наблюдающегося при развитии адаптации к некоторым неблагоприятным факторам, например к действию тепла или холода. В первый адаптационный период происходит значительное увеличение секреции ряда эндокринных желез, в частности надпочечников, щитовидной железы, гипофиза. Однако по мере развития адаптационного процесса эта увеличенная секреция постепенно возвращается к исходному уровню. Эти наблюдения, полученные многими авторами, не имели достаточно убедительного объяснения. Тогда возникло предположение, что гормональный механизм адаптации все же не исчезает, а видоизменяется, происходит как бы передача его на периферию, т. е. один и тот же эффект влияния гормонов обеспечивается теперь не усиленной секрецией, а повышением (или снижением для других гормонов) чувствительности клеток-мишеней к действию одного и того же количества гормонов. Полученные в опытах автора факты полностью подтвердили это предположение.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К.** Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем. М., 1971. 256 с.
- Астанин В. А.** Адаптация человека к воздействию антагонистических факторов среды // Физиология человека. 1986. Т. 12. 330.
- Берништейн Н. А.** О построении движений. М., 1947. 254 с.
- Бехтерева Н. П.** Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л. 1974. 151 с.
- Бехтерева Н. П.** Здоровый и больной мозг человека. Л., 1980. 207 с.
- Бехтерева Н. П., Гоголицын Ю. Л., Кропотов Ю. Д., Медведев С. В.** Нейрофизиологические механизмы мышления. Л., 1985. 272 с.
- Генкин А. А., Медведев В. И.** Прогнозирование психофизиологических состояний. Л., 1973. 143 с.
- Гибадулин Т. В.** О флюктуации порогов чувствительности зрительного, слухового и тактильного анализатора // Физиология человека. 1980. Т. 6. С. 925—928.
- Зинченко В. П., Гордеева Н. Д.** Функциональная структура действия. М., 1982. 211 с.
- Зинченко В. П.** (ред.). Введение в эргономику. М., 1974. 286 с.
- Илюхина В. А., Бородкин Ю. С., Лапина И. А.** Сверхмедленная управляющая система мозга и память. Л., 1983. 127 с.
- Коган А. Б.** Основы физиологии высшей нервной деятельности. М., 1959. 543 с.
- Корнева Е. А., Клименко В. М., Шхинес Е. И.** Нейрогуморальное обеспечение иммунного гомеостаза. Л., 1978. 175 с.
- Косенков Н. И.** Особенности гормонального звена адаптационного процесса // Научная конференция ВМА. Л., 1985. Т. 2. С. 391.
- Леонова А. Б.** Психодиагностика функциональных состояний человека. М., 1984. 200 с.

- Ливанов М. Н.** Нейрокинетика // Проблемы современной нейрофизиологии. М.7. Л. 1965. С. 37—60.
- Медведев В. И.** Психологические реакции человека в экстремальных условиях // Экологическая физиология человека. М. 1979. С. 525—570. (Руководство по физиологии).
- Медведев В. И.** Нервная регуляция функций // БМЭ. М., 1981. Т. 16. С. 1116—1117.
- Медведев В. И.** Устойчивость физиологических и психологических функций человека при действии экстремальных факторов. Л., 1982а. 104 с.
- Медведев В. И.** Учение Л. А. Орбели о взаимодействии афферентных систем на современном этапе // Развитие научного наследия академика Л. А. Орбели. Л., 1982б. С. 284—293.
- Медведев В. И., Паракачев А. М.** Терминология инженерной психологии. Л. 1970. 112 с.
- Орбели Л. А.** Вопросы высшей нервной деятельности. Л., 1949. 360 с.
- Павлов И. П.** Центробежные нервы сердца // Поли. собр. соч. М.; Л., 1951а. Т. 1. С. 87—305.
- Павлов И. П.** Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных//Полн. собр. соч. М.; Л., 1951б. Т. 3, кн. 2. 390 с.
- Посохова С. Т.** Роль свойств личности в развитии состояния эмоциональной напряженности: Тез. 7-й науч. конф. Л., 1982. С. 155—156.
- Рубинштейн С. Л.** Проблемы психологии в трудах К. Маркса // Сов. психотехника. 1934. № 1. С. 36—48.
- Сеченов И. М.** Избранные произведения. М.; Л., 1953. 760 с.
- Соколов Е. Н.** Введение // Функциональные состояния мозга. М., 1975. 112 с.
- Спивак Д. Л.** Лингвистика измененных состояний сознания. Л., 1986. 90 с.
- Суворов Н. Ф., Таиров О. П.** Психофизиологические механизмы избирательного внимания. Л., 1985. 287 с.
- Трифонов Е. В.** Оптимальное управление в физиологических системах // Физиология человека. 1980. Т. 6. С. 153—160.
- Ухтомский А. А.** Очерки физиологии нервной системы // Собр. соч. Л., 1954. Т. 4. 318 с.
- Хомская Е. Д.** Мозг и активация. М., 1972. 126 с.
- (Anastasi A.) **Anastasi A.** Психологическое тестирование. М., 1982. Кн. 2. 296 с.
- Bernard Cl.** Legons sur les phenomenes de vie. Paris, 1878. 504 р.
- (Block B.) **Блок Б.** Уровни бодрствования и внимания//Экспериментальная психология / Под ред. П. Фресс и Ж. Пиаже. М., 1970. Вып. 3. С. 97—146.
- (Cannon W.) **Ееннон У.** Физиология эмоций. Л., 1927. 156 с.
- Douglas R. Y.** The hippocampus and behaviour // Psychol. Bull. 1967. Vol. 67. P. 416—442.
- Duffy E.** Activation and behaviour. New York, 1962. 318 р.
- (Granit R.) **Гранит Р.** Основы регуляции движений. М., 1973. 206 с.
- Hamilton P., Hockey B., Rejman M.** The place of the concept of activation in human information processing theory // Attention and performance. New York. 1977. Р. 463—488.
- (Hochachka P., Somero J.) **Хочачка П., Сомеро Дж.** Стратегия биохимической адаптации. М., 1977. 254 с.
- Kahnemann D.** Attention and effort. London, 1973. 384 р.
- Kimbe D. P.** Possible inhibitors function of the hippocampus // Neurophysiologia. 1969. Vol. 7. P. 235—241.
- (Konorsky Y.) **Конорский Ю.** Интегративная деятельность мозга. М., 1970. 412 с.
- Lettvin J. V., Maturane H. B., McCullough W. S., Pitts W. H.** What the frogs eye tells the frog's brain // Proc. IRE. 1959. Vol. 47. Р. 1940—1949.
- (Linrtsley D.) **Линдсли Д.** Эмоции // Экспериментальная психология/ Под ред. С. Стивенса. М., 1960. С. 234—245.
- (Miller G., Gallanter E., Pribram K.) **Миллер Дж., Галлантер Е., Прибрам К.** Планы и структура поведения. М., 1965. 162 с.

- (*Pribram K.*) **Прибрам К.** Языки мозга. М., 1975. 464 с.
- (*Selye H.*) **Селье Г.** Очерки об адаптационном синдроме. М., 1956. 254 с.
- (*Scherrington Ch.* **Шеррингтон Ч.** Интегративная деятельность нервной системы. Л., 1969. 391 с.
- Shesa W., Berlyn D. E.** Exploratory behaviour//Canad. Behav. Biol. 1978. Vol. 23. P. 287—299.
- (*Spielberger Ch. D.*) **Шпилльбергер Ч. Д.** Концептуальные и методические проблемы исследования тревоги//Стресс и тревога в спорте. М., 1983. С. 12—24.
- (*Walter W. G.*) **Уолтер Г.** Живой мозг. М., 1966. 169 с.
- (*Wunit W.*) **Вундт В.** Психология душевных волнений // Психология эмоций. М., 1984. С. 47-64.

Глава 4

ФИЗИОЛОГИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СОСТОЯНИЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА ЧЕЛОВЕКА В НОРМЕ И ПРИ ПАТОЛОГИИ

Проблема функциональных состояний многогранна. В современной психофизиологии и нейрофизиологии можно выделить следующие аспекты изучения функциональных состояний животных и человека:

исследование состояний *организма* по комплексу поведенческих, психофизиологических и (или) биохимических показателей его системных функций;

исследование состояний *мозга*, соотносимых с уровнями бодрствования организма, организацией целенаправленного поведения, обеспечением и поддержанием нормальных и патологических реакций организма;

исследование состояний *структур мозга* и межструктурных взаимоотношений как основы для формирования определенных внутрикорковых, внутриподкорковых и корково-подкорковых связей, координирующих состояния целого мозга;

исследование состояний зон мозговых *структур* и их физиологической активности как звеньев мозговых систем обеспечения конкретных видов психической и двигательной деятельности;

исследование состояний *клеточных элементов мозга* — нейронов и глиальных клеток.

Как известно, психофизиологический подход предусматривает изучение функциональных состояний человека по параметрам деятельности, в том числе работоспособности с учетом ее эффективности (по показателям точности выполнения задачи, стабильности помехоустойчивости, выносливости и т. д.). Для исследования состояний организма человека психофизиология использует широкий спектр методов изучения сердечно-сосудистых, дыхательных, кожно-гальванических реакций и других вегетативных проявлений. Как показывают многочисленные исследования, проста и надежна оценка функционального состояния организма и ЦНС по времени простой сенсомоторной реакции.

В рамках психофизиологического подхода решаются общие и частные задачи изучения функциональных состояний человека преимущественно на поведенческом уровне. Так, на основе изучения поведенческих реакций были дифференцированы уровни бодрствования в виде непрерывного ряда: от комы до сверхвозбуждения. При этом уровни бодрствования рассматривались в качестве функций

нервной системы. Блок (Bloch, 1970) сформулировал теоретические представления о соотношениях степени активности «нервных центров» (функционального состояния) и ее поведенческого выражения, представив эти соотношения в виде шкалы уровней бодрствования. В этих и других такого рода исследованиях оставались нетронутыми проблемы мозгового обеспечения уровней бодрствования животных и человека.

На различных исторических этапах развития науки о мозге изменились подходы к изучению принципов саморегуляции состояний этой сложной иерархически организованной структурно-функциональной системы, обеспечивающей все многообразие адаптивных реакций и поведения животных и человека.

Эволюция нейрофизиологических подходов к изучению функциональных состояний ЦНС с момента открытия биопотенциалов и по настоящее время тесно связана с технико-методической оснащенностью электрофизиологических исследований, обеспечивающей возможность регистрации нейродинамики на разных уровнях структурно-функциональной организации головного мозга.

С развитием электрофизиологических методов в проблеме функциональных состояний ЦНС выделилось два направления: аналитические экспериментальные исследования на уровне отдельной клетки и ее элементов и изучение состояний головного мозга животных и человека на основе анализа пространственно-временной динамики таких интегральных электрофизиологических показателей, как ЭЭГ, ВП и в меньшей степени сверхмедленные физиологические процессы (СМФП).

В условиях хронического эксперимента на основе сравнительных исследований свободного поведения, динамики ЭЭГ и вегетативных реакций были дифференцированы градуальные изменения поведения животных в связи с динамикой активирующих влияний ретикулярной формации ствола головного мозга (Moruzzi, 1957; Pickenchain, Klinberg, 1969). Так, в отличие от чисто поведенческих исследований Блока (Bloch, 1970) в формировании представлений Моруззи (Moruzzi, 1957) о шкале уровней бодрствования существенное место занимают результаты электроэнцефалографических исследований как объективного коррелята уровней ретикулярной активации. На основе комплексного изучения свободного поведения и ряда физиологических реакций (ЭЭГ, ЭМГ, пневмограмма) у крыс Пикенхайн и Клинберг (Pickenchain, Klinberg, 1969) выделили ряд стадий уровней активного бодрствования, аналогично тому, как это было сделано в отношении сна. Результаты этих исследований, подтвержденные в дальнейшем большим числом работ, позволили дифференцировать градуальные изменения поведения животных в связи с активирующими влияниями ретикулярной формации ствола головного мозга.

Использование физиологических методов раздвинуло рамки условнорефлекторных и поведенческих подходов к изучению функциональных состояний и позволило исследовать нейрофизиологические корреляты нормальных и патологических состояний головного мозга животных и человека.

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯТЫ НОРМАЛЬНЫХ И ПАТОЛОГИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА ЧЕЛОВЕКА

Как известно, электроэнцефалография входит в число наиболее распространенных методов исследований функциональных состояний головного мозга человека. По пространственно-временной организации биоэлектрической активности в диапазоне ЭЭГ определяют изменения состояния мозга в соотношении с протеканием того или иного вида приспособительной деятельности (Ливанов, 1962; Соколов, 1962; Бехтерева, 19666, 1971).

Общепризнанными электроэнцефалографическими критериями динамики функционального состояния ЦНС являются частотно-амплитудные характеристики биопотенциалов (Майорчик, 1956; Новикова, 1964; Хомская, 1972). Динамический переход из полосы одного ритма в другой, стабильный сдвиг частоты доминирующего ритма или постоянные колебания частоты биопотенциалов включены Н. Н. Василевским (1972) в число трех основных характеристик динамики функционального состояния головного мозга. Выделен ряд типовых вариантов ЭЭГ по критерию стабильности (устойчивости) амплитудно-временных параметров, характеризующих существенно различающиеся состояния головного мозга. В частности, стабильность доминирующего альфа-ритма рассматривается как показатель устойчивости механизмов церебрального гомеостаза (Зимкина, 1961, 1978), как показатель барьерных функций, предохраняющих мозг от перегрузок информацией (Розенблит, 1961; Симонов, 1965), как проявление оптимальности механизмов квантования и распределения информации (Viner, 1983).

Общепризнано, что стабильность десинхронизации на ЭЭГ отражает повышение возбудимости и лабильности головного мозга, повышение процессов активации коры. И наоборот, устойчивость синхронизации биоэлектрической активности с повышением амплитуды и снижением частоты доминирующего ритма свидетельствует о снижении уровня активации головного мозга (Анохин, 1968; Хомская, 1972; Milner, 1973).

Существующие классификации функциональных состояний головного мозга основаны на исследовании соотношений поведенческих и электроэнцефалографических характеристик. Так, по Линдсли (Lind-sley, 1960), пассивный покой имеет электрофизиологические корреляты в виде наличия на ЭЭГ регулярного альфа-ритма. Активное, настороженное бодрствование, внимание коррелируют с исчезновением альфа-ритма и появлением низковольтной частоты активности и т. д.

Данные динамики ЭЭГ позволяют судить об общих и регионарных нарушениях структурно-функциональной целостности головного мозга при диффузных и локальных его поражениях (Бехтерева, 1960; Jasper, 1964; Болдырева, 1973; Майорчик, 1973; Соколова, 1973; Гриндель и др., 1975; Поворинский, 1978). ЭЭГ широко используется при исследовании динамики функционального состояния

в цикле сон—бодрствование. Разработана электрофизиологическая классификация стадий сна (Loomis et al., 1937). ЭЭГ является надежным показателем степени нарушения сознания при терминальных состояниях (Гурвич, 1966; Гриндель и др., 1975), помогает оценить характер и степень дисфункции срединных неспецифических структур ствола головного мозга (Moruzzi, 1962; Бехтерева и др., 1965; Magoun, 1965).

Как показывает накопленный опыт, ЭЭГ адекватна для анализа изменений функционального состояния головного мозга в течение секунд и десятков секунд. Анализ больших массивов данных ЭЭГ (регистрация в течение часов, дней, месяцев) с учетом ее пространственной организации в условиях многоканальной регистрации, как правило, осуществляется путем усреднения результатов и сопряжен с большими трудностями даже при использовании ЭВМ (Дубикайтис, 1977). В значительной мере эти трудности были преодолены в нейрометрике, использующей быстродействующие ЭВМ и оригинальные алгоритмы вероятностного анализа больших массивов данных динамики ЭЭГ и ВП. Это позволило оперировать не только амплитудно-временными характеристиками биопотенциалов в спектре ЭЭГ, но и накапливать статистические данные (сотни здоровых и больных людей) о типологических особенностях пространственно-временных паттернов биоэлектрической активности в норме и при патологии (Harmony, 1975; John, 1977).

При большой диагностической ценности клинической электроэнцефалографии, обеспечивающей объективную оценку локальных и диффузных поражений головного мозга в неврологической и нейрохирургической клиниках, нельзя не отметить ограничения информативной значимости ЭЭГ в оценке функционального состояния ЦНС. Это прежде всего относится к широко распространенному (особенно в неврологической клинике) типу ЭЭГ — так называемой низковольтной, дезорганизованной полиморфной ЭЭГ, которая с одинаковой вероятностью может регистрироваться как при повышении, так и при снижении уровня активации головного мозга (Майорчик, 1964).

Вызванные потенциалы как показатели состояний ЦНС в норме и патологии получили сравнительно широкое распространение с внедрением мини-компьютеров в электрофизиологические исследования. Показана тесная связь амплитуды ВП с состоянием сознания, тяжестью психопатологической симптоматики (Shagass, 1975; Иваницкий, 1976; Костандов, 1978; Рутман, 1979).

Необходимо отметить, что в работах, где ВП использовались в качестве показателя динамики функционального состояния головного мозга в неврологической и нейрохирургической клиниках, большое значение имеют такие факторы, как пределы колебаний амплитуды ВП и степень редуцирования их различных компонентов. В частности, обнаружено полное исчезновение ранних компонентов ВП на свет и распад их формы при затылочной и заднетеменной локализации опухоли (Зенков и др., 1972), выявлено значительное уменьшение амплитуды ВП вплоть до их исчезновения при сосуди-

стых нарушениях (Mogocutti et al., 1964). И. А. Святогор (1978, 1980) выделила пять типов ВП на вспышку света по степени разброса амплитудно-временных параметров (от очень хорошо выраженных до их отсутствия) при отведении от поверхности головы и три типа их конфигурации с учетом наличия или отсутствия компонентов ВП по классификации Цыганека (Ciganek, 1961). В этих исследованиях показано диагностическое значение динамики зрительных ВП при определении нарушений функционального состояния у больных и инвалидов с диффузными поражениями головного мозга травматической и инфекционной этиологии и их последствиями.

Из многочисленных исследований ВП очевидно, что амплитудно-временные характеристики этого показателя тесно связаны с функциональным состоянием головного мозга. При определенных функциональных состояниях ВП обнаруживаются достаточно четко, в других условиях могут не выявляться совсем, подвергаться «маскировке» либо «привыканию» или, наоборот, «облегчаться», увеличиваться по амплитуде и степени выраженности (Святогор, 1978). Возможность разнонаправленной динамики зрительных ВП можно проиллюстрировать у больных эпилепсией. Большинство исследователей отмечали увеличение амплитуды одного или всех компонентов ВП у этих больных (Dawson, 1947, 1954; Bergamini et al., 1967; Corletto et al., 1967). Однако имеются данные и об уменьшении амплитуды ВП у больных эпилепсией (Cernace, Ciganek, 1962; Brozni, 1965). Разноречивость результатов этих и других исследований динамики ВП у больных эпилепсией объясняется существованием связи амплитудно-временных параметров ВП с характером спонтанной активности на ЭЭГ и ЭСКоГ (Иваницкий, 1966; Shagass, 1975).

В подтверждение этих данных в исследованиях Ф. И. Колосова (1974), Д. К. Камбаровой и Ф. И. Колосова (1977) показаны широкие пределы вариабельности ВП в зависимости от выраженности эпилептиформных проявлений на ЭЭГ и ЭСКоГ. Однако в этих же работах описан и другой, не менее важный, на наш взгляд, факт — существование относительной независимости динамики зрительных ВП, регистрируемых с поверхности головы, и динамики ЭЭГ в виде повышения амплитуды и изменения формы скальповых ВП при отсутствии динамики ЭЭГ в условиях возникновения субклинических эпилептиформных разрядов, ограниченных одной или несколькими лимбическими образованиями височной области — гиппокампом, миндалиной (Бехтерева и др., 1978). Эти данные показывают, что ВП в определенных условиях являются более чувствительным показателем состояний головного мозга, чем обычная ЭЭГ.

Одним из тонких индикаторов функциональных состояний ЦНС является импульсная активность нейронов. По понятным причинам большая часть исследований импульсной активности отдельных нейронов и групп нейронов как нейрофизиологического коррелята состояний ЦНС выполнена в эксперименте на животных (Granit, 1956; Костюк, 1960; Шаповалов, 1964; Васильевский, 1965, 1968, 1979; Hubel, Wiesel, 1965.; Греченко, 1975; Соколов, Данилова, 1975). В 60-е годы метод регистрации импульс-

ной активности нейронов начали применять для оценки функционального состояния исследуемых структур головного мозга и их идентификации сначала в ходе одномоментных стереотаксических операций (Narsbayashi, Nagao, 1972; Раева, 1972, 1977), а затем динамику мультиклеточной активности нейронных популяций стали исследовать и в ходе диагностики и лечения больных с долгосрочными интрацеребральными электродами (Трохачев, 1966, 1971; Бехтерева и др., 1967; Бехтерева, 1971, 1980; Матвеев, 1972, 1976).

В экспериментальных работах было установлено существование определенным образом организованной в пространстве спонтанной импульсной активности нейронов (Gerard, Joung, 1937; Libet, Gerard, 1939; Henry, Scoville, 1952; Echlin et al., 1952; Granit, 1955; Васильевский, 1965, 1968; Соколов, 1970) и показано, что спонтанная активность является тем уровнем, на котором и по отношению к которому осуществляется нейронное кодирование (Pribram, 1975). В микроэлектродных исследованиях Бернса (Burns, 1969) была убедительно показана устойчивость поддержания средней частоты разрядов на сравнительно больших отрезках времени в $\frac{1}{3}$ исследованных им клеток мозга. Характерно, что удержание устойчивости средней частоты нейронов обеспечивалось реципрокностью их активности на фоне электрического воздействия в виде возрастания частоты разрядов в одних нейронах и, наоборот, снижения ее в других. Явления латерального тормозного взаимодействия нейронов на фоне воздействия были описаны Крейцфельдтом (Creutzfeldt, 1961). Ю. К. Матвеев (1976) наблюдал реципрокность динамики частоты разрядов нейронов в глубоких структурах головного мозга человека в процессе выполнения психологических и моторных проб.

Особенности спонтанной динамики мультиклеточной активности подкорковых образований головного мозга человека наблюдались во сне (Трохачев, 1966; Моисеева и др., 1971, 1975, 1977), при нейрофармакологических воздействиях и при функциональных нагрузках, в том числе при реализации психической и двигательной деятельности (Бехтерева и др., 1967, 1970; Матвеев, 1976). В настоящее время в отделе нейрофизиологии человека НИИЭМ АМН СССР на основе комплексного математического анализа результатов динамики мультиклеточной импульсной активности в процессе реализации психической и двигательной деятельности накоплены приоритетные данные о тонких механизмах кодирования вербальной информации в головном мозгу человека (Бехтерева, 1974, 1980; Бехтерева и др., 1971, 1985). Как показывают результаты этих исследований, ограничения в использовании мультиклеточной импульсной активности для изучения функциональных состояний головного мозга человека по ходу лечебного процесса связаны в основном с трудоемкостью этих работ, особенно в условиях многоканальной регистрации мультиклеточной активности, необходимой при клинико-физиологических сопоставлениях динамики состояний головного мозга и организма.

Из далеко не исчерпывающего обзора литературных данных очевидно, что динамика биоэлектрической активности в диапазоне

ЭЭГ, ВП и импульсная активность нейронов имеют взаимодополняющее значение для характеристики функциональных состояний головного мозга, его образований и отдельных элементов (Бехтерева, 1980).

В число физиологических показателей, пока недостаточно широко используемых в нейрофизиологии человека при изучении функциональных состояний головного мозга, входят сверхмедленные процессы. Остановимся подробнее на анализе накопленных в этой области фактов и гипотез.

Сверхмедленные физиологические процессы при изучении функциональных состояний головного мозга человека. СМФП головного мозга — это собирательное понятие, объединяющее сложноорганизованную динамику биопотенциалов, регистрируемых с поверхности кожи головы, коры и подкорковых образований головного мозга животных и человека в частотном диапазоне от 0 до 0.5 Гц (Русинов, 1957, 1969; Аладжалова, 1962, 1969; Бехтерева, 1966а, 1980; Илюхина, 1971, 1983).

Накоплены достаточно обширные сведения о многообразии СМФП в головном мозгу и о связи их динамики с самыми разнообразными состояниями организма, физиологически обусловленными или вызванными различного рода воздействиями. Несмотря на то что о сверхмедленно изменяющихся во времени биопотенциалах ЦНС стало известно задолго до открытия таких интегральных показателей состояния ЦНС, как ЭЭГ, практически полвека они являлись физиологическим инструментом экспериментальных исследований лишь на животных.

Феноменология сверхмедленных физиологических процессов, регистрируемых с поверхности кожи головы здорового человека. Первая работа по изучению так называемого постоянного потенциала (ПП) головного мозга человека в отведении от поверхности головы появилась в 1939 г., т. е. на 10 лет позже регистрации Бергером (Borgor, 1929) первой ЭЭГ. Дэвис и соавторы (Davis et al., 1939) не обнаружили разницы исходных значений ПП при изменении функционального состояния головного мозга. Однако затем были опубликованы работы Кохлера и его сотрудников о положительном отклонении уровня ПП в соответствующих рецептивных полях коры головного мозга в ответ на сенсорное воздействие звуком или светом (Kohlor, Held, 1949; Kohler et al., 1952). Кохлер называл эти изменения квазистоящими и рассматривал их как отражение электротонического распространения нервного процесса, соответствующего восприятию.

В настоящее время сравнительно немногочисленные исследования спонтанной динамики сверхмедленных процессов при регистрации их с поверхности головы и подкорковых структур головного мозга человека дают представление о феноменологии СМФП, их мультиформности в состоянии спокойного бодрствования и неодинаковой чувствительности к изменениям функционального состояния головного мозга в связи с переходом от бодрствования ко сну и во сне.

(физиологический сон, гипнотическое состояние, наркоз), при эмоционально-психических нагрузках, при сенсорном раздражении, в условиях патологии.

В отличие от характеристик ЭЭГ, где при стандартных условиях регистрации в настоящее время дифференцированы и общепризнаны определенные типы спонтанной динамики биоэлектрической активности головного мозга, соотносимые с состоянием спокойного бодрствования здорового человека, исследования СМФП в тех же условиях наблюдения носят пока фрагментарный характер. Обобщение результатов этих исследований свидетельствует о том, что показателями функционального состояния головного мозга могут быть различные виды СМФП: ПП (омега-потенциал), апериодические и ритмические колебания потенциалов секундного, декасекундного и минутного диапазонов (соответственно дзета-, тау- и эпсилон-волны).

К числу общих закономерностей динамики СМФП головного мозга взрослого здорового человека в состоянии спокойного бодрствования относятся:

обнаружение индивидуальных различий величин омега-потенциала в сходных условиях наблюдения, соотносимых с адаптивными резервными возможностями организма;

выявление определенной пространственно-временной организации сверхмедленных колебаний потенциалов (СМКП) с отчетливым преобладанием низковольтных нерегулярных секундных волн в передних отделах головного мозга и доминированием низковольтных нерегулярных декасекундных и минутных волн в теменно- затылочной области.

При переходе от бодрствования ко сну и во сне выявлена неоднородность пространственно-временных изменений разных видов СМФП, регистрируемых с поверхности кожи головы у здоровых лиц. В частности, М. Х. Старобинец и А. Д. Пшедецкая (1973) отмечают стабилизацию исходной динамики уровня ПП при переходе от бодрствования ко сну и усиление апериодических СМКП во сне в лобно-височной области. Н. А. Аладжалова (1979) подчеркивает сложно организованную пространственно-временную динамику сверхмедленных ритмических колебаний потенциалов (СМРКП) головного мозга здорового человека при переходе от бодрствования ко сну сначала в виде усиления декасекундных колебаний потенциалов с периодом волн 15—50 с и амплитудой до 0.2 мВ при дремотном состоянии. При переходе от дремоты в легкий сон в различных отведениях отмечено появление нерегулярных секундных волн с периодом 7—8 с и амплитудой 0.1—0.25 мВ в сочетании с декасекундными колебаниями потенциалов. С углублением сна в отведениях от поверхности кожи головы обнаружено увеличение выраженности и устойчивости высокоамплитудных секундных колебаний потенциалов с периодом 4—6 с и амплитудой 0.5—1 мВ, иногда синхронизированных в разных отведениях.

Описаны характерные изменения сверхмедленных процессов в парадоксальную стадию сна в виде сочетания сдвигов ПП, изменения режима СМКП, окулограммы, кожно-гальванической реакции

и других показателей состояния головного мозга и организма. М. Х. Микаэлян (1980) называет эти явления переходными эпизодами. Показано, как параллельно с динамикой устойчивых потенциалов синхронные секундные колебания потенциалов сменялись доминированием декасекундного ритма с периодом 15—20 с. Такого рода данные иллюстрируют существование определенных причинно-следственных отношений в динамике трех исследованных показателей функционального состояния головного мозга: устойчивой разности потенциалов и СМКП секундного и декасекундного диапазонов на разных этапах процесса сна. Установлено, что пространственно-временные изменения СМФП головного мозга здорового человека, их устойчивость и динамичность в большей мере соотносятся с циклами сна, с течением сна в первую и вторую половины ночи.

Следует подчеркнуть, что дальнейшие исследования СМФП, регистрируемых с поверхности кожи головы здорового человека, как самостоятельный раздел физиологии функциональных состояний головного мозга человека начал интенсивно разрабатываться только в последние годы. В числе наиболее актуальных аспектов исследований в этом направлении можно выделить изучение общеперебральных, полушарных и регионарных особенностей динамики СМФП, соотносимых с уровнями спокойного и активного бодрствования, колебаниями состояния сознания.

Даже немногочисленные факты, накопленные в настоящее время, достаточно наглядно иллюстрируют, насколько СМФП позволяют глубже проникнуть в изучение фазовых переходов в состояниях сознания при гипнозе и наркозе по сравнению с тем, что дает электроэнцефалография.

Сверх медленные физиологические процессы при исследовании патологических состояний и реакций головного мозга человека. Исследования патологических состояний и реакций ЦНС с использованием в качестве физиологических показателей СМФП, регистрируемых с поверхности кожи головы человека, фрагментарны и носят преимущественно описательный характер. При обобщении результатов этих исследований прежде всего обращают на себя внимание особенности динамики разных видов СМФП при одних и тех же патологических формах заболеваний ЦНС. В частности, при эпилепсии выявлены далеко неоднозначные соотношения с эпилептогенезом динамики ПП, СМКП разных амплитудно-временных диапазонов и пароксизмальной эпилептиформной электроэнцефалографической активности.

При органических поражениях ЦНС и нарушениях мозгового кровообращения описаны особенности фокальных, полушарных и диффузных изменений ПП и СМРКП секундного и декасекундного диапазонов. Оказалось, что спонтанная динамика СМРКП не позволяет дифференцировать особенности патологических изменений состояния головного мозга у больных неврозами и психопатиями при спокойном бодрствовании (Аладжалова, 1979). В этих условиях диагностически ценными были особенности динамики условного

негативного отклонения потенциала (CNV) регистрируемого в диапазоне слабых по интенсивности СМФП.

Обобщение существующих данных показывает, что при отличии способов регистрации, материала и конструкции электродов, а также способов отведения потенциалов с поверхности кожи головы можно выделить ряд признаков патологических изменений функционального состояния головного мозга человека.

При эпилепсии в число наиболее характерных признаков патологического состояния головного мозга входят:

выраженные регионарные различия величин и полярности ПП (омега-потенциала) и вариабельность этого показателя в ходе исследования и при повторных наблюдениях (Cohn, 1954, 1964; Bates, 1963);

неустойчивость амплитудно-временных характеристик СМФП, в том числе и ПП (омега-потенциала) в течение двухчасового исследования (стандартное отклонение от средних значений составляло единицы милливольт) (Goldring et al., 1960);

выраженные регионарные различия по амплитуде спонтанных колебаний биопотенциалов с периодом от 2—3 до 15—60 с (Goldring et al., 1960, 1961; Эстевес Баес, 1980);

возможность обнаружения фокальных изменений в виде высокочастотных сверхмедленных волн с периодом 2—3 с и амплитудой 200—300 мкВ и более в очагах эпилептической активности (Chatrian et al., 1964, 1968);

параллелизм или опережение сдвигов ПП развития эпилептиформной пароксизмальной активности пик—волна на ЭЭГ (Cohn, 1954, 1964; Bates, 1963).

При органических поражениях головного мозга описаны особенности локальных и общечерепальных изменений ПП в зависимости от локализации опухолей. В частности, Сано и соавторы (Sano et al., 1977) наблюдали регионарные негативные изменения ПП при корковой локализации патологического процесса и регионарные позитивные сдвиги этого показателя при подкорковой локализации опухоли. Выявлены особенности динамики СМКП, регистрируемых с поверхности кожи головы, соотносимые с тяжестью течения сотрясения или ушиба головного мозга и остаточных явлений после черепно-мозговой травмы (Илюхина, 19796; Трохачев и др., 1980). Показана диагностическая ценность феномена CNV в плане тестирования восстановления функций мозга у нейрохирургических больных (McCallum, Cummins, 1973).

При психопатологических расстройствах разной этиологии описаны сезонные колебания ПП (омега-потенциала). Не обнаружено существенных особенностей спонтанной динамики СМРКП в состоянии спокойного бодрствования по сравнению с таковой у здоровых лиц. В число основных признаков, характеризующих особенности патологических состояний головного мозга у больных психопатиями и неврозами, входят:

высокая реактивность СМРКП секундного и декасекундного диапазонов на новую обстановку и во сне, особенно в fazу быстрых движений глаз (Аладжалова и др., 1972, 1976);

снижение амплитуды и увеличение длительности CNV (после выключения императивного стимула). При астеноипохондрическом синдроме травматической этиологии обнаружена низкая проявляемость (в 2 раза меньшая, чем у здоровых), неустойчивость и быстрая истощаемость CNV (вплоть до его исчезновения). При нарколепсии CNV не регистрировалось вообще (Walter, 1971; Timsit-Berthier et al., 1973; Климова-Черкасова, 1978).

При анализе пока немногочисленных данных обращает внимание обнаружение динамических фокусов высокоамплитудных СМРКП с периодом 2—4 с при *прекращающихся нарушениях мозгового кровообращения, гипертонической болезни, дизэнцефальных нарушениях различной этиологии и паркинсонизме* (Аладжалова, 1979; Илюхина, 1979б; Денисова и др., 1980; Эстевес Баес, 1980; Бережкова, 1984). В первом приближении такого рода изменения СМФП головного мозга можно рассматривать как проявление тканевой гипоксии, обусловленной той или иной степенью нарушений кровоснабжения Ц[С.

* * *

Обобщение результатов нейрофизиологических исследований функциональных состояний у человека показывает, что разные виды динамики биопотенциалов, регистрируемых с поверхности кожи головы, рассматриваются как корреляты уровней активности ЦИС, диффузных и локальных поражений головного мозга. Дифференцированы типы динамики биопотенциалов в диапазоне ЭЭГ, соотносимые с поведенческими характеристиками таких функциональных состояний человека и животных, как пассивный покой, активное, настороженное бодрствование, внимание, и изменениями состояния сознания (естественный сон, гипнотический сон, наркоз, терминальное состояние).

Однако хорошо известно, что в исследованиях у человека до настоящего времени нет аргументированного объяснения возможности обнаружения сходства динамики биопотенциалов головного мозга в диапазоне ЭЭГ при существенно различающихся ситуациях. Так, например, полиморфная ЭЭГ с преобладанием диффузных высокочастотных медленных тета- и дельта-волн регистрируется: а) при спокойном бодрствовании здоровых детей определенного возраста, б) во сне у взрослых здоровых людей, в) при выраженных патологических изменениях в головном мозгу различной этиологии.

При сходстве условий исследования и поведенческих проявлений состояния спокойного бодрствования практически здорового человека с равной вероятностью могут обнаруживаться варианты так называемой нормальной ЭЭГ с правильным пространственным расположением альфа-ритма в затылочных областях и полиморфная низковольтная ЭЭГ или десинхронизация биопотенциалов головного мозга. Обнаружение такого рода явлений легло в основу представлений о неспецифичности динамики биопотенциалов как показателей функционального состояния головного мозга. Возникает вполне закономерный вопрос: неспецифичность по отношению к чему —

внешним, поведенческим проявлениям функционального состояния человека или клинически диагностируемым патологическим изменениям состояния и реакций?

Как видно из рассмотренных данных, многообразие патологических изменений состояния ЦНС раскрывается не только и не столько в особенностях общих и регионарных перестроек какого-то одного вида динамики биопотенциалов головного мозга. При маскировке патологических изменений состояния головного мозга по данным такого интегрального показателя, как ЭЭГ, они могут быть обнаружены по локальным и (или) диффузным изменениям того или иного вида СМФП. Такого рода данные иллюстрируют ограниченияmono- методических подходов к изучению мозговых механизмов нормальных и патологических состояний и реакций, конкретизируют значение разных видов нейродинамики как показателей функционального состояния ЦНС. Расширение исследований динамики биопотенциалов головного мозга человека в низкочастотном диапазоне (от 0 до 0.5 Гц) раскрывает возможности разных видов СМФП в механизмах регуляции адаптивных поведенческих реакций и состояний. В частности, накапливается все больше фактов о диагностической ценности ПП (омега-потенциала), регистрируемого с поверхности кожи головы, как базисного показателя нормальных и патологических состояний ЦНС и адаптивных резервных возможностей организма к физическим и психическим нагрузкам (Илюхина и др., 1980, 1982; Сычев и др., 1980).

Специальный интерес представляет сравнительный анализ физиологической значимости разных видов нейродинамики и в том числе СМКП, регистрируемых с поверхности кожи головы, как показателей уровней бодрствования и физиологической активности ЦНС.

Здесь мы вновь возвращаемся к проблеме — функциональное состояние—физиологическая активность ЦНС. Существует ли на современном этапе развития нейрофизиологии человека возможность конкретизации этих понятий? Прежде чем попытаться ответить на этот вопрос, рассмотрим современные подходы и результаты нейрофизиологических исследований состояний активного бодрствования человека.

СОСТОЯНИЯ АКТИВНОГО БОДРСТВОВАНИЯ, СОВРЕМЕННЫЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ИХ НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСНОВ

Ограничение условий взаимодействия организма с окружающей средой при стабилизации сенсорных воздействий в состоянии спокойного бодрствования не исключает протекания в этих условиях психических процессов, формирующих определенное психическое состояние. По современным представлениям, структура психического состояния включает ряд составляющих и имеет сложную иерархическую организацию, основанием которой является уровень бодрствования в качестве «активационной» составляющей. Далее определенное положение в иерархии занимают «мотивацион-

ная» составляющая, координирующая направленность поведенческих реакций, «эмоциональная» составляющая (определенная обычно как «эмоциональный тонус»), текущие познавательные процессы, играющие важную роль в управлении психическим состоянием, и, наконец, «мнестическая составляющая» — память, которая участвует в реализации всех психических процессов (Смирнов, 1976).

По мнению Е. Д. Хомской (1978), при изучении состояний головного мозга в связи с психическими процессами наибольший интерес представляет характеристика функциональных состояний активного бодрствования, во время которого реализуются различные виды психической деятельности (гностической, сенсомоторной, мнестической, интеллектуальной и др.), требующие напряжения произвольного внимания. К числу основных характеристик функциональных состояний активного бодрствования относится уровень процессов активации головного мозга. Выделяют два типа процессов активации: генерализованное повышение уровня активности мозга и локальные изменения процессов активации, проявляющиеся в определенных зонах коры и подкорковых структур. Одним из компонентов процесса активации головного мозга является активация внимания.

В физиологии высшей нервной деятельности человека и животных активация внимания обычно рассматривается как кратковременный процесс активации, входящий в систему ориентировочной реакции (ОР). В число факторов, способных вызвать активацию внимания, входят практически любые сенсорные (индифферентные или сигнально значимые) раздражители. Фундаментальные исследования ОР проведены Е. Н. Соколовым и его сотрудниками, в которых ОР рассматривается, в частности, как неспецифическая реакция настройки анализаторов при действии вновь появившегося раздражителя. Е. Н. Соколовым (1958, 1975) установлена связь ОР с явлениями внимания (преимущественно сенсорного).

В исследованиях нейрофизиологических механизмов процессов активации, и в том числе активации внимания и ОР, прослеживаются те же тенденции, что и при изучении функциональных состояний головного мозга в спокойном бодрствовании и во сне. С одной стороны, обязательно учитывается комплекс поведенческих и электрофизиологических показателей уровня бодрствования (Хомская, 1978). С другой стороны, исследуются: направленность общих и локальных изменений биоэлектрической активности головного мозга как системы при активации внимания или ОР на индифферентные (или имеющие сигнальное значение) сенсорные воздействия, вклад различных образований мозга в формирование ОР, особенности динамики импульсной активности отдельных нейронов при развитии ОР или активации внимания.

Методы локальных электрических раздражений и электроэнцефалографии в сочетании с морфологическими исследованиями на протяжении длительного времени (до 60-х годов) являлись по существу основными инструментами для изучения структуры неспецифической афферентной системы и процессов активации в ЦНС (Хом-

екая, 1972). Используемые подходы показали, что ОР формируется на основе сложного динамического корково-подкоркового [взаимодействия. При развитии ОР обнаружено взаимодействие между корой и ретикулярной формацией (Воронин, Соколов, 1962), гиппокампом, ретикулярной формацией среднего мозга и корой (Lissak, Grastyan, 1962; Соколов, 1970), ретикулярной формацией и лимбической системой (Routtenberg, 1968). В исследованиях О. С. Виноградовой (1975) обосновывается сложная условно-безусловная корково-подкорковая природа ОР. Е. Д. Хомская (1972) считает медиобазальные Лделы лобной и височной областей важнейшим корковым звеном неспецифической системы активации.

Нейрофизиологические корреляты активации внимания и ориентировочной реакции. В настоящее время описано достаточно большое число нейрофизиологических коррелятов процессов активации в ЦНС. Физиологические механизмы ОР и реакции внимания исследуются при использовании таких показателей, как ЭЭГ, импульсная активность одиночных нейронов и мультиклеточная импульсная активность (МКИА) нейронных популяций, ВП и СМФП.

Выделены и изучены электроэнцефалографические компоненты реакции активации и ОР в виде реакции десинхронизации: угнетение альфа-активности, доминирование низковольтной частой активности и реакции пробуждения — агоивал-реакции (переход от медленной ритмики к высокоамплитудным колебаниям в ритме альфа-волн). Выделены тонический и фазический компоненты реакции активации. Необходимо отметить, что характер электроэнцефалографических компонентов реакции активации тесно связан с типом фоновой динамики биопотенциалов мозга. Известны исследования динамики вертекс-потенциалов, δ -комплекса и динамики периодических изменений секундных значений асимметрии волн ЭЭГ (Γ -волны) в связи с изучением процессов активации в ЦНС (Lindsley, 1960; Соколов, 1970; Хомская, 1972; Виноградова, 1975).

Вызванные потенциалы — компоненты ориентировочной реакции и активации внимания. В сложной структуре ВП выделены и описаны компоненты N_{80} и L^{Γ}_{140} , которые, по представлениям целого ряда исследователей, тесно связаны с процессами избирательного пропускания определенных каналов сенсорного входа. Эти компоненты рассматриваются как отражение заранее (до стимула) «заготовленного» изменения функционального состояния систем, реагирующих на определенный класс стимулов (Hillyard et al., 1973; Иванецкий, 1976; Рутман, 1979). Обнаружено, что волна I δ отражает выбор какого-то конкретного сенсорного признака «внутри» ранее выделенного канала. Роль процессов внимания в этих условиях сводится к облегчению распознания специфического, релевантного задаче «эталонного» сигнала (Костандов, 1978).

Условное негативное отклонение и процессы активации. При изучении динамики различных компонентов медленного условного негативного отклонения потенциала (СНВ) некоторые исследователи высказывают предположение, что СНВ обусловлено двумя разными и взаимосвязанными процессами — вниманием и активацией. Пока-

дано, что амплитуда CNV монотонно-положительно связана с уровнем внимания и немонотонно — с уровнем физической активации (McCallum, Walter, 1968; Tecce, 1972, 1979; Брилинг, 1976; Месаропя др., 1976; Tecce et al., 1976; Кануников, 1980, 1982).

Обнаружено существование некоторого оптимального уровня активации, необходимого для развития CNV как коррелята готовности к действию (Климова-Черкасова, 1978).

При больших межстимульных интервалах C_1-C_2 (3 с и более) и бифазном характере обнаружено, что первый компонент GNV ($C>$ -волна) связан с ОР. Поздний компонент CNV определяется в этих условиях как 2 γ -волна и начинает развиваться над прецентральной областью за 0.5—1 с до императивного стимула (C_2). iJ-волна по форме и топографии напоминает потенциал готовности (Ellis, 1969; Loveless, Sanford, 1973, 1974; Woorts, Lang, 1973).

Динамика импульсной активности одиночных нейронов при активации внимания и ориентировочной реакции. В экспериментальных клинико-физиологических исследованиях обнаружены «нейроны внимания», «детекторы новизны», генерирующие потенциалы действия только на новый стимул. По мере повторения стимулов потенциалы действия исчезают (Jasper, 1964; Соколов, 1969; Фарбер, Волкова — цит. по: Скребицкий, 1970; Виноградова, 1975; Pribram, 1975). Такие нейроны обнаружены в коре (в 75 % исследованных нейронов), гиппокампе, неспецифическом таламусе и других образованиях мозга. В непроекционных зонах коры обнаружены специфические ответы нейронов (на модально-неспецифические стимулы) с коротким латентным периодом и постепенной стабилизацией «ответа». В коре выявлены: полифункциональные нейроны, способные давать ответы как на модально-специфичные, так и неспецифические стимулы; нейроны, способные не отвечать на модально-специфический стимул или отвечать на него неспецифически; нейроны, способные реагировать на первые предъявления стимулов иначе, чем на последующие (Скребицкий, 1970; Соколов, 1970; Хомская, 1972). Показано увеличение лабильности ответов нейронов в виде воспроизведения ими предельной частоты предъявляемого стимула.

Обнаружены опережающие реакции нейронов коры и глубоких структур при инициации произвольных движений. Показано сложное функциональное значение этих реакций, их связь с инициацией движения, с концентрацией произвольного внимания или «состоянием готовности» к действию (Raeva, 1972, 1974, 1977; Bertrand, 1972; Raeva, Кадин, 1973; Hongell et al., 1973), с обратными афферентными потоками, идущими от мышц рецепторов при инициации движения (Goldring, Bathinson, 1972).

Выявлены опережающие реакции нейронов хвостатого ядра, скролупы, реже бледного шара (De Long, Evarts, 1970; Вигей et al., 1974; Tardy et al., 1974).

Показана вариабельность латентных периодов (ЛП) опережающих реакций нейронов различных образований мозга животных: в моторной коре кошки от 50 до 300 мс (Баев, Костюк, 1974), в моторной коре обезьян в 31 % до 100 мс (Evarts, 1966, 1973; Luschei

«т. а., 1968, 1971; Chez, Lenzi, 1970; Porter, Muir, 1971), в мозжечке от 50 до 90 мс (Thach, 1970).

В таламусе и экстрапирамидной системе у человека обнаружены нейроны, активность которых опережает произвольные движения (Umbach, Ehrhardt, 1965; Jasper, Bertrandt, 1966; Criwell et al., 1968).

В области передних отделов таламуса, головки хвостатого ядра, склерупы у человека в 81,6 % случаев обнаружены опережающие тонические реакции с ЛП 800 мс—1 с. В тех же структурах стриатума в 30 % случаев обнаружены опережающие фазические реакции с ЛП 20—50 мс и длительностью 50—100 мс. Этот тип реакций был воспроизведим при повторных обращениях к больному (Раева, 1977).

При изучении *мультиклеточной импульсной активности* (МКИА) нейронных популяций таламуса (вентролатеральное ядро, срединный центр) и экстрапирамидной системы (бледный шар) обнаружено изменение текущей частоты импульсного потока на первые предъявления психологических тестов, что рассматривалось как отражение процессов активации внимания в динамике МКИА (Трохачев, 1966, 1971; Бехтерева, 1971; Матвеев, 1976). Показана распространенность феномена экзальтации текущей частоты МКИА в структурах таламуса (СМ, VL, Rt) и экстрапирамидной системы (SN, Rb) в период инструктирования больного, в fazу задания, при предъявлении текстов на краткосрочную память, в начале выполнения двигательных проб, что свидетельствовало о включении механизмов активации внимания (Матвеев, 1976).

Как видно из представленных данных, комплекс исследованных электрофизиологических показателей (ЭЭГ, ВП, СНВ и импульсная активность нейронов) позволяет исследовать различные стороны активационных процессов головного мозга и в том числе тонические и фазические реакции ЦНС в состоянии активного бодрствования, развивающиеся в связи с активацией внимания на сенсорное воздействие. Обращают на себя внимание существенные различия временных характеристик наблюдаемых нейродинамических реакций активации. В частности, при изучении различных физиологических показателей при активации внимания выявлены вариации латентных периодов и длительности изменений биоэлектрической активности мозга с различным масштабом времени (от десятков миллисекунд до десятков секунд). При этом со всей очевидностью вырисовывается поддерживающая роль процессов активации, проявляющихся в виде электроэнцефалографической реакции десинхронизаций, которая может не только служить коррелятом активации внимания и ОР в ответ на сенсорное воздействие (длительность такой реакции варьирует от сотен мс до десятков секунд), но и отражать текущее функциональное состояние повышенной активности головного мозга в состоянии активного бодрствования.

Сверхмедленные колебания потенциалов головного мозга человека при изучении процессов активации. Малочисленны данные об особенностях динамики функционального состояния при активном бодр-

ствовании по данным динамики СМФП, зарегистрированных с поверхности головы у здоровых лиц (табл. 2). В работах Н. А. Аладжаловой (1979) показано различие изменений функционального состояния головного мозга здорового человека в зависимости от длительности и трудности выполнения умственной деятельности. В частности, при изучении колебаний произвольного внимания в условиях выполнения корректурной пробы Бурдона через 12—16 мин после задания наблюдалось появление или усиление многоминутных колебаний сверхмедленной активности с периодом от 1 до 10—15 мин. Совпадение периодов колебаний произвольного внимания и СМКП обнаруживалось только при длительном выполнении монотонной работы (порядка 50 мин), требующей известного умственного напряжения. Развивавшиеся колебания продолжались некоторое время и после прекращения работы.

Обнаружены существенные различия динамики функционального состояния головного мозга при арифметическом счете по Крепелину, занимающем 30—60 с, и счете (последовательно трех и более перемножений) в течение 15—30 мин. В первом случае наиболее отчетливо увеличивалась частота секундных колебаний (от 6—8 до 10—14 кол./мин) с амплитудой до 0.3 мВ. Такого рода изменение частоты секундных колебаний наблюдалось в момент выполнения теста и могло удерживаться в течение 1 мин после завершения счета. Следует отметить, что хотя Н. А. Аладжалова (1979) и выделяет межполушарные и регионарные различия в возникновении изменений частоты секундного ритма при выполнении теста (счет в уме), пространственное распределение и выраженность этих изменений (судя по полученным в работе данным) не воспроизводимы при повторных реализациях теста. Кроме того, имеется тенденция к нарастанию* изменений и пространственно-временная реорганизация секундного ритма при повторных выполнениях тестов того же типа. Это несомненно иллюстрирует изменения условий, при которых выполнялась та же самая деятельность, в связи с динамикой функционального состояния головного мозга, обусловленного эмоционально-психическим напряжением, необходимым для ее реализации. В частности, это достаточно четко подтверждается усилением минутных колебаний потенциалов (с периодом 2—5 мин и амплитудой 1 мВ и выше) в процессе повторных реализаций теста.

Обнаружены высокоамплитудные многоминутные колебания (с периодом 20—40 мин и амплитудой 0.2 мВ) в процессе выполнения трудной задачи (повторное перемножение — три и более раз) и при характеристике портретов — «добрый», «злой» и т. д. (с периодом 2—5 и 7—12 мин) как еще одна иллюстрация информативной значимости СМКП для оценки функционального состояния головного мозга при эмоциональном напряжении испытуемых.

Н. А. Аладжалова (1979) отмечает существенные различия динамики СМКП в зависимости от длительности и трудности реализуемой деятельности, связанные с неодинаковой концентрацией внимания и установкой на долговременную работу или, наоборот, на некий эмоциональный запал при кратковременных операциях.

Таблица 2

Особенности динамики различных видов СМФП и ЭЭГ при регистрации их с поверхности головы здорового человека под влиянием сенсорных воздействий и при эмоционально-психических нагрузках

Виды воздействия	ГШ (омега-потенциал)	СМКП (эпсилон-, тэу-, дзета- волны)	ЭЭГ
Под влиянием сенсорных воздействий			
В условиях звуковой стимуляции	В рецептивных полях коры обнаружен сдвиг ПП на 20—40 мВ (Kohler, Held, 1949; Kohler et al., 1952)	В центральной теменной и затылочной областях обнаружены воспроизведимые монофазные дзета-волны с периодом 5—7 с и амплитудой от 20 до 65 мкВ при активации непроизвольного внимания на одиночные предъявления звука (Кожушко, 1986)	Общеизвестна электроэнцефалографическая реакция десинхронизации или экзальтации альфа-ритма (в зависимости от характеристик фоновой ЭЭГ)
Тепловое воздействие в зоне иннервации верхнечелюстной ветви тройничного нерва	Не исследован	Обнаружено возникновение апериодических колебаний потенциала в отведении от поверхности головы с амплитудой 1 мВ и более. Латентный период 3 мин, максимальные изменения в первые 10 мсп. Увеличение области теплового воздействия на все три ветви тройничного нерва вызывало увеличение амплитуды апериодических колебаний до 0.3—2.7 мВ и далее еще прирост до 0.5—1.8 мВ. Охлаждение в тех же зонах вызывало противоположные по направленности изменения сверхмедленных колебаний (Старобинец, Пшедецкая, 1973)	При увеличении площади обогрева отмечено удлинение периодов альфа-волн, возникновение неопределенного ритма, появление медленных волн. При охлаждении рецептивных зон тройничного нерва наблюдается десинхронизация ЭЭГ (Старобинец, Пшедецкая, 1973)
Ритмическая фотостимуляция	Не исследован	Не обнаружено изменений исходно низковольтных секундных колебаний потенциала с амплитудой 50—75 мкВ (Girton et al., 1973)	Общеизвестна электроэнцефалографическая реакция десинхронизации или экзальтации альфа-ритма (в зависимости от характеристики фоновой ЭЭГ)

Таблица 2 (продолжение)

Виды воздействия	ПП (омега-потенциал)	СМКП (эпсилон-, тау-, дзета- волны)	ЭЭГ
При эмоционально-психических нагрузках			
Настороженность, эмоциональное возбуждение	Обнаружено быстрое снижение уровня ПП в лобно-вясочной области (за 10—15 мин на 4—5 мВ) (Старобинец, Пшедецкая, 1973)	Не исследованы	Общеизвестно возникновение электроэнцефалографической реакции десинхронизации. Описаны изменения асимметрии восходящих и нисходящих фаз колебаний биопотенциалов на ЭЭГ при реализации психической деятельности (Генкип, 1963)
Решение сложных задач	Обнаружены изменения ПП от —25 до +30 мВ (Cowen, 1967)		
Счет в уме на повторное умножение	Не исследован	Усиление минутных колебаний биопотенциалов (Аладжалова, 1979)	То же
Счет в уме (по Крепелину в течение 30 с)		Усиление секундных колебаний потенциалов с увеличением их частоты от 6—8 до 12—14 кол./мин (Аладжалова, 1979)	
Активация внимания		Увеличение частоты колебаний потенциалов от 6—8 кол./мин в спокойном бодрствовании до 12—14 кол./мин (Аладжалова, 1979)' !	
Колебания произвольного внимания (корректурная проба)		Усиление минутных колебаний потенциалов с периодом от 1 до 10—15 мин (Аладжалова, 1979)	
Распознавание цвета		Обнаружено более слабое увеличение частоты секундных колебаний потенциалов (Аладжалова, 1979). Выявлено отсутствие изменений секундных СМКП с амплитудой 50—75 мкВ (Girton et al., 1973)	

Показано, что более легкая задача — определение цвета изображений — вызывала более слабые изменения частоты секундного ритма (от 6—8 до 10—12 кол./мин с амплитудой 0.2 мВ). Характер изменения минутных колебаний также был отличным от описанного выше (при счете в уме).

Полученные в этих исследованиях результаты свидетельствуют о том, что регистрируемая Н. А. Аладжаловой (1979) динамика СМКП с поверхности головы человека в процессе выполнения умственной деятельности по существу, так же как и ЭЭГ, не дает дифференцированного представления о структурно-функциональной организации мозговых систем обеспечения различных видов психической деятельности, позволяя, однако, проследить мозаику нейродинамики головного мозга, обусловленную степенью эмоционально-психического напряжения, необходимого для выполнения этой деятельности.

* * *

Таким образом, по результатам исследований широкого спектра биопотенциалов, регистрируемых с поверхности кожи головы человека, раскрывается многообразие общечерепальных, полушарных и регионарных перестроек нейродинамики в состоянии активного бодрствования. Обнаруживается селективность динамики разных видов биопотенциалов (по латентному периоду, интенсивности и длительности изменений) в связи с характером активационных процессов в ЦНС, детерминированных видом реализуемой деятельности. Это достаточно наглядно можно проиллюстрировать на примере особенностей динамики ВП. Известно, что отдельные компоненты ВП по временным характеристикам соотносятся с физическими составляющими активационных процессов, обеспечивающих избирательность пропускания в ЦНС сенсорной информации, выбора конкретного сенсорного признака (Иваницкий, 1976; Костандов, 1978). При выполнении сложных задач в условиях включения механизмов селективного внимания на первый план выступает вариативность амплитуды и формы ВП. В этом случае динамичность ВП является своего рода качественной характеристикой модуляции уровня активации ЦНС.

Как показывают немногочисленные исследования, в количественном выражении модуляции уровня активации ЦНС описываются динамикой СМКП головного мозга, соотносимой по временными характеристикам с периодом колебаний произвольного внимания (Аладжалова, 1979). Роль СМФП головного мозга в механизмах регуляции состояния спокойного и активного бодрствования человека с наибольшей полнотой раскрылась при их регистрации с помощью долгосрочных интрацеребральных электродов (Бехтерева, 1966а, 1980; Илюхина, 1971, 1983).

СВЕРХМЕДЛЕННЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ КОРЫ И ПОДКОРКОВЫХ ОБРАЗОВАНИЙ ПРИ ИЗУЧЕНИИ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ МОЗГОВЫХ СИСТЕМ ОБЕСПЕЧЕНИЯ ПСИХИЧЕСКОЙ И ДВИГАТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Во второй половине XX века, особенно в 60—80-е годы, достигнуты значительные успехи в области изучения физиологических основ активного бодрствования, в том числе разных видов психической деятельности человека. От гениальных догадок В. М. Бехтерева, И. М. Сеченова и косвенных фактов о связи нервных процессов с психическими явлениями в настоящее время перекинут прочный мост экспериментальных данных к системным представлениям об организации мозгового контроля психических функций человека, базирующимся на теории Н. П. Бехтеревой (1966, 1979) о структурно-функциональной корково-подкорковой организации мозговых систем обеспечения психической и двигательной деятельности со звенями различной степени жесткости; фундаментальных положениях общей теории функциональных систем П. К. Анохина (1968, 1970, 1978); обобщениях в области изучения языков мозга Прибрама (Pribram, 1975); нейрофизиологических исследованиях Уолтера (Walter, 1964, 1971); нейропсихологических работах А. Р. Лурия (1963) и целом ряде других основополагающих физиологических исследований нейродинамики головного мозга в процессе формирования условных рефлексов, реализации высших психических функций (активации внимания, сенсомоторной, интеллектуально-мнестической деятельности и т. д.).

Современный этап развития науки о мозге и в том числе о связи физиологических и психических процессов характеризуется углублением и взаимопроникновением нейрофизиологических и биохимических исследований на системном, клеточном и субклеточном уровнях. Успехи, достигнутые в области изучения биохимических механизмов головного мозга, нацелены на проникновение в глубь молекулярно-химических процессов, лежащих в основе всех форм проявлений его жизнедеятельности. Однако это направление исследований не исключает, а скорее, напротив, усиливает необходимость просмотра возможностей и ограничений нейрофизиологических подходов, базирующихся на использовании электрофизиологических методов изучения нейродинамики головного мозга в покое и в процессе реализации психической и двигательной деятельности. Сегодня не вызывает сомнения, что по существу только электрофизиология позволяет прижизненно исследовать широкий спектр нейродинамики, тесно связанной с устойчивыми и переходными многоkontурными биохимическими преобразованиями на разных уровнях организации ЦНС — от нейрона до целостного мозга. Это создает реальную основу для выделения количественных характеристик состояния и физиологической активности зон мозговых струк-

-тур как звеньев систем обеспечения самых разнообразных видов деятельности.

В условиях комплексного подхода была реализована возможность отбора физиологических показателей, позволяющих:

выделять звенья систем обеспечения психической и двигательной деятельности на основе обнаружения локальных воспроизведимо повторяющихся изменений интегрированной импульсной активности нейронов, сверхмедленных процессов, наличного кислорода и других показателей при повторных реализациях тестов и исследовать тонкие нейрофизиологические механизмы кодирования верbalной информации (Бехтерева, 1965, 1979);

наблюдать устойчивость феномена воспроизводимости или возможность его реорганизации под влиянием эндогенных и экзогенных факторов (Бехтерева, 1965, 1971; Бехтерева и др., 1971; Илюхина, 1971, 1977а; Гречин, 1976; Матвеев, 1976).

СМФП, начиная с первых этапов изучения структурно-функциональной организации мозговых систем обеспечения различных видов деятельности, вошли в число опорных физиологических показателей, позволяющих не только оценить — является (или не является) звеном системы та или иная из исследуемых нейронно-глиальных популяций таламуса, стриопаллидарной или лимбической системы, но и ответить на вопрос о степени устойчивости функционирования этих звеньев.

Накопление данных о существенных различиях вклада разных образований головного мозга в обеспечение реализуемой деятельности в виде постоянства участия одних и, наоборот, неустойчивости участия других физиологических показателей в тех же условиях наблюдения легли в основу теории Н. П. Бехтеревой (1966а, 1971) >о корково-подкорковой организации мозговых систем обеспечения любых простых и сложных видов деятельности со звеньями различной степени жесткости. Были построены схематические карты структурно-функциональной организации мозговых систем обеспечения психических функций.

Необходимо отметить, что на первом этапе исследований структурно-функциональной организации мозговых систем обеспечения психической и двигательной деятельности воспроизводимые изменения СМФП были обнаружены в виде односторонности динамики преимущественно апериодических колебаний разности потенциалов с амплитудой, измеряемой сотнями микровольт при повторных реализациях тестов (Бехтерева, 1966а, 1974).

В этом же диапазоне СМКII В. М. Смирновым (Смирнов, Спранский, 1970) были выделены и классифицированы паттерны сверхмедленной активности, развивающиеся при эмоциональных реакциях (воспроизведение эмоциогенных ситуаций способом предъявления больному эмоциогенных слов, вопросов, карт Роршаха и др.) я активации внимания, что свидетельствовало об адекватности использования данных видов динамики сверхмедленных колебаний этого диапазона для изучения структурно-функциональной организации мозговых систем обеспечения эмоциональных реакций и со-

стояний (Смирнов, 1966а, 1966б, 1970; Бехтерева, 1974; Бехтерева, Смирнов, 1975; Грекова и др., 1975).

» £

Были описаны два типа изменений СМФП подкорковых структур в связи с психологическими воздействиями: изменения первого вида— при активации внимания и изменения второго вида — при эмоциях. Результаты этих исследований показали, что степень выраженности сдвигов ПГ1 и скорость развития изменений корректировали с особенностями течения эмоциональных проявлений. Как отмечает В. М. Смирнов (1976), бурному развитию эмоциональной реакции сопутствовали резкие изменения СМФП; медленному развитию — постепенные; вязким инертным эмоциональным реакциям более продолжительные, а кратковременным эмоциям — скоропреходящие изменения СМФП. В. М. Смирнов рассматривает обнаруживающие изменения СМФП глубоких структур как отражение различных по характеру корреляций между локальной динамикой биопотенциалов при активации внимания и развитии эмоциональных реакций, с одной стороны, и различными по интенсивности и временными характеристиками компонентами КГР, с другой стороны, в качестве периферического, но весьма тонкого физиологического коррелята психических состояний (Розенблит, 1961; Рождественская, Левочкина, 1972).

В дальнейшем было накоплено достаточно большое количество фактического материала, иллюстрирующего существенные различия развивающихся апериодических изменений СМФП при предъявлении эмоционально значимых проб, тестов на краткосрочную память и двигательных проб (Бехтерева, 1965, 1974; Смирнов, Сперанский, 1970; Илюхина, 1971, 1977а; Грекова, 1975). Характерно, что эти различия были обнаружены не только во временных параметрах сверхмедленных колебаний потенциалов, воспроизведимо повторяющихся от пробы к пробе, но и в их амплитуде в зависимости от вида предъявляемых проб или развивающихся реакций (Илюхина, 1977а).

В 1971 году в развитие представлений Н. П. Бехтеревой о принципах структурно-функциональной организации мозговых систем обеспечения психической деятельности были обобщены результаты первого этапа сравнительных исследований динамики двух видов СМФП таламических и стриопаллидарных структур — при выполнении тестов на краткосрочную память и произвольные движения (Илюхина, 1971).

Основные результаты этой работы следующие. В условиях много канальной регистрации при повторных предъявлениях тестов на краткосрочную память и двигательных проб воспроизводимые изменения сверхмедленных преимущественно апериодических колебаний потенциалов обнаруживаются в небольшом количестве исследованных зон как в разных морфологических структурах, так и в пределах одной структуры (Бехтерева, 1966, 1971; Илюхина, 1971, 1977а). В остальных зонах (а таких было несомненное большинство) при отсутствии изменений СМФП, тесно связанных с различными этапами выполняемых проб, выявлялись отчетливые изменения характера и амплитуды СМКП в диапазоне сотен микро-

вольт, а в некоторых из них и величины квазистойчивой разности потенциалов (омега-потенциала) в ходе многократных повторений тестов одной модальности. В ряде зон мозговых структур описанный выше тип изменений наблюдали при переходе из состояния спокойного бодрствования к деятельности, в других — эти изменения развивались при переходе от одного вида деятельности к другому. В отдельных зонах гипиокампа предъявление серии проб вызывало исчезновение СМКП, а в некоторых зонах миндалины и хвостатого ядра они, наоборот, появлялись при этих условиях. В отличие от вышеописанной воспроизведимой и нехарактерной динамики сверхмедленных колебаний биопотенциалов коры и подкорковых структур в ходе выполнения конкретных проб эти последние изменения рассматривались как показатель общечерепальных перестроек функционального состояния мозга в этих условиях.

В результате сравнительного анализа динамики двух видов СМФП — при выполнении тестов на краткосрочную память и в условиях реализации двигательной деятельности — было установлено, что омега-потенциал, как правило, не изменяется в ходе выполнения пробы на активацию внимания и двигательного теста. Основные изменения нейродинамики в зонах мозговых структур при этих условиях проявляются в модуляциях амплитуды, периода и формы разных видов СМКП. Изменения омега-потенциала проявляются при повторных многократных предъявлениях вышеописанных проб, при выполнении проб на извлечение из долгосрочной памяти, эмоциогенных тестов, при обучении ранее неизвестным словам. Многоканальная регистрация СМФП позволяла выявлять сходство или различие состояний (по величине и устойчивости омега-потенциала) исследуемых зон в процессе реализации заданной психологической и двигательной деятельности в однотипных условиях наблюдения.

В результате этого этапа исследований появилась возможность объяснения одного из фактов, на который обращали внимание исследователи, принимавшие участие в изучении структурно-функциональной организации мозговых систем обеспечения психической и двигательной деятельности, — выявление в целом ряде структур мозга неустойчивости феномена воспроизведимых изменений физиологических показателей (СМФП, наличного кислорода, интегрированной МКИА) в пределах одной и той же зоны при реализации тех же видов деятельности в разные дни исследования (Бехтерева, 1966, 1971; Гречин, 1966, 1976; Илюхина, 1971, 1972; Матвеев, 1976).

Сравнительный анализ спонтанной и вызванной динамики разных видов СМФП (омега-потенциала, эпсилон-, тау- и дзета-волн) позволил вскрыть причинно-следственную связь между показателем состояния — уровнем относительно стабильного функционирования — зон мозговых структур и одним из показателей локальной физиологической активности исследуемых образований головного мозга человека в ходе реализации психической и двигательной деятельности — воспроизведимыми изменениями СМКП декасекундного и секундного диапазонов.

Таким образом, в условиях непосредственного и длительного контакта со структурами головного мозга исследование спонтанных и вызванных изменений СМФП позволило на фоне общих изменений функциональных состояний головного мозга человека, связанных с реализацией эмоционально-психической и двигательной деятельности, выделить локальные типовые перестройки нейродинамики, -соотносимые с этапами выполняемых психологических (активация внимания, краткосрочная память и т. д.) и двигательных проб. Как уже отмечалось ранее, эти исследования легли в основу изучения структурно-функциональной организации мозговых систем обеспечения психической и двигательной деятельности (Бохтерева, 1966а, 1980). На первом этапе исследований основное внимание было уделено возможности выявления воспроизведимых изменений СМФП при повторных реализациях тестов одной модальности по ходу одного исследования длительностью 1—1.5 ч и устойчивости этого феномена при изменении условий наблюдения (на фоне функциональной нагрузки или введения фармакологических препаратов), а также в исследованиях ото дня ко дню.

В связи с выявлением устойчивости феномена воспроизведимости в одних структурах и неустойчивости в других в ходе одного исследования и при многократных исследованиях (в течение недель, месяцев) возник естественный вопрос о факторах, которые определяют гибкость или устойчивость физиологической активности зон мозга как звеньев мозговых систем обеспечения деятельности. Ответ на этот вопрос в первом приближении был получен в исследованиях 1968—1972 годов, где эмпирически была установлена зависимость проявлений физиологической активности зон мозга как звеньев мозговых систем обеспечения психической и двигательной деятельности (по типовым, в том числе и воспроизведимым, изменениям сверхмаленных, преимущественно апериодических, колебаний потенциалов декасекундного диапазона) от уровня относительно стабильного функционирования (по данным динамики квазистабильной разности потенциалов).

Углубленное изучению соотношений состояния и физиологической активности зон мозговых образований при активном бодрствовании расширило границы наших знаний о принципах организации нейродинамики и мозговых механизмах обеспечения психической и двигательной деятельности человека.

Сравнительный анализ спонтанной и вызванной динамики разных видов СМФП: омега-потенциала, эпсилон-, тау- и дзета-волн, позволил вскрыть причинно-следственную связь между показателем состояния — уровнем относительно стабильного функционирования зон мозговых структур и одним из показателей локальной физиологической активности исследуемых образований головного мозга человека в ходе реализации психической и двигательной деятельности — воспроизведимыми изменениями СМКП декасекундного и секундного диапазона. В результате такого рода исследований появилась возможность объяснения одного из фактов, на который обращали внимание исследователи, принимавшие участие в изучении

структурно-функциональной организации мозговых систем обеспечения психической и двигательной деятельности, — неустойчивости феномена воспроизведимости изменений физиологических показателей (СМФП, наличного кислорода, интегрированной мультиклеточной импульсной активности нейронов) в пределах одной и той же зоны при реализации тех же видов деятельности в разные дни исследований, связанной с динамичностью уровней относительно стабильного функционирования (Илюхина, 1971, 1977а).

**ПОЛИМЕТОДИЧЕСКИЙ ПОДХОД
К ИЗУЧЕНИЮ МЕХАНИЗМОВ РЕГУЛЯЦИИ
ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СОСТОЯНИЙ
ГОЛОВНОГО МОЗГА ЧЕЛОВЕКА[^]**

Долгие годы одним из основных ограничений в изучении интрацентральных механизмов регуляции функциональных состояний человека было отсутствие методов исследования структурно-функциональной организации головного мозга в условиях непосредственного контакта с различными образованиями коры и подкорковых структур. Разработка комплексного метода физиологических исследований мозга человека, включающего регистрацию многих видов физиологических процессов одновременно с одной зоны мозговых структур и параллельно с разных образований мозга с помощью долгосрочных интрацеребральных электродов, раздвинула рамки монометодического подхода к изучению мозгового обеспечения нормальных и патологических состояний и реакций. Этот метод открыл возможность многопараметрического анализа локальных и распространенных интрацеребральных перестроек различных видов нейродинамики при спокойном бодрствовании, во сне, при фармакологических воздействиях, в процессе выполнения простых и сложных видов психической и двигательной деятельности в сочетании с психологическим, клиническим и лабораторно-биохимическим обследованием больных (Бехтерева, 1966а, 1971, 1974).

В рамках комплексного метода изучения структурно-функциональной организации головного мозга человека впервые появилась реальная возможность сравнительного изучения разных видов спонтанной нейродинамики, позволяющих каждый в отдельности и в комплексе описывать особенности изменений состояния и физиологической активности зон, расположенных в пределах одной структуры и различных образованиях мозга, в микро- и макроинтервалы времени. В числе показателей спонтанной нейродинамики зон мозговых структур были включены МКИА нейронов, эквиваленты ЭЭГ — ЭКоГ и ЭСКоГ, разные виды СМФП. Вышеперечисленные физиологические показатели состояния мозга могут быть зарегистрированы одновременно в пределах одной зоны или могут быть редуцированы по одному или нескольким видам, отражая определенным образом организованную иерархию нейродинамики или ее модификации.

Переход от аналитических исследований состояний и физиологической активности отдельной клетки к сравнительному изучению разных видов нейродинамики более сложных структурно-функциональных образований — зон (или участков) коры и подкорковых структур мозга — в условиях длительного (недели, месяцы) наблюдения определил принципиально новую стратегию исследования в области физиологии состояния головного мозга человека.

В рамках комплексного метода изучения принципов и механизмов деятельности головного мозга человека впервые был поставлен и решен вопрос о возможностях и ограничениях всех известных в настоящее время физиологических показателей (ЭЭГ, ВП, МКИА нейронов, СМФП, наличный кислород, импеданс и т. д.) при исследовании мозговых механизмов обеспечения нормальных и патологических состояний и реакций, процессов внимания, памяти, эмоций, интеллектуально-мнестической деятельности человека (Бехтерева, 1974, 1980; Бехтерева и др., 1983). С одной стороны, было установлено, что для исследования динамики функционального состояния мозговых структур и различных зон в пределах того или иного морфологического образования мозга возможно использование любого вида спонтанной нейродинамики, отраженной в амплитудно-временных характеристиках МКИА нейронов, ЭКоГ или ЭСКоГ, СМФП. Выбор конкретного показателя определялся целями и задачами исследования. С другой стороны, в работах Н. П. Бехтеревой и сотрудников показано, что для изучения мозговых механизмов регуляции адаптивных реакций и состояний мозга человека, соотносимых с поведенческими проявлениями уровней спокойного и активного бодрствования, наиболее адекватными по информативности и возможности извлечения полезного сигнала являются СМФП, регистрируемые в различных структурах мозга и различных участках (зонах) в пределах отдельных структур (Бехтерева, 1966а, 1980; Илюхина, 1972, 1977а, 1977б, 1977в, 1982; Бехтерева и др., 1983).

ИССЛЕДОВАНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СОСТОЯНИЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА ЧЕЛОВЕКА СПОСОБОМ СРАВНИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗА РАЗНЫХ ВИДОВ СВЕРХМЕДЛЕННЫХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

СМФП в диапазоне частот от 0 до 0.5 Гц в глубоких структурах головного мозга человека впервые в мире были зарегистрированы с помощью долгосрочных золотых электродов в 1966 г. в отделе нейрофизиологии человека НИИЭМ АМН СССР (Бехтерева, 1986а; Бехтерева и др., 1967). В тот период были известны лишь единичные работы по использованию этого физиологического показателя при регистрации с поверхности головы для изучения механизмов регуляции нормальных и патологических состояний головного мозга человека (Burr, 1944, 1950; Аладжалова, 1962; Ravitz, 1951; Cohn, 1954, 1934; Goldring et al., 1960, 1951; Bates,

1963; Chatrian et al., 1964). Отсутствовали стандартные способы их усиления и регистрации, теоретически обоснованная классификация спонтанной и вызванной динамики разных видов СМФП головного мозга. Дискутировался вопрос относительно их мозгового или немозгового происхождения, о существовании единого или многих генераторов СМФП в головном мозгу и т. д. Такое состояние проблемы определило основные линии исследований СМФП головного мозга человека, ориентированные прежде всего на разработку способа их регистрации, анализа и интерпретации данных.

В отделе нейрофизиологии человека НИИЭМ АМН СССР этот аспект исследований был реализован в виде параллельных разработок, предусматривающих:

оптимизацию технической оснащенности исследований СМФП коры и подкорковых образований головного мозга человека, в том числе разработку усилительной техники (Румянцев, Аврамов, 1967; Данько, Весненок, 1977; Данько, Каминский, 1982);

изучение характеристик используемых для регистрации СМФП долгосрочных золотых интрацеребральных электродов (Хон, 1976; Хон, Илюхина, 1981);

исследование особенностей динамики СМФП, регистрируемых в коре и подкорковых структурах в послеоперационный период, в момент и разные сроки после диагностических и лечебных электрических воздействий на мозг постоянным и переменным током через те же электроды и т. д. (Хон, 1976; Илюхина и др., 1982).

Впервые в исследованиях у человека было осуществлено целенаправленное изучение физиологической значимости разных видов СМФП, регистрируемых в условиях длительного прямого контакта с мозговыми образованиями (от момента введения электродов в структуры до окончания лечения), определено их место и значение в мозговых механизмах регуляции устойчивых нормальных и патологических состояний и адаптивных реакций (Илюхина, 1971, 1983).

Терминология. Основные понятия. При исследовании СМФП головного мозга человека в частотном диапазоне от 0 до 0.5 Гц нами было дифференцировано два класса изучаемых явлений: наведенная разность потенциалов и физиологически обусловленная динамика СМФП головного мозга.

Наведенная разность потенциалов. Это понятие было введено для описания сверхмедленно изменяющейся во времени динамики потенциалов, регистрируемой с помощью усилителей постоянного тока в коре и подкорковых образованиях:

в разные сроки после введения электродов в ткань мозга и нарушения при этом динамического равновесия в приэлектродной области вследствие механического воздействия;

в момент и в разные сроки после локальных диагностических и лечебных электрических воздействий постоянным и переменным током через интрацеребральные электроды, вызывающих возникновение поляризационных явлений на границе раздела ткань—электрод.

Подробно результаты исследований наведенной разности потенциалов в головном мозгу человека изложены в ряде работ (Хон, 1976; Илюхина, 19776, 1982а, 1982б; Хон, Илюхина, 1981; Илюхина и др., 1982). Было установлено, что этот класс явлений имеет характерные особенности, в число которых входит сходство динамики потенциалов в разных образованиях мозга, обусловленное характером воздействия. Например, сходство величин устойчивых потенциалов (+5 мВ) во всех исследованных структурах на 7-й день после стереотаксической операции соотносилось с клиническими проявлениями реактивных изменений в головном мозгу, связанных с введением электродов. Выявление сходства временных характеристик дистантных сдвигов потенциала, регистрируемого в структурах мозга в момент лечебных воздействий постоянным током (электрополяризация, лизис), с временными параметрами подаваемого на мозг тока указывало на связь регистрируемых феноменов с биофизическим распространением тока в ткани мозга. Обнаружение значительного и ускоренного дрейфа устойчивого потенциала (от 1 до 110 мВ в течение 30—60 мин) в структурах мозга сразу после окончания сеансов микрополяризации постоянным током от 0,1 до 10 нА характеризовало поляризацию металлических электродов в условиях наведенного электрического поля в объемном проводнике — мозге (Илюхина, 19776, 1982).

Представленные результаты не исчерпывали проблемы взаимодействия электрод—ткань мозга, их можно рассматривать в качестве отправных факторов на пути дальнейшего теоретического анализа приэлектродных процессов в случае использования и поляризуемых металлических интрацеребральных электродов в качестве проводников тока при лечебных электрических воздействиях, с одной стороны, и датчиков, с помощью которых регистрируются различные виды динамики биопотенциалов, в том числе и СМФП, — с другой. Естественно, что такого рода анализ нельзя, да и не следует, осуществлять в клинико-физиологических исследованиях. Это специальная область экспериментальной физиологии и биофизики.

Проведенные в этом направлении клинико-физиологические исследования были необходимы для определения условий, при которых поляризующиеся золотые электроды можно использовать не только для изучения распространения влияния электрического тока в ткани мозга, но и для исследования физиологически обусловленных изменений, связанных с интрацентральными механизмами регуляции состояний головного мозга и обеспечением адаптивных реакций. Как показали результаты исследований, в число таких условий входят:

оптимизация выбора времени проведения исследований физиологически обусловленной динамики СМФП коры и подкорковых образований отставлено от момента механического или электрического воздействия в области глубоких структур;

оптимизация характеристик усилителей тока с увеличением входного сопротивления по постоянному току до 100 МОм и выше,

что исключало влияние самого метода регистрации на амплитудно-временные параметры исследуемых явлений (Илюхина, 1977, 1982).

Физиологически обусловленная динамика сверхмедленных процессов объединяет класс явлений, регистрируемых в головном мозгу человека после установления динамического равновесия в системе мозг—электрод (как правило, через 3—4 нед после стереотаксической операции) до начала диагностических и лечебных электрических воздействий на мозговые образования. Методы усиления и регистрации СМФП головного мозга подробно описаны в работах В. А. Илюхиной (1976, 1977а, 1977б, 1982а).

Как показали проведенные исследования, одним из показателей стихания послеоперационных реактивных изменений в головном мозгу и установления динамического равновесия в системе мозг—электрод является стабилизация электрического сопротивления ткани мозга, появление спонтанной МКИА нейронов и мультиформности СМФП в различных структурах головного мозга (Илюхина, 1977а, 1982б; Илюхина и др., 1982).

При регистрации с интрацеребральных золотых электродов было выделено и исследовано несколько видов физиологически обусловленной спонтанной динамики СМФП мозговых образований: устойчивые потенциалы милливольтового диапазона (используемые в литературе термины: постоянный потенциал — DC-potential; Steady Potential — SP; квазистойчивая резность потенциалов — КУРП¹); апериодические колебания биопотенциалов амплитудой от 0.1 до 3—8 мВ; ритмические формы СМКП секундного, декасекундного и минутного диапазонов (в литературе используется термин «сверхмедленные ритмические колебания потенциала» — СМРКП); СМКП, регистрируемые в диапазоне слабого по интенсивности сигнала с амплитудой от 3—5 до 50 мкВ.

Выделение этих видов СМФП осуществляли на основе дискриминации сигнала по интенсивности с учетом временных характеристик, регулярности и ритмичности. Кроме того, принимали во внимание чувствительность исследуемых видов СМФП к изменениям внешней и внутренней среды организма и мозга при различного рода сенсорных (в том числе вербальных) и фармакологических воздействиях (Илюхина, 1977а).

В целях упорядочения терминологии физиологически обусловленной динамики СМФП головного мозга и сближения ее с общепринятой терминологией электроэнцефалографии при описании разных видов спонтанной динамики биопотенциалов в частотной полосе от 0 до 0.5 Гц нами предложены следующие обозначения:

сверхмедленные физиологические процессы — собирательное понятие для описания физиологически обусловленной динамики биопотенциалов головного мозга в диапазоне от 0 до 0.5 Гц;

омега-потенциал — для описания устойчивых (в течение минут, десятков минут) потенциалов, ранее обозначавшихся как постоянный

¹ Термин, ранее употребляемый в наших работах (Илюхина, 1971, 1979).

потенциал, стабильный потенциал, потенциал постоянного тока, квазистойчивый потенциал и т. д.;

эпсилон-волны (эпсилон-активность, эпсилон-ритм) — для описания спонтанной динамики минутных колебаний потенциалов с периодом от 1 мин и более (возможна дифференцировка ряда поддиапазонов: τ_1 — с периодом 1—3 мин, τ_2 — с периодом 3—5 мин и т. д.);

тау-волны (тау-активность, тау-ритм) — для описания спонтанной динамики декасекундных колебаний потенциалов с периодом от 12 до 60 с (возможна дифференцировка поддиапазонов: t_x — с периодом 15—20 с, t_2 — с периодом 20—30 с и т. д.);

дзета-волны (дзета-активность, дзета-ритм) — для описания спонтанной динамики секундных колебаний потенциалов с периодом от 2—4 до 12 с (дифференцирован ряд поддиапазонов дзета-активности: C_x — с периодом 2—4 с, C_2 — с периодом 4—6 с, C_3 — с периодом 8—10 с, C_5 — с периодом 10—12 с) (рис. 56).

Схема исследования. Использование долгосрочных интрацеребральных электродов и многоканального способа регистрации СМФП обеспечивало возможность многократных повторных наблюдений динамики состояния и физиологической активности зон различных структур мозга в течение многих недель и месяцев. В целях получения сопоставимых данных при многократных повторных исследованиях в течение дня и ото дня ко дню у одного человека и разных лиц были стандартизированы условия наблюдения, набор предъявляемых психологических, двигательных проб и функциональных нагрузок.

Для решения любой из конкретных задач исследования (изучения особенностей динамики состояния зон мозговых структур в состоянии спокойного бодрствования, во сне, в процессе реализации психической и двигательной деятельности и т. д.) при всех прочих равных условиях предусматривалось введение жестких ограничений на выборку для анализа электрограмм спонтанной и вызванной динамики СМФП глубоких структур с учетом выраженности ведущего симптома заболевания. При этом использовали градацию выраженности неврологической симптоматики, принятую клиницистами.

Каждое исследование включало одновременную многоканальную регистрацию разных видов СМФП (омега-потенциала, эпсилон-, тау- и дзета-волн) в состоянии спокойного бодрствования (15—30 мин) и при предъявлении серий психологических и двигательных тестов (в некоторых исследованиях и при предъявлении функциональных нагрузок). Использовались: тесты на активацию внимания в виде неожиданного обращения с попросом, например: «Вы не спите?» и т. д. (иногда вместо вопроса использовали естественный раздражитель: стук карандаша, шум голосов за дверью палаты, звонок телефона в соседней комнате и т. д.); эмоционально значимые пробы в виде вопросов, требующих ответа (о доме, семье, болезнях, работе, любимых занятиях и т. д.); тесты на краткосрочную память в виде предъявления 5-6 цифр или знакомых, преимущественно однословесных слов, удержания их в памяти в течение 30—40 с и дальнейшего воспроизведения по просьбе врача (5—6 тестов в серии с интервалом

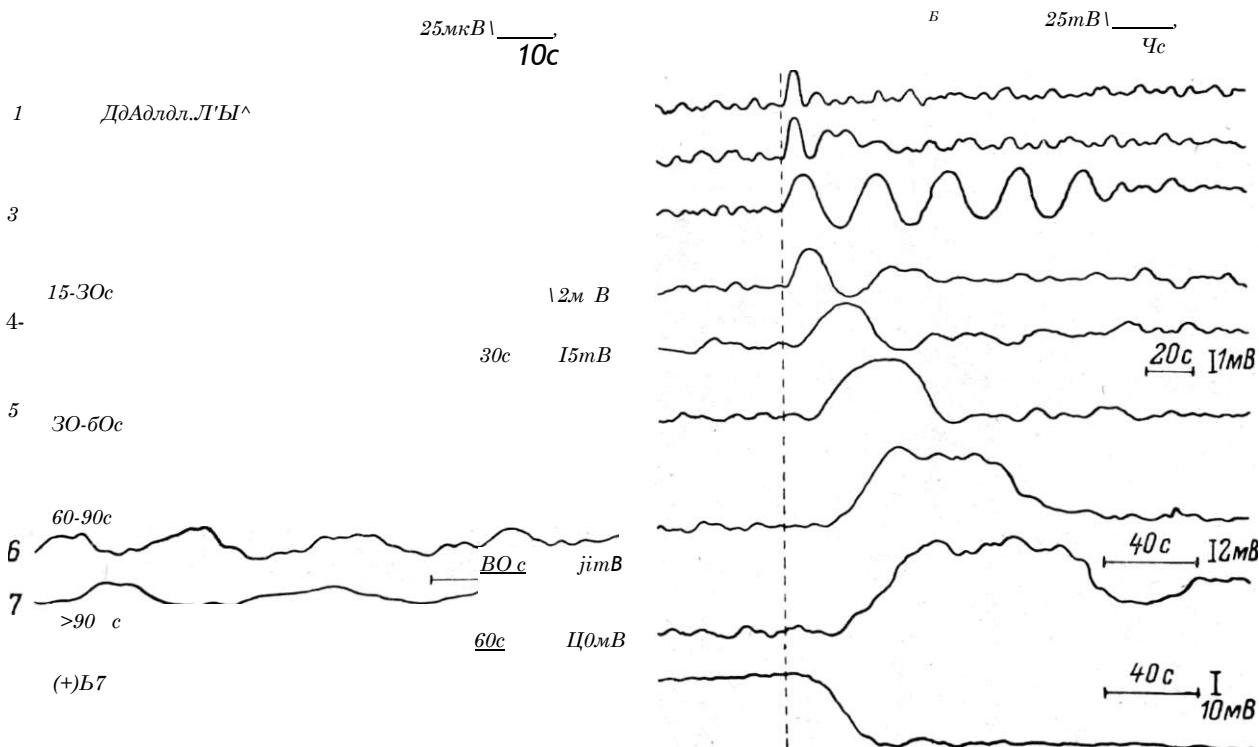


Рис. 56. Виды спонтанной (А) и вызванной (Б) динамики СМФП головного мозга человека.

На А: 1—3 — спонтанные дзета-волны, 4,5 — тау-волны, 6,7 — эпсилон-волны, 8 — омега-потенциал. На Б: вертикальная штриховая линия обозначает момент предъявления функциональной нагрузки, психологического или двигательного теста. Типология вызванных изменений разных видов СМФП головного мозга в процессе реализации тестов описана в работах В. А. Илюхиной и соавторов (1981, 1982)

в пределах 1 мин, интервал варьировал); двигательные пробы в виде активных сгибаний верхних и нижних конечностей в локтевом или коленном суставе по просьбе врача. Длительность выполнения пробы 30—40 с. Продолжительность одного исследования 30—90 мин.

Стандартизация условий наблюдения, функциональных нагрузок, психологических и двигательных проб и учет выраженности ведущей симптоматики обеспечивали возможность сопоставления особенностей нейродинамики мозговых образований у одного человека и разных пациентов на любом из этапов лечебного процесса.

Контроль рабочей поверхности электродов, оптимизация характеристик усилительной аппаратуры и, в частности входного сопротивления усилителя по постоянному току в соответствии с характеристиками используемых золотых долгосрочных электродов, идентификация положения электродов в структурах мозга, унификация способов отведения и контроль устойчивости потенциала электрода сравнения обеспечивали постоянство условий регистрации СМФП в зонах мозговых образований. В пользу этого свидетельствуют сопоставимость данных о местном характере регистрируемых феноменов и возможности обнаружения воспроизведимо повторяющейся спонтанной и вызванной динамики различных видов СМФП головного мозга, наблюдавшихся у разных лиц (Бехтерева, 1966а, 1980; Илюхина, 1972, 1981).

Нейродинамические показатели состояния зон мозговых структур. На основе анализа динамики разных видов СМФП (омега-потенциала, эпсилон-, тау- и дзета-волн), регистрируемых с помощью долгосрочных интрацеребральных полумакроэлектродов, впервые определены нейродинамические параметры состояния зон мозговых образований, позволяющие в количественном выражении описывать проявления жизнедеятельности этих структурно-функциональных элементов мозга (и их совокупностей), соотносимые с адаптивными реакциями и поведением человека (Илюхина, 1971, 1982а, 1982б).

Рассмотрим подробнее, что давал каждый из исследованных видов СМФП и соотношение их динамики для характеристики состояния зон мозговых структур.

Омега-потенциал позволил в количественном выражении описывать функциональное состояние исследуемых зон мозговых структур в конкретные интервалы времени и их динамику под влиянием эндогенных и экзогенных воздействий. В число основных показателей состояния зон мозговых структур входят: величина омега-потенциала, характеризующая уровень относительно стабильного функционирования зон мозговых структур в каждый конкретный интервал времени; устойчивость или вариабельность величин омега-потенциала в зонах мозговых структур в ходе одного исследования, при повторных наблюдениях в течение дня и в разные дни; пределы вариабельности величин омега-потенциала в зонах мозговых образований при повторных многократных исследованиях в сходных условиях наблюдения; выявление с наибольшей вероятностью близких значений омега-потенциала в зонах мозговых структур при повтор-

ных многодневных исследованиях (с построением гистограмм его распределения и вычислением достоверности по критерию χ^2).

При использовании биполярного способа отведения омега-потенциала от близко расположенных в пределах структуры зон в качестве показателя их состояния может быть использована разность величин омега-потенциала, или градиент омега-потенциала, с учетом межэлектродного расстояния (Илюхина, 1977а, 1977б, 1982а).

Спонтанная динамика преимущественно апериодических эпсилон- и тау-волн, регистрируемых в головном мозгу человека. При анализе спонтанных преимущественно апериодических сверхмедленных колебаний разности потенциалов, регистрируемых с помощью долгосрочных интракраниальных электродов, было обнаружено, что одним из информативных показателей динамики состояния зон коры и подкорковых структур мозга являются их начилие (или отсутствие), вариации амплитуды тау- и эпсилон-волн, а также устойчивость или неустойчивость этих видов СМФП в ходе одного исследования и при повторных наблюдениях (Гоголицын, Илюхина, 1976; Илюхина, 1977а, 1982б).

При выявлении апериодических колебаний потенциалов по программе Ю. Л. Гоголицына высчитывали: среднее арифметическое значение амплитуды тау- и эпсилон-волн, регистрируемых в зонах коры и (или) подкорковых структур за 2—4-минутные интервалы времени; стандартное отклонение (σ), характеризующее меру разброса амплитуды от средних значений, и коэффициент вариации.

По вариациям амплитуды (стандартному отклонению от средних значений) тау- и эпсилон-волн дифференцировали: I — низковольтную активность ($a=100-3000 \text{ мкВ}$); II — сверхмедленную активность средней ($a=300-600 \text{ мкВ}$) и III — выше средней амплитуды ($a=600-1000 \text{ мкВ}$); IV — высокоамплитудную активность (a выше 1.5 мВ).

Доверительные интервалы (95 %) для стандартных отклонений от средних значений амплитуды вычислялись по формуле:

$$d = \frac{1.96 \cdot \sigma}{\sqrt{n}}$$

где d — доверительный интервал, σ — стандартное отклонение, n — количество отсчетов в данном фрагменте, 1.96 — 95%-ная точка нормального распределения.

Спонтанная динамика ритмических сверхмедленных колебаний потенциалов в диапазоне дзета-волн. Показателем состояния головного мозга по данным спонтанной динамики дзета-волн являлось наличие или отсутствие этого вида СМФП, их амплитудно-временные характеристики, регулярность (ритмичность), устойчивость обнаружения в ходе одного исследования и при повторных наблюдениях.

На основании статистического анализа динамики дзета-волн в различных зонах глубоких структур головного мозга в сходных условиях наблюдения было установлено, что 15-минутный фрагмент

электрограммы является представительным для получения достоверных данных по периоду колебаний (по критерию Колмогорова—Смирнова) и средним значениям их амплитуды (по критерию Вилкоксона). В дальнейшем эти критерии позволили определить достоверность результатов в пределах от Р ^ 0.1 до Р ^ 0.001.

Для оценки вариаций периодов дзета- и тау-волн были дифференцированы следующие поддиапазоны: с периодом 2—4 с (I), 4—6 с (II), 6—8 с (III), 8—10 с (IV), 10—12 с (V), 12—14 с (VI), 14—16 с (VII), 16—30 с (VIII), 30—60 с (IX). Такого рода анализ позволял строить гистограммы распределения периодов дзета- и тау-волн по выделенным поддиапазонам для каждого фрагмента записи, исследовать пределы их вариаций при повторных наблюдениях, выявлять доминирующий период волн в тех или иных условиях наблюдения.

При анализе амплитуды вычисляли среднее значение амплитуды дзета- и тау-волн и стандартное отклонение от средних значений. Устойчивость выявления дзета- и тау-волн высчитывали по формуле:

$$t \text{ \%} = \frac{P_m + P_{u..} + P_{\text{дзет}} + \dots + P_{tau}}{T} \times 100,$$

где $t \text{ \%}$ — длительность проявления (или устойчивость) дзета- и тау-волн в исследуемом фрагменте электрограмм; P_m , $P_{u..}$, $P_{\text{дзет}}$, P_{tau} — периоды волн в секундах; T — длительность анализируемого фрагмента электрограмм в секундах.

В год! случае, если t было менее 10 %, считали, что дзета-волны или тау-волны (с периодом до 15 с) отсутствуют.

Типология изменений разных видов сверхмедленных процессов головного мозга при реализации психической и двигательной деятельности. Одним из наиболее важных результатов первого этапа исследований было обнаружение Н. П. Бехтеревой (1966а) феномена воспроизведимости динамики СМФП, регистрируемых в коре и подкорковых структурах головного мозга человека при повторных выполнениях психологических и двигательных тестов. На основании выявления феномена воспроизведимости СМФП определялось соотношение исследуемых образований мозга с выполняемой деятельностью, выделялись звенья мозговых систем обеспечения психической и двигательной деятельности, исследовались устойчивость или динамичность воспроизведимых изменений, а также возможность их появления в структурах мозга или исчезновения под влиянием различного рода экзогенных и эндогенных воздействий.

Результаты этих и других такого рода исследований в рамках комплексного метода изучения мозга человека легли в основу теории Н. П. Бехтеревой о корково-подкорковой организации мозговых систем обеспечения психической деятельности, формирующихся из введенных различной степени жесткости (Бехтерева, 1966а, 1971).

Дальнейшее развитие этих исследований было ориентировано на изучение типологии динамики разных видов СМФП головного мозга человека, соотносимых с выполнением конкретных видов пси-

хической и двигательной деятельности. В результате этих исследований впервые были выделены и описаны типовые изменения разных видов СМФП коры и подкорковых структур человека, соотносимые с активацией внимания, выполнением тестов на краткосрочную память и двигательных проб, развитием эмоциональных реакций (Илюхина, 1981, 1982б) (табл. 3).

При анализе типов динамики разных видов СМФП в ходе выполнения психологических и двигательных тестов учитывали латентный период, характер и длительность изменений, приращение амплитуды дзета- или тау-волн (по сравнению с исходным фоном) в различные фазы выполнения теста (табл. 3). При выполнении психологических проб выделяли следующие фазы: I — задание, II — удержание теста в памяти, III — воспроизведение ответа про себя или вслух (в зависимости от задания), IV — удержание теста в памяти, V — воспроизведение ответа вслух по просьбе врача.

При выполнении двигательных проб дифференцировали следующие фазы: I — задание, II — активное сгибание конечности, III — прекращение двигательной активности по просьбе врача.

Приращение амплитуды преимущественно ритмических дзета- и тау-волн вычисляли по формуле:

$$A = (A_{\text{ша}} - A_f),$$

где $A_{\text{ша}}$ — максимальная амплитуда физических изменений дзета-, тау- и эпсилон-волн; A_f — фоновые значения амплитуды волн перед предъявлением теста.

При анализе динамики амплитуды апериодических СМКП в процессе реализации заданной психической или двигательной деятельности, а также при развитии спонтанных реакций типа активации внимания, эмоций, приступов фантомной боли учитывали соотношение величин стандартного отклонения от средних значений амплитуды во время выполнения теста и в фоне. Математический анализ данных осуществляли по программам Ю. Л. Гоголицына на ЭВМ «Минск-32» и «М-6000» (Гоголицын, Илюхина, 1976).

Методом суперпозиции (или методом накопления) огибающей СМФП, регистрируемых в зонах мозговых структур в fazu задания, удержания теста в памяти, активного сгибания конечности в локтевом или коленном суставе и т. д., исследовали воспроизводимость типовой динамики дзета- и тау-волн при повторных выполнениях тестов одной модальности (Бехтерева и др., 1967). Достоверно воспроизводимыми считались изменения СМФП при полной суперпозиции огибающей электрограмм, зарегистрированных в момент выполнения 5—6 тестов.

О распространенности типовых изменений СМФП в структурах мозга судили по отношению количества зон, где они обнаруживались во время выполнения психологических или двигательных тестов в разных подкорковых образованиях, к общему числу исследованных зон.

Устойчивость типовой динамики в исследуемых зонах мозга определяли по отношению числа проб, при предъявлении которых вы-

Таблица 3

Типология изменений разных видов СМФП головного мозга человека при реализации психической и двигательной активности

Тип	Класс	Основной признак	Характеристики			Условия обнаружения
			латентный период, с	длительность, с	приращение амплитуды, мкВ	
В д и н а з о н е д з е т а - в о л н						
I	1	Одно- или двухфазные одиночные дзета-волны	От 0,2-0,8 до 5-7 с	5-14	15-20	При активации внимания, выполнении тестов на краткосрочную память (в фазы предъявления теста, мысленного воспроизведения и воспроизведения вслух)
	2	Возникновение дзета-ритма в виде пароксизма	5-25	20-60	20-150	При выполнении тестов на краткосрочную память (в фазу удержания теста в памяти), при выполнении двигательных проб
	3	Разрушение ритмической дзета-и тау-активности по типу десинхронизации	5-20	12-60		То же
II	1	Пароксизмальное возникновение дзета-ритма, которое сопровождается отчетливым изменением характера сверхмедленной активности после выполнения теста	10-20		20-150	При выполнении тестов на краткосрочную память, при двигательных пробах (в фазу удержания теста в памяти, в фазу активного сгибания конечностей в локтевом ИШИ коленном суставе)

Таблица 3 (продолжение)

Тип	Класс	Основной признак	Характеристики			Условия обнаружения
			латентный период, с	длительность, с	приращение амплитуды, мкВ	
. В диапазоне тау- и эпсилон-волн						
III	1	Однофазная тау-волна	2—4	16-20	200-1000	При активации внимания, ¹ выполнении тестов на краткосрочную память и двигательных проб
	2	То же	2—20	20-60	200-1000	
	3	Однофазная эпсилон-волна	2—50	60-240	400-3000	
IV	1	Одно- или двухфазные тау-волны, за которыми следует изменение характера сверхмедленной активности без возвращения к фону	5—50		400-2000	То же ч
	2	Значительные изменения амплитуды тау- и эпсилон-волн с последующим сдвигом омега-потенциала	2 - 50		2000	

¹ В связи с объяснением задания; при выполнении первой в серии пробы на краткосрочную память (Бехтеева, 1965, 1974; Илюхина, 1971, 1972),

являлись типовые изменения СМФП, к общему числу предъявленных тестов той же модальности.

Доминирующий тип динамики СМФП при выполнении конкретного вида психологических или двигательных проб определяли по частоте его обнаружения в исследованных зонах мозга в общем числе обнаруженных в тех же условиях типовых изменений СМФП.

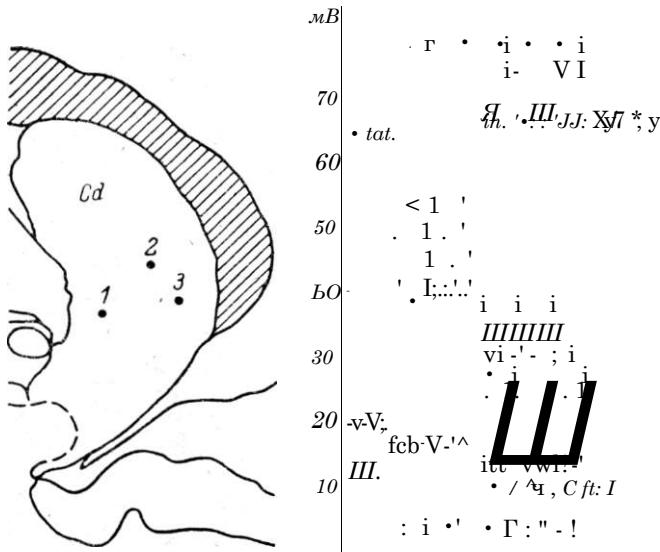
Способ изучения соотношений состояния и физиологической активности зон мозговых структур. Впервые на основе сравнительного анализа спонтанной и вызванной динамики разных видов СМФП исследованы соотношения состояния и физиологической активности зон мозговых структур как звеньев мозговых систем обеспечения деятельности (далее будем использовать термин «физиологическая активность»).

В качестве показателя состояния зон мозговых структур использовали омега-потенциал. Показателем их физиологической активности служили типовые изменения дзета-, тау- и эпсилон-волн, регистрируемых в тех же зонах в процессе выполнения психологических и двигательных проб. Определяли сходство или различия типовых, в том числе воспроизводимых, изменений разных видов СМФП, регистрируемых в зонах мозговых структур при выполнении одних и тех же видов деятельности при разных состояниях этих зон, характеризуемых различиями величин омега-потенциала (рис. 57).

На первом этапе такого рода сравнительных исследований эмпирически было установлено существование близких значений омега-потенциала — «окон» уровней относительно стабильного функционирования (УОСФ), при которых зоны мозговых структур проявляли свойства полифункциональности, принимали участие в одном из видов деятельности или совсем не проявляли физиологической активности как звенья систем обеспечения деятельности (Илюхина, 1972, 1977а).

В связи с результатами этих исследований возник ряд вопросов. Во-первых, какие минимальные лимиты вариаций величин омега-потенциала представительны для выделения «окон» УОСФ? Во-вторых, можно ли выявить сходные УОСФ зон в одинаковых структурах мозга разных лиц? В-третьих, будут ли у разных лиц воспроизводимы свойства зон подкорковых структур как звеньев систем обеспечения психической и двигательной деятельности при сходстве УОСФ?

В условиях многократных исследований динамики омега-потенциала в зонах коры и подкорковых структур на протяжении от 3 мес до полугода и более эмпирически было установлено, что минимальные пределы вариаций этого показателя в одной и той же зоне, при которых существенно не изменяется тип динамики дзета-, тауш эпсилон-волн при выполнении тестов одной модальности, составляют 10 мВ. С учетом ограничений используемых усилителей, позволяющих регистрировать омега-потенциал в структурах мозга в диапазоне от 1 до 110 мВ, градуировали весь диапазон возможных вариаций омега-потенциала с шагом квантования 10 мВ на 11 поддиапазонов: соответственно от 0 до 10 мВ (I), от 10 до 20 мВ (II), от 20 до 30 мВ (III), . . . , от 100 до 110 мВ (XI).



Краткосрочная память	Активация Внимания	Произвольные движения	Эмоции.
y	>Г-	f ^	эмB]_10c
0.1 мВ\ 20с	*Y\^\^	0.2мB]_2°	0.2 мВ] 10 с
			И

Рис. 57. Различия физиологической активности исследованных зон хвостатого ядра (1, 2, 3), отраженные в особенностях типовых, в том числе и воспроизведимых, изменений дзета-, тау-, эпсилон-волн, регистрируемых в ходе выполнения психологических и двигательных проб (II) при различных состояниях тех же зон по данным омега-потенциала (I).

При удержании значений омега-потенциала в пределах 10—20 мВ исследованные зоны хвостатого ядра (C_6) физиологически активны и участвуют в обеспечении активации внимания и двигательной деятельности; при удержании омега-потенциала в «окне» УОСФ 30—40 мВ те же зоны полифункциональны: участвуют в обеспечении активации внимания, краткосрочной памяти, двигательной деятельности; при удержании омега-потенциала в «окне» УОСФ от 60 до 70 мВ те же зоны проявляют сходство функциональной активности при выполнении любого вида психической и двигательной деятельности.

По вычислению частоты обнаружения близких значений омега-потенциала исследуемых зон мозговых структур в сходных условиях наблюдения выявляли пределы вариаций их уровней относительно стабильного функционирования и такие из них, которые обнаруживались статистически достоверно с большей вероятностью.

В этих условиях определяли типы и классы динамики СМФП, регистрируемых при выполнении психической и двигательной деятельности и обнаруживаемых с большей вероятностью в зонах мозговых структур, состояние которых было сходным или различным по показателю близких значений омега-потенциала (Илюхина, 1982а).

Разработанный нами способ изучения соотношений состояния и физиологической активности зон мозговых структур открывает принципиально новый путь в исследовании мозговых механизмов регуляции функциональных состояний ЦНС. При его использовании стало возможным изучение количественно измеряемых соотношений характеристик структурно-функциональной организации мозговых систем обеспечения так называемого состояния оперативного покоя ЦНС, который определяет характер и качество приспособительных реакций и особенностей структурно-функциональной организации мозговых систем их обеспечения в этих условиях.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИНТРАЦЕРЕВРАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ НЕЙРОДИНАМИКИ В СОСТОЯНИИ СПОКОЙНОГО БОДРСТВОВАНИЯ ЧЕЛОВЕКА

При обобщении результатов исследования особенностей спонтанной динамики СМФП более 1000 зон различных ядер таламуса, структур экстрапирамидной, лимбической систем мозга и некоторых других образований в состоянии спокойного бодрствования человека было установлено два основных факта.

1. Исследуемые виды СМФП (омега-потенциал, эпсилон-, тау- и дзета-волны) обнаруживались во всех структурах мозга в виде сложной иерархии в одних зонах и были редуцированными (по одному или нескольким видам) в других. Это создавало определенным образом организованное пространственно-временное распределение каждого из видов СМФП в пределах отдельных структур и в различных образованиях мозга в конкретные интервалы времени.

2. В сходных условиях наблюдения амплитудно-временные показатели СМФП могли существенно различаться в одних и тех же образованиях мозга (в том числе и в близко расположенных зонах) у разных лиц и могли претерпевать значительные изменения при повторных многократных исследованиях в тех же зонах мозговых структур у одного лица (Илюхина, 1971, 1977а).

В результате этих исследований было установлено:

максимальное (20—90 мин) и минимальное (2—4 мин) время устойчивости градиентов омега-потенциала близко расположенных

зон (3—4 мм) в пределах исследованных структур мозга при спокойном бодрствовании человека;

вариативность соотношений устойчивости градиентов омега-потенциала, наличия и выраженности эпсилон-, тау- и дзета-волн в зонах таламических образований, структур экстрапирамидной

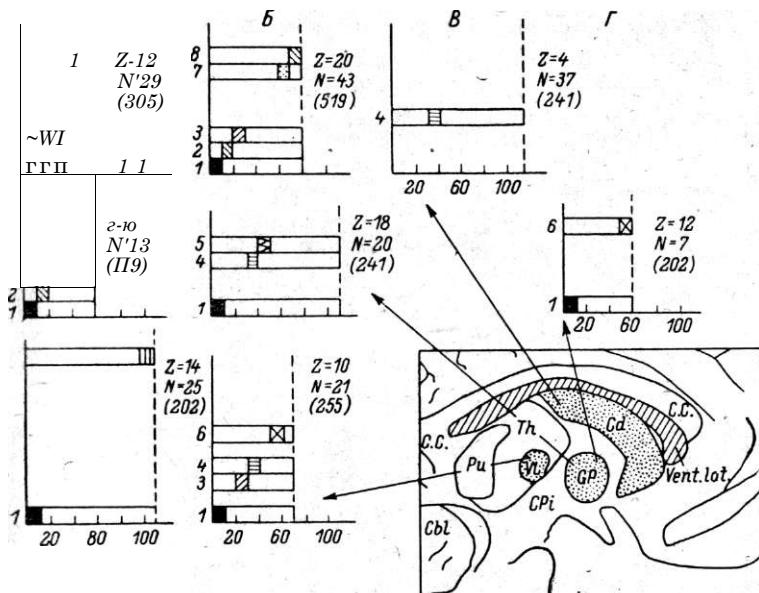


Рис. 58. Границы вариативности УОСФ исследованных зон хвостатого ядра (*Cd*), бледного шара (*GP*), вентролатерального ядра зрительного бугра (*VL*), определяемые пределами вариаций омега-потенциала при многократных исследованиях в состоянии спокойного бодрствования у больных с разными хроническими заболеваниями головного мозга.

A — паркинсонизм, ригидно-дрожательная форма; *B* — паркинсонизм, дрожательно-ригидная форма; *C* — фантомно-болевой синдром; *D* — миоклонус-эпилепсия. По оси абсцисс — омега-потенциал, мВ; по оси ординат — «окна» УОСФ, дифференцированные по близким значениям омега-потенциала (1—11). Заштрихованные квадраты обозначают «окна» УОСФ, удерживаемые с большей вероятностью (от 0.5 выше). *Z* — число исследованных зон в пределах каждой структуры; *N* — число исследований длительностью 30—60 мин (в скобках указано число проанализированных 2—4-минутных фрагментов). *CbL* — мозжечок; *C. С.* — мозолистое тело; *CPi* — внутренняя капсула; *Pu* — подушечное ядро; *Th* — таламус; *Vent. lat.* — боковой желудочек.

и лимбической систем мозга в состоянии спокойного бодрствования у разных лиц.

По результатам анализа динамики градиентов омега-потенциала попарно исследованных близко расположенных зон головки и тела хвостатого ядра, бледного шара, вентролатерального ядра таламуса и других структур мозга были построены карты вариативности их состояния при спокойном бодрствовании лиц с разными хроническими заболеваниями ЦНС (рис. 58).

При обобщении результатов этих исследований были обнаружены две основные тенденции. С одной стороны, в сходных условиях наблюдения при спокойном бодрствовании со всей очевидностью

прослеживалась зависимость отличий динамики состояния зон исследованных структур мозга от характера патологических изменений в головном мозгу. Так, например, при спокойном бодрствовании у больных с ригидно-дрожательной формой паркинсонизма обнаруживалась устойчивость градиентов омега-потенциала в исследованных зонах хвостатого ядра в течение 30—90 мин, малая вероятность (0.4) выявления спонтанных эпсилон- и тау-волн в зонах хвостатого ядра. В тех случаях, когда они выявлялись, наблюдались низкий вольтаж и монотонность этого вида СМФП.

В ходе многократных наблюдений этих больных при спокойном бодрствовании были обнаружены небольшие пределы вариаций состояния зон хвостатого ядра (характеризуемые изменчивостью омега-потенциала от 0 до 40 мВ) и удержание с большей вероятностью двух состояний (G_x и G_3) (дифференцируемых по близким значениям омега-потенциала). Достаточно устойчивыми в хвостатом ядре при тех же условиях наблюдения у больных паркинсонизмом были низковольтные (средняя амплитуда 53.7 ± 10.2 мкВ) дзетаволны с периодом от 2—4 до 6—8 с.

Из рис. 58, Б, В видно, как расширяются границы изменчивости омега-потенциала, увеличивается распространенность и амплитуда спонтанных эпсилон- и тау-волн в зонах хвостатого ядра при повторных многократных исследованиях у больных с дрожательно-ригидной формой паркинсонизма и с фантомно-болевым синдромом по сравнению с тем, что обнаруживалось в сходных условиях наблюдения у больных с ригидно-дрожательной формой паркинсонизма.

Столь же неоднородны были соотношения динамики разных видов СМФП в области бледного шара и вентролатерального ядра зрительного бугра при состоянии спокойного бодрствования и сходных условиях наблюдения у больных паркинсонизмом и миоклонус-эпилепсией.

Необходимо отметить, что изменчивость состояний исследуемых зон в пределах структуры и в разных образованиях мозга, а также возможность выявления с большей вероятностью сходных состояний в тех же зонах при многократных повторных наблюдениях как общая закономерность нейродинамики мозга проявлялись независимо от способа отведения СМФП.

В условиях униполярного отведения СМФП (при контроле стабильности и воспроизводимости потенциала электрода сравнения) рассмотренные выше свойства нейродинамики (изменчивость и воспроизводимость сходных состояний) были приурочены к конкретным зонам, т. е. проявлялись локально. Биполярный способ отведения СМФП от близко расположенных зон мозга раскрывал те же свойства нейродинамики, проявляющиеся в параметрах соотношений состояния исследуемых зон в пределах структуры и в различных образованиях 'мозга' (Илюхина, 1977а, 1979а, 1979б, 1982а, 1982б).

Основной вывод этой серии исследований — больной мозг обеспечивает поддержание спокойного бодрствования на основе патологически обусловленных изменений состояния зон мозговых структур и эти изменения проявляются в различиях нейродинамики коры и под-

корковых образований. При этом различия вклада подкорковых образований в обеспечение поддержания спокойного бодрствования проявлялись:

в виде неоднозначности пределов вариаций градиентов омегапотенциала, что свидетельствовало о различиях границ изменчивости УОСФ зон исследованных структур мозга;

в виде воспроизведения с большей вероятностью неодинаковых состояний зон мозговых структур, формирующих структурно-функциональную канву определенных профилей нейродинамики состояния функционально связанных зон мозга;

за счет варьирования времени устойчивости УОСФ конкретных зон (2—4 или 30—90 мин), определяющих длительность существования нейродинамических пространственно-временных паттернов состояния;

за счет выявления или отсутствия спонтанной динамики апериодических эпилон-, тау-, дзета-волн и ритмических форм тех же видов СМФП. В том случае, когда спонтанные сверхмедленные колебания биопотенциалов регистрировались, различия динамики состояния зон мозговых структур при разных хронических заболеваниях или разных формах одного и того же заболевания (разные формы паркинсонизма) проявлялись в виде различий их регулярности, устойчивости, амплитуды и периода.

Может сложиться впечатление, что изучение спонтанной динамики разных видов СМФП многих зон подкорковых образований в состоянии спокойного бодрствования и при сходных условиях наблюдения у больных с хроническими заболеваниями ЦНС (паркинсонизм, фантомно-болевой синдром, миоклонус-эпилепсия) позволило получить ответ только на вопрос о том, как и каким образом изменяется состояние исследованных структур в зависимости от характера патологических изменений в головном мозгу человека.

Однако необходимо подчеркнуть, что при обобщении результатов сравнительных исследований динамики разных видов СМФП головного мозга в состоянии спокойного бодрствования вскрыта закономерность, имеющая, на наш взгляд, общебиологическое значение. Выявлено, что каждая из исследованных зон мозга обладает потенциальной возможностью проявления изменчивости состояния в широких пределах и воспроизведения при определенных условиях сходных состояний (рис. 58).

Выявлена возможность ограничения или расширения степеней свободы различных видов нейродинамики подкорковых образований, детерминированных характером патологических изменений в головном мозгу, что влечет за собой изменения организации приспособительного поведения, в том числе и состояния оперативного покоя.

Таким образом, патологические факторы помогли вскрыть существование, по-видимому, генетически детерминированной возможности изменений состояния зон мозговых структур в значительных пределах, проявляющихся в сложноорганизованных пространственно-

временных преобразованиях соотношений разных видов нейродинамики.

Зачем мозгу нужна такая сложноорганизованная во времени и пространстве нейродинамическая основа в обеспечении состояния спокойного бодрствования? Обобщение результатов исследования соотношений динамики разных видов СМФП зон мозговых структур и сопоставление их с фактами, описанными Н. П. Бехтеревой и соавторами (1971), раскрывающими адекватность использования различных физиологических показателей — МКИА нейронов, ЭСКоГ, СМФП, для исследования динамики функционального состояния ЦНС, были использованы в качестве аргументов в пользу сформулированного нами положения об иерархии нейродинамики зон мозговых структур как основе многоуровневого принципа физиологической регуляции состояний ЦНС и в том числе состояния спокойного бодрствования (Илюхина, 1979а, 19796, 19826).

Многоуровневый принцип регуляции состояния зон мозговых структур и наличие, по-видимому, генетически детерминированных и онтогенетически закрепленных степеней свободы нейродинамики каждого из уровней регуляции создают надежный физиологический базис, обеспечивающий пластичность работы мозга, возможность градуальных адаптивных перестроек при изменении внутренней среды ЦНС, в том числе и при развитии патологических изменений в головном мозгу и организме.

На основе накопленных фактов и их обобщении было выдвинуто представление о головном мозге как своеобразной плавающей нейродинамической системе с многоуровневым принципом регуляции состояния зон коры и подкорковых образований.

В рамках этого представления появляется возможность объяснения вероятностности эффектов диагностических и лечебных электрических воздействий в области глубоких структур, описанных В. М. Смирновым (1976), неоднородности эффектов одного и того же фармакологического препарата при приеме в разные дни и часы, изменчивости свойств зон мозговых структур как звеньев мозговых систем обеспечения психической и двигательной деятельности при повторных исследованиях у одного и того же лица (Бехтерева, 1966а, 1980; Илюхина, 1972, 1977а).

Нейродинамический профиль состояния как показатель внутри- и межструктурных взаимодействий в головном мозгу человека. В рамках разработанного нами способа сравнительного изучения разных видов СМФП головного мозга человека в механизмах регуляции нормальных и патологических состояний в 1979 г. впервые был выделен и описан показатель, характеризующий соотношение состояний зон в пределах структур и в различных морфологических образованиях, обозначенный как *нейродинамический профиль состояния мозга* (Бехтерева, Илюхина, 1978; Илюхина, 1979а, 19796, 1982а).

Нейродинамический профиль состояния мозга определяется по соотношению величин омега-потенциала (или градиентов омега-потенциала близко расположенных зон) в нескольких (многих)

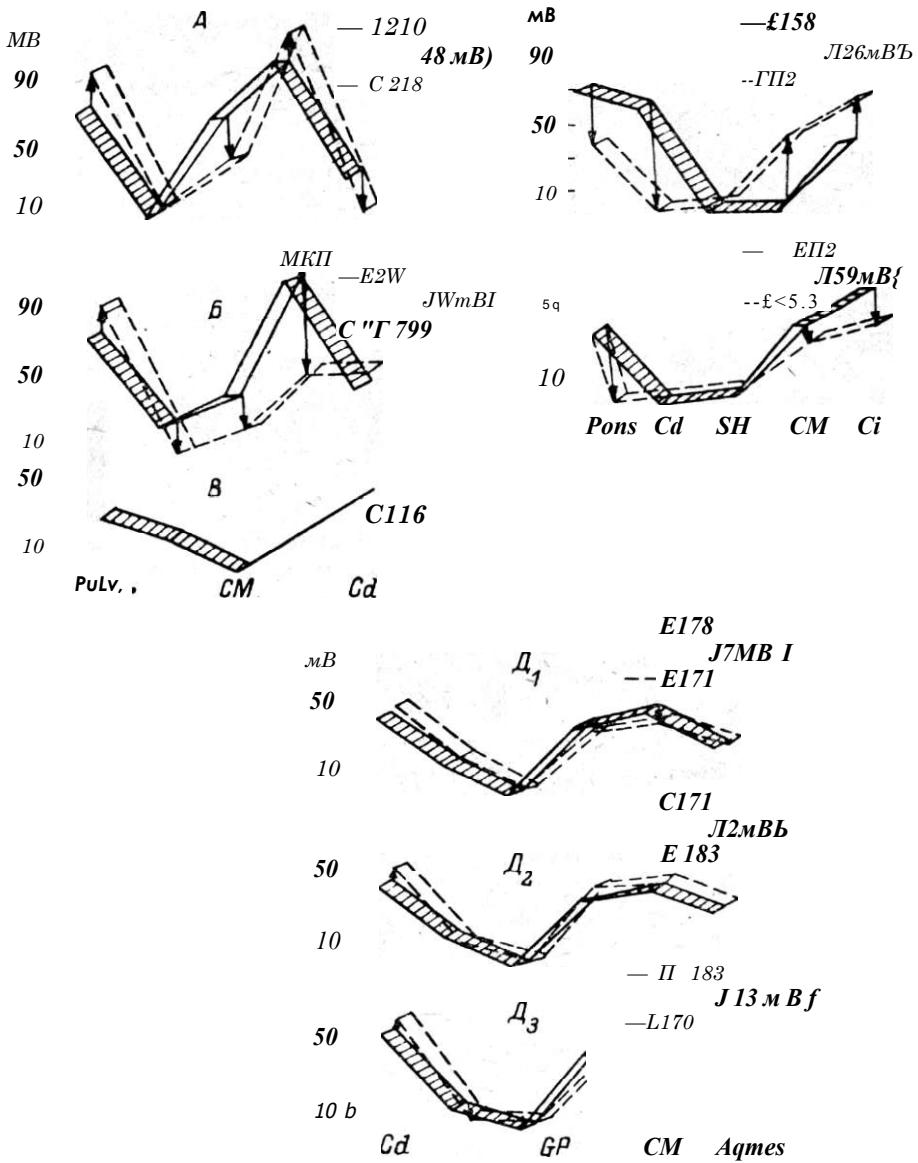


Рис. 59. Нейродинамические профили относительно устойчивого состояния исследованных структур мозга и их изменение под влиянием эндогенного и экзогенного воздействия у больных с фантомно-болевым синдромом (А—Б) и паркинсонизмом (Г, Д).

А — до (заштрихованная огибающая) и при развитии эмоциональной реакции (светлая огибающая) на высоком уровне фантомных болей (ФБ); Б — соответственно до и после микрополяризации МКП в области Cd и снижении при этом уровня ФБ; В — при исчезновении ФБ и дефрагментации фантома; Г₁, Г₂ — соответственно до и через 30 мин и 3 ч после введения Л-ДОФА и значительном снижении ригидности (через 3 ч); Д₁ — до и последовательно на разных этапах обучения ранее не известным иностранным словам. Стрелками (мВ) обозначена динамика суммарных значений (I) и градиентов (Д) омега-потенциала исследованных зон в тех же условиях. Pons и Aqmes — стволовые образования; SN — черное вещество; Cl — внутренняя капсула. CM — срединный центр; Pulv. — подушечное ядро таламуса; GP — бледный шар.

зонах мозговых образований при условии одновременной много-канальной регистрации этого вида СМФП (рис. 59). Нейродинамический профиль состояния мозга может быть определен для конкретного интервала времени по данным дискретной регистрации величин омега-потенциала многих зон мозговых структур. В условиях непрерывной регистрации этого показателя можно без сложной математической обработки данных определить устойчивость нейродинамических профилей состояния мозга и наблюдать их изменения под влиянием эндогенных или экзогенных факторов.

Нейродинамический профиль состояния исследуемых зон мозговых образований изменялся в тесной связи с динамикой состояния медиаторных систем под влиянием направленного нейрофармакологического воздействия. Изменения нейродинамического профиля состояния мозговых структур наблюдались при модуляции матриц долгосрочной памяти в процессе обучения, при развитии эмоциональной реакции, при снижении уровня фантомных болей под влиянием лечебных микрополяризаций в области глубоких структур мозга.

Обнаружено, что изменения и поддержание определенных соотношений величин омега-потенциала в совокупности исследуемых зон мозговых структур лимитируются *фактором их взаимного уравновешивания*, координирующим эти соотношения таким образом, чтобы сохранять без существенных изменений суммарное значение величин омега-потенциала всей совокупности при разнонаправленном и выраженным изменении этого показателя во всех или многих зонах мозговых образований (Илюхина, 1979а, 1979б, 1982а).

Перспективность предложенного нами подхода к изучению нейродинамических профилей состояния коры и глубоких структур мозга человека для расшифровки мозговых механизмов устойчивых нормальных и патологических состояний подтверждается интенсивным развитием этого аспекта исследований при изучении механизмов эпилептогенеза и психопатологических нарушений при эпилепсии (Бехтерева и др., 1982; Камбарова, 1984).

ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ НЕЙРОДИНАМИКИ И МЕХАНИЗМЫ МОЗГОВОГО ОБЕСПЕЧЕНИЯ СОСТОЯНИЙ СПОКОЙНОГО И АКТИВНОГО БОДРСТВОВАНИЯ ЧЕЛОВЕКА

Изучение внутримозговой организации нейродинамических процессов позволило раскрыть общие закономерности, лежащие в основе физиологических механизмов регуляции функциональных состояний ЦНС. При анализе спонтанной динамики различных физиологических показателей, регистрируемых в зонах мозговых образований, обнаружено отсутствие жестко закрепленных, свойственных той или иной структуре мозга, характеристик МКИА нейронов, ЭКоГ, ЭСКоГ, ВП и СМФП.

Установлено, что все известные к настоящему времени виды динамики биопотенциалов с определенной долей вероятности выявля-

ются в коре и подкорковых образованиях, что дает основание считать их универсальными показателями нейродинамики по отношению к структурам мозга.

В соответствии с этими фактами при изучении механизмов регуляции состояний ЦНС опирались на представления об *универсальности разных видов нейродинамики по отношению к структурам мозга и вероятностном принципе ее организации*.

Обнаружено, что в конкретные интервалы времени при спокойном бодрствовании человека, во сне, при реализации любых видов деятельности функциональное состояние головного мозга характеризовалось определенным, организованным во времени и пространстве, соотношением разных видов биопотенциалов в зонах коры и подкорковых структур, что раскрывает иерархический принцип организации нейродинамики мозговых образований (Илюхина, 1979а, 1979б, 1982а).

Иерархический принцип организации нейродинамики мозговых образований проявляется в обнаружении соподчиненности разных видов спонтанной и вызванной динамики биопотенциалов. Так, при, казалось бы, неисчерпаемой вариативности конкретных значений амплитудно-временных характеристик СМФП подкорковых образований и коры были дифференцированы типовые соотношения по показателю устойчивости или вариативности близких значений омегапотенциала, наличию и выраженности спонтанных эпсилон-, тау- и дзета-волн. Установлена преимущественность выявления конкретных типов динамики СМФП, отражающих особенности состояния мозговых образований в зависимости от характера патологических изменений в головном мозгу при различных заболеваниях ЦНС.

Выявлены определенные соотношения близких значений омегапотенциала, амплитуды, периода и регулярности эпсилон-, тау- и дзета-волн коры и подкорковых структур в состоянии спокойного бодрствования и во сне.

В пользу представлений об иерархическом принципе организации нейродинамики зон мозговых образований свидетельствует также существование определенной иерархии типов изменений дзета-, тау-, и эпсилон-волн (проявляющейся в различиях латентных периодов, длительности и интенсивности изменений),, с наибольшей вероятностью обнаруживаемых при активации внимания, выполнении тестов на краткосрочную память, развитии эмоциональных и болевых реакций, реализации двигательной деятельности. Существенные различия обнаружены при сопоставлении данных динамики разных видов СМФП, регистрируемых в пределах одной и той же зоны мозговых структур при выполнении различных видов деятельности. Например, при активации внимания, удержании теста в памяти, развитии эмоциональных реакций.

По близким значениям градиентов омега-потенциала были дифференцированы также состояния зон подкорковых структур, при которых регистрировались типовые, в том числе и воспроизведимые, изменения дзета-, тау- и эпсилон-волн, детерминированные ви-

»

дом реализуемой деятельности, или эти изменения были сходны при выполнении проб разной модальности (Илюхина, 1971, 1977а, 1982а).

Иерархический принцип организации нейродинамики зон мозговых структур находит отражение в неодинаковой чувствительности разных физиологических показателей состояния к эндогенным и экзогенным воздействиям (в том числе к сенсорным, фармакологическим, электрическим), что находит отражение в существовании определенной временной последовательности развивающихся перестроек нейродинамики при конкретных видах воздействия (в различиях латентных периодов, длительности и интенсивности изменений различных видов биопотенциалов). Эти данные раскрывают ограничения возможностей того или иного вида нейродинамики в зонах мозговых структур при изучении механизмов регуляции состояний, памяти, эмоций, внимания, принятия решения, ассоциативно-логической деятельности и т. д. (Бехтерева, 1980; Бехтерева и др., 1983).

Одно из общих свойств саморегуляции состояний зон мозговых структур отражено в *изменчивости, разных видах нейродинамики* коры и подкорковых образований в течение суток и ото дня ко дню при сходных условиях наблюдения (Бехтерева, 1966а, 1980; Илюхина, 1979а, 19796, 19826; Бехтерева и др., 1983).

В тесной связи с изменчивостью состояния зон мозговых структур выявлялась вариативность структурно-функциональной организации мозговых систем обеспечения одних и тех же видов психической и двигательной деятельности в сходных условиях наблюдения. Это находило отражение, с одной стороны, в виде возможности обеспечения деятельности при выключении образований мозга, ранее принимавших участие в ее обеспечении, и, с другой — в виде модификации физиологической активности зон как звеньев систем, что проявлялось в изменениях типов динамики СМФП, регистрируемых в зонах мозговых структур при реализации одного и того же вида деятельности в условиях изменения внешней или внутренней среды мозга, в том числе и под влиянием патологических факторов, в ходе фармакотерапии, лечебных электрических воздействий на глубокие структуры и т. д.

Остановимся подробнее на результатах анализа соотношений динамики состояния и физиологической активности на примере изучения их в одной из структур головного мозга — хвостатом ядре.

Установлено, что особенности проявлений физиологической активности хвостатого ядра в обеспечении разных видов психической и двигательной деятельности были тесно связаны с особенностями динамики состояния этой структуры, в том числе патологически обусловленными изменениями состояния этой модулирующей структуры мозга при хронических заболеваниях ЦНС. В частности, у больных с дрожательно-риgidной формой паркинсонизма отчетливо прослеживался параллелизм между изменчивостью состояния хвостатого ядра и высокой вероятностью «включения» многих зон этой структуры в обеспечение активации внимания, эмоциональных реакций, с одной стороны, и отсутствием при этом четких различий в проявлении характера физиологической активности, детермини-

рованного видом реализуемой деятельности — с другой. Любая из функциональных нагрузок (или предъявленных проб) независимо от их модальности вызывала однотипные изменения СМФП III и IV типов. Как отмечалось ранее, эти типы изменений тау- и эпсилон-волн с большей вероятностью выявлялись в коре и подкорковых образованиях при развитии эмоциональных реакций.

У больных с ригидно-дрожательной формой паркинсонизма при сужении пределов вариаций градиентов омега-потенциала в зонах хвостатого ядра в состоянии спокойного бодрствования, обнаружении устойчивости этого показателя в течение 1—1.5-часового наблюдения, на первый план выступало существенное уменьшение вероятности проявления физиологической активности хвостатого ядра в обеспечении психических и двигательных функций. У больных этой группы по сравнению с больными паркинсонизмом дрожательно-риgidной формы типовые изменения СМФП обнаруживались в значительно меньшем количестве исследованных зон хвостатого ядра. Вероятность их выявления была очень мала. Только сильные, эмоционально значимые для больных данной группы, эмоциогенные тесты и выполнение двигательных проб вызывали появление типовых изменений СМФП, что свидетельствовало о «включении» зон хвостатого ядра в обеспечение деятельности. При этом характер их «включения» также не был детерминирован модальностью предъявленных тестов. Наблюдалась однотипность изменений СМФП как при развитии эмоциональных реакций (III₃ и IV типы), так и при выполнении двигательных тестов.

С одной стороны, накопленные факты раскрывают физиологические основы связанных с болезнью изменений функционального состояния и обусловленных этими изменениями различий вклада в организацию психических и двигательных функций таких подкорковых структур, как хвостатое ядро, бледный шар, вентролатеральное ядро таламуса и некоторые другие образования. С другой стороны, в этих исследованиях были раскрыты широкие возможности изменений состояния и физиологической активности структур мозга в обеспечении психических и двигательных функций, что, по-видимому, и лежит в основе пластичности мозговых систем обеспечения любых приспособительных реакций.

Общебиологическое значение имеет обнаружение сходной для разных зон мозговых структур, по-видимому, генетически детерминированной, онтогенетически сформированной и закрепленной шкалы состояний и тесно связанной с этими состояниями шкалы физиологической активности зон мозговых структур как звеньев систем обеспечения адаптивных поведенческих реакций (Илюхина, 1979а, 1979б, 1982б). Этот принцип, по-видимому, и лежит в основе: а) большой информационной емкости мозга как системы управления приспособительным поведением человека, б) компенсаторных механизмов при заболеваниях ЦНС.

В связи с обнаружением значительных границ возможной вариативности состояний и физиологической активности мозговых образований вполне закономерен вопрос о механизмах, регулирующих

сохранение относительной устойчивости нейродинамики в конкретные микро- и макроинтервалы времени.

На основе исследований соотношения величин омега-потенциала во многих зонах мозговых структур впервые был выделен и описан феномен, характеризующий соотношения состояний зон в пределах структур и в различных образованиях, обозначенный как *нейродинамический профиль состояний мозга* (Бехтерева, Илюхина, 1978; Илюхина, 1979а, 19796, 1982а; Илюхина и др., 1980, 1982; Камболова, 1984). Исследована устойчивость нейродинамических профилей состояния структур мозга и его модификации под влиянием эндогенных и экзогенных воздействий, модулирующих матрицы долгосрочной памяти. Установлено, что реорганизация нейродинамических профилей состояния мозговых структур происходит при развитии эмоциональных реакций, обучении ранее неизвестным словам и понятиям, при фармакологическом воздействии, изменяющем медиаторный и энергетический метаболизм ЦНС, при переходе от бодрствования ко сну, при локальных лечебных воздействиях постоянными микротоками.

Формирование и поддержание конкретных нейродинамических профилей состояния и тесно связанных с особенностями состояния проявлений физиологической активности многих образований головного мозга в конкретные интервалы времени определяются фактором *реципрокного уравновешивания УОСФ зон мозговых структур*. Фактор взаимного уравновешивания УОСФ функционально связанных образований мозга определяет направленность и интенсивность изменений их состояний и физиологической активности как звеньев систем, что в свою очередь проявляется в реорганизации мозговых систем обеспечения деятельности (Илюхина, 1977а, 1982а).

Что же такое фактор реципрокного уравновешивания УОСФ? Этот фактор проявляется в разнонаправленности сдвигов омега-потенциала в разных зонах в пределах одной структуры и в различных образованиях мозга под влиянием эндогенного или экзогенного воздействия. При этом отчетливо прослеживается одна закономерность: фактор реципрокного уравновешивания координирует соотношения величин омега-потенциала таким образом, чтобы сохранить без существенных изменений суммарное значение этого показателя в структуре или ряде функционально связанных структур при выраженных локальных изменениях этого показателя в различных зонах в пределах структуры и в разных структурах.

Обнаружение «оконного эффекта» в виде удержания близких значений омега-потенциала в зонах мозговых структур в определенные интервалы времени и в определенных условиях, обеспечиваемого фактором взаимного уравновешивания локальных сдвигов этого показателя, позволило высказать предположение о наличии в головном мозгу механизмов, детерминирующих вариации уровней относительно стабильного функционирования зон мозга в динамической шкале их возможных состояний. Как показали исследования, эти механизмы имеют непосредственный выход на матрицы долгосрочной памяти, играют существенную роль в поддержании состояний зон мозга.

на определенном уровне, создавая условия для оптимального (или неоптимального) обеспечения нормальных и (или) патологических реакций мозга и организма (Илюхина, 1979а, 1979б; Илюхина и др., 1982).

Такого рода представления находят подтверждение при сравнительном изучении динамики импульсной активности нейронов и типовых изменений СМФП головного мозга в диапазоне слабого биоэлектрического сигнала. В этих исследованиях обнаружена мозаичность и вероятность структурно-функциональной организации мозгового контроля и обеспечения таких экстренных видов деятельности, как активация внимания, принятие решения, готовность к действию, ассоциация слов в слова и слов в понятия и т. д. Выявлено, что один и тот же вид экстренной деятельности (например, готовность к действию, принятие решения) может быть у одного и того же человека в сходных условиях обеспечен мозговыми системами, сформированными на разной структурно-функциональной основе. При выполнении человеком экстренных видов деятельности мозг формирует системы обеспечения деятельности из звеньев, которые потенциально готовы проявить физиологическую активность, т. е. находятся в устойчивом (для данного отрезка времени) и оптимальном состоянии, что находит отражение: а) в устойчивости конкретных значений УОСФ («окно» УОСФ); б) в соотносимых с этими значениями УОСФ амплитудно-временных характеристиках других видов нейродинамики в зонах мозговых образований, в том числе вполне конкретных характеристиках спонтанной динамики СМФП в диапазоне слабого сигнала и МКИА нейронов. Звено системы обеспечения таких видов деятельности, как активация внимания, краткосрочная память, готовность к действию, будет активно в отношении этой деятельности до тех пор, пока в силу каких-то факторов не изменится оптимальное «окно» УОСФ, что повлечет за собой перестройку других видов спонтанной и вызванной нейродинамики и изменит соответственно свойства зоны мозга как звена системы.

Многоуровневый принцип регуляции состояния и универсальность аппарата, обеспечивающего интрацентральные адаптивные перестройки разных видов нейродинамики при изменении факторов внешней и внутренней среды, создают физиологическую основу для полифункциональности многих зон мозга, потенциальной возможности их «включения» в качестве звеньев в мозговые системы обеспечения того или иного вида деятельности. При сохранности механизмов соподчиненности и независимости разных видов нейродинамики в зонах мозга их «включение» в мозговые системы обеспечения психической и двигательной деятельности детерминировано видом деятельности. При патологических изменениях в головном мозгу наблюдаются поломки этих механизмов. Они могут проявляться в виде однотипной перестройки нейродинамики независимо от характера и вида реализуемой деятельности. Так, у больных с хроническими заболеваниями мозга по данным динамики СМФП выявлялись однотипные изменения тау- и эпсилон-волн в зонах ядер таламуса и структур экстрапирамидной системы, например при развитии

эмоциональных реакций и выполнении двигательных проб. Как известно, у этих больных существенные изменения выявляются в структуре двигательной деятельности и эмоционально-психических функций.

Одним из важных следствий теории Н. П. Бехтеревой об обеспечении психической деятельности человека корково-подкорковой структурно-функциональной системой со звеньями различной степени жесткости явилось положение о том, что одной и той же деятельности, но реализуемой в разных условиях, соответствует свое определенное функциональное состояние мозга, складывающееся из функционального состояния его различных структур (Бехтерева, 1974).

Изучение динамики СМФП глубоких структур головного мозга при разных формах дисфункций показало, что все многообразие патологических проявлений реализуется за счет возможности изменений текущего состояния каждой из исследуемых структур и их совокупностей в широких пределах.

Сравнительный анализ спонтанной и вызванной динамики разных по интенсивности и временному течению СМФП позволил дифференцировать различия текущего состояния структур таламуса и экстрапирамидной системы у больных с разными формами паркинсонизма и при фантомно-болевом синдроме до начала лечения.

Показано, что в основе различий состояния и проявлений физиологической активности исследуемых структур в обеспечении психических и двигательных функций и соответственно симптомокомплекса патологических реакций лежит диссоциация вероятности удержания УОСФ структур таламуса и экстрапирамидной системы в определенных пределах, устойчивость или, наоборот, вариабельность пределов колебаний УОСФ звеньев систем и их совокупностей.

Обнаружено, что формирование мозгового обеспечения симптомокомплекса патологических реакций, характерного для больных паркинсонизмом ригидно-дрожательной формы, реализуется при устойчивости такого состояния структур экстрапирамидной системы (бледный шар, красное ядро, хвостатое ядро), которое обусловливает утрату проявлений их физиологической активности как звеньев систем обеспечения произвольных движений, активации внимания, эмоций. Вариативность текущего состояния вентролатерального ядра зрительного бугра в тех же условиях наблюдения и устойчивость проявления его физиологической активности в обеспечении активации внимания и эмоций, по-видимому, можно рассматривать как проявления механизмов компенсации функциональной недостаточности образований экстрапирамидной системы за счет гиперактивности таламических структур при ригидно-дрожательной форме паркинсонизма (Илюхина, 1977а).

У больных с фантомно-болевым синдромом такого рода диссоциация состояний различных подкорковых образований выявлялась в виде устойчивости УОСФ срединного центра и задневентрального ядра таламуса и, наоборот, значительной вариабельности УОСФ в широких пределах в области подушек и в хвостатом ядре.

Итак, установлено различие устойчивости и характера нейродинамических профилей состояния и проявлений неодинаковой физиологической активности структур таламуса и экстрапирамидной системы в обеспечении психической и двигательной деятельности в тесной связи с неоднородностью симптомокомплексов патологических реакций, проявляющихся при разных хронических заболеваниях нервной системы.

По представлениям Н. П. Бехтеревой (1974, 1980), устойчивое патологическое состояние формируется в результате выпадения активности одних структур и систем и, наоборот, гиперактивности других. Изменения функционального состояния и проявлений физиологической активности структур и систем мозга фиксируются в матрице долгосрочной памяти и поддерживаются механизмами, близкими к гомеостатическим, но обратными по знаку. Складывается такое впечатление, что сравнительное изучение разных видов нейродинамики и в том числе омега-потенциала, эпсилон-, тау- и дзетаволн позволяет объективизировать нейрофизиологическую канву патологически обусловленных искажений в матрице долгосрочной памяти, что проявляется, в частности, в виде модуляции нейродинамических профилей текущего состояния структур таламуса и экстрапирамидной системы, а также в виде тенденций к сохранению устойчивости суммарного уровня относительно стабильного функционирования исследуемых совокупностей структур в сходных условиях наблюдения при одинаковой выраженности ведущих патологических признаков.

Если учесть, что проявление физиологической активности зон мозга в виде их «включения» в качестве звеньев в мозговые системы обеспечения психической и двигательной деятельности обусловлено их уровнем относительно стабильного функционирования (Илюхина, 1977а), то со всей определенностью прослеживается причинно-следственная связь между физиологической активностью структур мозга и их состоянием. По существу в зависимости от нейродинамического профиля состояния совокупности структур экстрапирамидной и таламической систем, формирующейся на основе фиксированных для данного отрезка времени уровней их относительно стабильного функционирования, находится нормальная или патологически обусловленная организация мозговых систем обеспечения психических функций и (или) произвольных движений.

При исследовании роли СМФП в организации психической и двигательной деятельности было установлено существование определенных соотношений типов и классов изменений эпсилон-, тау- и дзетаволн коры и глубоких структур с видом реализуемой деятельности. Однако, как показало изучение особенностей структурно-функциональной организации мозговых систем обеспечения психической и двигательной деятельности у больных с разными хроническими заболеваниями ЦНС, сходные типы и классы динамики СМФП можно было обнаружить при развитии нормальных и патологических реакций мозга (например, эмоциональных реакций и приступов фантомных болей). |

В области глубоких структур у больных паркинсонизмом и с фантомно-болевым синдромом особенно в fazу дестабилизации устойчивого патологического состояния можно было наблюдать сходство динамики эпсилон- и тау-волн при выполнении тестов разной модальности (например, при активации внимания, выполнении проб на краткосрочную память, двигательных проб, развитии эмоциональных реакций). Результаты этих исследований иллюстрируют общность механизмов «включения» структур в деятельность при формировании мозговых систем обеспечения нормальных и патологических реакций.

Регистрация СМФП в ходе диагностических и лечебных электрических воздействий (электростимуляции, микрополяризации) подтверждала наличие широких и приблизительно одинаковых пределов возможных изменений текущего состояния каждой из исследуемых зон. Так, в исследованиях у одной из больных паркинсонизмом дрожательно-риgidной формы II—III стадии (с выраженным положительным клиническим эффектом к концу лечения) в fazу дестабилизации клинической симптоматики, развившейся в результате повторных диагностических и лечебных воздействий, мы наблюдали, как зоны структур экстрапирамидной системы (хвостатое ядро) и зрительного бугра (ретикулярное ядро) переходили из одного состояния в другое (как бы «скользили» по шкале состояний) по показателю градиентов омега-потенциала, по выраженности и характеру спонтанных и вызванных изменений эпсилон- и тау-волн в условиях выполнения психологических и двигательных проб. И в той, и в другой структуре на разных этапах диагностических и лечебных мероприятий можно было обнаружить сходные изменения эпсилон- и тау-волн и при активации внимания, и при предъявлении эмоциогенных тестов или спонтанно развивающихся эмоциональных реакциях (Илюхина, 1977а, 1979а, 1979б; Илюхина и др., 1979). По мере приближения к концу лечения и стабилизации новых значений градиентов омега-потенциала, отличных от исходных, появлялась отчетливая дифференцировка физиологической активности исследуемых зон хвостатого ядра и ретикулярного ядра таламуса. Первое включалось в мозговую систему обеспечения произвольных движений, второе не отвечало ни на один из видов предъявляемых психологических и двигательных проб.

Сходные данные были получены и при изучении СМФП в ходе лечебных микрополяризаций у больного с фантомно-болевым синдромом. Наиболее значимым, на наш взгляд, результатом этих исследований было обнаружение приблизительно одинаковых для всех исследованных структур (хвостатое ядро, бледный шар, ядра таламуса: срединный центр, подушка, ретикулярное ядро, переднее вентральное ядро) и сравнительно больших пределов колебания градиентов омега-потенциала от +110 до —110 мВ у всех обследованных больных в ходе лечебного процесса. Результаты длительных наблюдений за динамикой текущего состояния каждой из исследованных зон по ходу всего лечебного процесса позволили увидеть, что каждое из исследованных подкорковых образований имеет

практически одинаковую шкалу возможных состояний, закрепленную онтогенезом, и может в зависимости от каких-то экзогенных или эндогенных факторов переходить из одного состояния в другое в пределах этой шкалы.

Обнаружение этих фактов, казалось бы, подтверждает идею эквипотенциализма головного мозга (Lashley, 1966). И действительно, каждое из образований имеет по существу одинаковые функциональные возможности. Однако реализация этих возможностей, как показывают полученные данные, строго детерминирована.

Многочисленные наблюдения показали, что в том случае, когда в связи с какими-то эндогенными или экзогенными факторами, в том числе под влиянием направленных нейрофармакологических и электрических воздействий, возникает переход хотя бы одной из структур на новый режим функционирования (с фиксацией на каком-то ограниченном отрезке времени новых значений УОСФ), это обязательно влечет за собой изменение УОСФ в структурах, имеющих с первой морфологические и функциональные связи. На основе изменений УОСФ в совокупности структур формируется отличный от исходного пространственно-временной нейродинамический профиль текущего состояния этих образований.

При этом с большой отчетливостью проявляется одна из удивительных, на наш взгляд, особенностей мозга — реорганизация текущих состояний совокупности структур идет по закону сохранения энергии с тенденцией к удержанию без значительных изменений суммарных значений градиентов омега-потенциала. Это очень хорошо прослеживается по данным динамики градиентов омега-потенциала, например при развитии эмоциональных реакций, когда уменьшение градиента омега-потенциала в одной группе нейронно-глиальных популяций как бы компенсируется нарастанием величины того же показателя в другой (феномен реципрокного уравновешивания). Складывается такое впечатление, что в зависимости от того, какое положение на шкале состояний занимает та или иная структура и группа взаимосвязанных с ней образований, определяется возможность или невозможность компенсации развивающихся локальных изменений текущего состояния в пределах шкалы за счет противоположно направленной динамики текущего состояния функционально связанных структур и, таким образом, возможность (или невозможность) поддержания постоянства суммарного уровня относительно стабильного функционирования в совокупности структур в оптимальных пределах. При этом характер адаптивных реакций головного мозга находится в прямой зависимости от того, какое из состояний каждой из структур и их совокупности (в пределах общей шкалы) удерживается с наибольшей вероятностью.

Это положение со всей очевидностью подтверждается данными исследований динамики пространственно-временной организации СМФП, в частности у больных паркинсонизмом и с фантомно-болевым синдромом. По существу каждое исследование до начала, в ходе и после окончания лечения представляло физиологическую модель проявлений динамики патологических реакций головного мозга,

формирующими на основе искажений пространственно-временного паттерна текущего состояния совокупности структур и обеспечивающих вначале поддержание устойчивого патологического состояния, затем — реорганизацию исходного паттерна в фазу дестабилизации с развитием неустойчивости текущего состояния структур и адаптивных реакций мозга в сочетании с проявлением неустойчивости клинической симптоматики, и наконец — формирование адаптационных реакций, способствующих оптимизации (или, скорее, приближению к оптимизации) приспособительной деятельности в случае достижения выраженного клинического эффекта на основе перехода мозга на оптимальный режим функционирования, физиологическим базисом которого является оптимизация пространственно-временной организации функционального состояния мозговых образований и оптимизация проявлений в этих условиях их физиологической активности как звеньев систем мозгового контроля функций.

Складывается такое впечатление, что существование шкалы возможных состояний, с одной стороны, и механизма реципрокного уравновешивания их УОСФ, с другой, является нейрофизиологическим выражением одного из общих принципов структурно-функциональной организации головного мозга, обеспечивающих многообразие адаптивных нормальных и патологических реакций.

Многогарусность организации нейродинамики ЦНС как основа многоуровневого принципа регуляции текущего состояния зон мозговых структур, наличие, по-видимому, генетически детерминированных и онтогенетически закрепленных степеней свободы нейродинамики каждого из уровней регуляции создают надежный физиологический базис, обеспечивающий пластичность работы мозга, возможность градуальных адаптивных перестроек при изменении внутренней среды головного мозга и организма, в том числе и при развитии патологических изменений в нервной системе. Выявлены ограничения или расширение степеней свободы различных видов нейродинамики в ряде подкорковых образований, детерминированные характером патологических изменений в головном мозгу больных разными хроническими заболеваниями нервной системы (паркинсонизм, фантомно-болевой синдром, миоклонус-эпилепсия).

Полученные результаты легли в основу сформулированного нами представления о головном мозге как плавающей многоконтурной нейродинамической системе с многоуровневым принципом саморегуляции состояний и физиологической активности зон мозговых структур как звеньев этой системы.

Выдвинутое для обсуждения представление о мозге как плавающей нейродинамической системе не вступает в противоречие с основными положениями теории Н. П. Бехтеревой о многозвеньевом принципе структурно-функциональной организации мозговых систем обеспечения психических и двигательных функций и теории устойчивых патологических состояний.

Принцип работы мозга как плавающей нейродинамической системы позволяет достаточно хорошо объяснить:

динамичность структурно-функциональной организации мозго-

вых систем обеспечения одних и тех же видов психической или двигательной деятельности у одного лица и разных лиц;

вероятность эффектов диагностических и лечебных электрических воздействий глубоких структур, описанных В. М. Смирновым (1976);

неоднородность эффектов одинаковых доз одного и того же фармакологического препарата при приеме в разные дни и часы.

Принцип плавающей нейродинамической системы раскрывает существование потенциальной избыточности возможных структурно-функциональных модификаций нейродинамики, обеспечивающей пластичность и помехозащищенность взаимодействия ЦНС с внешней средой, другими системами организма в организации приспособительного поведения человека в норме и при патологии.

* * *

Выдвигаемые представления о принципах и механизмах организации нейродинамики и регуляции функциональных состояний головного мозга позволяют, на наш взгляд, решить одну из актуальных проблем физиологии состояний — перейти от изучения частных вопросов к раскрытию внутренних причинных связей между уровнями активности ЦНС, уровнями состояния сознания, системными реакциями, координированностью взаимодействия систем и подсистем организма, организацией поведения (структуры, качества, продуктивности деятельности) в различных функциональных состояниях человека. На пути этих исследований одной из задач первостепенной важности стоит задача формирования субкомплексов соизмеримых по временным параметрам динамических показателей внешней среды, системных реакций организма и мозга. В настоящее время с большой убежденностью можно утверждать, что среди многих интегральных динамических показателей состояния сложных биологических систем можно назвать разные виды сверхмедленных процессов. В физиологии универсальность СМФП и их базисная роль в механизмах регуляции функциональных состояний и физиологической активности прослеживаются на разных уровнях структурно-функциональной организации отдельной клетки—структуры—органа до организма. При этом на каждом из уровней структурно-функциональной организации просматривается интегрирующая роль СМФП в регуляторных механизмах функциональных состояний.

Универсальность СМФП по отношению к образованиям головного мозга, вегетативной нервной системы, мышцам, висцеральным органам, их координирующая роль в механизмах межорганных и межсистемных взаимодействий, обнаружение соизмеримых по времени течению с СМФП адаптивных поведенческих реакций (внимание, эмоции, речь и др.) дают основание рассматривать перспективность направления исследований колебательных явлений в частотной полосе от 0 до 0.5 Гц как основу динамической организации адаптивных взаимодействий в системе внешняя среда—мозг—организм—внешняя среда.

ЛИТЕРАТУРА

- Аладжалова Н. А. Медленные электрические процессы в головном мозге. М., 1962. 240 с.
- Аладжалова Н. А. Сверхмедленные ритмические процессы в нервной системе // Длительные электрические потенциалы нервной системы. Тбилиси, 1969. С. 236—259.
- Аладжалова Н. А. Психофизиологические аспекты сверхмедленной ритмической активности головного мозга. М., 1979. 214 с.
- Аладжалова Н. А., Кольцова А. В., Коштоянц О. Х. Отражение мобилизации внимания в параметрах сверхмедленных ритмических колебаний потенциала мозга человека//Мат. 23-го Совещ. по проблемам высш. нерв., деят. Горький, 1972. Ч. 2. С. 147.
- Аладжалова Н. А., Рожнов В. В., Каменецкий С. Л. Гипноз человека и сверхмедленная биоэлектрическая активность головного мозга // Журн. невропатол. и психиатр. 1976. Т. 76. С. 704—709.
- Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968. 547 с.
- Анохин П. К. Теория функциональной системы // Общие вопросы физиологических механизмов. Анализ и моделирование биологических систем. М., 1970. С. 6—39.
- Анохин П. К. Принципиальные вопросы теории функциональных систем // Философские аспекты теории функциональной системы. М., 1978. С. 49—106.
- Бережкова Л. В. Электрофизиологические эффекты при формировании и лечебных активациях артифициальных стабильных функциональных связей в мозгу у человека: Автореф. дис. . . канд. мед. наук. Л., 1984. 23 с.
- Бехтерева Н. П. Биопотенциалы больших полушарий головного мозга при супратенториальных опухолях. Л., 1960. 188 с.
- Бехтерева Н. П. Динамика биопотенциалов глубоких отделов мозга человека // Проблемы современной нейрофизиологии. М.; Л., 1965. С. 100—133.
- Бехтерева Н. П. Некоторые принципиальные вопросы изучения нейрофизиологических основ психических явлений человека // Глубокие структуры головного мозга в норме и патологии. М.; Л., 1966а. С. 18—21.
- Бехтерева Н. П. Электроэнцефалография в клинике // Физиологические методы в клинической практике. Л., 1966. С. 293—344.
- Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л., 1971. 119 с.
- Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. (2-е изд., перераб. и допол.). Л., 1974. 151 с.
- Бехтерева Н. П. Возможности нейрофизиологии в изучении устойчивого патологического состояния // Вестн. АМН СССР. 1979. № 7. С. 30—37.
- Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. Л., 1980. 208 с.
- Бехтерева Н. П., Бондарчук А. Н., Зонтов В. В. Болезнь Рейно. Л., 1965. 189 с.
- Бехтерева Н. П., Бондарчук А. Н., Смирнов В. М., Трохачев А. И. Физиология и патофизиология глубоких структур мозга человека. Л., 1967. 259 с.
- Бехтерева Н. П., Бундзен П. В., Гоголицын Ю. Л., Илюхина В. А., Медведев С. В. Физиологические корреляты состояний и деятельности в центральной нервной системе // Физиология человека. 1980. Т. 6. С. 877—892.
- Бехтерева Н. П., Бундзен П. В., Матвеев Ю. К., Каплуновский А. С. Функциональная реорганизация активности нейронных популяций мозга человека при кратковременной вербальной памяти // Физиол. журн. СССР. 1971. Т. 57. С. 1745—1761.
- (Бехтерева Н. П., Гоголицын Ю. Л., Илюхина В. А., Пахомов С. В.) Bechtereva N. P., Gogolitsin Yu. L., Il'yukhina V. A., Pakhomov S. V. Dynamic neuropsychophysiological correlates of mental processes // Intern. J. Psychophysiol. 1983. Vol. 1. P. 49—63.

- Бехтерева Н. П., Гоголицын Ю. Л., Кропотов Ю. Д., Медведев С. В. Нейро-физиологические механизмы мышления. Л., 1985. 272 с.
- Бехтерева Н. П., Илюхина В. А. Теоретические и прикладные аспекты нейро-физиологии человека // Проблемы экспериментальной медицины. Л., 1978. С. 12-27.
- Бехтерева Н. П., Камбарова Д. К., Иванов Г. Г. Мозговая организация эмоциональных реакций и состояний // Физиология человека. 1982. Т. 8. С. 691—706.
- Бехтерева Н. П., Камбарова Д. К., Матвеев Ю. К. Функциональная характеристика звеньев мозговых систем контроля психических и двигательных функций у человека // Физиол. журн. СССР. 1970. Т. 56. С. 1081—1097.
- Бехтерева Н. П., Камбарова Д. К., Поздеев В. К. Устойчивое патологическое состояние при болезнях мозга. Л., 1978. 238 с.
- Бехтерева Н. П., Смирнов В. М. Мозговая организация эмоций человека // Вестн. АМН СССР. 1975. № 8. С. 8-19.
- Болдырева Г. Н. Электроэнцефалография при опухолях базальной локализации II Клиническая электроэнцефалография. М., 1973. С. 147—172.
- Брилинг Е. Г. Связь условного медленного отрицательного потенциала с фокусированным вниманием // Журн. высш. нерв. деят. 1976. Т. 26. С. 252—260.
- Васильевский Н. Н. О связи фоновой активности нейронов соматосенсорной коры с особенностями их функциональной организации // Физиол. журн. СССР. 1965. Т. 51. С. 711-716.
- Васильевский Н. Н. Нейроанальные механизмы коры больших полушарий. Л., 1968. 191 с.
- Васильевский Н. Н. Нейрофизиологические механизмы регуляции адаптивной деятельности мозга II Эволюция, экология и мозг. Л., 1972. С. 3—29.
- Васильевский Н. Н. Память — динамический процесс и системная структура // Механизмы управления памятью. Л., 1979. С. 93—96.
- Виноградова О. С. Гиппокамп и память. М., 1975. 333 с.
- Воронин Л. Г., Соколов Е. Н. Корковые механизмы ориентированного рефлекса // Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962. С. 310—321.
- Генкин А. А. Об асимметрии длительности фаз ЭЭГ при умственной активности // ДАН СССР. 1963. Т. 149. С. 1460-1463.
- Гоголицын Ю. Л., Илюхина В. А. Количественный анализ спонтанной и вызванной динамики медленных электрических процессов головного мозга человека//Мат. VII Всесоюз. конф. по электрофизиологии ЦНС. Каunas, 1976. С. 108.
- Грекова Т. И. Кожно-гальванический рефлекс как показатель изменений психического состояния // Физиология человека. 1975. Т. 1. С. 993—998.
- Грекова Т. И., Сперанский М. М., Смирнов В. М. Анализ медленных электрических процессов мозга человека при изменениях психического состояния II Функциональные состояния мозга. М., 1975. С. 119—128.
- Греченко Т. Н. Внутриклеточные механизмы функционального состояния // Функциональные состояния мозга. М., 1975. С. 187—203.
- Гречин В. Б. Некоторые данные о динамике кислорода в подкорковых образованиях головного мозга человека // Глубокие структуры головного мозга в механизмах патологических реакций. М.; Л., 1966. С. 50—52.
- Гречин В. Б. Метод регистрации динамики концентрации ионов в структурах мозга больных с долгосрочными интрацеребральными электродами // Физиология человека. 1976. Т. 2. С. 1036—1039.
- Гриндель О. М., Брагина Н. Н., Вихерт Т. М., Добронравова И. С., Доброхотова Т. А., Салалыкин В. И. Динамика функционального состояния мозга у больных после нейрохирургических операций // Функциональные состояния мозга. М., 1975. С. 74—90.
- Гурвич А. М. Электрическая активность умирающего и оживающего мозга. Л., 1966. 216 с.
- Данько С. Г., Весненок Л. Г. К методике исследования медленных электрических процессов мозга человека // Физиология человека. 1977. Т. 3. С. 557—559.

- Данько С. Г., Каминский Ю. Д. Система технических средств нейрофизиологических исследований человека. Л., 1982. 133 с.
- Денисова В. В., Никитина Л. И., Литвин А. М. Сравнительный анализ динамики сверхмедленных процессов и ЭЭГ в ходе лечения больных с гипotalамическими нарушениями // Мат. VIII Всесоюз. конф. по электрофизиологии ЦНС. Ереван, 1980. С. 270.
- Дубикайтис В. В. Пространственно-временные характеристики электроэнцефалограммы человека, ее физиологическое значение при очаговых поражениях головного мозга: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1977. 37 с.
- Зенков Л. Р., Фишман М. Н., Мельничук П. В. Изменения церебральных вызванных ответов при органических поражениях головного мозга // Вопр. нейрохир. 1972. № 1. С. 30—38.
- Зимкина А. М. О методах исследования, проявлениях и природе некоторых нарушений функционального состояния центральной нервной системы // Нейрофизиологические исследования при нервно-психических заболеваниях: Труды ЛИЭТИНа. Л., 1961. Вып. 7. С. 3—29.
- Зимкина А. М. Церебральный гомеостаз в патологии//Эволюция, экология и мозг. Л., 1972. С. 234—239.
- Зимкина А. М. Электрофизиологические показатели функционального состояния мозга. М., 1975. С. 6—19.
- Зимкина А. М. Общее функциональное состояние центральной нервной системы, принципы его регуляции и саморегуляции и характеристика нарушений // Нейрофизиологические исследования в экспертизе трудоспособности. Л., 1978. С. 27—50.
- Иванецкий А. М. Нейрофизиологический анализ врожденных поражений мозга. М., 1966. 253 с.
- Иванецкий А. М. Мозговые механизмы оценки сигналов. М., 1976. 263 с.
- Илюхина В. А. Динамика медленных сдвигов мозговых потенциалов в подкорковых образованиях головного мозга человека при реализации психической деятельности в условиях направленного изменения внутренней среды мозга // Физиол. журн. СССР. 1971. Т. 57. С. 150—158.
- Илюхина В. А. Медленные электрические процессы головного мозга человека при реализации психической и двигательной деятельности (в связи с состоянием центральной биохимической медиации): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1972. 33 с.
- Илюхина В. А. О сложной структуре и информативном различии медленных электрических процессов в звеньях мозговых систем обеспечения психической деятельности // Механизмы модуляции памяти. Л., 1976. С. 43—46.
- Илюхина В. А. Медленные биоэлектрические процессы головного мозга человека. Л., 1977а. 184 с.
- Илюхина В. А. Методика изучения медленных электрических процессов глубоких структур головного мозга человека // Методы клинической нейрофизиологии. Л., 1977б. С. 95—110.
- Илюхина В. А. Сверхмедленные биоэлектрические процессы головного мозга человека в механизмах модуляции памяти II Физиология человека. 1977в. Т. 3. С. 796—807.
- Илюхина В. А. Анализ нейродинамики головного мозга в разных диапазонах амплитудно-временного спектра биоэлектрической активности. Сообщение I. Значение сверхмедленных процессов в изучении структурно-функциональной организации подкорковых образований головного мозга // физиология человека. 1979а. т. 5. С. 457—482.
- Илюхина В. А. Анализ нейродинамики головного мозга в разных диапазонах амплитудно-временного спектра биоэлектрической активности. Сообщение II. Соотношение пространственно-временной динамики ЭЭГ и сверхмедленных процессов при регистрации с поверхности головы // Физиология человека. 1979б. Т. 5. С. 483—499.
- Илюхина В. А. Сверхмедленные процессы мозга человека (терминология и уточнение некоторых понятий). Сообщение I. Спонтанная динамика сверхмедленных процессов коры и подкорковых структур в клинико-физиологических исследованиях // Физиология человека. 1981. Т. 6. С. 512—528.

- Илюхина В. А.* Омега-потенциал — количественный показатель состояний структур мозга и организма. Сообщение I. О физиологической значимости омега-потенциала при регистрации его с глубоких структур и поверхности кожи головы // Физиология человека. 1982а. Т. 8. С. 450—456.
- Илюхина В. А.* Сверхмедленные процессы головного мозга человека в изучении функционального состояния, организации психической и двигательной деятельности: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1982б. 96 с.
- Илюхина В. А.* Принципы и механизмы регуляции функциональных состояний головного мозга человека // Проблемы нейрокибернетики. Ростов-на-Дону, 1983. С. 86.
- Илюхина В. А., Аничков А. Д., Кирьянова Р. Е., Эстевес Баес М.* Нейрофизиологические корреляты поддержания и трансформации устойчивого патологического состояния головного мозга человека // Теоретические основы патологических состояний. Л., 1980. С. 39—44.
- Илюхина В. А., Мельчева Л. А., Вережкова Л. В., Смирнов В. М.* Электрофизиологические корреляты артифициальных стабильных функциональных связей // Смирнов В. М., Бородкин Ю. С. Артифициальные стабильные функциональные связи. Л., 1979. С. 160—182.
- Илюхина В. А., Хон Ю. В., Кирьянова Р. Е.* Сверхмедленные процессы мозга человека (терминология и уточнение некоторых понятий). Сообщение II. Методология и методы регистрации, анализа и интерпретации данных спонтанной и вызванной динамики сверхмедленных процессов коры и подкорковых структур // Физиология человека. 1982. Т. 8. С. 31—53.
- Камбарова Д. К.* Структурно-функциональная организация пароксизмальных и устойчивых патологических состояний // Физиол. журн. СССР. 1984. Т. 70. С. 912—920.
- Камбарова Д. Я., Колосов Ф. И.* Нейрофизиологические механизмы некоторых эпилептических реакций. Сообщение I // Физиология человека. 1977. Т. 3. С. 202—210.
- Кануников И. Е.* Условная негативная волна (CNV) как электрофизиологический показатель психической деятельности // Физиология человека. 1980. Т. 6. С. 505—530.
- Кануников И. Е.* Модальность императивного сигнала и характеристика условной негативной волны (CNV) // Физиология человека. 1982. Т. 8. С. 715—733.
- Климова-Черкасова В. И.* Функциональное состояние центральной нервной системы и адаптивные процессы при целенаправленной деятельности в норме и патологии // Нейрофизиологические исследования в экспертизе трудоспособности. Л., 1978. С. 195—234.
- Кожушко Н. Ю.* Исследование особенностей структурно-функциональной организации мозговых систем обеспечения активации произвольного и не-произвольного внимания у человека (по данным сверхмедленных колебаний потенциалов): Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1986. 22 с.
- Колосов Ф. И.* Динамика вызванных потенциалов в больных височной эпилепсией // Эпилепсия. Омск, 1974. Вып. 7. С. 198—209.
- Костандов Э. А.* Сознание и вызванная электрическая активность коры больших полушарий // Журн. высш. нерв. деят. 1978. Т. 28. С. 1151—1159.
- Костюк П. Г.* Микроэлектродная техника. Киев, 1960. 127 с.
- Ливанов М. Н.* О замыкании условных связей (по материалам электрофизиологических исследований) // Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962. С. 174—180.
- Лурия А. Р.* Мозг человека и психические процессы. Кн. I. М., 1963. 447 с.
- Майорчик В. Е.* Выражение динамики нервных процессов по электроэнцефалограмме человека в зависимости от исходного функционального состояния коры головного мозга // Журн. высш. нерв. деят. 1956. Т. 6. С. 612—681.
- Майорчик В. Е.* Клиническая электрокортография. Л., 1964. 227 с.
- Майорчик В. Е.* Физиологическая оценка изменений ЭЭГ при опухолях головного мозга // Клиническая электроэнцефалография. М., 1973. С. 73—105.
- Матвеев Ю. К.* Пространственно-временная динамика импульсной активности в нейронных популяциях мозга человека // Физиол. журн. СССР. 1972. Т. 58. С. 1341—1346.

- Матвеев Ю. К.* Функциональные особенности нейронных популяций некоторых подкорковых ядер мозга человека (по данным мультиклеточной активности): Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1976. 29 с.
- Месарош И., Пирогов А. А., Батуев А. С.* Условный медленный отрицательный потенциал при обучении двигательным навыкам различной сложности // Журн. высш. нерв. деят. 1976. Т. 26. С. 459—470.
- Микаэлян М. Х.* Особенности сверхмедленной электрической активности мозга человека в процессе естественного сна: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. М., 1980. 21 с.
- Моисеева Н. И., Алексанян З. А., Беляев В. В., Илюхина В. А., Колесова Е. К., Матвеев Ю. К.* Организация процесса сна у человека по данным электрофизиологического исследования глубоких структур мозга // Механизмы сна. Л., 1971. С. 36.
- Моисеева Н. И., Алексанян З. А., Илюхина В. А., Матвеев Ю. К.* Взаимоотношения глубоких структур мозга человека во время сна // Физиология в патологии сна человека. М., 1975. С. 59—68.
- Моисеева Н. И., Богословский М. М., Симонов М. Ю., Тонкова П. В.* Саморегуляция циркадного ритма сна как одно из проявлений механизма адаптации организма к изменениям условий среды // Адаптивная саморегуляция функций. М., 1977. С. 194—205.
- Новикова Л. А.* Современные представления о происхождении корковой ритмики и анализе электроэнцефалограммы // Современные проблемы электрофизиологических исследований нервной системы. М., 1964. С. 255—288.
- Поворинский А. Г.* Значение ЭЭГ-показателей для оценки функционального состояния головного мозга // Нейрофизиологические исследования в экспертизе трудоспособности. Л., 1978. С. 51—78.
- Раева С. Н.* Микроэлектродный метод исследования в стереотаксической нейрохирургии // Мат. I Всесоюз. съезда нейрохирургов. М., 1972. Т. 5. С. 182.
- Раева С. Н.* Микроэлектродное исследование нейронных механизмов оперативной памяти человека // ДАН СССР. 1974. Т. 219. С. 759—761.
- Раева С. Н.* Микроэлектродные исследования активности нейронов головного мозга человека. М., 1977. 208 с.
- Раева С. Н., Кадин А. Л.* Особенности спонтанной и вызванной активности нейронов глубоких структур мозга человека при произвольных движениях // Физиол. журн. СССР. 1973. Т. 59. С. 198—205.
- Рождественская В. И., Левочкина И. А.* Функциональное состояние при моноトンной работе и сила нервной системы // Проблемы дифференциальной психофизиологии. М., 1972. Т. 8. С. 194—222.
- Розенблит У. О.* О некоторых количественных аспектах электрической активности центральной нервной системы // Современные проблемы биофизики. М., 1961. Т. 2. С. 282—298.
- Румянцев Б. П., Аврамов С. Р.* К методике регистрации постоянного потенциала глубоких структур мозга человека // Физиол. журн. СССР. 1967. Т. 53. С. 117—118.
- Русинов В. С.* Электрофизиологические исследования высшей нервной деятельности // Журн. высш. нерв. деят. 1957. Т. 7. С. 854—867.
- Русинов В. С. Доминанта.* Электрофизиологические исследования. М., 1969. 231 с.
- Рутман Э. М.* Вызванные потенциалы в психологии и психофизиологии. М., 1979. 216 с.
- Святогор И. А.* Информационное значение параметров ВП при разных функциональных состояниях ЦНС // Нейрофизиологические исследования в экспертизе трудоспособности. Л., 1978. С. 139—158.
- Святогор И. А.* Диагностическое и экспертное значение метода ВП для оценки локализации и тяжести поражения ЦНС у больных с хронической недостаточностью мозгового кровообращения // ВТЭ у больных с хронической недостаточностью мозгового кровообращения вследствие гипертонической болезни и атеросклероза: Труды ЛИЭТИН. Л., 1980. С. 40—45.
- Симонов П. В.* Об основном (альфа) ритме ЭЭГ как электрографическом выражении превентивного торможения мозговых структур // Рефлексы головного мозга. М., 1965. С. 151—159.

- Скребицкий В. Г.* Нейронные корреляты ориентировочной реакции // Нейронные механизмы обучения. М., 1970. С. 46—62.
- Смирное В. М.* К вопросу о физиологических механизмах эмоций человека // Глубокие структуры головного мозга человека в норме и патологии. М.; Л., 1966а. С. 134—140.
- Смирнов В. М.* Эмоциональные проявления у больных при лечении методом долгосрочных интрацеребральных электродов // Вопр. психол. 1966. № 3. С. 85—95. >
- Смирнов В. М.* Нейропсихология и вопросы изучения глубоких структур головного мозга человека // Вестн. АМН СССР. 1970. № 1. С. 35—42.
- Смирнов В. М.* Стереотаксическая неврология. Л., 1976. 264 с.
- Смирнов В. М., Сперанский М. М.* Способ формализованного описания постоянного потенциала // Физиол. журн. СССР. 1970. Т. 56. С. 1172—1176.
- Соколов Е. Н.* Восприятие и условный рефлекс. М., 1958. 333 с.
- Соколов Е. Н.* Природа фоновой ритмики коры больших полушарий // Основные вопросы электрофизиологии центральной нервной системы. Киев. 1962. С. 157—188.
- Соколов Е. Н.* Механизмы памяти. М., 1969. 175 с.
- Соколов Е. Н.* Нейронные механизмы ориентированного рефлекса // Нейронные механизмы ориентированного рефлекса. М., 1970. С. 3—24.
- Соколов Е. Н.* Введение // Функциональные состояния мозга. М., 1975. С. 3—5.
- Соколов Е. Н., Данилова Н. Н.* Нейронные корреляты функционального состояния мозга // Функциональные состояния мозга. М., 1975. С. 129—136.
- Соколова А. А.* Электроэнцефалография при сосудистых поражениях головного мозга у больных в нейрохирургической клинике // Клиническая электроэнцефалография. М., 1973. С. 191—212.
- Старобинец М. Х., Пищедецкая А. Д.* Нервный центр и мышца при дефиците возбуждения. Петрозаводск, 1973. 195 с.
- Сычев А. Г., Щербакова Н. И., Барышев Г. И., Костенко В. В.* Методика регистрации квазистойчивой разности потенциалов с поверхности головы // Физиология человека. 1980. Т. 6. С. 178—180.
- Трохачев А. И.* Динамика клеточной активности подкорковых структур мозга человека при некоторых моторных и психологических пробах // Глубокие структуры головного мозга человека в норме и патологии. М.; Л., 1966. С. 157—161.
- Трохачев А. И.* Импульсная активность мозга человека. Л., 1971. 152 с.
- Трохачев А. И., Родионов К. К., Гончаренко О. П.* Устойчивость сверхмедленных колебаний биопотенциала при действии механических травмирующих факторов // Физиология человека. 1980. Т. 6. С. 552—553.
- Хомская Е. Д.* Мозг и активация. М., 1972. 382 с.
- Хомская Е. Д.* Системные изменения биоэлектрической активности мозга как нейрофизиологическая основа психических процессов // Естественнонаучные основы психологии. М., 1978. С. 234—253.
- Хон Ю. В.* Импульсный метод определения электропроводности ткани мозга // Физиология человека. 1976. Т. 2. С. 521—524.
- Хон Ю. В., Илюхина В. А.* Влияние характеристик долгосрочных интрацеребральных электродов при регистрации физиологических показателей головного мозга // Физиол. журн. СССР. 1981. Т. 67. С. 185—189.
- Шаповалов А. И.* Множественные разряды и ритмическая активность нейронов спинного мозга при раздражении через внутриклеточные микроэлектроды // Физиол. журн. СССР. 1964. Т. 50. С. 444—456.
- Эстевес Баес М.* Физиологическое значение и корково-подкорковое соотношение сверхмедленной ритмической активности секундного диапазона головного мозга человека; Автореф. дис. . . канд. мед. наук. Л., 1980. 26 с.
- Bates J. A. V.* The unidirectional potential changes in Petit-mal epilepsy // Brain function, cortical excitability and steady potentials. Los Angeles, 1963. Vol. 1. P. 237—255.
- Bergamini L., Bergamasco B., Mombelli A. M., Gandiglio G.* Visual evoked potentials in subjects with congenital aniridia // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1967. Vol. 19. P. 394—397.

- Berger H. liber das Elektroenzephalogramm des Menschen // Arch. Psychiat. 1929. Vol. 10. P. 279—289.
- Bertrand G. Discussion: studies of the human thalamus // Brain, Beliav. a. Evolut. 1972. Vol. 6. P. 210-214.
- (Bloch V.) Блок В. Уровни бодрствования и внимание // Экспериментальная психология. М., 1970. Вып. 3. С. 97—146.
- Brezny J. EEG response to light stimuli in patient with epileptic seizures // Bratisl. lek. Listy. 1965. Vol. 45. P. 338—348.
- Buret J., BureSova O., Krivanek J. The mechanism and applications of Leao κ spreading depression of electroencephalographic activity. Praha, 1974. 410 p.
- (Burns B. D.) Бернс Б. Д. Неопределенность в нервной системе. М., 1969. 251 с.
- Burr H. S. The meaning of bioelectrical potentials // Jale S. Biol. and Med. 1944. Vol. 16. P. 363—365.
- Burr H. S. Potential gradients in living systems and their measurements // Med. Physiol. 1950. Vol. 2. P. 90—96.
- Cernace J., Ciganek L. The cortical electroencephalographic response to light stimulation in epilepsy // Epilepsia (Amst.). 1962. Vol. 3. P. 303—314.
- Chatrian G. E., Cheng-Met S., Plum F. Focal periodic slow transients in epilepsy partialis continua: clinical and pathological correlation in two cases // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1964. Vol. 16. P. 387—393.
- Chatrian G. E., Somasundram M., Tassinari C. A. DC changes recorded transcranial during typical 3/sec spike and wave discharges in man // Epilepsia (Amst.). 1968. Vol. 9. P. 185—209.
- Chez C., Lenzi G. Modulation of afferent transmission in the lemniscal systems during voluntary movement in cat // Brain Bes. 1970. Vol. 25. P. 542—547.
- Ciganek L. The EEG response (evoked potential) to light stimulus in man // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1961. Vol. 13. P. 165—172.
- Cohn R. Spik-dome complex in the human electroencephalogram // Arch. Neurol. Psychiatr. 1954. Vol. 71. P. 699—706.
- Cohn R. DC recordings of paroxysmal disorders in man // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1964. Vol. 7. P. 17—24.
- CorlMo F., Gantilomo G. D., Rosadini G., Rosei G. F., Zatoni I. Visual evoked potentials as recorded from the scalp and from the visual cortex before and after surgical removal of the occipital pole in man // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1967. Vol. 22. P. 378—380.
- Cowen M. A. The baseline transcephalic DC potential in normals // J. Psychiat. Res. 1967. Vol. 5. P. 307—315.
- Creutzfeldt O. D. Relation between EEG and neuronal activity // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1961. Vol. 13. P. 651—660.
- Crowell R. M., Perret E., Siegfried J., Viloz J. Movement units and tremor phasic units in the man // Brain Res. 1968. Vol. 11. P. 481—489.
- Davis H., Davis P. H., Loomis A. L., Harvey E. N., Hobart G. Electrical reactions of the human brain to auditory stimulation during sleep // J. Neurophysiol. 1939. Vol. 2. P. 500—514.
- Dawson G. D. Cerebral responses to electrical stimulation of peripheral nerve in man // J. Neurol., Neurosurg. and Psychiatr. 1947. Vol. 10. P. 134—140.
- Dawson G. D. A summation technique for the detection of small evoked potentials // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1954. Vol. 6. P. 65—84.
- De Long M., Evarts E. V. Somatotopic organization of pallidal neurons related to arm movement in the monkey // Fed. Proc. 1970. Vol. 29. P. 291—296.
- Echlin F. A., Arnet V., Zoll I. Paroxysmal high voltage discharge from isolated and partially isolated human and animal cortex // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1952. Vol. 4. P. 147—152.
- Ellis R. R. The CNV phenomenon and selective attention // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1969. Vol. 27. P. 664—672.
- Evarts E. V. Methods for recording activity of subcortical neurons in moving animals // Meth. Med. Res. 1966. Vol. 11. P. 241—250.
- Evarts E. V. Brain mechanisms in movement // Sci. Amer. 1973. Vol. 229. P. 96—103.
- Gerard R. W., Joung J. Z. Electrical activity of the central nervous system of the frog // Proc. Roy. Soc. Biol., 1937. Vol. 22. P. 343—352.

- Girton D. G., Benson K. L., Kamiya J.* Observation of very slow potential oscillations in human scalp recordings // *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 1973. Vol. 35. P. 561–568.
- Goldring S., Jerna M. S., Holmes T. G., O'Leary J. L.* Altered activity at the margins of human epileptogenic foci // *46-th Ann. Clin. Congr. Surg. Forum.* London, 1960. Vol. 11. P. 388–389.
- Goldring S., Jerna M. /., Holmes T. G., O'Leary J. L., Shields J. R.* Direct response of human cerebral cortex // *Arch. Neurol.* 1961. Vol. 4. p. 590–598.
- Goldring S., Rathinson R.* Human motor cortex: sensory input data from single neuron recordings // *Science.* 1972. Vol. 175. P. 1493–1495.
- Granit R.* Centrifugal and antidromic effects on ganglion cells of retina II *J. Neurophysiol.* 1955. Vol. 18. P. 388–411.
- Granit R.* Reflex rebound by post-tetanic potentiation. Temporal summation-spasticity // *J. Physiol.* 1956. Vol. 31. P. 32–51.
- Harmony T.* Driving activity. A quantitative study // *Activ. Nerv. Super.* 1975. Vol. 17. P. 116–119.
- Henry C. E., Scoville W. B.* Suppression-burst activity from isolated cerebral cortex in man // *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 1952. Vol. 4. P. 1–22.
- Hillyard S. A., Hink R. F., Schwent V. C., Picton T. W.* Electrical signs of selective attention in the human brain // *Science.* 1973. Vol. 182. P. 177–180.
- Hongell A., Wallin G., Hagbarth K. E.* Unit activity connected with movement initiation and arousal situation recorded from the ventrolateral nucleus of the human thalamus // *Acta neurol. scand.* 1973. Vol. 49. P. 681–691.
- Hubel H. D., Wiesel T.* Receptive fields and functional architecture in two non-striate visual areas (18–19) of the cats // *J. Neurophysiol.* 1965. Vol. 28. P. 229–289.
- Jasper H. H.* Transformation of cortical sensory responses by attention and conditioning / *IBRO Bull.* 1964. N 3. P. 80–85.
- Jasper H. H., Bertrand G.* Recording from microelectrodes in stereotaxic surgery for Parkinson's disease // *J. Neurosurg.* 1966. Vol. 24. Suppl. Part 2. P. 219–225.
- John E. R.* *Neurometrics: Clinical application of quantitative electrophysiology.* New York etc., 1977. 291 p.
- Kohler W., Held R.* The cortical correlate of pattern vision // *Science.* 1949. Vol. 110. P. 414–419.
- Kohler W., Held R., O'Connell N. D.* An investigation of cortical currents // *Proc. Am. Phil. Soc.* 1952. Vol. 96. P. 290–330.
- Lashley K. S.* In search of the engram // *Brain physiology and psychology.* London, 1966. P. 1–31.
- Libet B., Gerard R. W.* Effects of ions on brain activity II *J. Neurophysiol.* 1939. Vol. 2, P. 153–160.
- (*Lindsley D. B.*, 1960) *Линдсли Д. Б.* Внимание, сознание, сон и бодрствование // Нейрофизиологические механизмы внимания. М., 1979. С. 15–50.
- (*Lissak K., Grastyen E.*) *Лишак К., Граштайн Э.* Изменение электрической активности гиппокампа при образовании условных рефлексов // Электроэнцефалографические исследования высшей нервной деятельности. М., 1862. С. 255–262.
- Loomis A. L., Harvey E. NHobart G. A.* Cerebral states during sleep as studied by human brain potentials // *J. exp. Psychol.* 1937. Vol. 21. P. 127–144.
- Loveless N. E., Sanjord A. J.* Slow potential correlates of preparatory set // *Biol. Psychol.* 1974. Vol. 1. P. 303–310.
- Loveless N. E., Sanjord A. J.* The CNV baseline: considerations of interval consistency of data // *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 1973. Suppl. 33. P. 19–27.
- Luschei E. S., Garthwaite C. R., Armstrong M. E.* Relationship of firing patterns of units in face area of monkey precentral cortex to conditional jaw movements // *J. Neurophysiol.* 1971. Vol. 34. P. 552–560.
- Luschei E. S., Johnson R., Glickstein M.* Response of neurons in the motor areas during performance of a simple repetitive arm movement // *Nature.* 1968. Vol. 217. P. 190–194.
- (*Magoun G.*) *Мэгун Г.* Бодрствующий мозг. М., 1965. 211 с.

- McCallum W. G., Cummins B.* The effects of brain lesions on the CNV // Neurophysiol. 1973. Vol. 35. p. 449-456.
- McCallum W. G., Walter W. G.* The effects of attention and distraction on the contingent negative variation in normal and neurotic subjects // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1968. Vol. 25. P. 319—329.
- (*Milner P.*) *Милнер П.* Физиологическая психология. М., 1975. 647 р."
- Morocutti C., Sommer-Smith J. A., Creutzfeldt O.* Studio dei potenziali evorativi visini in soggetti normali ed in soggetti da malattie cerebrali // Rev. Neurol. 1964. Vol. 57—71.
- (*Moruzzi G.*) *Моруцци Дж.* Электрофизиологический анализ сетчатого образования мозгового ствола // Журн. высш. нерв. деят. 1957. Т. 7. С. 479—493.
- (*Moruzzi G.*) *Моруцци Дж.* Синхронизирующее влияние ствола мозга и тормозные механизмы, лежащие в основе возникновения сна под влиянием сенсорных раздражителей // Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962. С. 216—240.
- Moruzzi G., Magoun H. W.* Brain stem reticular formation and activation of the EEG//Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1949. Vol. 1. P. 455—473.
- Narabayashii H., Nagao T.* Ten Year follow-up case of Raynaud's disease treated by pallidotomy // Conf. neurol. 1972. Vol. 34. P. 152—155.
- Pickenchain J., Klinberg F.* Hirnmechanismen und Verhalten. Iena, 1969. 212 S.
- Porter R., Muir R.* The meaning for motoneurones of the temporal pattern of natural activity in pyramidal tract neurones of conscious monkeys // Brain Res. 1971. Vol. 34. P. 127—134.
- (*Pribram K.*) *Прибрам К.* Языки мозга. М., 1975. 464 с.
- Ravitz L. J.* Standing potential correlated of hypnosis and narcosis // Arch. Psychiat. 1951. Vol. 65. P. 413—423.
- Ravitz L. J.* Electrodynamic field theory in psychiatry // South. Med. J. 1953. Vol. 46. P. 650—664.
- Routtenberg A.* The two-arousal hypothesis: reticular formation and limbic system//Physiol. rev. 1968. Vol. 75. P. 51—81.
- Sano K., Manaka S., Hori T., Miyake H., Shimizu H.* Clinical applications of stationary potential of the brain // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1977. Vol. 43. P. 457—458.
- (*Shagass Ch.*) *Шагас Ч.* Вызванные потенциалы мозга в норме и патологии. 1975. 314 с.
- Sniesz W., Berlyn D. E.* Exploratory behaviour // Canad. Behav. Biol. 1978. Vol. P. 287—288.
- Tardy M. F., Bakalian L., Dudrocqard S., Ilaray F., Pellet J.* Activite polyunitaire corticocerebelleuse que cours de une sequence matrice conditionnee // Physiol. and Behav. 1974. Vol. 12. P. 961—967.
- Tecce J. J.* Contingent negative variation (CNV) and psychological processes in man // Psychol. Bull. 1972. Vol. 77. P. 73—108.
- Tecce J. J.* Contingent negative variation and individual differences // Arch. Gen. Psychiat. 1971. Vol. 24. P. 1—10.
- Tecce J. J., Savignano-Bowman J., Meibresse D.* Contingent negative variation and the distraction-arousal hypothesis // Electroenceph. Clin. Neurophysiol. 1976. Vol. 41. P. 277—286.
- (*Tecce J.*) *Тессе Дж.* Вызванные потенциалы человека и внимание // Нейрофизиологические механизмы внимания. М., 1979. С. 128—147.
- Thach W.* Discharge of cerebellar neurons related to two maintained postures and two prompt movements. I. Nuclear cell output // J. Neurophysiol. 1970. Vol. 33. P. 527—533.
- Timsit-Berthier M., Delaunoy J., Koninckx N., Rousseau J. C.* Slow potential changes in psychiatry. Contingent negative variation // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1973. Vol. 35. P. 355—361.

- Umbach W., Ehrhardt K.* Microelectrode recording in the basal ganglia during stereotaxic operations // Conf. Neurol. 1965. Vol. 26. P. 315—320.
- (*Viner N.*) Винер Н. Кибернетика или управление и связь в животном и машине. Изд. 2-е. М., 1983. 340 с.
- Walter W. G.* Slow potential waves in the human brain associated with expectancy, attention and decision//Arch. Psychiat. Z. ges. Neurol. 1964. Vol. 206. P. 309—322.
- (*Walter W. G.*) Уолтер Г. Живой мозг. М., 1966. 299 с.
- Walter W. G.* Physiological correlates of personality // Biol. Psychiat. 1971. Vol. 3. P. 59-69.
- Weerts T. C., Lang P. J.* The effects of eye fixation and stimulus and response location on the contingent negative variation (CNV) // Biol. Psychol. 1973 Vol. 1. P. 1-19.

Г л а в а 5

ФОРМИРОВАНИЕ ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Неодновременность созревания структур мозга в онтогенезе дает возможность выявить их роль в реализации психофизиологических функций и уточнить принципы структурно-функциональной организации деятельности мозга и ее возрастную специфику. В настоящее время накоплен значительный материал о формировании в онтогенезе важнейших психофизиологических функций — восприятия и внимания, на которых базируется познавательная деятельность человека.

Процесс восприятия, являющийся начальным звеном в обеспечении контактов организма с внешней средой, рассматривается как сложный системный акт, включающий в себя ряд операций, каждая из которых осуществляется с преимущественным участием определенных структур мозга (Глазер, 1970, 1978; Лурия, 1973; Бетелева и др., 1977; Фарбер, 1978).

Согласно имеющимся данным, прием и первичный анализ сенсорного стимула осуществляются в пределах сенсорно-специфической системы, а в реализации последующих операций акта восприятия (эталонное сравнение стимулов, отнесение их к определенной категории — опознание) важнейшая роль принадлежит ассоциативным отделам коры больших полушарий. Эти отделы коры обеспечивают также активный поиск наиболее существенных признаков информации, лежащий в основе селективности восприятия, что предполагает вовлечение в этот процесс активационной системы мозга, опосредующей и реализацию внимания.

Изложенное определяет актуальность и необходимость рассмотрения особенностей функционирования систем восприятия и внимания в их тесном взаимодействии и с учетом характеристик потребностной сферы развивающегося организма.

Материалы, характеризующие функциональное созревание этих систем, и нейрофизиологические механизмы, определяющие их возрастную специфику, представлены в настоящей главе.

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРОЦЕССА ВОСПРИЯТИЯ

Данные о становлении воспринимающей функции мозга рассматриваются на примере организации зрительного восприятия, которому, в особенности на ранних этапах развития, принадлежит важнейшая роль как обеспечении контактов со средой, так и в процессе обучения ребенка.

В психологических и психофизиологических исследованиях установлена постепенность формирования процесса восприятия в онтогенезе ребенка (Выготский, 1960; Зинченко и др., 1962; Запорожец, 1962; Salapatek, 1968; Венгер, 1969; Бауэр, 1979; Костелянец, 1975). Были выявлены определенные этапы в формировании этой функции.

Показано, что ребенок способен воспринимать элементы предъявляемых изображений с момента рождения. Изучая глазные движения новорожденных первых часов жизни, Салапатек (Salapatek, 1968) показал, что при введении в поле зрения геометрической фигуры движения глаз становятся менее хаотичными, концентрируясь у одной из сторон треугольника или у одного из краев круга. Отдельные элементы изображения в раннем младенческом возрасте идентифицируются с целостным предметом. Об этом же свидетельствуют экспериментальные данные Бауэра (1979), показавшие, что младенцы, у которых вырабатывался условный рефлекс на целостную конфигурацию, реагировали также на ее компоненты, предъявляемые в отдельности. И лишь в 16 недель эффективным стимулом условной реакции становилась только целостная конфигурация. Специфика восприятия новорожденных, по мнению Бауэра, состоит в низкой степени сенсорной дифференцированности (детали воспринимаются как целое) и неспособности новорожденных учитывать всю предъявляемую информацию; последнее в значительной мере может определяться низкой скоростью обработки информации. В течение первых недель и месяцев зрительное восприятие претерпевает существенные изменения. Исследованиями Бауэра показано, что дети третьего месяца жизни обладают константностью восприятия формы предмета, могут различать его ориентацию, разделять наложенные фигуры.

Согласно психофизиологическим данным, существенные перестройки зрительного восприятия происходят в период от 3—4 к 6—7 годам. В этот период отмечены значительные изменения константности восприятия. Исследованиями Н. Б. Костелянца (1975) показано, что распознавание фигур детьми 3—4 лет происходит вне зависимости от их поворота вверх или вниз. К 6 годам константность существенно уменьшается. Совершенствование к 6—7 годам перцептивных и опознавательных действий (Запорожец, 1962; Зинченко и др., 1962) создает предпосылки для построения адекватных образов любых новых объектов (Венгер, 1969; Бетелева, 1983). В психофизиологических исследованиях Т. Г. Бетелевой (1983) при выработке реакции различия зрительных изображений это проявилось в уменьшении к 6 годам различий во времени выработки эталона на легкоопознаваемые и знакомые изображения (шахматный рисунок).

нок, лицо), с одной стороны, и мало знакомые вероятностные структуры — с другой.

Определенные данные о нейрофизиологических механизмах, определяющих специфику восприятия в детском возрасте и формирование этой функции в ходе онтогенеза, получены в электрофизиологических исследованиях.

Широко используемым в настоящее время методом изучения системной организации процесса восприятия является регистрация вызванных потенциалов (ВП) различных областей коры больших полушарий, которые имеют однотипную многокомпонентную конфигурацию.

Существовавшее ранее представление о том, что прием и анализ информации отражаются только в параметрах первичного позитивно-негативного комплекса ВП, а его поздние компоненты являются неспецифическими, не имеющими отношения к анализу качественных признаков сигнала, в настоящее время подверглось пересмотру. Переход к использованию в качестве раздражителей не только простых стимулов (вспышка света), но и сложных (оформленные изображения), осуществленный в последние годы, позволил установить, что деление компонентов ВП на специфические и неспецифические необоснованно, поскольку была обнаружена тесная связь сложных признаков сигнала с вторичными компонентами ответа (John et al., 1967; Бетелева и др., 1977; Фарбер, 1978; Новикова и др., 1979; Lesevre, Joseph, 1979). В то же время результатами нейрофизиологических исследований, полученными при сопоставлении ВП и активности отдельных нервных элементов, была показана возможность генерации этих фаз не только за счет дополнительной восходящей афферентации, но и в основном путем вовлечения в реакцию в ответ на первичную афферентную посылку возбудительных и тормозных возвратных внутрикорковых цепей, задействованных в сенсорном анализе (Creutzfeldt et al., 1969; Супин, 1974; Бетелева и др., 1977).

Имеющиеся данные позволяют расценивать все компоненты ВП как следствие переработки сенсорно-специфической информации и с этих позиций анализировать их онтогенетические особенности. Параметры ВП проекционной корковой зоны дают основание для суждения о специфике реализации начальных этапов сенсорного анализа; особенности ВП ассоциативных областей дают сведения о степени и характере участия этих корковых зон в осуществлении последующих операций процесса восприятия и в организации его как целостного системного акта.

^Функциональное созревание проекционной корковой зоны. У новорожденного ребенка ВП проекционной корковой зоны на простые и оформленные зрительные стимулы представлены длительноплатентным (150—190 мс) позитивно-негативным комплексом с фокусом максимальной активности в области проекции 17-го поля (рис. 60, А). Локальность этого вызванного потенциала, его отсутствие за пределами проекционной коры дали основание расценивать его, несмотря на длительные временные параметры, как сенсорно-сиецн-

фический ответ (Фарбер, 1969). Об этом же свидетельствуют данные о зависимости параметров зрительного потенциала новорожденных и детей первых недель жизни от размеров ячейки предъявляемого шахматного поля (Karmel et al., 1974; Harter et al., 1977). Можно считать, что уже на этом этапе развития осуществляются некоторые операции по выделению качественных признаков сенсорного сигнала. Возможность их реализации определяется известной степенью зрелости нейронного аппарата проекционной корковой зоны, воспринимающего афферентную посылку, — пирамидных клеток и длинноаксонных вставочных нейронов (Поляков, 1959). Дальнейшее структурное созревание зрительной сенсорной системы — миелинизация проводящих путей и формирование звездчатых короткоаксонных клеток проекционной коры — обусловливает резкое укорочение латентного периода и усложнение конфигурации вызванного ответа (Ellingson, 1960; Ferris et al., 1967). Анализ реактивности ВП к структурированным стимулам показал, что в течение первых месяцев жизни резко изменяется оптимум реагирования на различную величину клеток шахматного поля, что определяется увеличением разрешающей способности и локальности рецептивных полей, выделяющих контраст. Это проявляется в зависящей от функции этих рецептивных полей остроте зрения, увеличивающейся между вторым и четвертым месяцами с 0.002 до 0.03, далее к 1 году — до 0.1 и к 7 годам приближающейся к 1.

К концу первого года жизни структура ВП становится близкой к таковой взрослого — в ответе представлены все компоненты. Наименее закономерной и вариабельной является вторичная негативная фаза ВП — $iV_{150-200}$, стабилизирующаяся к 5 годам (Creutzfeldt, 1967; Фарбер, Алферова, 1972). К пятилетнему возрасту сокращаются и временные параметры вызванного ответа, его латентный период и длительность отдельных фаз (рис. 60, Б).

В школьном возрасте изменения ВП на простые стимулы выражены не столь резко, как в первые годы жизни, отмечается лишь некоторое уменьшение латентных периодов и продолжительности компонентов ответа (Алферова, 1970). Значительно позже (к 11—12 годам) формируются ответы проекционной коры на сложные структурированные стимулы (Бетелева и др., 1977; Зислина и др., 1982; Бетелева, 1983).

Обращает на себя внимание тот факт, что становление конфигурации ВП дефинитивного типа на сложные стимулы, так же как и на простые, определяется формированием не начальных, а вторичных

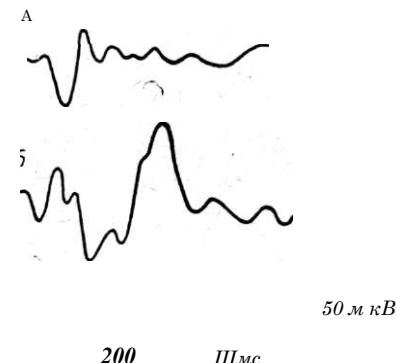


Рис. 60. Вызванный ответ новорожденного на вспышку света (А) в сравнении с многокомпонентным вызванным потенциалом 5-летнего ребенка (Б).

фаз ответа, что подтверждает связь этих компонентов с анализом сенсорных признаков сигнала (Фарбер, 1974; Бетелева и др., 1977).

Сопоставление ВП проекционной зоны иа простые (диффузный засвет) и сложные структурированные стимулы (шахматный рисунок и схематическое изображение лица) показало, что у детей от 3 до 10 лет преимущественно реактивной к предметному изображению является позитивная фаза — P_{13n} (Фарбер, 1978; Бетелева, 1983). Это отличает функциональные характеристики ВП детского возраста от таковых у взрослых, когда максимальна реактивным в этой ситуации становится компонент P_{200} (Новикова и др., 1979). Как показали исследования Н. Н. Зислиной и соавторов (1982), также отмечавших позднее, к 11—12 годам, созревание ответа на структурированный стимул (шахматный рисунок), компонент P_{200} , отражающий, по данным этих авторов, преимущественно активность канала форменного зрения, слабо выражен в составе зрительного ВП у детей. Существенно, что вызванный потенциал детей 7—10 лет сходен с ответом слабовидящих взрослых с врожденной катарактой и с нарушенным вследствие этого каналом форменного зрения.

Данные физиологических исследований согласуются с наблюдением офтальмологов о совершенствовании восприятия формы изображений в период обучения в школе (Аветисов, 1975) и материалами психологических исследований (Ломов, 1956).

Столь позднее созревание ответа на структурированные стимулы определяется тем, что их анализ и переработка не исчерпываются функцией проекционной коры. Восприятие структурированных стимулов требует не только анализа качественных признаков сигнала, но и их сопоставления, различия с эталоном, опознания, т. е. тех операций, которые реализуются при взаимодействии различных структур мозга.

В многочисленных нейропсихологических и экспериментальных физиологических исследованиях была установлена роль непроекционных ассоциативных областей в процессе восприятия.

Формирование функций задних ассоциативных областей **коры**. Хорошо известна зрительная функция заднеассоциативных отделов неокортикса (Глезер, 1978). Особое внимание исследователей в связи с зрителной функцией привлекает височно-теменно- затылочная (темпоропариетоокципитальная) область (ТРО). Было показано, что нарушения этой зоны приводят к дефектам различения изображений и лиц, не влияя на пороги различения отдельных элементов, что связывается с участием ТРО в восприятии и узнавании сложных образов (Кок, 1967).

В специфическую сенсорную функцию вовлекаются также передне-ассоциативные отделы коры больших полушарий — лобные и моторные области. Участие лобных областей обусловливает активный характер поиска соответствующих зрителной задаче деталей, стратегию рассматривания (Лурия, 1973).

О возрастающей в ходе индивидуального развития роли ассоциативных отделов коры в зрителной функции свидетельствуют результаты анализа топографии ВП по коре больших полушарий,

показавшие, что в соответствии со структурным созреванием ассоциативных областей изменяется характер их вовлечения в реакцию на сенсорный стимул. Вызванные ответы, регистрируемые в непроекционных отделах коры, начинают приобретать свойства специфического вызванного потенциала — короткий латентный период, стабильность — и по конфигурации приближаются к ответам затылочной области (Фарбер, Алферова, 1972). О вовлечении ассоциативных структур, преимущественно заднеассоциативных областей, в зрительное восприятие у детей первых лет жизни свидетельствует возможность выработки эталонов, формирования и опознания зрительного образа — операций, реализуемых при участии этих структур. В 3—4-летнем возрасте при предъявлении зрительных стимулов отмечается широкое вовлечение в реакцию различных корковых зон. Соответствие структуры ВП и их параметров в каудальных областях коры больших полушарий детей этого возраста при предъявлении структурированных стимулов (рис. 61) указывает на одинаковую задействованность проекционной коры и заднеассоциативных областей в их анализе. Это может свидетельствовать о том, что в младшем дошкольном возрасте заднеассоциативные отделы выполняют сенсорную функцию, дублирующую таковую проекционной зоны.

Существенные изменения в регионарных характеристиках ВП в ответ на структурированный стимул отмечаются с 5—6-летнего возраста, когда выявляется четкий фокус максимальной активности (по компоненту P_{130}) в сагittalном затылочном отведении (1.5 см выше затылочного бугра) (рис. 61). Наибольшая реактивность этого компонента при смене гомогенного светового стимула структурированным изображением постепенно увеличивается с возрастом.

С 5—6-летнего возраста наряду со специализацией проекционной корковой зоны в осуществлении определенной операции сенсорного анализа формируется и регионарная специфичность заднеассоциативных отделов коры (Бетелева, 1983). Она проявляется прежде всего в структуре вызванного потенциала ТРО, которая после 5 лет становится не всегда сходной с таковой в проекционной коре. Помимо ответов с выраженной волной P_{130} , характерных для затылочной области, в группе детей 6—7 лет примерно в 50 % случаев регистрируется вызванный потенциал с преобладанием компонента N_{200} . Преимущественная выраженность компонента T_{200} в ВП ТРО была показана Лезевром и Джозефом (Lesevre, Joseph, 1979), расценивающими нижневисочную область как зону генерации этой волны. С возрастом число случаев с преобладанием в вызванном потенциале ТРО негативной волны iV_{200} увеличивается, и к 9—10 годам этот тип ответа становится доминирующим.

Другим, особенно важным проявлением специализированного участия ТРО в зрительной сенсорной функции является преимущественная реактивность регистрируемых здесь ВП при предъявлении сложных изображений (геометрические фигуры, изображения лица). В ВП с выраженной негативной волной предъявление этих изображений вызывает значительное увеличение амплитуды компонента N_{200} и небольшое возрастание волны P_{130} . В тех же случаях, когда

в ответе ТРО преобладал позитивный компонент, отмечалась его специфическая реактивность при предъявлении сложного изображения (рис. 62, I). В среднем по группе детей 6—7 лет реактивность волны P_{130} , определяемая при сопоставлении изображений лица с шахматным рисунком и гомогенным квадратом, была наиболее

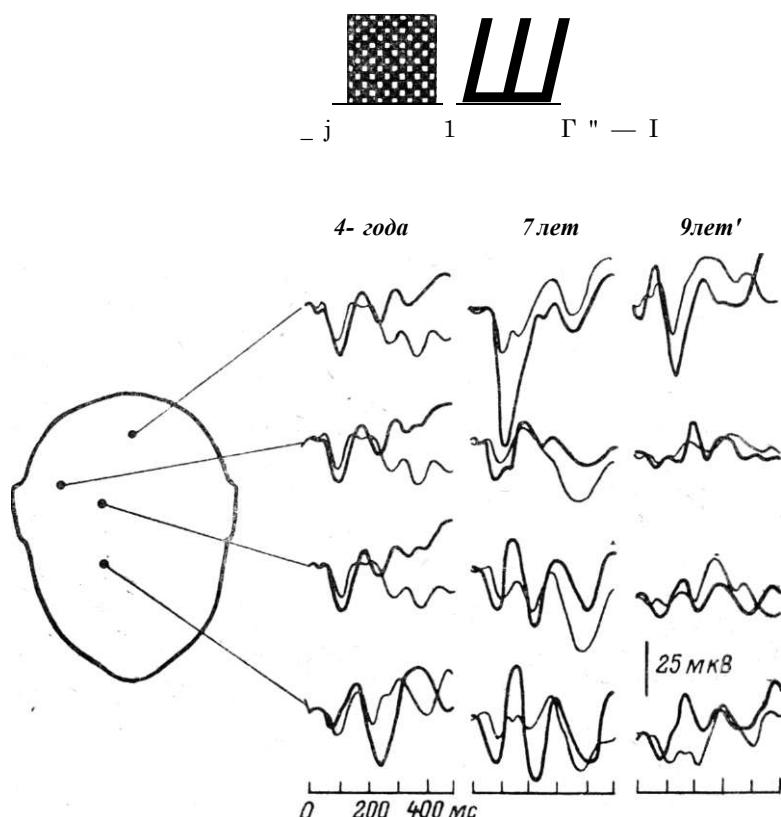
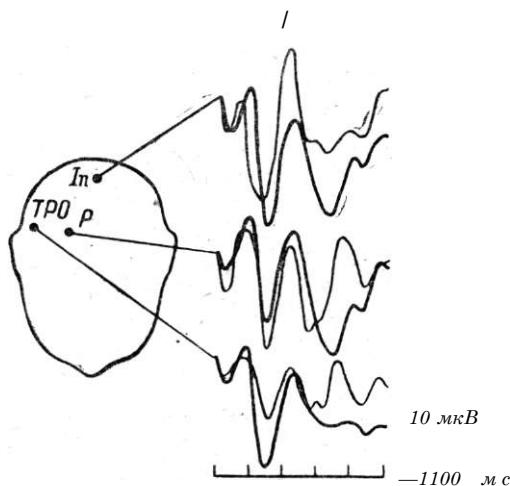


Рис. 61. Формирование регионарно специфичных ВП различных корковых зон на структурированные стимулы (толстая линия — шахматный рисунок, тонкая — диффузный засвет экрана).

Схема отведений обозначена слева.

значительной и достоверной (рис. 62, II), несмотря на преимущественную выраженность в ВП 50 % детей этого возраста негативности N_{200} . Отражение анализа сложного изображения в ТРО в том же компоненте ВП (P_{130}), который в зрительной проекционной зоне детей этого возраста наиболее реактивен в ответах на шахматный рисунок, позволяет считать, что в ТРО осуществляется восприятие сложного стимула по механизмам, близким к тем, которые в проекционной зоне обеспечивают выделение контраста (Фарбер, 1978; Бетелева, 1983). Приведенные данные позволяют считать, что в стар-

шем дошкольном возрасте различные корковые зоны уже специализированно вовлекаются в осуществление отдельных зрительных операций. В то время как нейронный аппарат проекционной коры реализует операцию выделения контраста, рецептивные поля ТРО,



Д

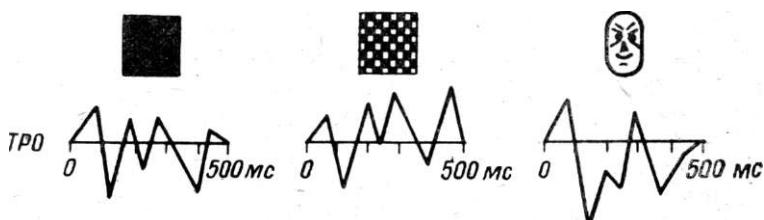


Рис. 62. Специфика зрительных ВП ребенка 6 лет при предъявлении стимулов разной сложности.

I — ВП на предъявление шахматного рисунка (тонкая линия) и схематического изображения лица (толстая линия). Обозначения отведений: *In* — область затылочного бугра по средней линии (*Inion*), *P* — теменная область, *TPO* — височно-теменно-затылочная. II — схемы ВП (средние по группе) в ТРО на предъявление освещенного квадрата, шахматного рисунка и изображения лица.

наличие которых показано в эксперименте (Gross, 1973), специализированно участвуют в анализе сложного зрительного стимула.

Описанным изменениям зрительной сенсорной системы после 5-летнего возраста соответствуют данные психологических (Запорожец 1962) и психофизиологических (Бетелева, 1983) исследований[^] согласно которым в возрасте 5—7 лет происходят существенные сдвиги в развитии воспринимающей функции, проявляющиеся в об-

легчении процесса выработки эталонов, в том числе на сложные, ранее не знакомые стимулы.

Динамика электрофизиологических коррелятов зрительного восприятия в процессе дальнейшего развития ребенка свидетельствует об усложнении системы сенсорного анализа. С возрастом в ТРО, так же как и в проекционной коре, снижаются выраженность и реактивность компонента P_{r30} . Наиболее реактивной в ТРО становится сенсорно-специфичная для данной корковой зоны негативность N_{2oa} . Возрастные изменения этого компонента в ТРО, так же как и усиление с возрастом волны P_{2w} в зрительной проекционной коре, рассматриваются как отражение усложнения процесса переработки информации в зрительной системе, связанного с возрастанием роли заднеассоциативных отделов коры в зрительной функции и их влияний на обработку информации в проекционной зоне (Фарбер и др., 1982). Наличие двусторонних связей заднеассоциативных и проекционной областей коры и возможность их взаимодействия были показаны в ряде работ (Mishkin, 1972; Савченко, Фарбер, 1980).

Включение в зрительное восприятие аппарата межцентральной интеграции проекционных и заднеассоциативных отделов коры и усложнение вследствие этого анализа и обработки сенсорного стимула приводят к удлинению времени осуществления этих процессов, следствием чего может быть описанный выше сдвиг реактивности к более поздним компонентам ВП. Следовательно, происходящее после 9—10-летнего возраста удлинение времени обработки сложных сенсорных стимулов следует рассматривать как результат совершенствования межцентральной интеграции в отдельных звеньях зрительной системы.

Физиологическое созревание передних ассоциативных областей мозга и произвольная регуляция сенсорной функции. Не менее важную роль в формировании системы зрительного восприятия играет морфофункциональное созревание переднеассоциативных отделов коры. Отражением участия переднеассоциативной коры в сенсорном анализе является наличие в центральной области и в лобных отделах зрительных ВП с основными компонентами, близкими по своим характеристикам к таковым проекционной зоны (Фарбер, Алферова, 1972). При этом отмечена регионарная специфичность ВП переднеассоциативных областей. В этих областях, особенно в лобной коре, наиболее выражены поздние фазы ответа (P_{200} 300— ~ 250) связанные с завершающими этапами переработки информации.

В онтогенезе ребенка формирование вызванной активности переднеассоциативных отделов является процессом постепенным. Локальные ВП в проекционной корковой зоне новорожденных отражают наличие ощущения и возможность первичного анализа стимула в раннем постнатальном онтогенезе. Однако в основе активного характера восприятия, как отмечал И. М. Сеченов (1958), лежит переход от собственно ощущений света, звука, прикосновения к умению видеть, слышать, осязать. Формирование этого «умения» на ранних этапах развития обеспечивается образованием связи чувствующего звена с двигательным аппаратом, результатом которого

является оптомоторная координация — первое проявление системной организации зрительного восприятия.

Бинокулярная фиксация, определяемая известной степенью зрелости процесса оптомоторной координации, устанавливается уже в конце первого месяца жизни; при этом процесс слежения четко детерминирован траекторией и скоростью перемещения раздражителя и зависит от попадания его в сформированные на этом этапе развития узкие рецепторные зоны сетчатки, запускающие глазные движения по цепи врожденного рефлекса с переключением на подкорковом уровне. Созревание моторной коры в грудном возрасте обеспечивает переход оптомоторной координации из пассивной в активную систему поиска внешней информации. Роль моторной коры в организации активного характера процесса восприятия особенно велика у маленьких детей, у которых различению фигур способствуют одновременные манипуляции с предметом, комбинация рассматривания с ощупыванием, что позволило психологам интерпретировать восприятие как действие по созданию образа-эталона, осуществляющееся при тесном взаимодействии зрительной и двигательной систем (Запорожец, 1962). Перцептивные познавательные действия, одним из которых является движение глаз, совершенствуются на протяжении дошкольного возраста. Критическим этапом, с которого глаз при ознакомлении с предметом начинает выделять наиболее существенные признаки, а познавательные действия отличаются большей свернутостью, является возраст 5—6 лет.

О задействованности моторной коры и ее возрастающей роли в зрительной функции свидетельствует появление и стабилизация в этой зоне в течение первых лет жизни ребенка зрительных ВП. В возрасте 6 лет при предъявлении различных зрительных задач основные компоненты ВП моторной коры становятся реактивными в том же временном интервале (до 200 мс), что и в проекционной зрительной зоне, причем следует отметить, что степень вовлечения моторной коры возрастает при переходе от простого стимула к сложному (рис. 61).

Одним из важных аспектов обработки информации является опознание стимула с оценкой его сигнальной и биологической значимости (Иваницкий, 1976; Костандов, Важнова, 1976; Бетелева и др., 1977). Как показали исследования, проведенные в условиях затрудненного опознания с использованием режима обратной маскировки (Фарбер и др., 1982), фактор опознания существенно влияет на параметры ВП различных областей коры и характер этого влияния изменяется с возрастом (рис. 63).

Определенные сдвиги в характеристиках ответа отмечены уже у 5-летних детей. Они проявляются в наличии генерализованных по коре больших полушарий изменений компонентов ВП, причем у детей этого возраста, в отличие от более старших, достоверное по группе облегчение негативной волны $iV_{250-300}$ отмечено в проекционных отделах, в то время как в переднецентральных оно прослеживается лишь на уровне тенденции. В 9—11-летнем возрасте четкое достоверное увеличение компонента $N_{2\Gamma\circ}$ при опознании отмечено

в лобной области. Такой тип зависимости параметров ВП от фактора опознания сохраняется в ходе дальнейшего онтогенеза и расценивается как показатель участия лобных отделов коры в операции опознания. Изменение степени участия лобных отделов коры в сенсорной функции коррелирует с существенными изменениями в морфологии этих зон в указанном возрастном диапазоне (Шевченко, 1972).

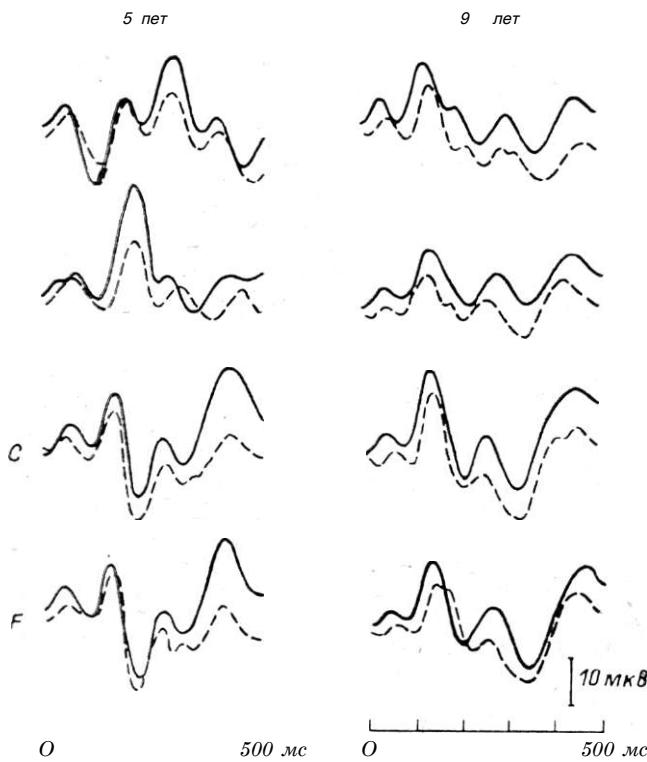


Рис. 63. Влияние фактора опознания на характеристики ВП разных областей коры больших полушарий у детей пяти и девяти лет.

Штриховые линии — ВП на неопознанные стимулы, сплошные — на опознанные. О, Г, С, F — отведения соответственно от затылочной, височно-теменно-затылочной, центральной и лобной областей коры.

Морффункциональное созревание переднеассоциативных отделов коры и их возрастающая в процессе онтогенеза роль в зрительной функции проявляются не только в вовлечении в обработку сенсорного стимула, но и в регуляции сенсорных процессов, направленных на решение определенной перцептивной задачи (Лурия, 1973). Конкретные пути и возможные механизмы реализации влияний лобных отделов на другие структуры мозга будут рассмотрены нами ниже при изложении материалов о формировании в онтогенезе процесса внимания. Здесь остановимся лишь на данных, имеющих непосред-

ственное отношение к совершенствованию процесса восприятия с возрастом.

Регулирующее влияние лобных отделов коры определяет избирательный характер вовлечения различных областей неокортикса в сенсорный процесс в зависимости от конкретных задач и потребностей и находит свое отражение в соответствующей динамике ВП при введении словесной инструкции. Исследования закономерностей изменений регионарных ВП при введении словесной инструкции, проведенные на взрослых, позволили выявить неоднозначные изменения

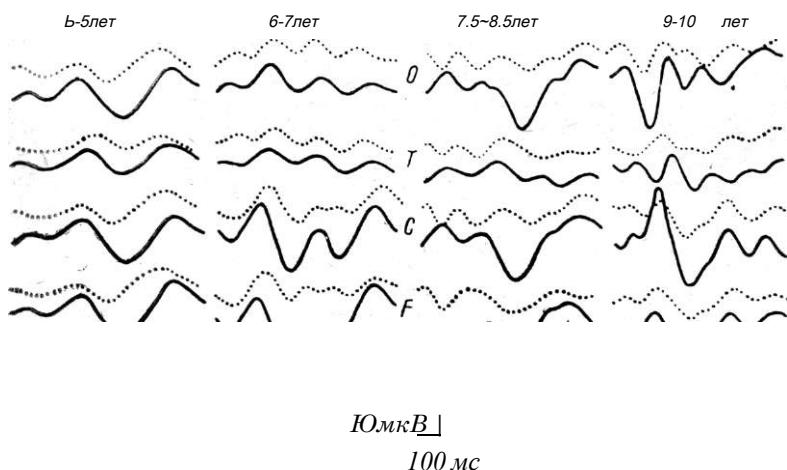


Рис. 64. Динамика регионарных ВП при мобилизации внимания у детей разного возраста.

Пунктирные "линии" — ВП в ситуации спокойного наблюдения, сплошные — при необходимости экстренного реагирования на значимый стимул, Обозначения отведенений — как на рис. 63.

ответов в различных корковых зонах в соответствии с их участием в реализуемой деятельности. Нарушение избирательного реагирования областей коры на значимый стимул при поражении лобных долей позволило рассматривать эти отделы коры как важнейшее звено в произвольной регуляции сенсорной функции (Симерницкая, 1970).

Исследование возрастных закономерностей формирования произвольной регуляции зрительной функции, проведенное при сопоставлении ВП на структурированные стимулы, регистрируемых в ситуации спокойного наблюдения, и ответов на те же стимулы при введении инструкции, направленной на выделение значимого стимула (Фарбер и др., 1982), показало, что в возрасте 3—4 лет, несмотря на усвоение детьми словесной инструкции, она не выполнялась и не влияла на параметры ВП. Организация деятельности в соответствии с инструкцией и соответственно определенные изменения в параметрах ВП обнаруживались с 4—5-летнего возраста (рис. 64). Существенные изменения в произвольной регуляции восприятия от-

мечены начиная с 6—7 лет. В этом возрасте в ситуации мобилизации внимания наблюдается закономерное облегчение вторичных фаз ВП (латентность более 200 мс) в переднецентральных отделах. С возрастом пространственно-временная картина динамики вызванной активности в ситуации, требующей экстренного реагирования на значимый стимул, качественно изменяется. К 9—10 годам, когда морфофункциональная зрелость переднеассоциативных отделов и их связей с другими структурами мозга обеспечивает сформированность механизмов внимания (Дубровинская, 1985), введение мобилизующей инструкции вызывает четкие дифференцированные изменения в параметрах ВП, регистрируемых как в ассоциативных отделах, так и в проекционной коре. Заслуживает внимания тот факт, что начиная с 9—10-летнего возраста при произвольной регуляции сенсорной функции в различных отделах коры отмечается облегчение тех компонентов регионарных ВП, в которых в наибольшей мере отражается специализированное участие соответствующих корковых зон в зрительном восприятии. Такими компонентами в 9—10 лет, как было отмечено выше, являются P_{130} в зрительной коре, P_{130} и Γ_{200} в ТРО и более поздние фазы (P_{250} — iV_{260} — Z_{300} — $P300$) в переднецентральных отделах.

Исследование регионарных ВП при предъявлении различных словесных инструкций показало, что возможность избирательного включения корковых зон в процесс восприятия в соответствии с данной программой совершенствуется до 14—15-летнего возраста (Бетелева и др., 1977).

Длительность функционального созревания лобных отделов коры и их роль в системной организации процесса восприятия находит свое отражение также в формировании межполушарных различий механизмов зрительного опознания. Результаты исследования особенностей зрительного восприятия детей и подростков при латерализованном предъявлении оформленных стимулов (Бетелева, Фарбер, 1984) показали, что доминантность полушарий в зрительной функции не является жестко фиксированной и однозначной на протяжении всего периода онтогенеза. Опережающее созревание первичных сенсорных процессов определяет раннюю правостороннюю асимметрию зрительного восприятия и реализацию правополушарного типа опознания с одновременным анализом всех признаков сигнала (Леушкина и др., 1982). Описанный авторами и характерный для левого полушария взрослых классификационный тип опознания⁴, опирающийся на выделение разделительных значимых признаков⁵ не сформирован еще в детском и подростковом возрасте. Этому соответствует отсутствие преимущественной выраженности поздних компонентов ВП в переднеассоциативных областях левого полушария подростков, в то время как у взрослых обнаруживается четкая левосторонняя асимметрия этих фаз ответа, в особенности поздней позитивности (рис. 65). Учитывая данные о связи этого компонента с процессом принятия решения (Костандов, Важнова, 1976; Иваницкий, 1976), а также имея в виду роль лобных областей в этом процессе (Лурия, 1973), можно полагать, что вовлечение этих отделов

коры, преимущественно левого полушария, в реализацию поздних этапов переработки зрительной информации определяет формирование типа опознания, базирующегося на выделении значимого различительного признака.

Созревание переднеассоциативных отделов коры и совершенствование их регулирующих влияний на другие отделы мозга являются завершающим этапом формирования системы восприятия как дина-

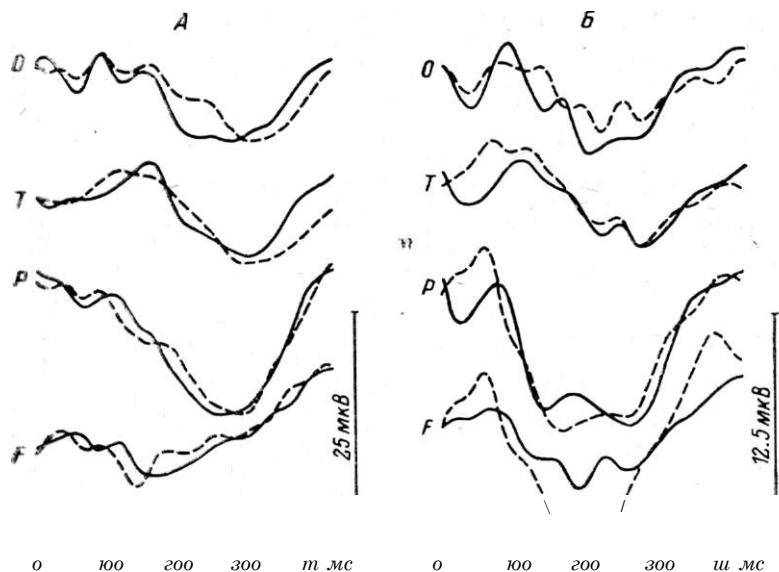


Рис. 65. Асимметрия ВП при латерализованном предъявлении структурированных стимулов у подростков (A) и у взрослых (Б).

•Пунктирные линии — левое полушарие, сплошные — правое. Обозначения отведений — как на рис. 63.

мической функциональной констелляции структур, избирательно вовлекающихся в прием и переработку информации в зависимости от конкретных задач и потребностей. Одним из важнейших условий, "обеспечивающих" этот процесс, является постепенное становление в онтогенезе пластических межцентральных связей (Хрипкова, Фарбер, 1983), роль которых в организации деятельности мозга была показана Н. П. Бехтеревой (1974). Заключительный этап развития воспринимающей системы обеспечивает оптимальные условия для адекватного реагирования на внешние воздействия.

Как уже отмечалось выше, восприятие как системный акт осуществляется при тесном взаимодействии с процессом внимания, существенно меняющим состояние реагирующей системы, организацию и реализацию наличной деятельности.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ВНИМАНИЯ

Электроэнцефалографический анализ ориентировочной реакции у детей. Механизмы, обеспечивающие оптимальное состояние реагирующей системы, постепенно формируются в онтогенезе. Их становление является процессом многообусловленным, зависящим от ряда взаимодействующих факторов. Возрастная специфика организации внимания определяется прежде всего функциональной зрелостью корковых процессов анализа, многопараметрической обработки и оценки поступающей информации, результаты которых управляют системой активации мозга (Соколов, 1964; Кратин, 1973) и онтогенетическими преобразованиями мотивационно-потребностной сферы.

Основой для суждения о формировании процесса внимания и его нейрофизиологических механизмов могут являться результаты электрофизиологических исследований ориентировочной реакции (ОР) на новые стимулы в различные возрастные периоды. Основываясь на представлении о роли ОР в оптимизации процессов, обеспечивающих афферентное, центральное и исполнительное звенья поведенченского акта путем управления активацией системой мозга (Соколов, 1964; Латаш, 1968; Кратин, 1973), можно считать, что ОР и внимание принципиально сходны по характеру системной организации определяющих их нейрофизиологических механизмов.

Исследования проявления внимания новорожденных путем анализа двигательных, вегетативных и электроэнцефалографических реакций на новые стимулы показали (Касаткин, 1951; Фарбер, 1969; Dorros et al., 1979; McGuire, Turkewitz, 1979), что ориентировочные реакции на этом этапе онтогенеза включены в систему оборонительного и пищевого поведения, связаны с соответствующими базовыми потребностями и оптимизируют протекание безусловнорефлекторных реакций. Основной характеристикой стимула, детерминирующей направленность примитивных ориентировочных рефлексов, является его интенсивность, т. е. простейшие изменения внешних воздействий, которые способна анализировать ЦНС новорожденных. Такой тип организации поведения носит адаптивный характер: при высоких интенсивностях стимуляции и незрелости механизмов анализа целесообразно для выживания воспринимать новизну как угрозу (Вацуро, 1962). Эффекты внешних стимулов средней интенсивности, приводящие к усилиению только врожденных пищевых реакций (сосание), являются зачаточным проявлением оптимизации протекания нервных процессов на фоне ОР.

Электроэнцефалографические исследования (Ellingson, 1967; Фарбер, 1969) показали, что активация коры больших полушарий новорожденных, вызванная экстрапростимулом, обусловливает в основном сдвиги функционального состояния ЦНС от сна к бодрствованию, а возможность возникновения эффектов мобилизации в континууме бодрствования, обеспечивающих анализ поступающей информации,

существенно ограничена. Это соответствует представлению А. А. Волохова (1968) о том, что ОР новорожденных лишена исследовательского компонента.'

Формирование в первые месяцы постнатального онтогенеза сенсорного опыта и развитие познавательной потребности приводят к существенным изменениям поведения ребенка. Возникает возможность выделения качества новизны стимула. Начиная с 2—3-месячного возраста, по данным Кагана (Kagan, 1970), у ребенка уже может формироваться модель, аналогичная нервной модели стимула Е. Н. Соколова (1960), и возникновение реакций на новый стимул обусловливается оптимумом рассогласования стимула с моделью {Kinney, Kagan, 1976} на основе тех признаков, которые способна анализировать и фиксировать нервная система. В этот период онтогенеза экстрапостимул начинает вызывать появление установочных реакций: поворот глаз,- головы, движение рук в сторону действующего раздражителя (Касаткин, 1951; Junker, 1972; Фонарев, 1977). Восприятие новых стимулов начинает сопровождаться характерным «комплексом оживления», при этом эмоциональный фон актуализирует действующий стимул и удлиняет время общения с ним ребенка, способствуя при незрелых механизмах анализа его лучшему восприятию .

По данным электроэнцефалографических исследований, с 3—4-месячного возраста предъявление нового стимула приводит к увеличению выраженности и амплитуды медленных волн тета-диапазона с частотой 4—7 Гц (Dummett, 1965), что является электроэнцефалографическим коррелятом комплекса поведенческих реакций на новизну в периоде раннего детства и дошкольного возраста.

На основании приведенных данных можно считать, что 2—3-месячный возраст, когда отмечаются определенные признаки кортикализации функций (Peiper, 1962), является критическим периодом для формирования процесса внимания. Становление механизмов анализа и первичной обработки информации, с одной стороны, развитие познавательной потребности — с другой, способствуют привлечению и поддержанию внимания к новому стимулу, а включающиеся механизмы активации обусловливают сдвиг функционального состояния в континууме бодрствования, что вместе с комплексом поведенческих и вегетативных реакций обеспечивает оптимизацию восприятия информации. С этого момента начинают реализовываться функциональное значение ОР и внимания и их роль в процессе научения развивающегося организма.

Формирование внимания в дошкольном возрасте тесно связано с развитием в этот период онтогенеза воспринимающей функции мозга и в свою очередь оптимизирует процесс восприятия различных объектов, в основном их конкретных характеристик (Connor, Schackman, 1977). Развивающаяся познавательная потребность и высокая эмоциональность обусловливают выраженное предпочтение новых раздражителей (Hutt et al., 1976).

Исследование электроэнцефалографических и вегетативных реакций на новые стимулы в дошкольном возрасте (Дубровинская, 1985)

показало, что наиболее эффективными для привлечения внимания являются стимулы, обладающие непосредственной эмоциональной значимостью. Электроэнцефалографическая реакция на новые стимулы, возникающая одновременно с вегетативными компонентами ориентировочного рефлекса, представлена в этом возрасте усилением выраженности медленных волн тета-диапазона и альфа-колебаний (рис. 66), что отличает ее от зрелого электроэнцефалографического компонента ОР в виде блокады альфа-ритма. На основе литературных данных об электроэнцефалографических коррелятах эмоционального реагирования у детей и взрослых (Денисова и др., 1975; Русалова, 1980) было выдвинуто предположение, что активация, возникающая при ОР и привлечении внимания к стимулу у дошкольников, является по своему функциональному значению эмоциональной активацией, связанной с предпочтением новых привлекательных стимулов (Дубровинская, 1985).

Значительное влияние эмоциональной активации на осуществление процесса восприятия у дошкольников выявилось в исследованиях характеристик ВП на стимулы, одинаковые по физическим параметрам и отличающиеся по эмоциональной значимости (Фарбер, Богина, 1978).

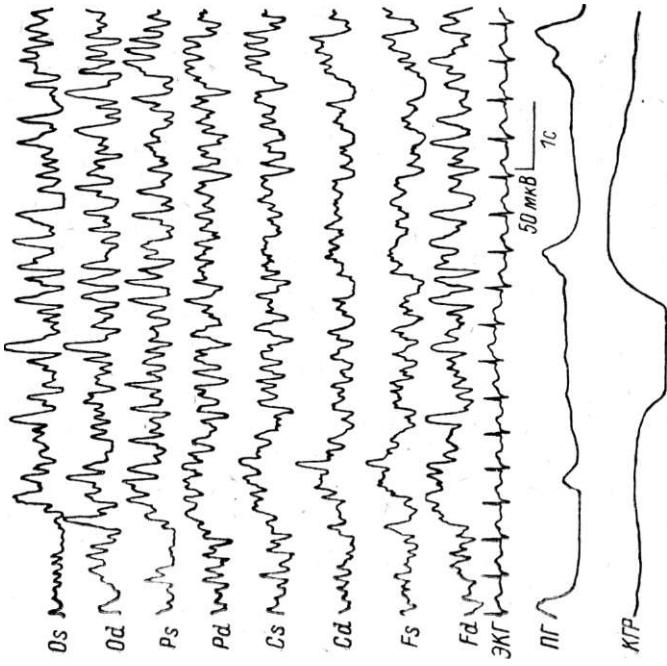
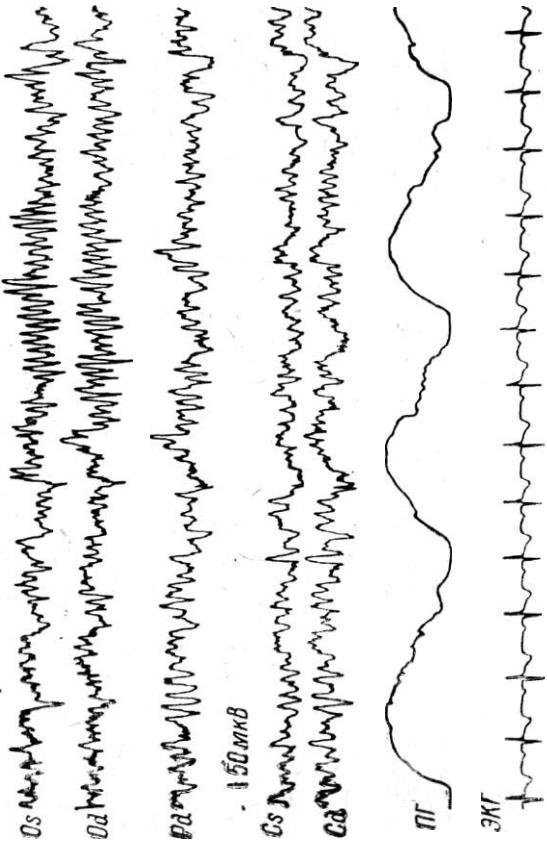
Описанные особенности активационных процессов определяют и специфику произвольного внимания в этом возрасте. Начало проявлений элементов произвольного внимания обнаруживается в раннем детстве при первых контактах ребенка со взрослыми людьми (Выготский, 1956а). Формирование системы восприятия речи (Кольцова, 1967) способствует направленности внимания ребенка на те объекты, на которые указывает взрослый. Однако, согласно А. Р. Лурдрия (1973), до 5-летнего возраста формирующаяся социальная форма внимания, опосредованная речевой инструкцией, легко оттесняется ОР, возникающей на непосредственно действующие новые, привлекательные раздражители. Тем не менее речевые воздействия, адресованные «зоне ближайшего развития» ребенка (Выготский, 1956б), подготавливают возможность привлечения внимания не только к конкретным, но и более отвлеченным характеристикам стимула.

В старшем дошкольном возрасте (6—7 лет) существенно возрастает способность подчинять процесс восприятия (рис. 64) и ответные действия речевой инструкции, не достигая, однако, уровня, характерного для более старших детей. На этом этапе онтогенеза еще преобладает эмоциональная активация, компенсирующая недостаток сведений, необходимых для достижения цели, и обеспечивающая продолжение действий и поиск новой информации (Симонов, 1965). Наряду со свойственным более раннему возрасту эмоциональным

Рис. 66. Электроэнцефалографическая реакция активации в виде усиления альфа-ритма (A) и тета-колебаний (B) в ответ на предъявление новых стимулов у детей 3—4-летнего возраста.

O, P, C, F — отведения соответственно от затылочных, теменных, центральных и лобных областей левого (s) и правого (c) полушарий. ЭКГ — электрокардиограмма, ПГ — пневмограмма, ИГР — кожно-гальваническая реакция.

A



типов активации при внимании в небольшом проценте случаев обнаруживается и зрелая форма корковой активации — блокада альфа-ритма, выраженная в основном в каудальных отделах коры больших полушарий (рис. 67, I) и расцениваемая как реакция на информационную составляющую среды (Соколов, 1964; Русалова, 1980; Дубровинская, 1985).

С началом систематического обучения в школе этот тип корковой активации становится доминирующим. При этом отмечены определенные черты незрелости электроэнцефалографического выражения активационных процессов. Если у взрослого в ответ на новый стимул

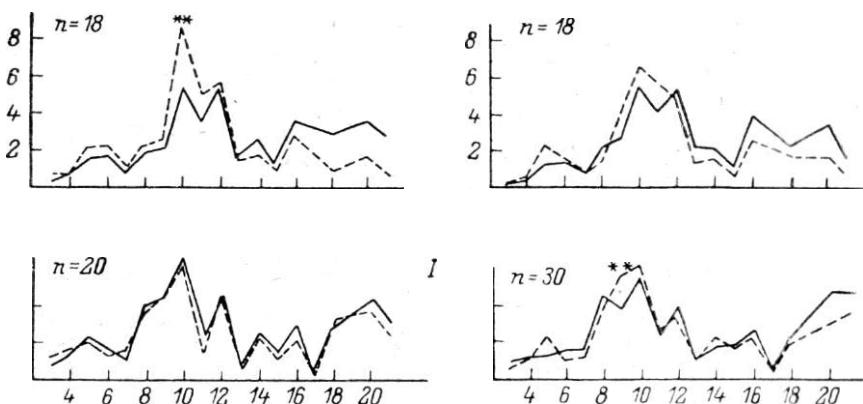


Рис. 67. Групповые усредненные частотные гистограммы электроэнцефалографических реакций на новый стимул.

I — дети 6—7 лет, II — 9—10 лет. Штриховые линии — фон, сплошные — реакция. По оси абсцисс — частота колебаний, Гц; по оси ординат — среднее число колебаний каждой частоты. Слева — левое, справа — правое полушарие. ** — $P < 0.01$.

блокируется в основном ведущая частота 10 Гц, то у 7—8-летних детей наблюдается более генерализованная блокада с включением и субдоминантных частот. Другой особенностью реакции активации в этом возрасте является ее большая выраженность в ответ на эмоционально значимые стимулы (фрагменты из мультфильмов) по сравнению с эмоционально нейтральными (чистые тоны). Наряду с некоторым усилением на ЭЭГ в ответ на новый стимул медленных волн тета-диапазона это свидетельствует о сохраняющемся еще в 7—8 лет вкладе эмоциональной активации в процесс внимания.

Следует подчеркнуть установленную в комплексных нейрофизиологических и психологических исследованиях корреляцию электроэнцефалографического вырая?ения корковой активации и уровня познавательной мотивации. Показано (Дубровинская, 1985), что в группе детей с относительно высоким уровнем познавательной мотивации блокада альфа-ритма при ОР выражена больше в левом полушарии, в то время как при более низкой познавательной мотивации она доминирует в правом, что свойственно и старшим дошкольникам.Правополушарная локализация электроэнцефалографической реак-

ции активации сочетается со значительной выраженностью **игрового мотива**.

Качественные сдвиги в организации процесса внимания **отмечаются** у детей 9—10 лет. В этом возрасте не выявляются реакции на новый стимул в виде усиления тета-ритма. В то же время **отмечается** возрастание реактивности альфа-диапазона при внимании — появление генерализованной блокады альфа-ритма с закономерным вовлечением в реакцию лобных отделов коры и преимущественной выраженностью в левом полушарии (рис. 67, II). Блокада альфа-ритма отмечается в области его ведущей частоты (10 Гц). Формирование дефинитивного типа электроэнцефалографической реакции активации коррелирует со становлением четкой моды альфа-ритма и его пространственно-временной организации (Фарбер, Алферова, 1972; Шеповальников и др., 1979). Учитывая роль нервных элементов коры больших полушарий в генерации альфа-ритма, формирование зрелого типа его реактивности следует рассматривать как показатель развивающейся кортикализации процесса внимания, в основе которой лежит нарастающее вовлечение коры больших полушарий в анализ стимула при ОР. Сопоставление электроэнцефалографических характеристик внимания на различные по качеству стимулы показало, что в этом возрасте эмоционально нейтральные раздражители впервые становятся более эффективным возбудителем **внимания** по сравнению со стимулами, обладающими непосредственной **эмоциональной** значимостью.

Принято рассматривать раздражители, не несущие эмоциональной и специально задаваемой инструкцией смысловой нагрузки, **как** индифферентные. Такое представление вряд ли правомерно для условий эксперимента, когда в ситуации неопределенности испытуемый пытается оценить стимул и выявить его информационную значимость. На основании изложенных выше данных можно сказать, что **эта способность, характерная для функционирования зрелой системы, постепенно формируется в онтогенезе.**

О развивающейся способности к выделению, анализу и оценке различных аспектов информационного содержания стимула свидетельствуют обнаруженные к 9 годам и не свойственные дошкольникам перестройки вызванной активности, адекватные градациям информационной значимости одинаковых по физическим характеристикам зорительных стимулов (Дубровинская, Шуршалина, 1977).

На возрастающую в процессе развития ребенка роль отвлеченных характеристик стимула в привлечении и поддержании внимания[^] опосредованную созреванием корковых механизмов анализа, указывают данные о формировании к 9—10 годам организованного, фазно протекающего и более длительного, чем в младшем возрасте, процесса угасания электроэнцефалографической реакции активации при повторных применениях стимула (Дубровинская, 1985). По мнению Е. Н. Соколова (1964), последовательное возникновение ОР при повторении одного и того же стимула может быть связано с появлением, оценкой и огверганием (в случае угасания ОР) различных гипотез относительно стимула и вызываемых им последствий. Оце-

нивая с учетом этих соображений ход угасания ОР у детей школьного возраста, следует считать, что выявленная волнообразность динамики этого процесса, приводящая к некоторому замедлению угасания, отражает не дефицит функциональных возможностей ЦНС, а прогрессивно развивающуюся способность к многопараметрической оценке свойств стимула, выдвижению и рассмотрению различных гипотез, стимулируемых формирующейся познавательной потребностью. Результатом оперативного взаимодействия систем выделения и анализа признаков, оценки их новизны и значимости с системой активации является регулируемая динамика активационных процессов, отражающая совершенствование организации внимания с возрастом.

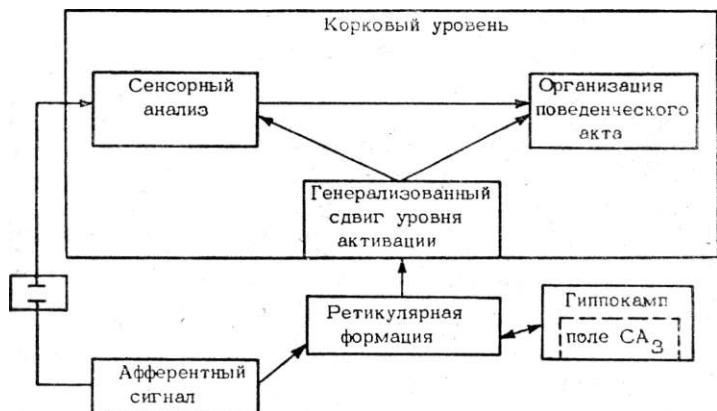
Формирование механизмов корковой активации и организации внимания с возрастом. Становление процессов регулируемой корковой активации коррелирует с ходом созревания лобных областей коры больших полушарий и их связей с другими отделами мозга, что вполне соответствует роли переднеассоциативной коры как высшего регуляторного центра в интегративной деятельности мозга. Располагая результатами анализа и интеграции, лобные доли оказывают влияние на другие структуры по широкой системе горизонтальных и вертикальных связей с неспецифическими структурами среднего мозга, таламуса и лимбической системы (Nauta, 1971), оказывающими, помимо генерализованных, и локальные влияния на различные области неокортикса. Источниками локальных активирующих влияний являются неспецифический таламус (Skinner, Lindsley, 1971) и структуры лимбической системы (Sierra, Fuster, 1968; Костандов, 1983; Дубровинская, 1985).

В экспериментальных нейрофизиологических исследованиях (Дубровинская, 1972, 1975) показаны наличие и постепенное формирование в онтогенезе двусторонних функциональных связей гиппокампа и неокортикса. Нисходящие корково-гиппокампальные влияния, формирующиеся на базе проинтегрированной в коре информации, обеспечивают регулируемую динамику активационных процессов, адекватную градациям новизны и значимости стимулов. Восходящим влияниям медиальных отделов гиппокампа принадлежит важная роль в создании локальных очагов корковой активации и соответственно в избирательном в пространстве и во времени облегчении процессов переработки информации в коре больших полушарий. Схема организации активационных процессов представлена на рис. 68. Становление в онтогенезе механизмов управляемой локальной активации определяется морффункциональным созреванием лобных отделов коры больших полушарий.

Постепенность формирования с возрастом системы регулируемой активации прослеживается при анализе пространственно-временной организации биопотенциалов в ситуации внимания у детей. В исследованиях В. В. Алферовой (1977) была показана четкая тенденция к переходу от более диффузных связей различных областей коры с преимущественной локализацией их в каудальных отделах мозга в 5-летнем возрасте к формированию локальных очагов, удерживаю-

шихся при повторных применениях команды «внимание» и перемещающихся в переднечентральные отделы коры правого (в 7—8 лет) и левого (в 9—11 лет) полушарий.

Незрелый тип активации



Зрелый тип корковой активации

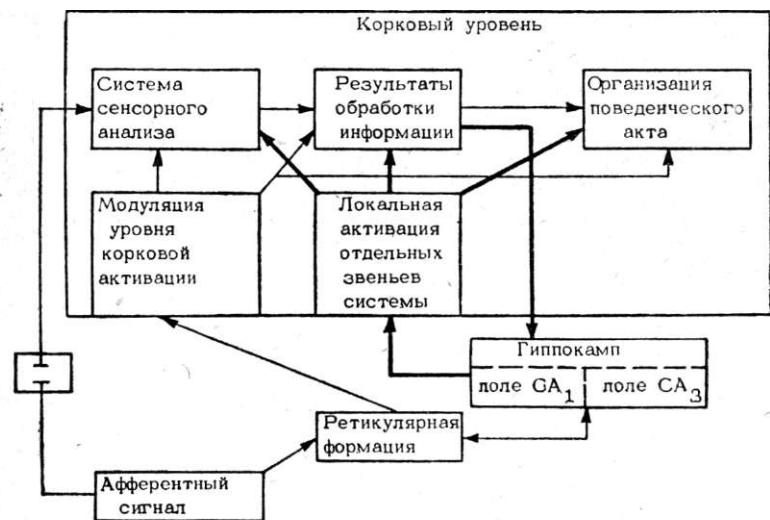


Рис. 68. Схема формирования механизмов корковой активации в онтогенезе.

Формирование локальных очагов взаимосвязанной активности можно рассматривать как условие для проявления основного свойства произвольного внимания, его избирательности.

Гетерохрония формирования различных характеристик внимания, позднее развитие механизмов его организации, а следовательно,

и регуляции посредством этого процесса осуществления различных форм интегративной деятельности свидетельствуют о чрезвычайной сложности системы управления, развитие которой определяется возможностями функционального блока, занимающегося анализом и оценкой различных характеристик ситуации, в которой осуществляется та или иная деятельность. В качестве аргумента в пользу этого положения можно рассматривать данные о формировании специфической сенсорной функции в том же возрастном диапазоне и ее существенных изменениях в 9—10 лет.

Развитие механизмов регуляции внимания с возрастом проявилось в описанном выше совершенствовании процесса избирательного реагирования и лежащей в его основе организации межцентральных отношений. Оно проявляется также в онтогенетической динамике такого четкого электроэнцефалографического индикатора внимания, как так называемая волна ожидания Уолтера (Walter, 1966). В этом показателе проявляется регуляция процесса на основе учета таких характеристик внешних воздействий, как их последовательность и время появления. Волна ожидания не обнаруживается у детей до 3-летнего возраста, от 3 до 7 лет неустойчива и имеет небольшую амплитуду, что связывается с неустойчивостью внимания и повышенной отвлекаемостью, а начиная с 8-летнего возраста приближается по своим характеристикам к таковой у взрослых (Резникова, Смирнов, 1979).

Изложенные данные дают основание расценивать период от 7—8 к 9—10 годам как важнейший этап становления системной организации процесса внимания.

С 11—12 лет у детей начинаются существенные перестройки, связанные с половым созреванием. Значительные изменения в деятельности гипotalамо-гипофизарной системы на этом этапе развития отражаются в характеристиках активационных процессов, лежащих в основе внимания. У подростков, особенно на начальных стадиях полового созревания, в сравнении с 9—10-летними снижается выраженность как коркового, так и вегетативных компонентов ОР. В значительном числе случаев в ответ на новые стимулы обнаруживается реакция усиления альфа-колебаний, свойственная детям младшего возраста и характерная, как отмечалось выше, для эмоционального реагирования.

Анализ пространственно-временной организации ритмов ЭЭГ подростков показал, что в ситуациях непроизвольного и произвольного внимания электроэнцефалографические изменения носят генерализованный и однотипный характер в различных областях коры. Отмечаются высокие значения функции когерентности биопотенциалов дистанционно удаленных корковых зон (рис. 69, А), что свидетельствует о наличии неспецифических генерализованных влияний (Ливанов, 1981; Фарбер, Кирпичев, 1985) и снижении роли механизмов локальной активации, лежащих в основе произвольного внимания.

Изменение процессов корковой активации на начальных стадиях полового созревания определяет особенности произвольной регуляции функций на этом этапе развития. Исследование электроэнцефало-

графических коррелятов селективного восприятия при мобилизации внимания, обусловленной словесной инструкцией, показало, что свойственная детям 9—10-летнего возраста дифференцированность реагирования различных отделов коры в этой ситуации сменяется у подростков 11—13 лет однотипным генерализованным нерезко выраженным изменением ВП, характерным для младшего возраста.

Специфика электроэнцефалографических характеристик непроизвольного и произвольного внимания коррелирует с известными осо-

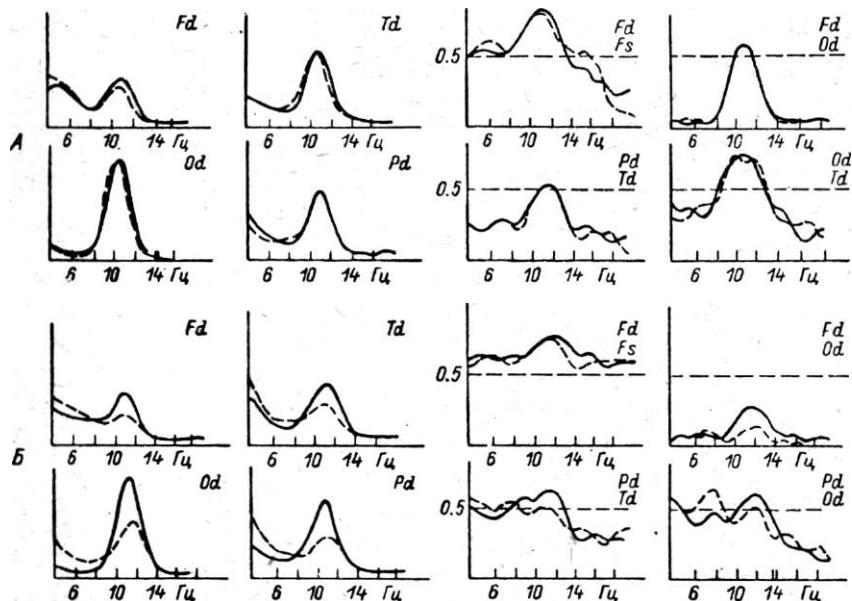


Рис. 69. Спектральные характеристики ритмов ЭЭГ подростка на начальном (А) и завершающем (Б) этапах полового созревания.

I — спектр плотности мощности; *II* — функция когерентности. По оси абсцисс — частота, Гц; по оси ординат на *I* — спектральная плотность мощности, отн. ед., на *II* — значение функции когерентности. Горизонтальные прерывистые линии соответствуют значимому уровню когерентности. Сплошные линии — фон, штриховые — произвольное внимание. Обозначения отведений — как на рис. 63 и 66.

бенностями психологического статуса и поведенческих реакций подростков, отличающихся высокой эмоциональностью и сниженным уровнем коркового контроля.

К концу подросткового периода, на завершающих этапах полового созревания, исчезают описанные отклонения в организации процесса внимания. К 14—15-летнему возрасту отмечается избирательность вовлечения определенных областей коры больших полушарий в реакцию на новые стимулы и в ответ на мобилизующую словесную инструкцию. Эта избирательность проявляется не только в формировании локальных фокусов взаимосвязанной активности, но и в диф-

ференциации функции когерентности по отдельным частотным составляющим ритмов альфа-диапазона (рис. 69, *Б*).

Функциональная гетерогенность альфа-ритма установлена в ряде исследований (Suzuki, 1974; Galin et al., 1978; Гоман, Мачинский, 1983), отмечена постепенность ее формирования в процессе развития ребенка (Mathis et al., 1980; Дубровинская, 1985). Определенные данные о функциональном смысле такого дифференцированного реагирования были получены при исследовании подростков с разным типом умственной работоспособности (Фарбер, Кирпичев, 1985). Показано, что спектр мощности ЭЭГ у лиц с низким уровнем работоспособности характеризуется наличием генерализованного моночастотного ритма 10 Гц, функция когерентности которого достигает значимых величин даже между удаленными зонами коры; реактивность этого ритма низка и односторонна при различных функциональных состояниях. В отличие от этого у подростков с высокой работоспособностью выявлены дифференцированные изменения отдельных частотных составляющих спектра ЭЭГ, низкий уровень дистантных связей и преимущественное наличие значимых показателей функции когерентности по узким субдиапазонам альфа-ритма (8—9 и 11—12 Гц) в отдельных областях коры, функциональное объединение которых адекватно реализуемым видам деятельности.

На основании приведенных данных увеличивающаяся с возрастом дифференцированность реагирования отдельных ритмических составляющих и установление локальных связей по узкому диапазону частот можно расценить как становление оптимальной системной организации процесса внимания к концу подросткового возраста. Формирование нейрофизиологических механизмов внимания на этом этапе развития проявляется в совершенствовании произвольной регуляции процесса восприятия. К завершению полового созревания в ситуации произвольного внимания, создаваемой словесной инструкцией, отмечается избирательное облегчение процессов анализа и переработки сенсорного стимула в тех областях коры, которые специализированно участвуют в акте восприятия, что обусловлено, как было показано, включением механизмов регулируемой высшими отделами коры больших полушарий локальной корковой активации.

Таким образом, анализ электроэнцефалографических коррелятов процессов восприятия и внимания в широком возрастном диапазоне — от новорожденности до подросткового возраста включительно — свидетельствует о длительности их формирования. Совершенствование системной организации психофизиологических функций в онтогенезе определяется становлением пластического межцентрального взаимодействия, обеспечивающего расширение сферы структур, задействованных в реализации этих функций, и возрастающей избирательностью их вовлечения, опосредованной включением локальной управляемой активации.

Особая роль принадлежит механизмам локальной активации, созревание которых обеспечивает селективное восприятие и произвольное направленное внимание, создавая тем самым условия для адаптивного реагирования на внешние воздействия.

ЛИТЕРАТУРА

- Аветисов Э. С. Охрана зрения детей. М., 1975. 272 с.
- Алферова В. В. Зрительный вызванный потенциал в электроэнцефалограмме детей различного возраста // Журн. высш. нерв. деят. 1970. Т. 20. С. 1198-1203.
- (Алферова В. В.) Alferova V. V. Changes of space-time connections in cerebral cortex of children during sustained attention // Electroenceph. Clin. Neurophysiol. 1977. Vol. 43. P. 457—459.
- Бауэр Т. Психическое развитие младенца. М., 1979. 319 с.
- Ветелева Т. Г. Нейрофизиологические механизмы зрительного восприятия. М., 1983. 173 с.
- Ветелева Т. Г., Дубровинская Н. В., Фарбер Д. А. Сенсорные механизмы развивающегося мозга. М., 1977. 175 с.
- Ветелева Т. Г., Фарбер Д. А. Электрофизиологический анализ межполушарных механизмов зрительного опознания // Журн. высш. нервн. деят. 1982. Т. 32. С. 841-847.
- Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л., 1974. 151 с.
- Вацуро Э. Г. Ориентировочный и исследовательский рефлексы и развитие их в онтогенезе и филогенезе // Вопр. психол. 1962. № 1. С. 113—120.
- Ветер Л. А. Восприятие и обучение. М., 1969. 365 с.
- Волохов А. А. Очерки по физиологии нервной системы в раннем онтогенезе. М., 1968. 312 с.
- Выготский Л. С. Развитие высших форм внимания в детском возрасте // Избранные психологические исследования. М., 1956а. С. 389—425.
- Выготский Л. С. Проблема обучения и умственного развития в школьном возрасте // Избранные психологические исследования. М., 1956б. С. 438—462.
- Выготский Л. С. Восприятие и его развитие в детском возрасте // Развитие высших психических функций. М., 1960. С. 235—258.
- Глазер В. Д. Механизмы опознания зрительных образов//Вестн. АН СССР. 1970. № 7. С. 30—37.
- Глазер В. Д. Кусочный Фурье-анализ изображений и роль затылочной, височкой и теменной коры в зрительном восприятии // Физиол. журн. СССР. 1978. Т. 64. С. 1719—1730.
- Гоман Р. И., Мачинский Н. О. Анализ ритмических колебаний ЭЭГ альфа-диапазона в норме и при глубоком нарушении слуха // Физиология человека. 1983. Т. 9. С. 66—74.
- Денисова З. В., Брендстед А. Н., Логунова Г. И. Критерии эмоциональной активации в дошкольный период детства // Основные закономерности роста и развития детей и критерии периодизации. Одесса, 1975. С. 167—169.
- Дубровинская Н. В. Корковый контроль нейронной активности дорсального гипиокампа // Журн. высш. нерв. деят. 1972. Т. 22. С. 851—857.
- Дубровинская Н. В. Модуляция нейронной активности и вызванных потенциалов коры больших полушарий раздражением дорсального гипиокампа // Журн. высш. нерв. деят. 1975. Т. 25. С. 589—592.
- Дубровинская Н. В. Нейрофизиологические механизмы внимания. Л., 1985. 144 с.
- Дубровинская Н. В., Шуршалина Г. В. Характеристика способности к выделению информационно значимых стимулов детьми разного возраста // Новые исследования по возрасту, физиол. 1977. № 1 (8). С. 8—12.
- Запорожец А. В. О действенном характере зрительного восприятия предмета // Докл. Акад. пед. наук РСФСР. 1962. № 1. С. 77—80.
- Зинченко В. П., Ван-Чжи-Цин, Тараканов В. В. Становление и развитие первичных действий // Вопр. психол. 1962. № 3. С. 3—14.
- Зислина Н. Н., Толстова В. А., Новикова Л. А., Куман И. Г., Фильчикова Л. И. Вызванные потенциалы и обработка сенсорной информации в зрительной системе человека // Сенсорные системы. Зрение. Л., 1982. С. 65—76.
- Иваницкий А. М. Мозговые механизмы оценки сигналов. М., 1976. 263 с.

- Касаткин Н. И. Очерк развития высшей нервной деятельности у ребенка раннего возраста. М., 1951. 98 с.
- Кок Е. П. Зрительные агнозии. JL, 1967. 224 с.
- Кольцова М. М. Обобщение как функция мозга. Л., 1967. 182 с.
- Костандов Э. А. Функциональная асимметрия полушарий мозга и неосознаваемое восприятие. М., 1983. 171 с.
- Костандов Э. А., Важнова Т. Н. Отражение принятия решения в корковой вызванной электрической активности человека // Журн. высш. нерв. деят. 1976. Т. 26. С. 1123—1130.
- Костелянец Н. Б. Распознавание формы и ориентации в младшем детском возрасте // Журн. высш. нерв. деят. 1975. Т. 25. С. 264—276.
- Кратин Ю. Г. Анализирующая система мозга и ее взаимодействие с активирующими // Успехи физiol. наук. 1963. Т. 4, № 4. С. 34—53.
- Ллатауи Л. П. Гипоталамус, приспособительная активность и электроэнцефалограмма. М., 1968. 295 с.
- Леушина Л. И., Невская А. А., Павловская М. Б. Асимметрия полушарий головного мозга с точки зрения опознания зрительных образов // Сенсорные системы. Зрение. Л., 1982. С. 76—92.
- Ливанов М. Н. О функциональном значении некоторых подкорковых образований // Успехи физiol. наук. 1981. Т. 12, № 3. С. 3—21.
- Ломов Б. Ф. Особенности развития представлений о пространстве в процессе первоначального обучения черчению // Изв. АПН РСФСР. 1956. Вып. 86. С. 207—221.
- Лурия А. Р. Основы нейропсихологии. М., 1973. 376 с.
- Новикова Л. А., Зислина Н. Н., Толстова В. А., Фильчукова Л. И. Использование вызванных потенциалов для изучения зрительного восприятия: Восприятие прое-трансверто-структурных стимулов // Физиология человека. 1979. Т. 5. С. 535—542.
- Поляков Г. И. Прогрессивная дифференцировка нейронов коры головного мозга человека в онтогенезе // Развитие центральной нервной системы. М., 1959. С. 11—26.
- Резникова Т. Н., Смирнов В. М. Электрофизиологические корреляты внимания // Нейрофизиологические механизмы внимания. М., 1979. С. 173—185.
- Русалова М. Н. Влияние информационного и эмоционального компонентов активации на ЭЭГ // Физиология человека. 1980. Т. 6. С. 410—449.
- Савченко Е. И., Фарбер Д. А. Формирование функциональных влияний межанализаторных корковых зон на зрительную проекционную область коры в онтогенезе кроликов // Журн. высш. нерв. деят. 1980. Т. 30. С. 1061—1063.
- Сеченов И. М. Избранные произведения. М., 1958. 413 с.
- Симерницкая Ю. Г. Изучение регуляции активности методом вызванных потенциалов. М., 1970. 71 с.
- Симонов П. В. О роли эмоций в приспособительном поведении живых систем // Вопр. психол. 1965. № 4. С. 75—84.
- Соколов Е. Н. Нервная модель стимула и ориентировочный рефлекс // Вопр. психол. 1960. № 4. С. 61—72.
- Соколов Е. Н. Ориентировочный рефлекс как информационный регулятор // Ориентировочный рефлекс и проблемы рецепции в норме и патологии, М., 1964. С. 3—20.
- Супин А. Я. Нейронные механизмы зрительного анализа. М., 1974. 191 с.
- Фарбер Д. А. Функциональное созревание мозга в раннем онтогенезе. М., 1969. 267 с.
- Фарбер Д. А. О специфичности так называемых неспецифических зрительных вызванных потенциалов // Основные проблемы электрофизиологии головного мозга. М., 1974. С. 222—235.
- Фарбер Д. А. Формирование нейрофизиологических механизмов зрительного восприятия в процессе индивидуального развития ребенка // Физиология человека. 1978. Т. 4. С. 654—667.
- Фарбер Д. А., Алферова В. В. Электроэнцефалограмма детей и подростков. М., 1972. 215 с.

- Фарбер Д. А., Богина Е. В. Значение эмоциональной активации в восприятии сенсорного стимула у дошкольников // Новые исследования по возрастной физиологии. 1976. № 1 (10). С. 16–20.
- Фарбер Д. А., Бетелева Т. Г., Горев А. С., Савченко Е. И. Зрительная функция непроекционных отделов коры и ее отражение в вызванных потенциалах // Сенсорные системы. Л., 1982. С. 53–64.
- Фарбер Д. А., Кирпичев В. И. Электроэнцефалографические корреляты индивидуальных особенностей умственной работоспособности подростков // Журн. высш. нерв. деят. 1985. Т. 35. С. 649–657.
- Фонарев А. М. Развитие ориентировочных реакций у детей. М., 1977. 87 с.
- Хрипкова А. Г., Фарбер Д. А. Основные направления исследований физиологии развития ребенка. Итоги и перспективы // Физиология человека. 1983. Т. 9. С. 3–17.
- Шевченко Ю. Г. Развитие коры мозга человека в свете онтофилогенетических соотношений. М., 1972. 256 с.
- Шеповалъников А. Н., Цицерошин М. Н., Ананасионок В. С. Формирование биопотенциального поля мозга человека. Л., 1979. 162 с.
- Connor J., Schackman M. Abstraction and use of categorical and physical information: a developmental study // Percept. Mot. Skills. 1977. Vol. 45. P. 1227–1230.
- Creutzfeldt O. The human visual evoked potential with special reference to its ontogenesis and pathology // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1967. Suppl. 25. P. 193.
- Creutzfeldt O., Rosina A., Ito M., Probst W. Visual evoked response of single cells and of the EEG in primary visual area of the cat // J. Neurophysiol. 1969. Vol. 32. P. 127–139.
- Dorros K., Brody N.Rose S. A comparison of auditory behavior in the premature and full-term infant: the effect of intervention // The orienting reflex in humans. New Jersey, 1979. P. 619–624.
- Dummermuth G. Elektroenzephalographie im Kindesalter. Einführung und Atlas. Stuttgart, 1965. 297 p.
- Ellingson R. Cortical electrical response to visual stimulation in the human infant // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1960. Vol. 12. P. 663–677.
- Ellingson R. The study of Brain electrical activity in infants // Adv. in Child Developm. a. Behavior. 1967. Vol. 3. P. 53–97.
- Ferris G. S., Davis G. D., Dorsen M., Hackett E. R. Changes in latency and form of the photically induced average evoked response in human infants // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1967. Vol. 22. P. 305–312.
- Galin D., Johnstone J., Herron J. Effects of task difficulty on EEG measures of cerebral engagement // Neuropsychologia. 1978. Vol. 16. P. 461–472.
- Gross C. Visual function of inferotemporal cortex // Handbook of sensory physiology. Berlin, 1973. Vol. 7/3B. P. 451–482.
- Harter M., Deaton F., Odom J. Pattern visual evoked potentials in infants // Visual evoked potentials in men: new developments. Oxford, 1977. P. 332–352.
- Hutt C., Forrest B., Newton J. The visual preferences of children // J. Child Psychol. Psychiatr. 1976. Vol. 17. P. 63–68.
- John E., Herrington R., Sutton S. Effects of visual form on the evoked response // Science. 1967. Vol. 155. P. 1439–1442.
- Junker K. Selective attention in infants and consecutive communicative behavior // Acta paediatr. 1972. Suppl. 231. 160 p.
- Kagan J. Attention and psychological change in the young child. // Science. 1970. Vol. 170. P. 826–828.
- Karmel B., Hoffman R., Fegy M. Processing of contour information by human infants evidenced by pattern-dependent evoked potentials // Child Developm. 1974. Vol. 45. P. 39–48.
- Kinney £>, Kagan J. Infant attention to auditory discrepancy // Child Developm. 1976. Vol. 47. P. 155–164.
- Lesevre N., Joseph J. Modification of pattern-evoked potential (PEP) in relation to the stimulated part of the visual field // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1979. Vol. 47. P. 183–203.

- Mathis P., Bennunger C., Scheffner D, Lipinski C., Stolzis L.* Changes in the background activity of the EEG according to age // *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 1980. Vol. 49. P. 626-635.
- McGuire J., Turkewitz G.* Approach-withdrawal theory and the study of infant development // *Cognitive growth and development*. New York, 1979. P. 57—84.
- Mishkin M.* Cortical visual areas and their interaction // *Brain and human behavior*. New York, 1972. P. 187-208.
- Nauta W.* The problem of the frontal lobe: a reinterpretation // *J. Psychiatr. Kes.* 1971. Vol. 8. P. 167—187.
- Peiper A. (1956) Пейпер А.* Особенности деятельности мозга ребенка. JI., 1962. 519 с.
- Salapatek P.* Visual scanning of geometrical figures by the human newborn // *J. Сотр. and Physiol. Psychol.* 1968. Vol. 66. P. 247—258.
- Sierra G., Fuster J.* Facilitation of secondary visual evoked responses by stimulation of limbic structures // *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 1968. Vol. 25. P. 274—278.
- Skinner J., Lindsley D. B.* Enhancement of visual and auditory evoked potentials during blockade of the nonspecific thalamocortical system // *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 1971. Vol. 31. P. 1—6.
- Suzuki H.* Phase relationship of alpha-rhythm in man // *Jap. J. Physiol.* 1974. Vol. 24. P. 569—586.
- (*Walter W. G.*) Уолтер Г. Живой мозг. М., 1966. 300 с.

ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИНДИВИДУАЛЬНО-ТИПОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ЧЕЛОВЕКА

Объективное изучение индивидуальных особенностей психофизиологического статуса человека, классификация и типизация этих особенностей являются чрезвычайно важной в теоретическом и прикладном аспектах задачей. От ее решения зависят ответы на такие актуальные, для теории и практики вопросы, как адаптивность и устойчивость психофизиологической сферы индивидуума и конкретные механизмы ее организации, эффективность деятельности в нормальных и экстремальных условиях, профессиональная ориентация и профотбор, «предрасположенность» к аварийным ситуациям, психологическим срывам и некоторым видам патологии, а также индивидуализация профилактических, реабилитационных и терапевтических мероприятий. В настоящее время исследований, посвященных этому направлению, так много, что они выделились в самостоятельную дисциплину, называемую дифференциальной психофизиологией, тесно связанную с различными направлениями в медицине, физиологии и psychology. Проблема имеет выраженный междисциплинарный характер, что позволяет надеяться на успешное решение методологических и терминологических, теоретических и прикладных проблем. Однако многие понятия, как темперамент, характер, личность, адаптивность, устойчивость, пластичность и другие (Небылицын, 1962; Ананьев, 1977; Леонтьев, 1977; Васильевский, 1979, 1984; Ломов, 1984; Сороко, 1984) все еще не имеют общепринятых определений.

В дифференциальной psychology решается двойная задача: с одной стороны, имеется необходимость выделения и доказательства наличия наиболее информативных признаков, с другой стороны, желательно объединение этих признаков наряду с другими в нечто целое, характеризующее особенности индивидуальности человека и его реагирования на факторы окружающей среды. Кратко обобщая взгляды, накопленные в науке за последние 2.5 тыс. лет, четко прослеживаются следующие тенденции:

- 1) переход от умозрительных и описательных концепций к концепциям, базирующимся на объективно измеряемых параметрах функций и состояний;
- 2) переход от описательной psychology и психопатологии к количественным оценкам особенностей психики и поведения человека на основе специальных психофизиологических тестов;

- 3) переход от узкодисциплинарного к глубокому междисциплинарному подходу;
- 4) стремление к обоснованию прогностической ценности выделяемых критериев и типов;
- 5) повышение прикладной значимости предлагаемых способов определения типов;
- 6) широкое внедрение (за последние десятилетия) методов математической статистики и моделирования на базе ЭВМ, что позволило использовать в научном анализе значительные наборы признаков, ранее недоступные к строгому обобщению.

Отсюда видно, что современное состояние дифференциальной психофизиологии определяется исследованиями последних нескольких десятилетий. Среди работ настоящего периода выделяются исследования павловской физиологической школы, открывшей пути к увязке типологии человека со свойствами центральных нервных процессов, и нейрофизиологического направления (Н. П. Бехтерева, В. Д. Небылицын, Грей Уолтер), объединению которых отчасти посвящена данная глава.

Надо заметить, что в этой работе комплексный нейро- и психофизиологический подход, разработанный Н. П. Бехтеревой (1974), оказался чрезвычайно плодотворным. В рамках этого подхода предлагаются специальные методы факторного анализа и матричные исчисления для выявления функциональных взаимозависимостей между отдельными признаками. Особенно разительными являются результаты в области биоритмологического анализа электроэнцефалограмм и кардиоритмограмм в совокупности с другими психофизиологическими параметрами.

ИНДИВИДУАЛЬНО-ТИПОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СТАТУСА ЧЕЛОВЕКА

Учение об индивидуальности уходит своими корнями в древнейшую индийскую, китайскую и античную медицину, где оно органически было связано с материалистическими представлениями об основных началах всего сущего и о значении влияния природных условий на человека. Классическая систематизация темпераментов Гиппократа—Галена, поддержанная авторитетами Канта (Kant, 1790) и основателя экспериментальной психологии Вундта (Wundt, 1894), сохранила свою жизнеспособность до наших дней.

Фундаментальное обоснование тетрадной классификации и ее базиса — общих свойств нервной системы — было сделано И. П. Павловым (рис. 70, ^4). В основу теории типов были положены характеристики обнаруженных свойств нервной системы: сила, уравновешенность и подвижность процессов возбуждения и торможения. «Беря только крайние случаи этих свойств, — писал И. П. Павлов в 1935 г., — можно получить 24 возможных сочетания, а если ввести градации, то число их резко возрастает» (Павлов, 1951, с. 268). Действительные комбинации этих трех черт представились в виде четырех

более или менее резко выраженных типов нервной системы: сильный уравновешенный подвижный; сильный уравновешенный инертный; сильный с преобладанием возбуждения и слабый. Это приблизительно совпадает с классической систематизацией темпераментов.

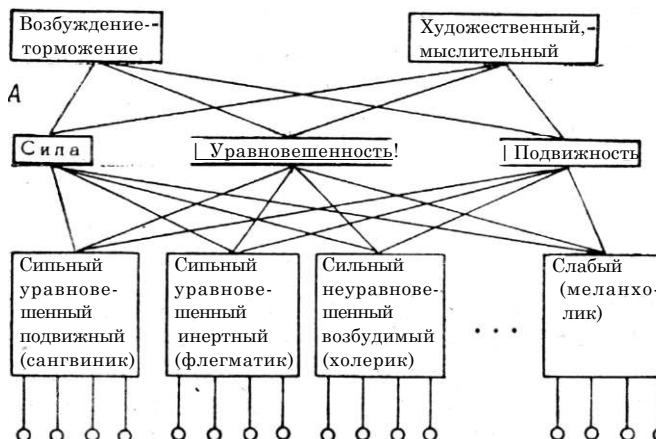
И. П. Павлов полагал эти типы общими для животных и человека. Однако анализ различных форм психической патологии и поведения человека показал их недостаточность, и И. П. Павловым была сформулирована концепция о специфически человеческих типах высшей нервной деятельности: художественный (преобладание первой сигнальной системы; физические свойства раздражителей — условные сигналы), мыслительный (преобладание второй сигнальной системы; сигналы сигналов — слова) и средний. Согласно И. П. Павлову, типы отличаются по приспособленности к окружающей среде и по стойкости в отношении болезнестворных агентов и потому слабый тип плохо приспособлен; за редкими исключениями, дать какие-либо выдающиеся результаты в конкретной области деятельности тип, средний между художественным и мыслительным, не способен. Типы нервной деятельности он относил к врожденным свойствам нервной системы, развитие которых в значительной мере обусловлено влияниями среды. Этот этап учения о типах Айзенк (Eysenck, 1967) подытожил диаграммой (рис. 71), сопоставляющей типологии Гиппократа—Галена, Канта, Вундта и И. П. Павлова.

Внедрение статистики, генетики, метода тестов, корреляционного анализа (Galton, 1875; Neumann, Wirsma, 1906) и его дальнейшего развития — факторного анализа (Burt, 1937; Guilford, 1959) в психофизиологию привело к созданию концепции факторной структуры индивидуальности.

Для исследования свойств индивидуальности Кэттелл (Cattell, 1957) разработал три метода. С целью характеристики испытуемых он выделил из словаря Олпорта (Allport, 1937) 171 слово-категорию (L-данные), создал опросник из нескольких сот вопросов ((^—данные) и набор из 200 объективных тестов (Г-данные). Факторный анализ каждого из видов данных позволил выделить факторы первого, второго и даже третьего порядка. Каждый личностный фактор рассматривался как континуум определенного качества, характеризуемого биполярно по крайним его значениям. Любой индивид может быть представлен точкой этого континуума. Будучи сторонником дименсионального описания, определение на уровне типа он считал недостаточным, так как само содержание такого понятия существенно зависит от значений первичных факторов. Факторный анализ позволяет выявить «естественные унитарные структуры» личности, которые реально присущи индивидууму (рис. 70, Г). В СССР наиболее широкое распространение получил 16-факторный личностный опросник (16-PF). При интерпретации данных важное значение придается 4 факторам второго порядка: низкая—высокая тревожность; интроверсия—экстраверсия; лабильная эмоциональность—динамическая уравновешенность; подчиненность—независимость. К опроснику имеется специальное «патологическое» дополнение из двух клинических шкал. Кроме того, используются так называемые

уравнения спецификации для ряда профессий или сложных свойств в виде множественных уравнений регрессии для предсказания.

Существенной предпосылкой для исследований Айзенка (Eysenck, 1967) были факторы, выделенные Гилфордом (Guilford, 1975). Он



|Р б щ и Т|

Активация Эмоциональность Зрительный Двигательный

Возбуждение

|Торможение

Баланс



Рис. 70. Структурные схемы взаимоотношений основных свойств нервной системы по И. П. Павлову (4), Б. М. Теплову, В. Д. Небылицыну (Б) и ведущих факторов индивидуальности по Айзенку (В), Кэттеллу (Г).

пришел к выводу, что большинство исследователей выделяли в явном или неявном виде факторы экстра-интровертированности и невротизма. Обследовав 700 солдат-невротиков и проанализировав общие данные (возраст, семейное положение, профессия и т. д.) и психиатрическую симптоматику, он обнаружил, что значения интеркорреляций между 39 переменными в целом невелики, удалось выявить всего 4 фактора, из которых, по его мнению, заслуживают внимания

ния два: экстраверсия—интроверсия и невротизм—стабильность (рис. 70, *B*). В результате многочисленных и разносторонних исследований факторного анализа данных других исследователей Айзенк и его коллеги пришли к заключению, что этих основных факторов достаточно, чтобы принципиально объяснить структуру личности. Первичные факторы, указывает он, в большей мере зависят от случайного отбора вопросов и ротации весьма произвольных факторных осей. Независимо от выбора первичных факторов извлекаются одни и те же вторичные факторы, на которых и следует акцентиро-

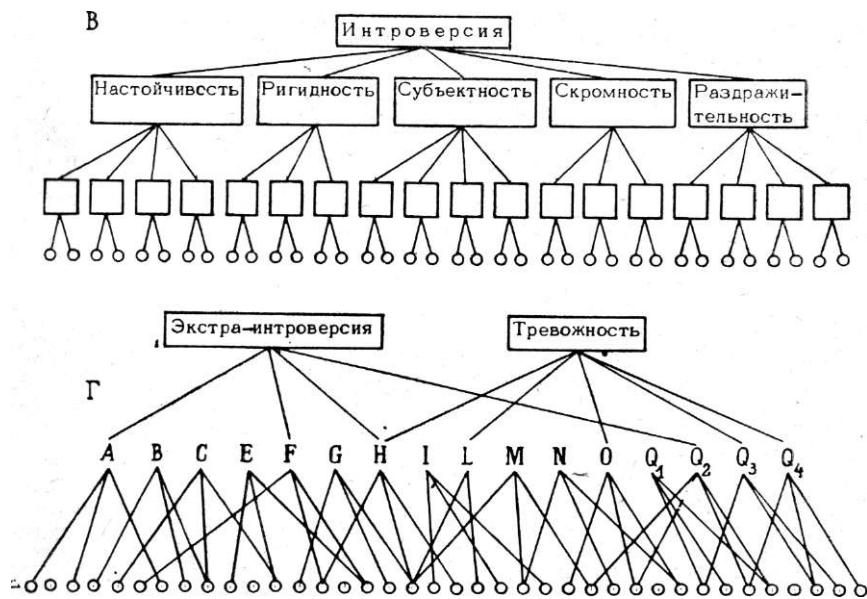


Рис. 70 (продолжение).

вать внимание. Позже к этим факторам Айзенк добавил еще один — психотизм, считая, что он не является исключительной принадлежностью патологии, а имеет место континуум — норма—психотизм.

Стремление свести все разнообразие индивидуальности к основным шкалам привело к тому, что в этом аспекте Айзенком рассматриваются реакции на стресс, иммунореактивность, заболеваемость раком, способность к выработке условных рефлексов и т. д. (A model..., 1981). Много внимания уделял Айзенк физиологическим коррелятам своих факторов. По его мнению, в основе экстраверсии лежит слабость и низкая скорость генерации процесса возбуждения в сочетании с силой, скоростью и устойчивостью реактивного торможения. Им устанавливается связь между выраженностью выделенных факторов и свойствами нервной системы по И. П. Павлову: стабильный экстраверт соответствует сильному подвижному типу; нестабильный экстраверт — сильному неуравновешенному возбу-

димому; стабильный интроверт — сильному уравновешенному инертному; нестабильный интроверт — слабому типу. На рис. 72 представлена схема, показывающая связь между классическими четырьмя темпераментами и результатами современных методов факторно-аналитического описания личности (Eysenck, 1967). Проблема уста-

Эмоциональный

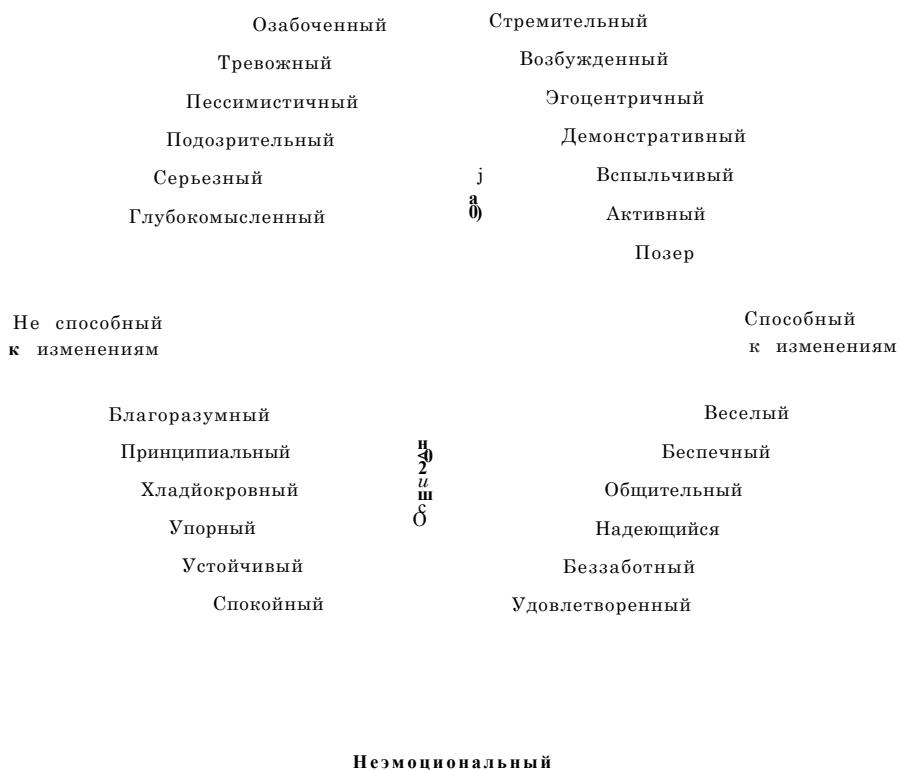


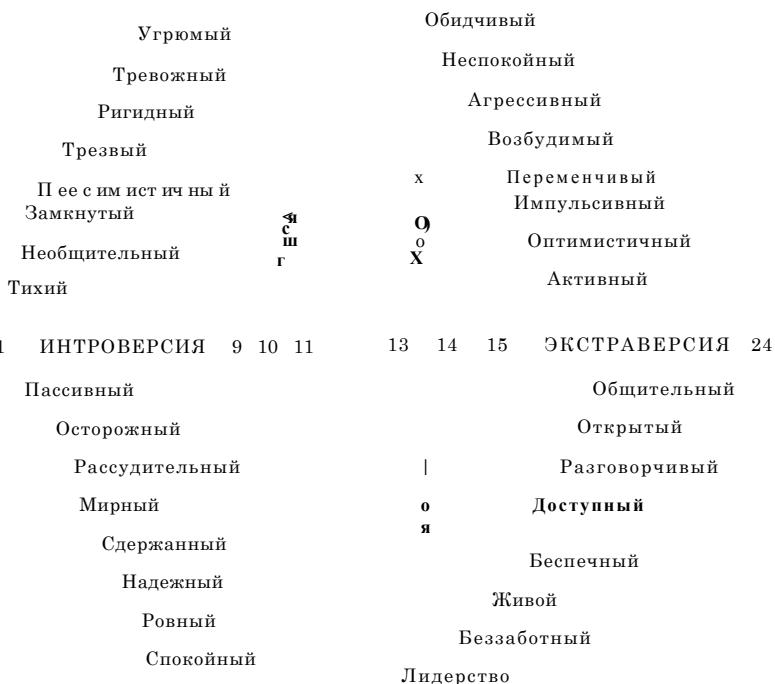
Рис. 71. Диаграмма соотношения темпераментов Гиппократа—Галена, основных осей Вундта и характеристик темпераментов Канта (по: Eysenck, 1967).

новления связей между этими концепциями, т. е. физиологических основ факторов индивидуальности, исследовалась многими учеными (Grey, 1968; Симонов, 1981; Paisey, Mangan, 1982; Robinson, 1982; Strelau, 1982).

Представителями психосоматического направления (Kretschmer, 1924; Sheldon, 1942; Conrad, 1963) в основу классификации были положены корреляции между типами конституции и параметрами психических или психопатологических свойств индивидуальности, а также особенности их развития. В СССР это направление разви-

вается рядом исследователей, которые базируются на разных методиках определения соматотипов (Акинщикова, 1977; Клиорин, Четцов, 1979; Русалов, 1979). Последние отмечают, что за различными вариантами нормы (типов) скрываются разные способы адаптации организма к окружающей среде.

НЕСТАБИЛЬНОСТЬ



СТАБИЛЬНОСТЬ

Рис. 72. Сопоставление четырех классических темпераментов с основными шкалами Айзенка и современным факторно-аналитическим описанием индивидуальности (по: Eysenck, 1967).

Представления о типах (синдромах) дисгармонического развития были положены американскими психологами Хатуэем и Мак-Кинли (Hathaway, McKinley, 1951) в основу разработанного ими и широко используемого в настоящее время в СССР и за рубежом Миннесотского личностного опросника (MMPI — Minnesota Multiphasic Personality Inventory). Его шкалы тестируют подобие испытуемого

той группе, у которой имеют место те или иные из десяти основных синдромов: ипохондрия, депрессия, истерия, психопатия, мужественность—женственность, паранойя, психастения, шизофрения, гипомания, интроверсия—экстраверсия. Опросник содержит также три дополнительные контрольные шкалы: лживость, валидность и коррективный показатель. На этом же наборе из 556 вопросов-утверждений было создано еще 200 шкал, как имеющих значительную ценность (шкала тревожности Тейлора — Taylor, 1953), так и мало-содержательных. Первичные показатели преобразуют в стандартные оценки-тены и выход за пределы «нормальных» отклонений (30—70 Т) считается неблагополучным.

В СССР используются адаптированные варианты MMPI. Первыми адаптировали тест Ф. Б. Березин и М. П. Мирошников (1976). Почти одновременно работа над адаптацией MMPI проводилась в Ленинградском психоневрологическом институте им. В. М. Бехтерева (Кабанов и др., 1983) и в г. Москве (Собчик, 1971), где были предложены интерпретации применительно к здоровым испытуемым и получены нормативные данные. Имеются и специализированные (Бодров и др., 1984) и сокращенные (Зайцев, 1981) варианты теста. **Отечественные** варианты MMPI отличаются тем, что при интерпретации шкал основное внимание уделяется адаптируемости индивидуума или нарушениям адаптации.

Исследования акцентуаций темперамента и характера внесли свой вклад в учение об индивидуально-типологических особенностях. Наиболее распространенными в нашей стране являются классификации Леонгарда (Leonhard, 1981) и А. Е. Личко (1983). Большое значение Леонгард придавал 10 основным типам, а также определению экстра-интровертированности. Четыре типа, отмеченных в табл. 4 звездочкой, Леонгард относит к акцентуациям характера, остальные — к акцентуациям темперамента. Для их определения основными методами Леонгард считал беседу, наблюдения за поведением, полагая, что тесты следует использовать с большой осторожностью.

Классификация и патохарактерологический диагностический опросник (ПДО) А. Е. Личко основывались на концепции психологии отношений, развивавшейся А. Ф. Лазурским и В. М. Мясищевым, и типов, данных в работах Кречмера, П. Б. Ганушкина, Леонгарда и др. Результаты очень обширного исследования выявили 10 типов психопатий и акцентуаций характера, которые приводятся в табл. 4 в сопоставлении с классификациями Хатуэя, Мак-Кинли (Hathaway, McKinley, 1951) и Леонгарда (Leonhard, 1981), проведенном В. М. Мельниковым и Л. Т. Ямпольским (1985).

Факторно-аналитические исследования данных, полученных с помощью MMPI, проведенные Кессельбаумом, Кучем и Слеттером (1959 — цит. по: Кабанов и др., 1983), В. И. Галуновым, В. Х. Манеровым, Е. А. Устинович (1978), обнаружили сходство полученных факторных моделей со вторичными факторами Кеттелла, факторами Айзенка и соответственно с классической тетрадной классификацией темпераментов. Факторный анализ полного пространства шкал

**Современные типологии акцентуаций и расстройств
психофизиологической адаптации**

Hathaway, McKinley (1951) (MMPI)	Leonhard (1981) (опросник Смишека)	A. Е. Личко (1983) (ПДО)	Всего совпадений
Ипохондрия	—	Астео-невротический	2
Депрессия	Дистимический	—	2
Истерия	Демонстративный*	Истероидный	3
Психопатия	—	Неустойчивый	2
Женственность	—	—	1
Паранойальнаяность	Застраевающий*	Психастенический	2
Психастения	Педантический*	Шизоидный	2
Шизоидность	—	Гипертимный	3
Гипомания	Гипертимический	—	1
Интриверсия	—	Эпилептоидный	2
—	Возбудимый*	Сензитивный	2
—	Тревожно-боязливый	—	
—	Циклотимический	Циклоидный	2
—	Аффективно-экзальтированный	Лабильный	2
—	Эмотивный	Лабильный	2
—	—	Конформный	1
10	10	11	31

MMPI и 16-PF Кеттелла, проведенный В. М. Мельниковым и Л. Т. Ямпольским (1985), позволил построить единую непротиворечивую трехуровневую структурно-иерархическую модель личности, которую, однако, объединяет не столько содержательный, сколько формальный анализ.

Таким образом, наряду с бесконечным разнообразием и даже некоторой произвольностью факторов имеет место известная общность моделей структуры индивидуальности. В то же время, как справедливо отмечали многие авторы (см.: Meili, 1975), число факторов, полученных разными исследователями, очень велико. Однако, возможно, дело заключается не только, а может быть, и не столько в перечислявшихся выше недочетах, сколько в характере самого объекта исследования.

Необходимость новой концепции физиологических основ индивидуальности заставила Б. М. Теплова и В. Д. Небылицына подвергнуть анализу понятия: черта, свойство, тип. Как отмечает Б. М. Теплов (1963), в физиологии высшей нервной деятельности строго научное значение имеет в настоящее время только понятие типа как сочетания свойств нервной системы. Не может быть простой однозначной зависимости между типом как сочетанием свойств нервной системы и типом как характерной картиной поведения, т. е. темпераментом. Учение о четырех типах ни в коей мере, по мнению Б. М. Теп-

лова, не вытекает из павловского положения о трех основных свойствах нервной системы. Автор приводит данные, показывающие противоречивость такой классификации. В конце своей жизни И. П. Павлов подчеркивал, что диагноз типа нервной системы надо ставить на основании экспериментальных испытаний, а не на основании характеристики внешнего поведения. Число основных комбинаций свойств, отмечал В. Д. Небылицын (1962), гораздо больше, а их структура сложнее, чем это предполагалось И. П. Павловым (рис. 70, Б). В настоящее время значительно более продуктивен не типологический, а дименсиональный подход. В результате большой экспериментальной работы с помощью факторного анализа были обнаружены пять основных свойств нервной системы: сила, подвижность, лабильность, динамичность, концентрированность. Любое из этих свойств является сложным комплексом, каждое может оцениваться независимо по возбуждению и по торможению. Самостоятельной характеристикой является баланс между возбуждением и торможением по каждому свойству, которые могут быть частными, т. е. относиться к отдельным анализаторам («сильный» по зрительному анализатору может оказаться «слабым» по слуховому анализатору), или общими, определяющими общие мозговые регуляторные системы: активационную (некоторые структуры фронтальной коры, ретикулярная формация среднего мозга и некоторые подкорковые ядра) и эмоционально-мотивационную, включающую в себя, вероятно, другие структуры фронтальной коры (медиобазальные и орбитальные отделы) и структуры лимбического комплекса. Таким образом, свойства индивидуальности приобретали реальную структурную основу. Специальные исследования были посвящены изучению связей между свойствами нервной системы и особенностями симпатического и парасимпатического реагирования. На различных функциональных уровнях свойства могут иметь разное содержание. Б. М. Теплов и В. Д. Небылицын категорически отрицали наличие лучших и худших типов. Свойства нервной системы проявляются не в продуктивности, а в том, какими способами достигается наибольшая продуктивность.

Развиваемая ими концепция обладала весьма привлекательными особенностями: объективностью методик исследования, использованием математического аппарата для выделения основных свойств, структурно-функциональным подходом и др. Вместе с тем общая схема основных свойств (рис. 70, Б) оказалась довольно сложной и продолжала разрастаться. Методы тестирования усложнялись, постепенно накапливались противоречивые данные. Последние обстоятельства привели к поиску новых путей исследования индивидуальности без опоры на априорно заданные свойства нервной деятельности. Так, в работе В. М. Русалова (1979) выделено шесть «общемозговых измерений нейродинамической конституции человека», отражающих феноменологические особенности биоэлектрических процессов мозга в их связи с особенностями психодинамики и функциями некоторых мозговых структур. Несмотря на полученные интерпараметрические корреляции и логические интерпретации факто-

ров, выработка четкой схемы индивидуально-типологических различий требует дальнейших усилий. В работе П. В. Симонова (1981), базирующейся на концепции ведущей роли потребностей и эмоций в организации нейродинамики, а также информационной теории эмоций и актрутивности, в результате обобщения многочисленных экспериментальных исследований условнорефлекторной деятельности и поведения интактных животных после экстирпации или раздражения различных мозговых структур показано, что повреждение передних отделов новой коры и гиппокампа ведет к изменениям поведения, сопоставимым со сдвигом по шкале интровертированности, которая представляет самостоятельный параметр, не сводимый к другим общим свойствам нервной системы; последствия разрушения фронтальной коры и части ядер гипоталамуса сопоставимы со сдвигом по шкале эмоциональная стабильность—невротизм. Таким образом, эти исследования, внося функциональную иерархию во взаимоотношения черт, делают шаг вперед по сравнению с формально-статистическим структурированием индивидуальности, дают структурно-функциональную основу известных свойств индивидуальности, но характер приложения этих результатов к человеческой индивидуальности еще требует проработки.

Развитие «экологических мотивов учения И. П. Павлова» в школе Д. А. Бирюкова (1961) привело к появлению представления о различии индивидуумов по уровню адаптивности. При этом уровень адаптивности связывается с характером реактивности. Несколько позднее В. П. Казначеев (1980) предложил классификацию по характеру протекания адаптивных процессов на «спринтеров» (быстро развивающиеся, интенсивно протекающие, но кратковременные адаптивные сдвиги) и «стайеров» (медленно развивающиеся, не чрезмерно интенсивные и длительно сохраняющиеся адаптивные изменения), причем последние лучше адаптируются к новым условиям обитания.

Сходную классификацию по типам адаптивности сердечно-сосудистой системы к физической нагрузке (I — пластичный; II — инертный, гипореактивный, «стайерский»; III — гиперреактивный, «спринтерский») дают Л. Е. Панин и В. П. Соколов (1981).

Работы, начатые Д. А. Бирюковым (1961) в рамках исследований по экологической физиологии нервной деятельности и продолженные под руководством Н. Н. Василевского (1984), показали, что уровень адаптивности связан с параметрами регуляционной и энтропийной устойчивости (по ЭЭГ), а также с особенностями вегетативной реактивности и сенсомоторной деятельности, определяющими ее эффективность. Таким образом, было получено экспериментальное подтверждение существования шкалы адаптивности индивидуумов (Зингерман, Шишkin, 1977). На большом экспериментальном материале, полученном в советских антарктических экспедициях, С. И. Сороко с сотрудниками (1982) и Н. Н. Василевский (1984) показали, существование трех категорий обследуемых: адаптивной, средней, неадаптивной. В основу классификации положено свойство пластичности нервных, вегетативных и соматических функций (Василевский, 1984), которое И. П. Павлов, называл четвертым основным свойством

нервной системы. Специальные исследования (Аветикян и др., 1982) влияния антиортостатического воздействия на функциональное состояние и качество деятельности человека-оператора показали, что нет непосредственной связи между неспецифической реактивностью и эффективностью управляющей деятельности человека-оператора; функциональное состояние и работоспособность человека определяются эффективностью специфических адаптационных механизмов и неспецифических активирующих влияний. На основе полученных данных были выдвинуты положения о трех критериях адаптивности: 1) эффективность—неэффективность специфических механизмов адаптации к конкретным условиям среды, 2) уровень и эффективность неспецифических механизмов адаптации, 3) высокий—низкий уровень адаптивности, оцениваемый по сохранности качества выполняемой деятельности. В результате было выделено 4 категории испытуемых: адаптивные ареактивные (неспецифически); адаптивные реактивные; неадаптивные реактивные; неадаптивные ареактивные. Такой подход согласуется как с экспериментальными данными ряда исследователей (Карцев, Павлович, 1973; Черкасова и др., 1983; Бартельс, 1985), так и с теоретическими обобщениями исследователей и наблюдателей, сделанными В. М. Бехтеревым (1928), Р. Ю. Ильюченком (1981), В. И. Медведевым (1982) и др. Дальнейшие исследования, проведенные с регистрацией большого количества показателей и их параметров с применением программы факторного анализа, позволяющей осуществлять автоматический подбор референтных признаков исследуемого фактора, показали, что любые факторы не имеют строго очерченных границ, присоединение новых или исключение первоначальных признаков, не меняющее формальной сущности фактора, изменяет его интерпретацию, границы, в большей или меньшей степени положение в пространстве свойств индивидуальности и классификацию испытуемых по этому массиву данных. При этом сопоставление результатов, корреляции с внешними критериями и экспертными оценками показывают, что дело здесь не в особенностях метода или подходе экспериментатора, а в сущности самого объекта исследования. Следует полагать, что выделяемые свойства индивидуальности не являются независимыми, отдельными друг от друга, а есть лишь вычленяемые экспериментатором компоненты единого целого, являющегося психофизиологической индивидуальностью особи. При этом иерархию структуры индивидуальности следует искать не в формально-статистических построениях, а в доминирующих потребностях, мотивациях и других факторах, занявших соответствующее положение в результате влияния среды, в том числе и социальной.

ПРОБЛЕМА ИНДИВИДУАЛЬНО-ТИПОЛОГИЧЕСКИХ РАЗЛИЧИЙ В НЕЙРОФИЗИОЛОГИИ

Уже в первые десятилетия развития электроэнцефалографии были предприняты попытки найти связь между биопотенциалами мозга и особенностями психических заболеваний, полагая, что

мозговые электрические процессы как-то определяют протекание психических процессов. В дальнейшем, как подчеркивал Уолтер (Walter, 1966), удивительным оказался тот факт, что электропатология мозга оказалась более развитой, чем его электрофизиология. Только спустя несколько десятилетий постоянство нормальной ЭЭГ здорового человека, в свое время так разочаровавшее Эдриана и Мэтьюса (Adrian, Matthews, 1934) и заставившее первых исследователей ЭЭГ обратиться к изучению патологических нарушений мозга, привлекло к себе внимание специалистов, занимавшихся поиском объективных электрофизиологических коррелятов индивидуально-типологических особенностей людей.

Многочисленными исследованиями было установлено, что элек-треэнцефалограммы здоровых людей, зарегистрированные в состоянии покоя, а также при стандартных функциональных пробах (гипервентиляция, открывание и закрывание глаз, фотостимуляция), индивидуально весьма устойчивы, однако существенно различаются у разных лиц. Эти отличия состоят не только в разной выраженности четырех основных составляющих частотного спектра ЭЭГ (бета-, альфа-, тета- и дельта-ритма), но и в особенностях частотного спектра внутри каждого ритма, их пространственного распределения по конвекситальной поверхности головы.

Следует отметить, что ЭЭГ сохраняет удивительное индивидуальное постоянство и практически не меняется в возрасте от 15—18 до 60 лет (Walter, 1966; Фарбер, Алферова, 1972; Шеповалников и др., 1979; Бодров и др., 1984). Это постоянство фоновой ЭЭГ для отдельного человека послужило основой исследований, направленных на поиск возможных взаимосвязей между типом ЭЭГ и индивидуальными особенностями человека. При этом были сделаны попытки установить такую связь с отдельными психологическими характеристиками личности (Gastaut, 1954; Mundy-Castle, 1957; Werre, 1957; Walter, 1966) и дать специальную классификацию типов биоэлектрической активности мозга человека в соответствии с классическими типами его высшей нервной деятельности (Голиков, 1956).

Впервые вопрос о соотношении психологических проявлений и электрофизиологических показателей был поставлен на Международном коллоквиуме в Марселе в 1955 году. Е. А. Жирмунская (1974) выделяет 3 основных направления, по которым шло развитие этих исследований.

Первое направление связано с развитием нейрофизиологических основ высшей нервной деятельности. Многочисленными исследованиями советских (Анохин, 1958; Ливанов, 1960, 1972; Русинов, 1962; Соколов, 1969) и зарубежных авторов (Jasper, Shagass, 1941; Morrel, Ross, 1953; Gastaut et al., 1957a, 1957b; Lange et al., 1962; Yoshii et al., 1962) были получены убедительные данные о связи электрической активности мозга с формированием и закреплением условнорефлекторных связей в ЦНС.

В 1957 г. по инициативе и под руководством Гасто (Gastaut et al., 1957) был осуществлен международный эксперимент, проводившийся

по единой программе во многих странах. Подробно результаты этого эксперимента изложены в-монографии Н. П. Бехтеревой (1974). Отметим только, что, несмотря на то что участниками эксперимента было выделено четыре типа изменений на ЭЭГ, имеющих непосредственную связь с условнорефлекторной деятельностью (Gastaut et al., 1957a, 1957b), результаты отдельных авторов оказались во многом противоречивы (Savage, 1964; Becker-Carus, 1971).

Ко второму направлению исследований следует отнести работы, посвященные изменению параметров ЭЭГ при психологических пробах. Эти исследования имеют тесную связь с предыдущим направлением, так как «условнорефлекторный признак лежит в основе всех психических проявлений человека» (Бехтерева, 1974, с. 41).

С помощью специальных инструментальных и математических методов анализа были получены данные об изменении спектральных характеристик ЭЭГ (Mundy-Castle, 1957; Shipton, Walter, 1957; Генкин, 1971) и пространственной синхронизации биопотенциалов мозга в покое и при интеллектуальной деятельности (Adey et al., 1960; Ливанов, 1960, 1972; Walter, 1966). Подробные данные по этим вопросам можно найти в специальных обзорах (Gastaut, 1954; Werre, 1957; Бехтерева, 1974; Жирмунская, 1974).

Появление метода вживленных электродов в мозг человека с диагностической и лечебной целью определило новый этап, с которым это направление исследований получило развитие благодаря трудам Н. П. Бехтеревой и ее школы. За два десятилетия, прошедших от описания общих и частных феноменов ЭЭГ, нейрофизиология шагнула не только к раскрытию общих принципов обеспечения мозгом психической деятельности, но и к расшифровке интимных нейронных механизмов кодирования вербальных сигналов (Бехтерева, 1974; Бехтерева и др., 1985).

К третьему направлению исследований в области электроэнцефалографии, имеющему непосредственное отношение к диагностике, следует отнести работы, посвященные анализу ЭЭГ с точки зрения ее индивидуально-типологических различий у здоровых лиц. Своим появлением это направление было обязано не столько попыткам углублений фундаментальных исследований в области расшифровки генеза ЭЭГ или раскрытия механизмов функционирования мозга, сколько запросам прикладной психологии и физиологии.

Требовалась разработка не только психологических, психофизиологических, но и нейрофизиологических основ личности и свойств нервной системы человека. При этом большие надежды вновь возлагались на электроэнцефалографию.

Типы фоновой ЭЭГ и индивидуальные особенности человека. Первые классификации ЭЭГ были основаны на разделении фоновой ЭЭГ по признакам выраженности на ней альфа-активности (Tonnies, 1937; Robert, Dell, 1958; Puister, 1962; Walter, 1966). Впоследствии в основу деления ЭЭГ на типы была положена выраженность всех ее частотных составляющих (Davis et al., 1939; Жирмунская, 1963; Малкин и др., 1967; Жирмунская, Лосев, 1980).

Основным признаком, положенным в основу классификации

Е. А. Жирмунской и В. С. Лосевым (1984), является степень организации ее ритмических составляющих: I тип ЭЭГ — биоэлектрическая активность, хорошо организованная во времени и пространстве; II — синхронная, малоритмичная активность; III — десинхронная; IV — дезорганизованная с преобладанием альфа-активности; V — дезорганизованная с преобладанием тета-активности.

Одним из первых исследователей, пытавшимся найти соответствующие корреляции между ЭЭГ и психологическими чертами личности, был Уолтер (Walter, 1966). Изучая особенности формирования ЭЭГ в детском и юношеском возрасте, он обнаружил, что если при обычных обстоятельствах у взрослых лиц со спокойным уравновешенным характером тета-ритм выражен незначительно, то при резких отрицательных эмоциях этот ритм выявляется даже у выдержаных людей.

Исследования Хилла (Hill, 1963), обнаружившего выраженный и медленный тета-ритм у агрессивных психопатов, позволили сделать предположение, что этот вид активности находится в тесной связи с функциональным состоянием эмоциональных структур и хорошо коррелирует с такими отрицательными проявлениями личности, как агрессивность, невыдержанность, нетерпимость, подозрительность, отсутствие самоконтроля. Уже тогда Уолтер сделал предположение о том, что тета-ритм не просто отражает работу отдельной внутримозговой структуры, а свидетельствует об индивидуальных особенностях внутренних механизмов регуляции, «относительной незрелости механизмов, связывающих кору, зрительный бугор и гипоталамус» (Walter, 1966, с. 218—219).

Почти два десятилетия тета-ритм считался электрофизиологическим коррелятом отрицательных эмоций. Однако впоследствии было установлено, что функциональная роль тета-ритма в организации системной деятельности мозга гораздо сложнее и не ограничивается только регуляцией эмоций и поведенческих реакций (Виноградова, 1975). Так, например, известно, что увеличение на ЭЭГ тета-ритма может являться признаком готовности испытуемого к выполнению деятельности, т. е. отражать рабочее напряжение (Анохин, 1968; Голубева и др., 1974; Суворова, 1975; Лейтес и др., 1980). Работы последних лет свидетельствуют о том, что тета-ритм играет существенную роль в механизмах внутрицентральной регуляции и, по-видимому, усиливается его функциональное значение в тех случаях патологических нарушений, когда регулирующая роль альфа-ритма по каким-то причинам оказывается несостоятельной.

Тот факт, что фотостимуляция с частотой тета-ритма вызывает даже у спокойных, уравновешенных лиц чувство раздражения и расстройства, а у раздражительных — ярость, свидетельствует о его тесной связи с механизмами регуляции эмоциональных реакций. Высокая функциональная значимость этого ритма подтверждается и тем, что его увеличение способно вызвать общую синхронизацию биоэлектрической активности вплоть до возникновения судорожных разрядов.

Уолтером (Walter, 1966) были найдены корреляции дельта-ритма с особенностями поведения детей. Было установлено, что в 70 % случаев дельта-ритм коррелировал с такими чертами в поведении детей, как уступчивость, податливость влиянию других. Однако эти корреляции обнаруживались у детей только до 10—17 лет, с возрастом эта связь утрачивалась, что привело исследователей к заключению о приостановившемся или задержанном созревании этих детей.

Таким образом, исследования Уолтера установили, что условия возникновения биоэлектрической активности мозга (альфа-, дельта- или тета-ритма находятся в тесной взаимосвязи со степенью зрелости личности. В связи с этим была выдвинута гипотеза, что появление на ЭЭГ взрослого человека выраженной тета- или дельта-активности связано с проявлением более ранних и менее устойчивых механизмов саморегуляции.

Однако первая классификация ЭЭГ в зависимости от индивидуальных психологических особенностей была основана не на выраженности тета- или дельта-ритма, а на особенностях проявления в фоновой ЭЭГ альфа-ритма (Walter, 1966). Необходимость такой классификации возникла в связи с задачей отбора военных летчиков. На основании анализа ЭЭГ, зарегистрированных более чем у 600 человек, и психологического тестирования было выделено 3 группы ЭЭГ: *P* (persistent) — с устойчивой альфа-активностью; *R* (responsive) — с реактивным альфа-ритмом и *M* (minus) — с отсутствием заметного альфа-ритма даже при закрытых глазах. Наиболее многочисленной оказалась группа *R* (две трети от общего числа обследованных); число лиц, отнесенных к группам *P* и *M*, составило одну треть и распределилось примерно одинаково.

Основным психологическим отличием представителей указанных групп оказался их образ мышления и модальность восприятия внешних сигналов. Так, оказалось, что представители группы *P* обладают исключительно абстрактным образом мышления, практически не используя зрительных образов. У этих лиц преобладает слуховое, кинестетическое и тактильное восприятие над зрительным, в результате чего «их внутреннее зрение остается почти слепым» (Walter, 1966, с. 225) и они мыслят абстрактными понятиями, звуками или движениями. Лица, принадлежащие к группе *P*, имеют выраженный альфа-ритм при открытых глазах, не исчезающий даже при активном мышлении.

Представители другой крайней группы — *M* — обладают преимущественно зрительным, предметным образом мышления. Задачи, связанные с привлечением абстрактного мышления, решаются с трудом, более медленно. Зрительное восприятие у этих лиц преобладает над тактильным и слуховым. Группа *R* занимает промежуточное положение между группами *P* и *M*.

Оказалось, что в обследованной популяции тип *M* встречался у лиц, занимающихся наукой, чаще, чем у занимающихся искусством. Однако данная классификация Уолтера по альфа-ритму не нашла дальнейшего развития и практического применения.

Эти взгляды Уолтера, по-видимому, были отражением его по-

пыток увязать свои данные с исследованиями типов высшей нервной деятельности И. П. Павлова. Нетрудно заметить, что абстрактный (Р) и образный (М) типы Уолтера соответствуют «мыслительному» и «художественному» типам высшей нервной деятельности по И. П. Павлову. Не вдаваясь в анализ возможных механизмов, обеспечивающих индивидуально-типологические особенности указанных выше проявлений индивидуальности, нужно обратить внимание на исследования последних лет, связанные с изучением роли правого и левого полушария в обеспечении психической деятельности. Результаты этих исследований показывают, что абстрактно-логические функции мозга преимущественно связаны с деятельностью доминантного полушария, а образное, предметное мышление осуществляется в основном субдоминантным полушарием (Деглин, 1970; Мосидзе, Акбардия, 1973; Костандов, 1978; Springer, Deutsch, 1983).

Довольно подробные исследования взаимосвязи ЭЭГ и психологических особенностей были проведены Верре (Werre, 1957). Автор показал, что лица, на фоновой ЭЭГ которых регистрировались в основном тета-активность или медленный высокоамплитудный альфа-ритм в сочетании с отдельными тета-волнами, по своим психологическим особенностям характеризовались как пассивные, неуверенные, зависимые, отрицательно реагирующие на сложные жизненные ситуации. Испытуемые с наличием на фоновой ЭЭГ выраженной бета-активности или быстрых альфа-волн в сочетании с бета-волнами были людьми с выраженными ощущениями и стремлениями, хотя и отличались пассивностью. Психологическими особенностями этих лиц, как правило, были высокое напряжение, беспокойство, неустойчивость внутриличностных и межличностных отношений.

Лица с более устойчивым регулярным альфа-ритмом без выраженных тета- и дельта-волн были более устойчивыми и не проявляли отрицательных реакций. Дифференциация указанных психологических качеств по выявленным типам ЭЭГ была несложной, однако имелись испытуемые, которые как по ЭЭГ, так и по психологическим свойствам не укладывались в эти три группы, образуя сложные промежуточные варианты.

Резюмируя результаты своих исследований, автор приходит к выводу, что такие свойства личности, как желание, стремление, психическая подвижность, темперамент и характер, отражают проявление индивидуальности мозга, которая тесно связана с биоэлектрическими феноменами. Однако эти связи довольно сложны и не всегда однозначны (Werre, 1957).

Учитывая большую вариабельность отдельных параметров ЭЭГ, Гасто (Gastaut, 1954) попытался объединить их в некие электроэнцефалографические синдромы, наиболее тесно коррелирующие с тестируемыми психологическими особенностями.

В основу разделения ЭЭГ на три электроэнцефалографических синдрома (гипервозбудимый, гиповозбудимый, лабильный) Гасто положил особенности регуляции уровня кортикалной возбудимости, которые, как полагает автор, находят свое отражение в рпт-

макс ЭЭГ. Основным регулятором уровня кортикалной возбудимости, по мнению Гасто, является альфа-ритм (Gastaut, 1954).

Определенный интерес представляют данные различных авторов, пытавшихся найти электроэнцефалографические корреляты интроверсии—экстраверсии по Айзенку (Eysenck, 1957; Savage, 1964; Becker-Carus, 1971). Сэвэдж (Savage, 1964) нашел, что лицам с высоким уровнем экстравертированности и низкой невротизацией присущи большие значения амплитуды альфа-ритма, в то время как Беккер-Карус (Becker-Carus, 1971) более высокий альфа-индекс и альфа-ритм большей амплитуды обнаружил у интровертов. Последние данные, как пишет сам автор, находятся в противоречии с представлениями самого Айзенка, который считает, что интроверты — это лица с преобладанием возбуждения, а экстраверты — лица с высоким уровнем коркового торможения.

Следует сразу отметить, что противоречивость полученных результатов в этих исследованиях, по-видимому, объясняется не самой их внутренней сущностью, а скорее методическими погрешностями и в первую очередь недостаточным объемом выборки. Авторы указанных исследований пытаются найти общие закономерности таких сложных свойств, как психологические особенности, взяв для исследования 19—20 человек.

Наиболее полные данные о связи психологических свойств личности с теми или иными параметрами ЭЭГ получены В. Б. Малкиным и его коллегами (Малкин и др., 1967; Малкин, 1978; Бодров и др., 1984). Эти работы привлекают внимание не только тем, что они выполнены на большой по численности однородной популяции (было обследовано более 3000 абитуриентов и курсантов летных училищ), но тщательностью и разносторонностью психологического тестирования и последующей верификацией полученных результатов в процессе обучения курсантов. Именно эти обстоятельства и позволяют нам рассмотреть данные работы более подробно.

В. Б. Малкиным и соавторами (1967) была предложена новая классификация типов ЭЭГ, которая в настоящее время используется в нашей стране повсеместно при отборе кандидатов в летные училища и отряд космонавтов (Газенко и др., 1967; Бодров и др., 1984). Согласно этой классификации, ЭЭГ разделяется на три группы: нормальные, условно нормальные и патологические. Эти группы отражают все возможные варианты биоэлектрической активности мозга молодых здоровых мужчин. В свою очередь нормальные ЭЭГ делятся на 4 основных типа.

Первый тип ЭЭГ, являющийся наиболее распространенным (70 %), характеризуется регулярным, хорошо выраженным (индекс более 60 %), относительно моночастотным альфа-ритмом при закрытых глазах. Его частота имеет индивидуальную зависимость, амплитуда колеблется от 40 до 100 мкВ и у отдельных лиц достигает в лобно-затылочных отведениях 120—130 мкВ; бета-ритм — перемежающийся или наложенный на альфа-волны, его индекс равен 20—25 %. У некоторых лиц с этим типом ЭЭГ отмечается незначительно выраженная медленная активность, не превышающая 3—5 %

по времени и проявляющаяся преимущественно в виде отдельных тета-волн низкой амплитуды. Первый тип разделяется на два подтипа. Это связано с тем, что примерно у 10 % лиц отмечается выраженный (индекс выше 50—60 %) альфа-ритм с открытыми глазами.

Психологическими особенностями лиц с первым типом ЭЭГ являются пассивность, пониженная способность к принятию решений, интровертированность (Лукьянова и др., 1974).

Ко второму типу относится ЭЭГ с низкой амплитудой (25—30 мкВ), максимальная амплитуда биопотенциалов при закрытых глазах не превышает 40 мкВ. ЭЭГ состоит из групп альфа- и бета-волн, при этом альфа-индекс не превышает 50—60 %. Тета- и дельта-волны выражены слабо и составляют не более 5 % записи. При открытых глазах происходит снижение амплитуды биопотенциалов до 10—20 мкВ. Альфа-ритм характеризуется большой лабильностью (периодически появляется, то исчезает).

В. Б. Малкин и соавторы (1967) подчеркивают, что для испытуемых со вторым типом ЭЭГ характерны частые невротические реакции, повышенная тревожность.

К третьему типу относятся ЭЭГ высокой амплитуды с наличием полиморфной активности. На ЭЭГ, зарегистрированных при закрытых глазах, на фоне поличастотного высокоамплитудного альфа-ритма появляются тета-волны (с амплитудой 60—120 мкВ). Авторы обращают внимание, что данный тип ЭЭГ, который многие ученые считают выходящим за рамки нормы, следует считать нормальным. Исследования показали, что он отражает лишь «возрастную» незрелость ЭЭГ.

Лицам с третьим типом ЭЭГ присущи повышенная эмоциональная возбудимость, агрессивность, способность к быстрому принятию решений.

Четвертый тип ЭЭГ (3 % от всей популяции) характеризуется крайне низкой амплитудой (до 20 мкВ), альфа-волны практически отсутствуют как при открытых, так и при закрытых глазах. По реакции на гипервентиляцию и фотостимуляцию четвертый тип разделяется на два подтипа: «ложно плоские» (стимуляция с частотой альфа-ритма провоцирует появление выраженных альфа-волн) и «истинно плоские» (эффекта стимуляции нет).

У лиц с «плоской» ЭЭГ отмечаются симптомы астенизации, повышенная тревожность и выраженная интровертированность.

В 7.3 % случаев на электроэнцефалограммах регистрировались формы активности, которые выходили за границы принятой нормы. Это периодические вспышки тета-ритма большой амплитуды, дизритмии с отсутствием доминирующего ритма и полиморфной альфа-активностью, выраженные частотные и амплитудные межполушарные асимметрии, парадоксальная реакция альфа-ритма при пробах с открыванием и закрыванием глаз, нарушение пространственного распределения альфа-ритма, появление разрядной активности. Такой тип ЭЭГ был назван условно-патологическим.

К патологическим были отнесены электроэнцефалограммы как с регулярной устойчивой пароксизмальной активностью типа «пик—

волны» (эпилептоидная), так и с пароксизмальными вспышками в диапазоне тета- и дельта-ритмов. Патологический тип ЭЭГ был обнаружен у здоровых лиц только в 0.4 % случаев.

Наличие условно-патологической или патологической формы ЭЭГ у практически здоровых лиц авторы объясняют скрытыми морфогенетическими дефектами, которые в обычных условиях находятся в стадии компенсации. В стрессовых ситуациях или при больших нагрузках этой компенсации оказывается недостаточно, и тогда возникают различные функциональные нарушения ЦНС (Бодров и др., 1984).

При определении типа ЭЭГ с целью профотбора обязательным условием является регистрация ЭЭГ не только в состоянии покоя, но и при различных функциональных пробах (фотостимуляция, гипервентиляция, гипоксические пробы).

Были получены данные о том, что выраженность личностных характеристик, присущих тому или иному типу ЭЭГ, обнаруживает тесную взаимосвязь в первую очередь с отдельными параметрами альфа-ритма (его частотой, зрелостью, выраженностью модуляции, устойчивостью и особенностями пространственного распределения) (Малкин и др., 1967; Бодров и др., 1984).

Нейрофизиологические основы индивидуально-типологических различий. Большинство авторов, занимавшихся исследованием функциональной значимости ЭЭГ, приходят к мнению о том, что ЭЭГ не только отражает нейрофизиологические механизмы деятельности мозга, но и является активным регулирующим механизмом, обеспечивающим сенсорную и сенсомоторную интеграцию (Wiener, 1961; Соколов, 1962, 1969; Данилова, 1985), регуляцию кортикалной возбудимости (Gastaut, 1954; Небылицын, 1966; Данилова, 1985), поиск необходимых паттернов при обработке и кодировании информации (Walter, 1950; Симонов, 1975), пространственную синхронизацию дистанционно расположенных центров коры и обеспечение интегративной деятельности (Зимкина, 1975; Шеповалников и др., 1979; Осовец и др., 1983).

Еще на заре электроэнцефалографии Уолтер предположил, что индивидуальные особенности тета-, дельта- и альфа-ритма, по-видимому, не столько отражают функции отдельных структур мозга, сколько характер регуляторных процессов, обеспечивающих координацию корково-подкорковых взаимоотношений, общее состояние мозга. В последние годы получены убедительные данные о том, что отдельные частотные составляющие ЭЭГ являются теми ритмическими регуляторами, которые обеспечивают общую координацию внутрицентальных взаимоотношений (Сороко, Бекшаев, 1981; Сороко, 1984; Данилова, 1985). Исходя из этого можно заключить, что такие широко распространенные способы анализа ЭЭГ, как построение автокорреляционных функций, спектров мощности, периодограмм, функций когерентности и т. п. (Русинов, 1969; Труш, Ефремова, 1971; Ливанов, 1972), при изучении индивидуально-типологических особенностей оказываются мало информативными, так как отражают общие, интегральные характеристики биоэлектрической активности. Кроме того, большинство из них применимо только для анализа ко-

ротких (секундных) отрезков ЭЭГ, так как требуют наличия стационарности процесса. В то же время индивидуальный характер регулирующих механизмов может быть познан только в процессе его динамики, т. е. требуется время, определяемое не секундами, а минутами.

Поскольку ритмы ЭЭГ участвуют в механизмах регуляции внутрицентальных взаимоотношений (или отражают их), то между ритмами ЭЭГ и их отдельными компонентами (волнами) должна быть не случайная, а определенная взаимообусловленная зависимость. Следует полагать, что именно характером этого взаимодействия будут определяться индивидуально-типологические особенности. Однако ни один из перечисленных выше методов анализа не позволяет ответить на этот вопрос. В связи с этим были разработаны специальные системные методы анализа ЭЭГ, которые позволили исследовать не только внутреннюю (статистическую) структуру паттерна ЭЭГ, его индивидуально-типологические особенности, но и характер взаимосвязей между отдельными компонентами (волнами) ЭЭГ в их динамике (Бекшаев и др., 1978; Сороко, Бекшаев, 1981).

Метод исследования структуры взаимодействия отдельных компонентов ЭЭГ основан на вычислении матриц вероятностей переходов от одной волны ЭЭГ к другой и последующем анализе с помощью методов комбинаторной математики. Было найдено (Бекшаев и др., 1978), что статистической устойчивостью обладают матрицы при объеме выборок $N = 500$.

На основании анализа более 2000 записей ЭЭГ было установлено, что на ЭЭГ человека все ритмы (или соответствующие им по длительности волны) могут последовательно сменять друг друга, однако переход от одного к другому (порядок их следования) происходит с разной вероятностью.

Характер структуры взаимодействия основных ритмов ЭЭГ человека (особенно сочетание комбинаций их отдельных компонентов) имеет индивидуальные особенности, которые можно разделить на три основных типа, имеющих принципиальные различия (рис. 73).

Для ЭЭГ с первым типом взаимодействия оказалось характерным наличие ведущего организующего ядра в области альфа-ритма. Структура паттерна ЭЭГ в этом случае организована таким образом, что вероятность взаимодействия альфа-волн с волнами других ритмов оказывается наибольшей (рис. 73, I). Это свидетельствует о том, что переход от одного ритма к другому на ЭЭГ практически всегда осуществляется через альфа-ритм.

Второй тип взаимодействия характеризуется, кроме наличия основного ядра в области альфа-ритма, появлением второго, дополнительного, «функционального ядра» в области тета-ритма (рис. 73, II). Обращает на себя внимание наличие тесного взаимодействия между альфа- и тета-компонентами. Взаимосвязь альфа- и тета-волн с другими волнами ЭЭГ наибольшая. Следовательно, в организации динамических взаимодействий основной ритмики ЭЭГ у испытуемых данной группы ведущую роль играет не только альфа-, но и тета-ритм. Ведущим, однако, является «функциональное ядро» альфа-ритма.

Третий тип взаимодействия компонентов ЭЭГ не имеет выраженного доминирующего ритма, играющего роль «функционального ядра» (рис. 73, III). Особенностью структуры взаимодействия компонентов ЭЭГ для данного типа является практически равная вероятность переходов от одного компонента к другому. Однако обращает на себя внимание тот факт, что вероятность взаимодействия с альфа-компонентом хотя и невелика, но выше, чем взаимодействие с другими компонентами.

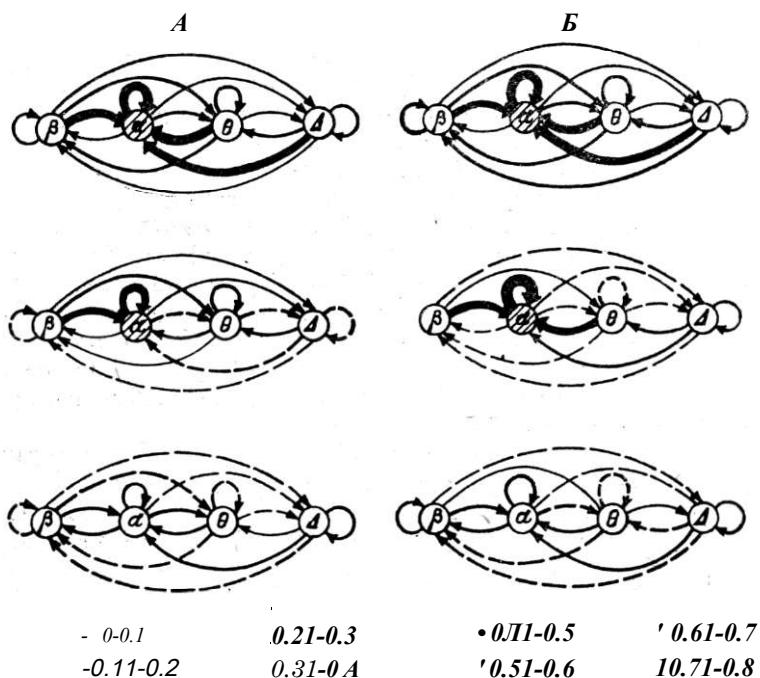


Рис. 73. Основные типы взаимодействия а-, Щ-, δ- и Δ-компонентов ЭЭГ.

A — глаза открыты; *B* — глаза закрыты. I—III — типы взаимодействия. Стрелками показано направление переходов от одной волны ЭЭГ к другой. Толщина линий соответствует разным уровням вероятности (показаны внизу рисунка).

Таким образом, несмотря на разную выраженность на фоновой ЭЭГ альфа-ритма у всех трех типов, вероятность взаимодействия альфа-волн с волнами других ритмов оказывается наибольшей. Это свидетельствует о том, что даже при отсутствии в фоновой ЭЭГ выраженного альфа-ритма волны ЭЭГ с длительностью, равной длине периода альфа-волны, играют основную роль в организации и поддержании временной динамики паттерна биоэлектрической активности мозга.

На особую функциональную значимость альфа-ритма в механизмах мозга указывают многие авторы.

Появление вспышек альфа-ритма в лобных и височных отведениях происходит во всех случаях, когда зрительный сигнал нов и интересен для испытуемого (Грановская, 1974), вспышки альфа-ритма в орбитальной и нижнетеменной коре сопровождают процесс изучения картины (Storm van Leeuwen et al., 1974), опознание зрительных сигналов (Жирмунская, 1974). Описано усиление альфа-активности при решении задач (Becker-Carus, 1971). Г. А. Аминев (1972) нашел, что слова запоминаются лучше, если они предъявляются на фоне хорошо выраженного альфа-ритма, а не на фоне десинхронизированной ЭЭГ. Появление альфа-веретен у больных, находящихся в коматозном состоянии, свидетельствует о проблесках сознания и возможности активного восприятия окружающего (Трауготт, 1973).

Подчеркивается ведущая роль альфа-ритма в организации ритмических колебаний возбудимости элементов системы управления в двигательной системе (Бернштейн, 1966; Сологуб, 1973).

Из приведенных выше данных видно, что в основном особенности альфа-ритма (его выраженность, амплитуда, модуляция, характер взаимодействия с компонентами других ритмов) лежат в основе практически всех классификаций ЭЭГ.

Высокая корреляция типов ЭЭГ с индивидуальными особенностями человека привела к мысли о генетической детерминированности ритмики ЭЭГ.

В работах, выполненных на близнецах, было найдено, что полная идентичность ЭЭГ у монозиготных близнецов наблюдалась в 85 % случаев, а у дизиготных только в 5 % случаев (Lennox, 1945). Похожие данные были получены и другими авторами (Juel-Nielsen, Nagvald, 1958; Vogel, 1970; Мешкова, 1978; Равич-Щербо, 1978).

Однако дальнейшие исследования показали, что жесткую генетическую детерминацию имеет только альфа-ритм, причем генетически обусловленными оказываются практически все характеристики альфа-ритма. Параметры бета-ритма обнаруживают гораздо меньшее влияние генотипа (Kamitake, 1963; Мешкова, 1978).

Вторым ритмом, играющим роль «функционального ядра», является тета-ритм, однако для нормального состояния тета-ритм в этом смысле играет соподчиненную роль по отношению к альфа-ритму. Усиление регулирующей функции тета-ритма происходит, видимо, только тогда, когда уменьшается сила взаимодействия с остальными компонентами альфа-ритма, т. е. имеет место содружественная конкурирующая регуляция.

Возможное значение тета-ритма в процессах саморегуляции рассматривается в ряде работ (Гусельников, Супин, 1968; Дуглас, 1973; Виноградова, 1975; Суворова, 1975; Лейтес и др., 1980). В. В. Суворова (1975) считает, что тета-ритм у человека имеет прямое отношение к регуляторным механизмам и всегда возникает в ситуациях, требующих энергетической и информационной мобилизации. Н. С. Лейтес и соавторы (1980) полагают, что менее высокий уровень активированности мозга у лиц исследованной группы связан со специфическими достоинствами тормозных регуляторных процессов, где тета-ритм играет существенную роль. Используя факторный анализ,

Э. Л. Голубева и соавторы (1974а) обнаружили, что в фактор энержий медленных частот (дельта и тета) входит наиболее общий индикатор силы нервной системы — показатель навязывания тета-диапазона.

Наши исследования показали, что возникновение невротического состояния у лиц с третьим типом взаимодействия компонентов ЭЭГ сопровождается усилением взаимосвязи всех компонентов с тета-компонентами. «Функциональное ядро» в области тета-ритма сохраняется до тех пор, пока признаки невротических расстройств полностью не исчезают. Следовательно, с одной стороны, возникновение «функционального ядра» в структуре взаимодействия компонентов ЭЭГ в области тета-ритма является признаком нарушения функционального состояния ЦНС, с другой — свидетельствует о включении дополнительных компенсаторных механизмов, в которых тета-ритм играет главную стабилизирующую роль.

Н. Н. Данилова (1985) считает, что существует две основные системы регуляции функционального состояния бодрствования: А1 и АН. Система А1 имеет отношение к генератору среднечастотного альфа-ритма, а система АН — к низкочастотному генератору альфа-ритма. При снижении уровня бодрствования может усиливаться роль более низкочастотных регуляторов и тогда регулятором уровня возбудимости мозга становятся тета- или дельта-волны (Данилова, 1985).

На основании многочисленных данных о существенной роли тета-ритма в регуляции функционального состояния у животных (Гусельников, Супин, 1968; Воронин, Семенова, 1970; Данилова, 1985) и детей (Walter, 1966; Шеповальников и др., 1979) можно предположить, что система регуляции, связанная с генерацией тета-ритма, является филогенетически более древней и становится доминирующей у человека в тех случаях, когда вследствие перенапряжения или истощения происходит срыв основной (связанной с генерацией альфа-ритма) системы регуляции (феномен диссолюции).

При исследовании структуры взаимодействия компонентов ЭЭГ в различных функциональных режимах у здоровых лиц не удается обнаружить, чтобы организующая роль («функциональное ядро») во взаимодействии компонентов ЭЭГ принадлежала бета-ритму, даже если он был доминирующим. При этом бета-ритм оказался менее связанным как с индивидуальными особенностями саморегуляции, так и с характером межкомпонентного взаимодействия (Сороко, Бекшаев, 1981).

Это хорошо согласуется с данными В. М. Русалова и М. В. Бодунова (1980), которые показали, что как локальная, так и дистантная синхронизация (когерентность) в полосе бета-ритма являются относительно независимыми от соответствующих показателей для других ритмических компонентов ЭЭГ и имеют, по-видимому, самостоятельное функциональное значение.

Однако имеются данные о том, что электрическая активность мозга в бета-диапазоне не может быть описана закономерностями независимого генератора и определяется альфа-активностью (Barnett et al., 1971). Возможно, что это утверждение оказывается справед-

ливым только для здоровых лиц, так как наличие выраженного «функционального ядра» в области бета-ритма было обнаружено у психических больных, в частности, при маниакально-депрессивном психозе (Сидоренко, Сороко, 1984).

Существует большое число данных о синхронизирующей роли тета-ритма, способствующей установлению связи между отдельными структурами мозга, связанными с формированием условного рефлекса и двигательных актов у кроликов и кошек (Vanderwolf, 1969; Gray, 1971; Ливанов, 1972; Arnolds et al., 1978). При этом предполагается, что альфа- и тета-активность могут взаимодействовать с одними и теми же структурами (Данилова, 1985), что подтверждается данными о генерации спонтанной ритмики коры в поверхностных и самых глубоких слоях (Бобкова, Жадин, 1978; Petsche et al., 1980) и их ролью в управлении возбудимостью модулей со специфическими функциями (Edelman, Mountcastle, 1981; Батуев, 1984).

Индивидуальные особенности структуры взаимодействия между ритмами ЭЭГ выявляются в неодинаковом распределении вероятностей переходов между отдельными ритмами, а также в величине вероятностей непрерывной смены волн внутри одного и того же ритма.

Существенные различия между испытуемыми выявляются при перестройках структуры взаимодействия ритмов ЭЭГ в различных функциональных режимах. Эти различия отмечаются не только в характере связей, устойчивости данного организованного паттерна, но особенно в самом алгоритме изменения вероятностей взаимодействия между отдельными ритмами при смене состояния (Сороко, 1984).

На рис. 74, I—II видно, что для разных режимов деятельности характерна своя структура взаимодействия основных компонентов ЭЭГ, однако она имеет определенные различия у лиц с первым и вторым типом регуляции. Это указывает на неодинаковое участие отдельных частот (ритмических волновых регуляторов) в обеспечении той или иной специфической деятельности мозга. Важным является то, что при одинаковых функциональных режимах структура временного паттерна ЭЭГ хотя и имеет определенные особенности у отдельных лиц, однако она индивидуально устойчива. Следовательно, достижение одного и того же «полезного результата» (Анохин, 1968) и поддержание определенного функционального состояния у каждого человека осуществляются с присущими только ему особенностями механизмов саморегуляции. Однако вряд ли следует полагать, что эти различия связаны с включением разного количества структур мозга в обеспечение данного вида деятельности; скорее всего, у всех лиц участвуют одни и те же структуры, но их влияние в общей схеме регуляции в силу индивидуальных особенностей функциональной организации может быть неодинаковым.

Одной из важнейших характеристик качества механизмов регуляции является их системная устойчивость. В этой связи несомненный интерес представляют данные, полученные при оценке качества механизмов саморегуляции по показателям регуляционной и энтропийной устойчивости ЭЭГ (Бундзен, Шишкун, 1971).

Исследуя соотношения показателей устойчивости с индивидуальными особенностями параметров ЭЭГ, было показано, что ЭЭГ испытуемых, обладающих высоким уровнем самоорганизации ЦНС и высокой устойчивости систем регуляции, характеризуется большой регулярностью колебаний биопотенциалов. Доминирующим ритмом

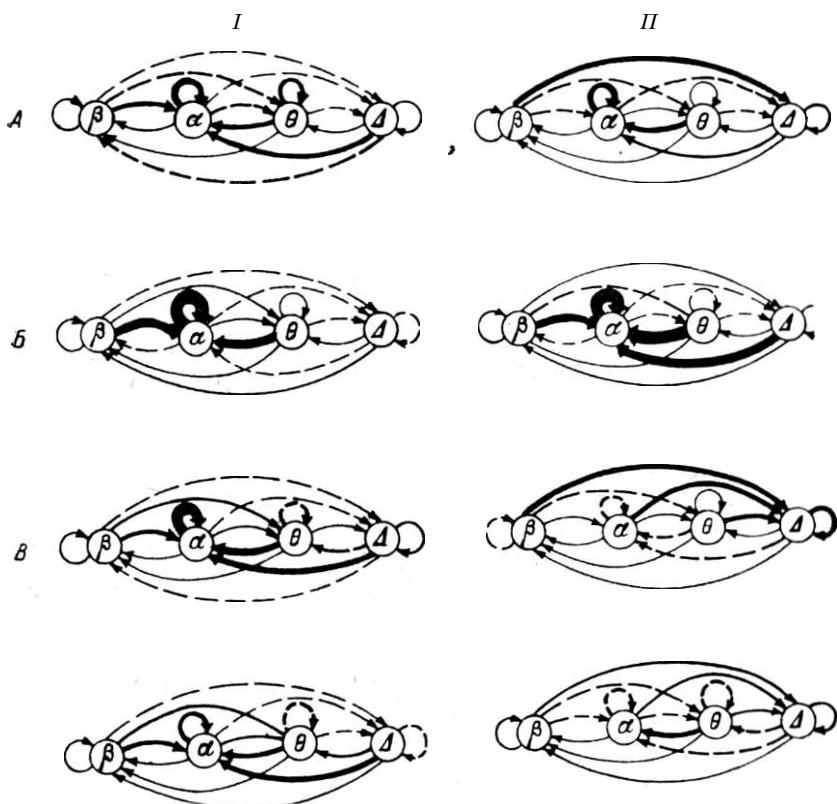


Рис. 74. Изменение структуры взаимодействия ритмов в различных функциональных режимах у лиц с / и II типом взаимодействия компонентов на исходной ЭЭГ.

A — глаза открыты; *B* — глаза закрыты; *В* — перемножение в уме двузначных чисел; *Г* — зрительно-моторное слежение. *Остальные обозначения* — как на рис. 73.

ЭЭГ у них является альфа-ритм с индексом 70—90 %, частотой 8—12 кол./с и амплитудой 25—80 мкВ и выше. Бета-ритм выражен меньше, его амплитуда колебалась в пределах 10—25 мкВ. Тета- и дельта-ритмы с амплитудой 15—30 мкВ выражены незначительно.

У лиц с низкой регуляционной и энтропийной устойчивостью амплитудно-частотные характеристики ЭЭГ были близки к «десинхронизированной» ЭЭГ с плохо выраженным нерегулярным альфа-ритмом с частотой 9—12 кол./с и амплитудой 15—25 мкВ. Остальные ритмы имели примерно одинаковую выраженность. Бета-ритм лежал, как правило, в диапазоне 20—30 кол./с с амплитудой от 5 до 25 мкВ,

медленноволновая активность имела амплитуду 20—30 мкВ. У части лиц этой группы регистрировалась «плоская» ЭЭГ с равной выраженностью всех составляющих частотного спектра.

При определении информационно-регуляционных показателей ЭЭГ (регуляционной и энтропийной устойчивости) у лиц с различной структурой взаимодействия компонентов ЭЭГ было установлено, что регуляционно устойчивыми являются первый и второй типы взаимодействия ритмики ЭЭГ, а регуляционно неустойчивым — третий тип взаимодействия.

При анализе динамики регуляционной и энтропийной устойчивости и интегральных показателей временных соотношений регуляционно устойчивых и неустойчивых состояний была обнаружена существенная разница не только в динамических диапазонах регуляции у лиц с первым, вторым и третьим типами взаимодействия компонентов ЭЭГ, но и в пе-

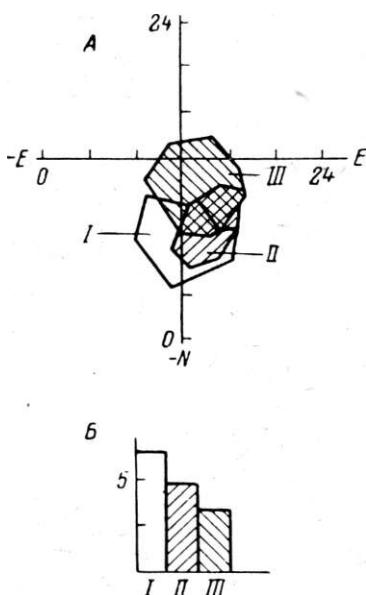


Рис. 75. Психоневрологический статус лиц с различным типом взаимодействия компонентов ЭЭГ по методике Айзенка (Eysenck, 1967).

А — области распределения лиц с первым (I), вторым (II) и третьим (III) типом взаимодействия компонентов ЭЭГ на круге Айзенка (*по оси абсцисс* — шкала экстраверсии; *по оси ординат* — шкала невротизма). Б — уровни показателя самооценки (*по оси абсцисс* — лица с I, II, III типом взаимодействия ритмов ЭЭГ; *по оси ординат* — показатель самооценки в баллах).

риодике медленных модулирующих воздействий, приближающих или удаляющих систему от критического уровня устойчивости (Сороко, 1984).

Имеется тесная взаимосвязь между характером (типов) взаимодействия компонентов ЭЭГ и уровнем пластичности нейродинамических процессов, определяемым с помощью системных методик с электроэнцефалографическими обратными связями. Исследования показали, что высоким уровнем пластичности, лучшими адаптационными возможностями, устойчивой операторской деятельностью, выраженным эмоционально-волевыми качествами, способностью переносить изоляцию и стрессовые ситуации обладают лица, у которых структура взаимодействия компонентов ЭЭГ организована по первому и второму типам. У лиц с третьим типом взаимодействия компонентов ЭЭГ эти качества оказались низкими (Сороко, 1984).

Была предпринята попытка связать индивидуальные характеристики ЭЭГ и ее пластичности с основными свойствами личности по Апзенку и Кэттеллу (Сороко и др., 1982). Результаты обработки теста Айзенка были соотнесены с выделенными группами испытуе-

мых. Оценка каждого испытуемого заносилась на «круг Айзенка» со шкалами «интроверсия—экстраверсия» и «стабильность—неустойчивость (невротизм)». Анализ позволил выделить три области этих параметров, соответствующих указанным группам (рис. 75): I группа характеризовалась высоким уровнем стабильности, самооценки и тенденций к интроверсии; II группа — средним уровнем стабильности, самооценки и тенденций к экстраверсии; III группа — наибольшим уровнем неустойчивости (невротизма), экстраверсии и наименьшей самооценкой.

С помощью личностного опросника Кэттелла показано, что лица с высоким уровнем пластичности нейродинамических процессов отличаются от лиц со средней и низкой пластичностью по шкалам **J**, **L** и **O**. Высокий показатель по шкале / свидетельствует о повышенной интуитивности, стремлении представителей данной группы принимать решения, основываясь на «внутреннем чутье». Для лиц со средней пластичностью нейродинамических процессов наиболее характерен низкий показатель по шкале **L**, который, по данным Кэттелла, указывает на высокую адаптивность к социальному окружению, и низкий уровень тревоги (шкала **O**).

Изложенные выше данные позволяют сделать заключение о том, что характер взаимодействия компонентов ЭЭГ имеет прямую связь со структурно-функциональной организацией внутрицентальных отношений, которые, по-видимому, и определяют все разнообразие индивидуальных проявлений физиологических реакций и психической деятельности человека.

* * *

Очевидно каждая классификация, решая определенную целевую задачу, неизбежно рассматривает индивидуальность с какой-то одной стороны вариации свойств психической и регуляторной деятельности мозга человека.

В клинической медицине задачи типологии подчинены вскрытию предпосылок и основ развернутой картины патопсихогенеза. В нормальной психофизиологии задачи усложняются многократно, ибо выраженная патология отсутствует, исследуются лишь тенденции и черты, которые только предположительно могут быть аналогами отдельных клинических синдромов. Тем не менее требования к определению индивидуальных различий в психофизиологической сфере человека остаются весьма высокими, ибо требуется не только констатация факта различий и отнесение индивидуума к тому или иному типу, но и прогнозирование его состояния в производственных условиях при климатических и других экстремальных воздействиях. Как уже отмечалось выше, это необходимо для решения проблемы профобора и профориентации, а также для разработки нефармакологических методов коррекции и направленной тренировки функционально недостаточных функций.

К настоящему времени в разных лабораториях мира испытаны тысячи параметров функций с целью обоснования той или иной классификации индивидуальных различий. В недалеком прошлом завер-

шился этап эмпирического накопления данных, сугубо описательных подходов на основе общих впечатлений, клинической картины, реакций, эмоций и т. д. Дифференциальная психофизиология прочно встала на путь комплексных количественных измерений с широким применением статистических и моделирующих методов при непрерывном использовании ЭВМ. В недалеком будущем, когда будут ЭВМ — банки данных, задача идентификации индивидуальных различий должна стать более надежной и быстро выполнимой процедурой.

Ближайшее рассмотрение материалов позволило установить, что биоритмологическая структура нервных и вегетативных процессов, их произвольная саморегуляция в системах с обратными связями проявили выраженные индивидуальные различия в механизмах регуляции функций вообще и церебрального гомеостаза в частности. Пластичность и устойчивость биоритмологической структуры оказались неплохими индикаторами различий человека по степени адаптивности к экстремальным воздействиям.

Другой важный вывод, который вытекает из обобщения данных, заключается в том, что структура центральных механизмов обеспечения психической и регуляторной деятельности мозга человека иерархична и содержит несколько уровней, относительное доминирование которых может быть привлечено к объяснению природы индивидуальных различий.

Полученные материалы показывают, что уровень адаптивности человека тесно связан с особенностями биоритмологической структуры ЭЭГ в микроинтервалах времени. Обилие высоковероятных, в особенности с доминирующими ритмами, связей между компонентами ЭЭГ у адаптивных лиц указывает на лучшую саморегуляцию (внутреннюю управляемость) нейродинамических процессов в системе гомеостаза и памяти.

Поскольку у названных трех групп лиц выявляются различные «функциональные ядра» в биоритмологической структуре ЭЭГ, то имеется возможность увязать эти особенности с относительным доминированием отдельных уровней мозга в компонентном обеспечении интрацеребрального гомеостаза. У I группы — корковое доминирование, у II — корково-лимбическое, у III группы — лимбико-стволовое. В этой связи становится понятным нарастание невротизма от I к III группе (тест Айзенка), личностной и реактивной тревожности (тест Спильбергера—Ханина), снижение активности, настроения и самочувствия (тест Доскина); более высокая адаптивность и стрессоустойчивость в I и II группах, высокая инерционность и эргонапряженность в III группе (тест Кеттелла). Анализ отдельных физиологических систем методом функционального моделирования регуляторных и биоритмологических процессов, проведенный Е. Г. Ващилло с соавторами (1983), свидетельствует о том, что в адаптивной группе больше диапазон регуляции и меньшая инерционность.

В будущем комплексный подход позволит найти еще более эффективные и менее громоздкие способы определения индивидуальных различий в психофизиологической сфере. Обобщая современные дан-

ные по когнитивной психологии, по восприятию подпороговых сигналов, а также принимая во внимание новейшие взгляды о непрерывности развития мнестических функций мозга (Василевский, 1984), можно предположить, что наиболее вероятно индивидуальные различия в психофизиологическом регулировании деятельности мозга кроются в особенностях восприятия ассоциации воспроизведения афферентных и мнестических сигналов, т. е. различия кроются в индивидуальных особенностях переработки информации, связанной с реализацией таких свойств, как пластичность, устойчивость и др. Раскрытие этих закономерностей требует пересмотра существующих методов. Мы должны осознавать, что в сфере произвольной вербализации состояния мозга и мышления отражается ничтожная доля того, что происходит у нас в голове (Crick, 1982). Переход на информационный нейрофизиологический уровень анализа уже обеспечивается изучением ЭЭГ, нейронных популяций мозга человека и отдельных нейронов (Бехтерева, 1974, 1980).

Таким образом, есть основания считать, что центр тяжести в будущих исследованиях индивидуальных различий человека переносится в область синтеза экологической физиологии (механизмов адаптации), теории высшей нервной деятельности, нейрофизиологии и когнитивной психологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Аветикян Ш. Т., Василевский Н. П., Зингерман А. М. О типологической систематизации адаптивных реакций (на примере антиортостатического воздействия) // Физиология человека. 1982. Т. 8. С. 132—137.
- Акиншикова Г. И. Соматическая и психофизиологическая организация человека. Л., 1977. 160 с.
- Аминев Г. А. Вероятностная организация центральных механизмов речи. Казань, 1972. 159 с.
- Ананьев Б. Г. О проблемах современного человекознания. М., 1977. 380 с.
- Анохин П. К. Электроэнцефалографический анализ условного рефлекса. М., 1958. 75 с.
- Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968. 547 с.
- Вартелэс В. И. Электроэнцефалографические корреляты процесса обучения управлению автомобилем // Методика и техника исследований операторской деятельности. М., 1985. С. 12—20.
- Батуев А. С. Нейрофизиология коры головного мозга. Л., 1984. 216 с.
- Бекшаев С. С., Василевский Н. Н., Суворов Н. Б., Кутуев В. Б., Сороко С. И. Комбинаторный подход к анализу взаимной статистической зависимости ритмов электроэнцефалограммы // Адаптивные реакции мозга и их прогнозирование. Л., 1978. С. 117—123.
- Березин Ф. Б., Мирошников М. П., Рожанец Р. В. Методика многостороннего исследования личности. М., 1976. 176 с.
- Бернштейн Н. А. Очерки по физиологии движения и физиологии активности. М., 1966. 348 с.
- Бехтерев В. М. Общие основы рефлексологии человека. М.; Л., 1928. 544 с. (Руководство к объективному изучению личности).
- Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л., 1974. 2-е изд. 152 с.
- Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. Л., 1980. 208 с.

- Бехтерева Н. П., Гоголицын Ю. Л., Кропотов Ю. Д., Медведев С. В. **Нейрофизиологические механизмы мышления**. Л., 1985. 272 с.
- Бирюков Д. А. Проблемы экологической физиологии человека // Физиол. журн. СССР. 1961. Т. 47. С. 1319—1328.
- Бобкова Н. В., Жадин М. Н. Генезис электроэнцефалограммы // Биофизика. 1978. № 1. С. 133—138.
- Бодров В. А., Малкин В. Б., Покровский Б. Л., Шпаченко Д. И. Психологический отбор летчиков и космонавтов. М., 1984. 264 с. (Проблемы космической биологии. Т. 48).
- Будзден П. В., Шишkin Б. М. Анализ регуляционных свойств центральной нервной системы методами теории управления // Физиол. журн. СССР. 1971. Т. 57. С. 664—672.
- Василевский П. Н. Экологическая физиология мозга. Л., 1979. 199 с.
- Василевский Н. Н. Современные проблемы экологической физиологии. Л., 1984. 17 с.
- Ващилло Е. Г., Зингерман А. М., Константинов М. А., Меницкий Д. Н. Исследование резонансных характеристик сердечно-сосудистой системы // Физиология человека. 1983. Т. 9. С. 257—254.
- Виноградова О. С. Гиппокамп и память. М., 1975. 334 с.
- Воронин Л. Г., Семенова Т. П. Влияние повреждения гиппокампа на формирование цепи двигательных условных рефлексов у крысы // Физиология и патология лимбико-ретикулярного комплекса. М., 1970. С. 93—103.
- Газенко О. Г., Малкин В. Б., Гурфинкель В. С. Электроэнцефалографическое исследование в космической медицине // Проблемы космической биологии. М., 1967. Т. 6. С. 83—92.
- Галунов В. И., Манеров В. Х., Устинович Е. А. Факторно-аналитическое исследование структуры личностного теста // Психологические методы исследования в клинике. Л., 1978. С. 76—79.
- Генкин А. А. Некоторые вопросы расшифровки сигналов ЭЭГ в связи с диагностикой психофизиологических состояний // Методы сбора и анализа информации в физиологии и медицине. М., 1971. С. 33—43.
- Голиков Н. В. Физиологические основы теории электроэнцефалографии // Вопросы теории и практики электроэнцефалографии. Л., 1956. С. 3—31.
- Голубева Э. А., Гусева Е. П., Пасынкова А. В. Биоэлектрические корреляты памяти и успеваемости у старших школьников // Вопр. психолог. 1974а. № 5. С. 40—52.
- Голубева Э. А., Изюмова С. А., Трубникова Р. С., Печенков В. В. Связь ритмов электроэнцефалограммы с основными свойствами нервной системы // Проблемы дифференциальной психофизиологии. М., 1974б. С. 160—174.
- Грановская Р. М. Восприятие и модели памяти. Л., 1974. 361 с.
- Гусельников В. И., Супин А. Я. Ритмическая активность головного мозга. М., 1968. 254 с.
- Данилова Н. Н. Функциональное состояние: механизмы и диагностика. М., 1985. 288 с.
- Деглин В. Л. О латерализации механизма эмоциональной окраски поведения // Фармакологические основы антидепрессивного эффекта. Л., 1970. С. 158—162.
- Дуглас Р. Д. Снова к Павлову // Механизмы формирования и торможения условных рефлексов. М., 1973. С. 371—398.
- Жирмунская Е. А. Электрическая активность мозга в норме, при гипертонической болезни и мозговом инсульте. М., 1963. 176 с.
- Жирмунская Е. А. Соотношение психологических и электроэнцефалографических феноменов // Нейродинамика мозга при оптико-гностической деятельности. М., 1974. С. 17—48.
- Жирмунская Е. А., Лосев В. С. Понятие типа и классификации электроэнцефалограмм // Физиология человека. 1980. Т. 6. С. 1039—1048.
- Жирмунская Е. А., Лосев В. С. Системы описания и классификация электроэнцефалограмм человека. М., 1984. 81 с.
- Зайцев В. П. Вариант психологического теста MMPI // Психологический журнал. 1981. Т. 2. С. 118—123.

- Зимкина А. М. Электрофизиологические показатели функционального состояния центральной нервной системы человека // Функциональные состояния мозга. М., 1975. С. 6—19.
- Зингерман А. М., Шишкун Б. М. К вопросу об индивидуальных особенностях саморегуляции физиологических функций // Физиология человека. 1977. Т. 3. С. 124—135.
- Ильюченок Р. Ю. Физиологические механизмы индивидуальной адаптации (методологические аспекты) // Методологические и философские проблемы биологии. Новосибирск, 1981. С. 293—306.
- Кабанов М. М., Личко А. Е., Смирнов В. М. Методы психологической диагностики и коррекции в клинике. JL, 1983. 310 с.
- Казначеев В. П. Современные проблемы адаптации. Новосибирск, 1980. 190 с.
- Карцев И. Д., Павлович К. Е. Физиологические критерии профессиональной пригодности к профессиям, связанным с возможностью возникновения внезапных сложных ситуаций // Психофизиологические основы профессионального отбора. Киев, 1973. С. 58—59.
- Клиорин А. И., Чтецов В. П. Биологические проблемы учения о конституциях человека. JL, 1979. 164 с.
- Костандов Э. А. Асимметрия зрительного восприятия и межполушарное взаимодействие // Физиология человека. 1978. Т. 4. С. 8—16.
- Костюк П. Г. Методологические проблемы современнойнейрофизиологии // Биология и медицина: философские и социальные проблемы взаимодействия. М., 1985. С. 37—46.
- Лейтес Н. С., Голубева Э. А., Кадыров Б. Р. Динамическая сторона психической активности и активированность мозга // Психофизиологические исследования интеллектуальной саморегуляции и активности. М., 1980. С. 114—124.
- Леонтьев А. Н. Деятельность, сознание, личность. М., 1977. 304 с.
- Ливанов М. Н. К вопросу о замыкании условных связей (по материалам электрофизиологических исследований) // Гагрские беседы. Тбилиси, 1960. С. 111—147.
- Ливанов М. Н. Пространственная организация процессов головного мозга. М., 1972. 182 с.
- Личко А. Е. Психопатии и акцентуации характера. JL, 1983. 255 с.
- Ломов Б. Ф. Методологические и теоретические проблемы психологии. М., 1984. 442 с.
- Лукьянова Н. Ф., Логшина Е. П., Малкин В. Б., Покровский Б. Л., Шпаченко Д. И. Поиск корреляции между психологическими особенностями личности и некоторыми параметрами ЭЭГ // Информационное значение биоэлектрических потенциалов головного мозга. Л., 1974. С. 159—166 с.
- Малкин В. Б. Использование электроэнцефалографии при отборе кандидатов в летные училища / У Военно-мед. журн. 1978. № 5. С. 4—7.
- Малкин В. Б., Асямолова Н. М., Кочетов А. К. Классификация электроэнцефалограммы здорового человека // Проблемы космической биологии. М., 1967. Т. 6. С. 495—505.
- Медведев В. И. Устойчивость физиологических и психологических функций человека при действии экстремальных факторов. Л., 1982. 104 с.
- Мельников В. М., Ямпольский Л. Т. Введение в экспериментальную психологию личности. М., 1985. 320 с.
- Мешкова Т. А. Наследственная обусловленность некоторых параметров электроэнцефалограммы покоя человека // Проблемы генетической психофизиологии человека. М., 1978. С. 48—71.
- Мосидзе В. М., Акбардия К. К. Функциональная симметрия и асимметрия полушарий мозга. Тбилиси, 1973. 64 с.
- Небылицын В. Д. Темперамент // Педагогическая энциклопедия. М., 1962. Т. 4. С. 238—243.
- Небылицын В. Д. Основные свойства нервной системы человека. М., 1966. 384 с.
- Осовец С. М., Гинзбург Д. А., Гурфинкель В. С. Электрическая активность мозга: механизмы и интерпретация // Успехи физических наук. 1983. Т. 141. С. 103—150.

- Павлов И. П. Общие типы высшей нервной деятельности животных и человека // Полн. собр. соч. М.; Л., 1951. Т. 3, кн. 2. С. 264—293.
- Панин Л. Е., Соколов В. П. Психосоматические взаимоотношения при хроническом эмоциональном напряжении. Новосибирск, 1981. 180 с.
- Полетаева И. И., Гусельников В. И. Ритмические колебания электрической активности головного мозга позвоночных // Научн. докл. высшей школы.. Биологические науки. 1967. № 7. С. 39—52.
- Равич-Щербо И. В. Метод близнецов в психологии и психофизиологии // Проблемы генетической психофизиологии человека. М., 1978. С. 22—47.
- Русинов В. С. Общие и локальные изменения в электроэнцефалограмме при выработке условных рефлексов // Электроэнцефалографические исследования высшей нервной деятельности. М., 1962. С. 288—297.
- Русинов В. С. Доминанта. М., 1969. 231 с.
- Русалов В. М. Биологические основы индивидуально-психологических различий. М., 1979. 352 с.
- Русалов В. М/Бодунов М. В. О факторной структуре интегральных электроэнцефалографических параметров человека // Психофизиологические исследования интеллектуальной саморегуляции и активности. М., 1980. С. 94—113.
- Сидоренко Г. В., Сороко С. И. Прогноз эффективности терапии депрессивных больных по данным оценки статистической структуры взаимодействия компонент ЭЭГ // Прогнозирование в прикладной физиологии. Фрунзе, 1984. Т. 1. С. 328—330.
- Симонов П. В. Высшая нервная деятельность человека. Мотивационно-эмоциональные аспекты. М., 1975. 173 с.
- Симонов П. В. Естественнонаучные основы индивидуальности // Журн. высш. нерв. деят. 1981. Т. 31. С. 12—25.
- Снежневский А. В. Клиническая психопатология // Руководство по психиатрии. М., 1983. Т. 1. С. 3—97.
- Собчик Л. Н. Пособие по применению психологической методики MMPI. М., 1971. 74 с.
- Соколов Е. Н. Природа фоновой ритмики коры больших полушарий // Основные вопросы электрофизиологии центральной нервной системы. Киев, 1962. С. 157—164.
- Соколов Е. Н. Механизмы памяти. М., 1969. 176 с.
- Солоуб Е. Б. Электрическая активность мозга человека в процессе двигательной деятельности. Л., 1973. 190 с.
- Сороко С. И. Нефрофизиологические механизмы индивидуальной адаптации человека в Антарктиде. Л., 1984. 152 с.
- Сороко С. И., Бекшаев С. С. Статистическая структура ритмов ЭЭГ и индивидуальные свойства механизмов саморегуляции мозга // Физиол. журн. СССР. 1981. Т. 67. С. 1765—1773.
- Сороко С. П., Сидоров Ю. А., Кутуев В. Б., Веников В. В., Алдашева А. А. Оценка и прогнозирование функциональных состояний человека в условиях Антарктиды // Саморегуляция функций и состояний. Л., 1982. С. 108—119.
- Суровова В. В. Психофизиология стресса. М., 1975. 208 с.
- Теплое Б. М. Типологические свойства нервной системы и их значение для психологии // Философские вопросы физиологии высшей нервной деятельности и психологии. М., 1963. С. 475—498.
- Трауготт Н. Н. О механизмах нарушения памяти. Л., 1973. 24 с.
- Труш В. Д., Ефремова Т. М. Ориентировочный рефлекс и спектральные характеристики биопотенциалов коры головного мозга кролика // Журн. высш. нерв. деят. 1971. Т. 21. С. 767—783.
- Фарбер Д. А. Функциональное созревание мозга в раннем онтогенезе. М., 1969. 279 с.
- Фарбер Д. А., Алферова В. В. Электроэнцефалограмма детей и подростков. М., 1972. 215 с.
- Черкасова В. И., Кацук Л. И., Золотарев Ф. Я. Методологические основы психофизиологической адаптивности и значение ее оценки для трудовых ре-

- комендаций инвалидам. Методические рекомендации для врачей ВТЭК. Л., 1983. 28 с.
- Шеповалников А. Н., Щцерошин М. Н., Анасионок В. С. Формирование биопотенциального поля мозга человека. Л., 1979. 163 с.
- Ярошевский М. Г. История психологии. М., 1985. 576 с.
- Adey W. B., Dunlop C. W., Hendrix C. E. Hippocampal slow waves, distribution and phase relationships in the course of approach learning // Arch. Neurol. Psychiat. 1960. Vol. 3. P. 74—90.
- Adrian E. D., Matthews B. H. C. The interpretation of potential waves in the cortex // J. Physiol. 1934. Vol. 81. P. 440—471.
- Allport G. W. Personality and psychological interpretation. New York, 1937. 588 p.
- A model for personality / Ed. H. J. Eysenck. Berlin etc., 1981. 650 p.
- Arnolds D. E. A. T., Lopes da Silva F. H., Aitink W., Kamp A. Hippocampal EEG correlates of elementary motor acts in dog // Progress report. Institute of medical physics T. N. 0. 1978. N 6. P. 137—145.
- Barnett T. P., Johnson L. C., Naiton P., Hicks N., Nute C. Bispectrum analysis of electroencephalogram signals during waking and sleeping // Science. 1971. Vol. 172. P. 401—402.
- Becker-Carus Ch. Relationships between EEG, personality and vigilance // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1971. Vol. 30. P. 519—526.
- Berger H. Über das Electroenzephalogramm des Menschen // Arch. Psychiat. Nervenkr. 1929. Bd 87. S. 527—570.
- Burt C. The analysis of temperament // Brit. J. Med. Psychol. 1937. Vol. 17. P. 158—188.
- Cattell R. B. Personality, motivation, structure and measurement. New York, 1957. 948 p.
- Conrad K. Der Constitutionstypus. Berlin etc., 1963. 242 s.
- {Crick F.) Крек Ф. Мысли о мозге // Мозг. М., 1982. С. 257—275.
- Davis H., Davis P., Loomis A. R. Electrical reactions of the human brain to auditory stimulation during sleep // J. Neurophysiol. 1939. N 2. P. 51.
- (Edelman G. M., Mountcastle V. B.) Эдельман Дж., Маунткастл В. Разумный мозг. М., 1981. 135 с.
- Eysenck H. T. The dynamics of anxiety and hysteria. London, 1957. 311 p.
- Eysenck H. J. The biological basis of personality. Springfield, 1967. 400 p.
- French J. W. The description of personality measurements in terms of rotated factors. New York, 1953. 287 p.
- Galen K. Hippocratis de natura hominis comment. Vol. III / Ed. J. Mewaldt. Leipzig; Berlin, 1914, Vol. 9. 476 p.
- (Galton F.) Гальтон Ф. Наследственность таланта, ее законы и последствия. СПб., 1875. 299 с.
- Gastaut H. The brain stem and cerebral electrogenesis in relation to consciousness // Brain mechanisms and consciousness. Paris, 1954. P. 249—283.
- {Gastaut H., Naquet R., Roger A. et al.) Гасто А., Наке Р., Роже А. и др. Электроэнцефалографическая характеристика образования условных рефлексов у человека // Журн. высш. нерв. деят. 1957а. Т. 7. С. 25—58.
- (Gastaut H., Jus A., Morrell E., Storm van Leeuwen W. et al.) Гасто А., Моррел Ф. и др. Нейрофизиологическое объяснение условных электроэнцефалографических реакций // Журн. высш. нерв. деят. 1957б. Т. 7. С. 203—213.
- (Gray J. A.) Грей Д. А. Сила первой системы, интроверсия—экстраверсия, условные рефлексы и реакция активизации // Вопр. психол. 1968. № 3. С. 77—89.
- Gray J. A. The psychology of fear and stress. London, 1971. 237 p.
- Guilford J. P. Personality. New York, 1959. 562 p.
- Guilford J. P. Factors and factors personality // Psychol. Bull. 1975. Vol. 82. P. 802—814.
- Hathaway S. R., McKinley J. C. The Minnesota multiphasic personality inventory manual. New York, 1951, Revised, 1967. 36 p.

- Heymans G., Wiersma E. D. Beitrag zur speziellen Psychologie auf Grund einer Massenuntersuchung // Z. Psychol. 1906. Bd 42. S. 81—127; Bd 43. S. 321—373.
- Hill J. D. N. The EEG in psychiatry // Electroencephalography. London, 1963. P. 97—113.
- (Hippocratis) Гиппократ. Избранные книги. М., 1936. 736 с.
- Jasper H., Shagass C. Conditionality the occipital alpha rhythm in man // J. exp. Psychol. 1941. Vol. 28. P. 373—388.
- Juel-Nielsen TV., Harvald B. The electroencephalogram in uniovular twins brought up apart // Acta genet. et statist. med. 1958. Vol. 8. P. 76—82.
- (Kant 1790) Кант И. Антропология // Собр. соч. М., 1966. Т. 6. С. 350—588.
- Kamitake M. Studies on the hereditary versus environmental factors in psychological functions by use of the twin method: a study on the brain waves of twins // Jap. J. Psychol. 1963. Vol. 33. P. 370—379.
- (Kretschmer E.) Кречмер Э. Строение тела и характер. М.; Пг., 1924. 283 с.
- (Lange Y. W., Storm van Leeuwen W., Werre P. F.) Ланге И. В., Сторм ван Левен В., Верре П. Ф. Корреляция между психологическими и электроэнцефалографическими явлениями // Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962. С. 369—376.
- Lennox W. G., Gibbs F. A., Gibbs E. L. The brain wave pattern an heredity trait. 74 twin pairs // J. Heved. 1945. Vol. 36. P. 37—45.
- (Leonhard K.) Леонгард К. Акцентуированные личности. Киев, 1981. 320 с.
- (Meili R.) Мейли Р. Структура личности // Экспериментальная психология. Вып. 5 / Под ред. П. Фрессе, Ж. Пиаже. М., 1975. С. 196—283.
- Morell F., Ross M. H. Central inhibition in cortical conditioned reflexes // Arch. Neurol. Psychiat. 1953. Vol. 70. P. 611—616.
- Mundy-Castle A. C. The electroencephalogram and mental activity // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1957. Vol. 9. P. 643—655.
- Paisey T. J., Mangan G. L. Neo-Pavlovian themperament theory and the biological bases of personality // Person, and Individ. Differ. 1982. Vol. 3. P. 189—203.
- Petsche H., Rappelsberger P., Pockberger H., Prohaska O., Muller-Poschinger I. B. Neuroanatomic correlates of spontaneous and evoked EEG activities in the visual area of the rabbit // Bhythmical activites and cortical function / Ed. F. H. Lopes de Silva. Amsterdam, 1980. P. 390—397.
- Puister G. H. The EEG in selection of flying personnel // Human problems superson and hyperson flight. Oxford etc., 1962. P. 75—81.
- Robert A., Dell M. Electroencephalogramme sistematique de Personnel navigant // Med. Aeronaut. 1958. Vol. 13. P. 34—47.
- Robinson D. L. Properties of diffuse thalamocortical system and human personality // Person, and Individ. Differ. 1982. Vol. 3. P. 1—16.
- Savage R. D. Electro-cerebral activity, extraversion and neuroticism // Brit. J. Psychiat. 1964. Vol. 110. P. 98—100.
- Sheldon D. G. The varieties of temperament. A psychology of constitutional differences. New York, 1942. 520 p.
- Shipton J., Walter W. G. Les relations entre les activites alpha, les modes de pensee et les affinites sociales // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1957. Suppl. 6. P. 185—202.
- (Springer S., Deutsch G.) Спрингер С., Дейч Г. Левый мозг, правый мозг. М. 1983. 256 с.
- (Strelau J.) Стрелая Я. Роль темперамента в психическом развитии. М., 1982» 232 с.
- (Storm van Leeuwen W., Kamp A., Haaijman W. et al.) Шторм ван Леувен В., Камп А., Хаайджман В. и др. О взаимоотношениях между электрической активностью мозга и психической деятельностью человека // Нейрофизиологические механизмы психической деятельности человека. Л., 1974. С. 137—143.
- Tonnies J. F. Die Unipolare Ableitung electrischer Spannungen von menschlichen Gehirn // Naturwissenschaften. 1937. Bd 22. S. 411.
- Taylor J. A personality scale of manifest anxiety // J. Abnormal. Soc. Psychol. 1953. Vol. 42. P. 285—290.

- Vanderwolf C. H. Hippocampal electrical activity and voluntary movement in rat // *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 1969. Vol. 26. P. 407—421.
- Vogel F. The genetic basis of the normal human electroencephalogram // *Human-genetic.* 1970. Vol. 10. P. 78—95.
- Walter W. G. The twenty-four Mandsley lecture, the functions of electrical rhythmus in the brain J. *Mentol Sci.*, 1950. Vol. 96. P. 1—31.
- (Walter W. G.) Уолтер Г. Живой мозг. М., 1966. 300 с.
- Werre P. F. The relationships between EEG and psychological data in normal adults. Leiden, 1957. 260 р.
- {Wiener N.) Винер Н. Кибернетика или управление и связь в животном и машине. М., 1968. 326 с.
- (Wundt W.) Вундт В. Лекции о душе человека и животных. СПб., 1894. 465 с.
- (Yoshii N., Matsumoto D., Ogura H. et al.) Иошии Н., Мацуумото Дж., Огуря Х. и др. Условный рефлекс и электроэнцефалография // Электроэнцефалографические исследования высшей первичной деятельности. М., 1962. С. 187—198.

ОСОЗНАВАЕМЫЕ И НЕОСОЗНАВАЕМЫЕ ФОРМЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

В процессе приспособительной деятельности человека в постоянно меняющейся окружающей среде поступающая информация перерабатывается на разных уровнях центральной интеграции мозговых функций. Переключение нервной сигнализации на филогенетически новых уровнях происходит при сохранении возможности замыкания рефлекторной дуги на низших звеньях. Поэтому о процессах высшей нервной деятельности можно судить при помощи различных индикаторов: сенсорного порога осознания внешнего раздражителя, ориентировочного рефлекса, биоэлектрических, вегетативных, поведенческих, эмоциональных и других реакций. Наибольшие теоретические и методические трудности связаны с индикатором осознания раздражителя, определяемым по словесной или произвольной двигательной реакции. Как известно, сущность концепции порога в различных теориях составляет понятие «фиксированная критическая точка в континууме». Эта концепция приемлема и целесообразна при измерении порога какой-либо непроизвольной реакции, но она не в состоянии объяснить всех фактов, связанных с определением порога на уровне обнаружения или опознания раздражителя (Swets et al., 1964). В первую очередь это относится к проблеме критерия, который обследуемое лицо использует в процессе принятия решения. Классические психофизические теории не учитывали критерия решения обследуемого о наличии полезного сигнала. Между тем важность определения критерия четко выявляется в экспериментах, когда изменяются инструкции, даваемые исследуемому, либо относительный размер «штрафа» за пропущенные сигналы или «ложные тревоги». В этих опытах можно получить широкий диапазон рабочих уровней решающей системы вследствие изменения у обследуемого критерия оценки наличия сигнала.

Отсутствие фиксированной критической точки в континууме наблюдений обусловлено тем, что воспринимающий субъект не пассивно отражает явления окружающей среды, а активно связывает сенсорные данные с информацией, с которой он предварительно ознакомился, а также соотносит их со своими задачами.

Согласно теории статистического обнаружения сигнала, результат измерений порога восприятия в значительной мере зависит от принятия обследуемым критерия реакции на соотношение сигнал/шум. В свою очередь этот критерий определяется инструкцией экспе-

риментатора, условиями опыта, наличием либо отсутствием положительного подкрепления «попадания в цель» или отрицательного подкрепления «ложной тревоги», отношением обследуемого к эксперименту, его характерологическими особенностями.

Всех здоровых людей грубо можно разделить на две категории — «либералов» и «консерваторов». «Консерваторы» воздерживаются от реакции, когда они сомневаются в наличии тестируемого сигнала, боятся совершить ошибку и отвечают строго по принципу «да»—«нет». Таким образом, обследуемые «консерваторы» используют более строгий критерий решения соотношения сигнал/шум, поэтому у них будет меньше ответов типа «ложных тревог», но зато и меньше «попаданий в цель» и больше «пропусков».

Сторонники теории статистического обнаружения сигнала считают, что использование обследуемым более строгого критерия имеет непосредственное отношение к проблеме «неосознанного восприятия». В этих случаях, по их мнению, обследуемый предпочитает не сообщать о существовании сигнала, если он сомневается в его наличии, но он все же имеет о нем какую-то информацию. Они высказывают предположение, что, возможно, «неосознанное восприятие» существует только тогда, когда высокий уровень критерия неправильно определяется как предел восприятия. Это представление, по-видимому, справедливо только частично. Конечно, обследуемые, боящиеся совершить ошибку в условиях опыта, когда от них требуется определенный произвольный ответ типа «да»—«нет», могут не сообщать о раздражителе, в вербальной оценке которого они испытывают сомнения, хотя он по крайней мере частично осознается. На такие раздражения нередко возникают биоэлектрические, вегетативные и другие реакции, которые могут ошибочно относиться на счет «неосознанного восприятия». Однако вряд ли можно объяснить принципом строгого или высокого критерия изменения величины подпороговой зоны действия неосознаваемых раздражителей на фоне эмоционального переживания или лекарств, стимулирующих или угнетающих ЦНС (Костандов, 1977).

У обследуемых «либералов» более низкий критический уровень реакции, они дают больше положительных реакций за счет ответов типа «мне кажется», «я догадываюсь». Понятно, что в этих случаях возрастает вероятность межсигнальных реакций или «ложных тревог», но уменьшается количество «неосознанных восприятий».

Основное достоинство теории статистического обнаружения сигнала заключается в том, что она предполагает активное участие субъекта в процессе отражения явлений окружающей действительности. Представление об отсутствии фиксированной критической точки критерия чувствительности удовлетворительно объясняет факты значительного снижения порога осознания сигнала при повторных измерениях. Критерий реакции существенно меняется с практикой, так как обследуемое лицо связывает сенсорные данные с информацией, с которой оно ознакомилось в процессе предварительных измерений порога обнаружения, а также соотносит их со своими задачами и делает это на основе статистического принципа принятия решения.

С именами И. М. Сеченова и, особенно, И. П. Павлова связано представление о том, что восприятие какого-либо внешнего раздражителя — это не целиком врожденный акт узнавания. Способность опознавания какого-либо явления внешней среды в значительной мере приобретается в процессе обучения восприятию. В работе 1909 года «Естествознание и мозг» И. П. Павлов писал: «То, что гениальный Гельмгольц обозначил знаменитым термином „бессознательное заключение“, очевидно, отвечает механизму условного рефлекса. Когда физиолог убеждается, например, что для выработки представления о действительной величине предмета требуется известная величина изображения на сетчатке и вместе известная работа наружных и внутренних мышц глаза, он констатирует механизм условного рефлекса. Известная комбинация раздражений, идущих из сетчатки и из этих мышц, совпадая несколько раз с осязательным раздражением от предмета известной величины, является сигналом, становится условным раздражением от действительной величины предмета. С этой точки зрения, едва ли оспоримой, основные факты психологической части физиологической оптики есть физиологически не что иное, как ряд условных рефлексов. . .» (Павлов, 1951, с. 121). В той же статье И. П. Павлов пишет: «В условный рефлекс, во временную связь данный анализатор сперва вступает более общей, более грубой его деятельностью и только затем, путем постепенного дифференцирования условным раздражителем, остается работа его тончайшей или мельчайшей части» (Павлов, 1951, с. 122).

Нетрудно видеть много общего в павловской позиции, рассматривающей восприятие как рефлекторный в принципе процесс обучения, как процесс выработки все более и более тонких дифференцировок, с концепцией статистического принятия решений. Однако взгляд на функцию восприятия в условиях измерения пределов обнаружения сигналов как на образование нужных для этой цели временных связей, положительных и тормозных, очевидно, имеет то преимущество, что толкует все явления в физиологических терминах и понятиях, под которым подразумеваются реальные физиологические процессы, происходящие в мозгу.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ОСНОВА ОСОЗНАНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ ДЕЙСТВИТЕЛЬНОСТИ

При исследовании высшей нервной деятельности человека независимо от характера регистрируемой реакции неизбежно возникает необходимость учитывать регуляторную роль сознания, то принципиально новое, что вносит в поведенческую деятельность человека его сознательный опыт. Человек не только осознает предъявляемые ему сигналы, но и произвольно принимает решения о выборе поведенческой реакции соответственно своей сознательной оценке ситуации.

Для того чтобы сознание нашло свое место в нейрофизиологических концепциях о работе высших отделов головного мозга, а не

просто рассматривалось как побочный, «субъективный» феномен «объективных» физиологических процессов, необходимо попытаться представить себе, при каких условиях материальные процессы, проходящие в мозгу, начинают сопровождаться сознанием. Какова особенность мозговых процессов, когда появляется сознание, которое есть качество, свойство этих процессов, их неотъемлемая часть? В настоящее время имеются методические возможности экспериментального изучения критических изменений в головном мозгу, связанных с осознанием раздражителя.

Информация о внешнем раздражителе по специфическим сенсорным путям поступает в соответствующие проекционные зоны неокортика и перерабатывается там независимо от того, находится человек в сознании или же в бессознательном состоянии. Так, вызванные потенциалы (ВП) на звуковые, зрительные или соматосенсорные стимулы регистрируются в соответствующих корковых проекционных областях у лиц, находящихся в неглубоком общем наркозе, т. е. полностью в бессознательном состоянии. При истерической или внушенной в гипнозе анестезии в коре больших полушарий развивается ВГ1 с ранними и поздними компонентами на внешние сигналы, полностью не ощущаемые субъектом (см.: Костандов, 1977). У бодрствующего человека с обнаженной проекционной соматосенсорной коры регистрируется ранний вызванный ответ на раздражение кожи, которое не ощущается, т. е. не осознается обследуемым (Libet, 1978). Удалось записать с коры больших полушарий позднее отрицательно-положительное колебание на звуковые раздражения, лежащие ниже порога осознания стимула (Костандов, 1977). Вызванный корковый ответ на неосознаваемый зрительный стимул регистрировался в ряде лабораторий (Shevrin, 1978). Многими экспериментами доказано, что можно выработать условную связь с помощью неосознаваемых звуковых и зрительных сигналов (Гершун, 1946; Костандов, Арзуманов, 1975).

Вышеприведенные факты говорят о том, что для осознания сигнала недостаточно переработки информации в соответствующих проекционных и даже ассоциативных корковых зонах. По всей вероятности, существует дополнительный нервный механизм, обеспечивающий осознание сигнала. Этот механизм должен осуществлять интеграцию нейронной активности различных участков коры больших полушарий и подкорковых структур, которая обеспечила бы наилучшим образом осознанное восприятие значимых для субъекта в данный момент раздражителей окружающей среды.

О таком нервном механизме, организующем физиологическую основу сознания, мы почти ничего не знаем. По мнению Либэт (Libet, 1978), для процесса осознания внешнего раздражителя необходима определенная, минимум в несколько сот миллисекунд, продолжительность нейронной активности в коре. Слабый сенсорный стимул может вызвать активацию корковых нейронов, но пространственно-временные параметры этого возбуждения могут быть недостаточны для того, чтобы стимул был осознан. Этот факт, по предположению автора, может служить физиологическим основанием для так называе-

мого бессознательного восприятия. Необходимость определенного минимума длительности активации корковых нейронов может играть роль «фильтрующего» механизма, не допускающего до уровня сознания множество сенсорных импульсов. Последние в этот период времени могут вызывать только кратковременную активацию коры, что недостаточно для их осознания. При этом постулируется наличие некоего «контролирующего физиологического механизма», угнетающего или облегчающего восприятие сенсорного стимула путем сокращения или продления периода вызванной этим стимулом активации корковых нейронов. В первом случае сенсорное раздражение не будет осознаваться, даже если нервные импульсы достигли проекционной коры. В случае же адекватно длительного, до 500 мс, периода активации соответствующих корковых нейронов произойдет осознание стимула. Экспериментальную модель предлагаемого физиологического механизма Либэт (Libet, 1978) видит в своих опытах с обратной маскировкой (или облегчением) восприятия кожного раздражения. В естественных условиях роль раздражителя, оказывающего обратное действие на сенсорные процессы путем укорочения или продления периода активности нейронов коры, по мнению автора гипотезы, могут играть «эндогенные» мозговые процессы.

В рассмотренной гипотезе сделана попытка выявить физиологический фактор, обеспечивающий осознание раздражителя. Это — фактор времени, а именно, длительности активации корковых нейронов, участвующих в восприятии стимула. Однако автор гипотезы не пытается выяснить физиологическую природу постулируемого им «контролирующего механизма» и фактически в своих представлениях не идет дальше фрейдовского понятия некоей «цензуры», допускающей или не допускающей до уровня сознания раздражитель внешней среды. Рассматриваемая гипотеза по существу пытается объяснить физиологический механизм действия этой «цензуры» на сенсорные процессы, а не выявить ее сущность.

В процессе экспериментальных исследований неосознаваемого восприятия автор данной главы также пришел к убеждению, что для решения вопроса о физиологических механизмах этого явления необходимо выявление критических изменений в мозговых процессах, связанных с фактом осознания раздражителя. Без представлений, хотя бы гипотетических, о нервных процессах, обеспечивающих или сопровождающих осознание внешнего раздражителя, нельзя пытаться понять физиологическую основу бессознательных психических явлений, в частности неосознаваемого восприятия.

Клиницистами-неврологами давно отмечено, что сознание сохраняется после удаления или поражения любого более или менее ограниченного участка коры больших полушарий, но оно неизбежно теряется, если в результате патологического воздействия выключаются дienceфальные структуры (Penfield, 1975). Открытие роли ретикулярной формации, в частности неспецифического таламуса, в активации больших полушарий дало возможность с физиологических позиций интерпретировать эти клинические факты. Прямая зависимость сознания от активности дienceфальной неспецифической системы,

которая имеет связи со всеми частями коры обоих полушарий, послужила основой построения теории центрэнцефалической системы (Penfield, 1975). Эта теория неоднократно подвергалась критике за то, что она отводит диненцефальным структурам роль высшего интегрирующего механизма в осуществлении сознательной деятельности, что, в частности, выражается в неудачном и вводящем в заблуждение термине «центрэнцефалическая система». Теорию центрэнцефалической системы следует считать неприемлемой за ее по крайней мере нечеткую позицию в отношении определяющей и регулирующей роли коры больших полушарий в организации сознательного опыта. Вместе с тем не следует игнорировать богатый клинический и физиологический фактический материал, накопленный при нейрохирургических операциях, который несомненно свидетельствует о важной, ключевой роли в обеспечении сознания диненцефальных активирующих неспецифических структур. В чем же заключается эта роль?

Л. С. Выготский (1982) отметил чрезвычайно важную особенность в работе сознания — ее прерывистость. Он писал: «Наши чувства дают нам мир в выдержках, извлечениях, важных для нас. . . Сознание как бы прыжками следует за природой, с пропусками, пробелами. Психика выбирает устойчивые точки действительности среди всеобщего движения. Она есть островки безопасности в гераклитовом потоке. Она есть орган отбора, решето, процеживающее мир и изменяющее его так, чтобы можно было действовать» (с. 347). Основным психофизиологическим инструментом, при помощи которого происходит подобный отбор информации для сознания, служит механизм избирательного или фокусированного внимания. Функция фокусированного внимания в фило- и онтогенезе развивается, очевидно, на базе ориентировочного безусловного рефлекса, который направлен на создание в организме наилучших условий для восприятия изменений, происходящих во внешней среде.

У высших позвоночных животных, особенно у приматов, электро-графическим выражением локальной активации служат медленные вызванные колебания коркового потенциала. Медленный отрицательный потенциал развивается в передних областях коры больших полушарий кошки при стимуляции вентролатерального ядра таламуса, сопровождающейся поведенческой реакцией избирательного внимания (Skinner, 1978). Этот потенциал развивается у обезьян в промоторной коре, в срединной части таламуса и в хвостатом ядре в паузе между предупреждающим и пусковым сигналами, т. е. в условиях, когда обезьяна должна фокусировать свое внимание на предстоящем пусковом раздражителе. В паузе при отсроченной инструментальной условной пищевой реакции у обезьян регистрируется вызванная реакция нейрона в гранулярной префронтальной коре и медиодорсальном ядре таламуса (Fuster, Alexander, 1973). Авторы последней работы пришли к выводу, что описанная ими нейронная активность лежит в основе развития медленного отрицательного потенциала и связана с активным фокусированием внимания на информацию, которую нужно удержать в памяти для предстоящей утилизации. Согласно предложенной Скиннером (Skinner, 1978) нейрофизиологиче-

ской модели регуляции сенсорного входа в кору больших полушарий, в первом механизме избирательного внимания большую роль играет лобная кора, которая вместе с ретикулярным ядром таламуса осуществляет селекцию значимой информации и торможение незначимых сенсорных импульсов на уровне специфических ядер таламуса. В осуществлении произвольного фокусированного внимания кроме префронтальной коры непосредственную роль играет также нижняя теменная область (поле 7 по Бродману). В частности, в этой корковой зоне обнаружены нейроны фиксации взора и зрительного слежения, не связанные непосредственно с окуломоторным аппаратом (Mountcastle, 1978).

Наибольшего развития функция фокусированного внимания получает у человека. У него эта функция непосредственно связана с осуществлением высших корковых функций на уровне сознательного опыта, с такими психофизиологическими процессами, как осознанное восприятие и селекция значимой в данный момент информации, принятие решения, организация моторной команды и т. д. Нейрофизиологически фокусированное внимание проявляется в локальной активации определенных корковых участков и в более или менее выраженным торможении остальных зон коры больших полушарий. Электрографически подобная активация может выражаться в локальном подавлении альфа-ритма в пределах ограниченного участка коры больших полушарий или же в изменениях корковых ВП в этом участке.

У человека наглядными и чувствительными признаками локальной активации коры больших полушарий могут служить изменения амплитудных и временных параметров волны P_{300} . Этот 'поздний' положительный потенциал развивается в ответ на действие значимых раздражителей, вызывающих ориентировочную реакцию или фокусированное внимание. При восприятии значимых зрительных раздражителей, когда обследуемый не осуществляет другой произвольной деятельности, изменения волны P_{300} отмечаются в основном в затылочной корковой области (Костандов, 1977). Это обнаружилось и в наших опытах с осознаваемыми эмоциональными словесными стимулами (Костандов, Арзуманов, 1971; Костандов, 1977).

В серии исследований регистрировались корковые ВП на отдельные общеупотребительные слова, нейтральные для данного обследуемого (например, «сено», «небо», «кресло», «стол» и т. д.) и эмоционально значимые, имеющие отношение к его конфликтной жизненной ситуации («позор», «измена», «жена» и т. д.). Обследуемыми были лица, совершившие противоправное действие на почве идей ревности. В этих случаях существенно облегчается задача подбора словесных раздражителей, эмоционально значимых персонально для данной личности. Слова, имеющие отношение к переживаемым данным субъектом идеям ревности, как правило, вызывают сильные отрицательные эмоции. В каждом опыте регистрировались ВП на нейтральные и эмоциональные слова с одинаковым числом букв для того, чтобы не было разницы по физическим параметрам между стимулами. Если слова эмоционально нейтральны для данного исследуемого, то потен-

циалы не различаются существенно между собой, хотя семантическое содержание слов может быть самым различным. Трудно разделить оптимизм некоторых авторов (Shelburne, 1973; Begleiter et al., 1979) по поводу кодирования семантической информации по форме или другим параметрам корковых ВП. Так, например, в работе, где была обнаружена у детей разница по позднему положительному компоненту между словом «dog» и бессмысленным словом «dos» (Shelburne, 1973), нельзя исключить влияния на вызванный потенциал положительного эмоционального компонента слова «собака», что может особенно сильно проявиться именно у детей. В работе Беглейтера (Begleiter et al., 1979) обследуемый должен был оценивать в ходе опыта

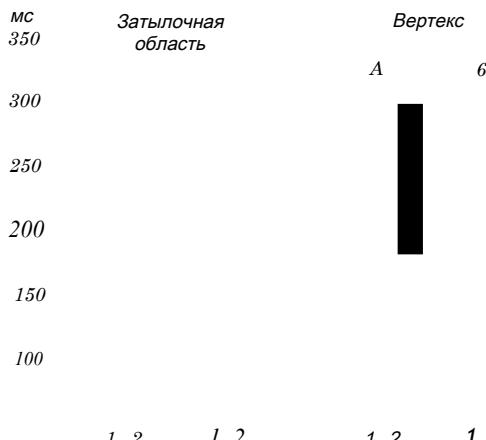


Рис. 76. Сокращение скрытого периода P_{300} на эмоциональные слова в зависимости от осознаваемости стимула.

осознаваемые, Б неосознаваемые слова; 1 - · нейтральные, 2 - * эмоциональные стимулы. *По оси ординат* - время, мс.

по заданной шкале аффективное значение различных слов. Поэтому обнаруживаемая разница в ВП скорее всего была обусловлена их различной эмоциональной значимостью, а не отражала собственно семантический анализ раздражителя.

В случаях, когда словесные стимулы осознаются, в затылочной области наблюдается четкая разница в амплитудно-временных параметрах между вызванными ответами P_{300} на нейтральные и эмоциональные слова. Волна P_{300} на эмоциональные слова развивается со значительно более коротким скрытым периодом и она существенно больше по амплитуде, чем на нейтральные слова (рис. 76 и 77). В области вертекса значимых различий по амплитуде и скрытому периоду волны P_{300} или другим компонентам вызванного ответа на нейтральные и эмоциональные слова не отмечается. Следовательно, облегчение коркового вызванного ответа P_{800} на осознаваемый зрительный эмоционально значимый словесный раздражитель происходит в затылочной области и не наблюдается в передних областях коры больших полушарий. Это облегчение волны P_{300} , выражющееся в сокращении

ее скрытого периода и увеличении амплитуды, локализовано в пространстве, т. е., отмечается в зоне, воспринимающей раздражитель данной модальности.

Перед нами встает чрезвычайно трудный и интересный вопрос: каким образом, по какому первичному механизму в случаях осознания эмоционального словесного стимула включаются таламические неспецифические системы локальной активации? Мы не можем привести экспериментальных фактов, отвечающих на этот вопрос, но попытаемся представить гипотезу о кортикофугальном механизме включения



Рис. 77. Изменения величины волны Pg^g на осознаваемые и неосознаваемые слова, обусловленные эмоциональной значимостью стимула.

По оси ординат — амплитуда, мкВ. Остальные обозначения — как на рис. 76.

неспецифических систем локальной корковой активации в процессы осознанного восприятия.

Согласно нашей гипотезе, для процесса осознания любого внешнего сигнала решающее значение имеет активация временных связей между воспринимающими элементами коры больших полушарий и моторной речевой областью. Это представление основано, в частности, на многочисленных данных нейропсихологических обследований людей с «расщепленным мозгом» (Gazzaniga, Ledoux, 1978). Например, если изображение какого-либо предмета кратковременно проецировать в левом поле зрения, т. е. направить зрительную информацию только в правое полушарие, то обследуемые с разобщенными полушариями путем ощупывания левой рукой (без зрительного контроля!) предметов, лежащих на столе, могут выбрать из них предмет, соответствующий изображаемому на экране. Но назвать этот предмет они не в состоянии, более того, они нередко заявляют, что ничего не видели или же произносят какое-либо слово наугад. Если также изолированно подавать словесную зрительную информацию, например

отдельные слова «ключ», «вилка», «кольцо», в правое полушарие, то человек с разобщенными полушариями не может назвать, но он в состоянии ощущать отобразить левой рукой соответствующие предметы, которые эти слова обозначают. На вопрос, что именно обследуемый выбрал, он, как правило, дает неправильный ответ, хотя выбор был сделан правильно.

Невозможность вербализации и, следовательно, осознания раздражителя этими людьми при подаче зрительной информации только в правое полушарие определяется отсутствием там представительства моторной речи. В гностической речевой зоне обоих полушарий осуществляется анализ и синтез словесных сигналов (в правом полушарии значительно хуже), но они не осознаются, если нервные импульсы из этой зоны не поступят в моторную речевую область, т. е. если не произойдет активации временных связей между этими корковыми областями. Очевидно отсутствие в правом полушарии представительства моторной речи определяет невозможность вербализации и осознания внешнего сигнала. Можно думать, что активация связей гностических корковых участков с двигательной речевой областью является решающим звеном в структурно-функциональной мозговой системе, обеспечивающей осознание раздражителя. Любопытно, что сам Сперри (Sperry, 1982) приходит к другому заключению. Он считает, что и правое полушарие осуществляет сознательную психическую деятельность, но последняя не может быть выражена словесно, если информация не поступит в левое, речевое, полушарие. Свою точку зрения Сперри обосновывает данными известной пробы с зеркалом, которая является одним из основных тестов на самосознание. По существу только человек способен узнавать себя в зеркале, к тому же это проявление самосознания развивается у него довольно поздно, к 18 месяцам его жизни. Лишь в ограниченной степени эта способность наблюдается еще у человекообразных обезьян. Больные с «расщепленным мозгом», когда им предъявляют их собственные изображения или же изображения знакомых лиц, нередко проявляют адекватную эмоциональную реакцию, иногда догадываются, чье изображение им было предъявлено, и называют его. Адекватная эмоциональная реакция, нередко с тонким чувством юмора к себе или знакомому человеку, по мнению Сперри (Sperry, 1982), говорит о способности правого полушария к осуществлению самых высших психических функций, в частности к самосознанию. Хотя следует заметить, что сам Сперри (Sperry, 1982) неоднократно подчеркивает, что эта «догадка» осуществляется левым полушарием, которое оценивает эмоциональный тон реакции, т. е. комплекс нервных импульсов, поступающих из лимбической системы, развивающийся при «узнавании» правым полушарием предъявляемого изображения. Это объяснение, по мнению Экклса (Eccles, 1980), служит веским аргументом в пользу защищаемой им в многолетней дискуссии со Сперри точки зрения о том, что сознание человека непременно связано с деятельностью системы речи в левом полушарии. Правое полушарие способно осуществлять весьма сложную психическую деятельность, вплоть до восприятия отдельных слов, но на досознательном уровне. В данном

научном споре нейрофизиолог-естественноиспытатель Экклс выступает как стихийный материалист, несмотря на то, что его философские взгляды пример удивительно откровенного в наше время дуализма.

Тесная и необходимая связь сознания, и в частности осознания «ближайшей чувственно воспринимаемой среды», с языком подчеркивалась основоположниками диалектического материализма. «На „духе“ с самого начала лежит проклятие — быть „отягощенным“ материей, которая выступает здесь в виде движущихся слоев воздуха, звуков — словом, в виде языка. Язык так же древен, как и сознание; язык есть (курсив авторов цитаты. — Э. К.) практическое, существующее и для других людей и лишь тем самым существующее также и для меня самого, действительное сознание, и, подобно сознанию, язык возникает лишь из потребности, из настоятельной необходимости общения с другими людьми».¹

Разница в вызванной активности на нейтральные и эмоциональные словесные раздражители явно свидетельствует о кортикофугальном механизме вовлечения неспецифических систем в корковые реакции. Только после предварительного коркового анализа и синтеза семантических свойств, применяемых в наших опытах зрительных раздражителей, могут осуществляться неспецифические активирующие влияния на кору больших полушарий, характер и распространённость которых зависят от эмоциональной значимости и осознаваемости словесного стимула. Можно думать, что включение в корковую реакцию таламических восходящих неспецифических структур определяется кортикофугальными импульсами, так как различия в характере активирующих влияний обусловлены семантическим содержанием раздражителя. В коре больших полушарий имеются структурно-функциональные элементы, которые, по всей вероятности, могут служить источником подобных кортикофугальных импульсов.

Ряд экспериментальных фактов, полученных на животных, говорит о наличии структурных механизмов ориентировочного рефлекса во всех анализаторах коры больших полушарий (Бериташвили, 1963). Пусковые механизмы ориентировочной реакции расположены во вторичных корковых зонах на границе с ассоциационными полями. Электрической стимуляцией этих пунктов коры можно вызывать типичные, как при естественном раздражении рецепторов, целостные ориентировочные реакции с так называемым корковым компонентом в виде усиления восходящих активирующих влияний ретикулярной формации.

Можно предположить, что в случаях, когда раздражители, в частности словесный, как в наших опытах, осознаются, активируются временные связи между воспринимающими и гностическими структурами данного раздражителя и двигательным речевым «центром» в лобной области. При этом происходит возбуждение корковых пусковых механизмов фокусированного внимания, расположенных в этой же области, как показали вышеупомянутые работы на обезьянах и кошках. Возникающие при этом кортикофугальные импульсы воз-

¹ К. Маркс, Ф. Энгельс. Соч. 2-е изд. Т. 3. С. 29.

буждают таламические механизмы фокусированного внимания, что в свою очередь приводит к развитию локальных восходящих активирующих влияний, которые избирательно повышают уровень возбудимости «творческого» в данный момент участка коры больших полушарий. По-видимому, с помощью этого корково-таламо-коркового механизма фокусированного внимания, включающегося в структуру временной связи, кора больших полушарий создает оптимальные условия для осознанного восприятия значимого сигнального раздражителя и осуществления адекватной произвольной реакции.

Как показали наши данные, вышеописанный механизм локальной активации не включается, если словесный стимул не осознается. Согласно нашей гипотезе, в этом случае не оживаются или не обра-зуются временные связи с двигательными речевыми структурами в лобной коре, но активируются пусковые механизмы ориентировочного рефлекса, расположенные во вторичных корковых зонах. Возни-кающие при этом кортикофугальные импульсы возбуждают специ-фические структуры мезэнцефальной системы, в результате чего усиливаются ее восходящие диффузные активирующие влияния на кору больших полушарий. Этот эффект наблюдается в виде диффузных изменений амплитуды поздних компонентов коркового вызван-ного потенциала в ответ на неосознаваемые эмоционально значимые словесные стимулы.

Приведенная в значительной мере умозрительная схема позволяет представить себе на основе современных нейрофизиологических зна-ний нервные механизмы включения в корковую динамику «неспеци-фических» активаций коры больших полушарий; в одних случаях локальных, в других — диффузных, в зависимости от осознаваемо-сти сигнального раздражителя.

Подтверждение точки зрения о том, что локальная активация коры больших полушарий определяется сигнальным значением осознава-емых раздражителей и доминирующей в данный момент психической дея-тельностью, было получено при исследовании корковой вызван-ной электрической активности здорового взрослого человека при осу-ществлении им выбора произвольной двигательной реакции (Костан-дов, Важнова, 1976). Регистрация вызванной электрической актив-ности коры производилась на физически одинаковые зрительные стимулы, но имеющие разное сигнальное значение: в одном случае стимул был только предупреждающим, а выбор реакции определялся характером пускового сигнала, в другом варианте предупреждаю-щий стимул определял выбор произвольного движения.

Анализ поздней положительной волны P_{300} показывает, что пре-дупреждающий раздражитель, определяющий выбор произвольной реакции, вызывает электрический ответ, который в передних областях коры больших полушарий существенно больше потенциала на стимул аналогичной физической силы, но не имеющей к процессу принятия решения отношения. В затылочной области подобной разницы в величине вызванного ответа не наблюдается.

Увеличение компонента JP_{300} в передних областях коры больших полушарий, очевидно, обусловлено локальной активацией коры боль-

ших полушарий. Локальная активация коры в данном случае, по-видимому, является необходимым составным элементом нервного механизма подготовки и организации «команды» для осуществления моторного акта, адекватного сигналу окружающей среды. Этим объясняется выраженность изменений вызванного ответа именно в передних областях коры больших полушарий, в которых, согласно данным нейропсихологических исследований больных с органическими поражениями лобных долей, организуется целенаправленная произвольная двигательная деятельность (Лурия, 1962).

Результаты двух вышеприведенных экспериментов с осознаваемыми раздражителями довольно четко показывают, что корковая топография феномена облегчения или угнетения поздних вызванных ответов определяется сигнальным значением действующих раздражителей и доминирующей в данный момент корковой деятельностью. В случаях, когда в ответ на зрительные стимулы необходимо принять решение о выборе реакции, активация коры происходит в ее передних областях; если доминирует воспринимающая функция, то локальная активация наблюдается в основном в соответствующей воспринимающей корковой зоне, куда адресован данный раздражитель. Таким образом, локальная активация коры больших полушарий при осуществлении сознательной деятельности имеет динамический характер, который определяется сигнальной значимостью действующих раздражителей и преобладающей произвольной деятельностью.

Следует подчеркнуть, что ни в коем случае нельзя считать описываемый корково-таламо-корковый механизм фокусированного внимания субстратом сознания, как это делается в центрэнцефалической теории Пен菲尔да. Он является лишь необходимым элементом сложноорганизованной мозговой системы, обеспечивающей сознательный опыт человека.

Приведенные экспериментальные факты показывают, что[^] современные психофизиологические и электрофизиологические методы исследования дают возможность физиологу изучать сложнейшие процессы высшей нервной деятельности человека. В то же время следует отдать себе отчет в том, что изучению все еще поддается самая небольшая часть этих процессов и что мы находимся в самом начале понимания физиологической основы сознания и бессознательного в психике человека. Но уже сейчас получены факты, позволяющие считать физиологические представления И. П. Павлова о сознании поистине пророческими. Прекрасно понимая, что сознание есть функция всей коры больших полушарий, И. П. Павлов подчеркивал динамический характер локальных изменений возбудимости. Он писал: «Если бы можно было видеть сквозь черепную крышку и если бы место больших полушарий 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 неправильных очертаний светлое пятно, окруженное на всем остальном пространстве полушарий более или менее значительной тенью» (Павлов, 1951, с. 121). Эти образные слова И. П. Павлова о физиологической основе сознания подтверждаются

не только данными многоканальной регистрации корковых ВП, но также при сопоставлении у человека уровня местного кровотока в коре больших полушарий с характером осуществляющей в этот момент психической деятельности (Lassen et al., 1978). В последнее время сходные результаты получают также путем определения с помощью метода позитронно-эмиссионной томографии уровня углеводного метаболизма в ограниченных корковых участках.

НЕОСОЗНАЕМЫЕ ФОРМЫ ВЫШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Прежде чем говорить о современных возможностях экспериментального изучения и физиологического анализа неосознанных форм психической деятельности человека, необходимо сделать одно замечание общего, методологического характера. Если мы признаем, а мы признаем, диалектическое единство психического и физиологического, то следует считать, что психическое есть субъективное выражение, особая сторона, особое качество тех же целостных мозговых процессов, которые выражаются объективно в виде различных физиологических реакций. Поэтому проблема изучения высшей нервной (психической) деятельности человека может успешно решаться на основе всестороннего учета и сопоставления внутреннего психологического содержания, «субъективных показаний сознания» (словесный отчет), которые в принципе всегда объективно опосредованы, с данными одновременной регистрации так называемых объективных реакций: поведенческих, вегетативных, биоэлектрических. И второе замечание методологического характера. Понятие бессознательного — это гносеологически необходимая категория. Отрицание бессознательного с неизбежностью закрывает естествоиспытателю путь для выявления причинных связей, причинных отношений между отдельными явлениями психической жизни человека, так как сознание, как уже упоминалось, характеризуется перерывами, нередко отсутствием видимых связей между отдельными ее элементами. Понятие бессознательного, заполняя пробелы между сознательными явлениями, позволяет изучать с позиций детерминизма все психические функции человека, вплоть до самых высших форм, не оставляя места для разговоров о свободе воли. В. И. Ленин по этому поводу писал: «Наша жизнь, вполне сознательная, составляет лишь весьма ограниченную часть всей совокупности нашей психической деятельности. Она является как бы центром световой проекции, вокруг которой располагается более широкая область полутиени, постепенно переходящей в абсолютный мрак. Старинная психология делала очень крупную ошибку, считая психологической деятельностью лишь вполне сознательную деятельность». ¹

Из множества неосознаваемых форм высшей нервной деятельности наибольший научный интерес представляет явление так называ-

¹ В. И. Ленин. Философские тетради // Поли. собр. соч. Т. 29. С. 507.

емого неосознаваемого восприятия, когда внешний раздражитель, не осознаваемый субъектом, вызывает поведенческие, эмоциональные, вегетативные, биоэлектрические реакции или же изменяет ту или иную психическую деятельность человека. Поэтому в данной главе оставлены в стороне вопросы неосознаваемости интероцептивных раздражителей, вызывающих «темное чувство», или реакции человека, которые им не осознаются, в частности так называемое автоматизированное поведение, когда с упрочнением навыка все большая часть поступающей извне информации не доходит до сознания, а обрабатывается и переключается на эфферентную систему на более низких уровнях нервной организации.

В условиях обычной жизни на человека постоянно действует масса внешних раздражителей, образующих между собой в его мозгу ассоциации, временные связи. При этом на органы чувств одновременно или в определенной последовательности падает множество раздражителей различной модальности и значимости. В условиях взаимовлияний афферентных систем (Орбели, 1949) несомненно происходят временные изменения возбудимости отдельных анализаторов — повышение одних и понижение других. При этом могут создаваться такие функциональные отношения в ЦНС, при которых ответные реакции организма на часть внешних раздражителей осуществляются на «бессознательном уровне», без осознания человеком этих раздражений.

Физиологическое изучение подобных реакций человека на неощущаемые звуковые раздражения впервые было проведено в нашей стране Г. В. Гершунин и его сотрудниками (Гершунин и др., 1945; Гершунин, 1949). При сопоставлении порогов ощущения и порогов различных реакций (расширение зрачка, кожно-гальваническая реакция — КГР, реакция депрессии альфа-ритма, дыхательная реакция) было показано, что звуковые раздражения на 6—12 дБ ниже порога слышимости могут вызывать объективно регистрируемые реакции.

Г. В. Гершунин (1947) было выделено два типа реакций. Первый тип реакций на неощущаемые звуки — вегетативные или биоэлектрические — наблюдался при стойком понижении возбудимости слуховой сенсорной системы травматического или истерического генеза, т. е. при явлениях патологии головного мозга. Ко второму типу относились «субсенсорные реакции» у здорового человека, возникающие в условиях одновременного раздражения слухового и зрительного анализаторов. Диапазон «субсенсорной зоны», т. е. разность порога КГР или биоэлектрической реакции и порога слухового ощущения, может заметно колебаться в основном за счет повышения или понижения сенсорного порога при изменениях функционального состояния ЦНС, например при изменении внимания, фармакологических воздействиях, утомлении (Гершунин 1950). На основании своих экспериментальных исследований Г. В. Гершунин (1947) пришел к заключению о том, что уровни организации нервной деятельности, необходимые для осуществления условнорефлекторных реакций и возникновения ощущений, не идентичны, хотя и близки. Было высказано предположение о том, что ощущения отражают более высокую, чем простые условные рефлексы, степень организации нервных процессов.

Исследователи, работающие с неосознаваемыми сенсорными раздражениями, нередко получали противоречивые данные, порой ставящие под сомнение сам факт существования эффекта неосознаваемых внешних раздражителей. Так, например, наряду с работами, в которых возможность образования условной реакции на неосознаваемые сенсорные раздражения не вызывают у их авторов сомнений (Гёршунин, Короткин, 1947), публикуются данные о невозможности образования подобной реакции у здорового человека (Wilcott, 1953). Весьма противоречивы также наделавшие в свое время много шума сообщения о том, что раздражители, в частности словесные, не доходящие до сознания человека, могут существенно изменять его поведение, влиять на реакции выбора или внушать определенные действия.

Сопоставление методических приемов, используемых в различных работах, привело к мысли о том, что для проявления эффекта неосознаваемых раздражителей необходимо, во-первых, чтобы они были эмоционально значимы, и, во-вторых, чтобы уровень мотивации или эмоционального напряжения был достаточно высок.

Из наблюдений психиатров известно, что в определенных случаях неосознаваемые внешние сигналы, если они однажды или несколько раз совпадали с сильным отрицательным эмоциональным возбуждением, могут через месяцы и даже годы вызывать так называемые безотчетные эмоциональные переживания или даже невротические реакции, когда повод, в настоящее время их вызвавший, остается скрытым от сознания субъекта (Ганнушкин, 1964). Эмоция или невротическая реакция возникают как бы беспрчинно. Безотчетные эмоции, вызываемые неосознаваемыми раздражителями, — довольно обычное явление при многих невротических состояниях и ряде других нервно-психических заболеваний. На эмоционально лабильного человека может действовать «такая масса совершенно неучитываемых мелочей, что иной раз даже сам больной не в состоянии понять, почему ему было тоскливо и какая неприятность заставила его удалиться от веселого общества, в котором он только что беззаботно смеялся» (Ганнушкин, 1964, с. 134). Безотчетные эмоции могут возникать и у практически здоровых людей в экстремальных условиях, при напряженной работе, особенно требующей быстрых переключений внимания, умственном утомлении и т. д.

Этого рода психические явления были воспроизведены в многочисленных экспериментах. У нормальных людей порог опознания неприятных «табу»-слов (бранных, неприличных) при их тахистоскопическом предъявлении явно повышен по сравнению с нейтральными, т. е. обычными словами. При этом «табу»-слова вызывают КГР при таких коротких экспозициях, когда обследуемые еще не могут правильно назвать их. Если обследуемые высказывают догадки об этих «табу»-словах, такие догадки обычно не связаны с данным словом.

О возможности дифференцирования при помощи ВП коры зрительных несловесных раздражителей говорят данные Шеврина (Slievin, 1978), который предъявлял здоровым людям «значимые» (изображение части женского тела) и «незначимые» (изображение геометрических фигур) стимулы, выравненные по физическим характеристи-

стикам. При коротком (1 мс) предъявлении стимулов обследуемый не мог их опознать, но поздние ВП на «значимые» стимулы были достоверно большей амплитуды, чем на «незначимые». В серии исследований было показано, что имеется четкая разница в амплитуде позднего вызванного потенциала, волны P_{300} , на полностью осознаваемые нейтральные и эмоционально значимые слова. Как можно видеть на рис. 77, разница в амплитуде волны JP_{300} в затылочной области на неосознаваемые нейтральные и эмоциональные слова так же хорошо выражена, как и на осознаваемые. В том и другом случае амплитуда волны P_{300} на эмоциональные стимулы явно больше ($P < [< 0.001]$). На этом же рисунке видно, что в отличие от осознаваемых стимулов, амплитуда волны P_{300} на неосознаваемые эмоциональные слова увеличивается не только в затылочной области, но и в вертексе. Это говорит о том, что если слова, связанные с отрицательным эмоциональным переживанием, не осознаются, то они вызывают в коре более диффузную активацию, чем при действии того же раздражителя, но осознаваемого. Степень распространенности по коре облегчения волны P_{300} является одним из отличительных признаков осознания и неосознания эмоционально значимых стимулов.

Другая особенность ВП на неосознаваемые эмоциональные слова связана с поздним отрицательным компонентом N_{200} . Этот потенциал существенно не меняется на осознаваемые эмоциональные слова по сравнению с нейтральными словами. А в пробах, когда эти слова не осознавались, волна L^{\wedge} , на эмоциональные слова была явно большей амплитуды как в затылочной области, так и в вертексе. Следовательно, зрительный словесный раздражитель, который не осознается обследуемым, может вызвать в коре больших полушарий электрический ответ. Корковый ответ на подобный стимул регистрируется обычно в виде позднего негативно-позитивного колебания волн $\cdot\text{L}^{\wedge}\text{o}$ и P_{300} . Существенная разница в амплитуде этих потенциалов на нейтральные и эмоциональные слова дает основание считать, что и в случаях, когда словесный стимул не осознается, в коре происходит анализ и синтез его семантических свойств. Можно думать, что только после анализа и «опознания» слова корковыми элементами, воспринимающими зрительную речь, запускается дополнительная активация коры, связанная с эмоциональным значением данного слова, которая вызывает увеличение вызванного ответа. Следовательно, для осуществления кортикофугального влияния, которое запускает импульсацию из лимбической системы при действии эмоционального словесного раздражителя, не обязательно его осознание обследуемым. Это влияние может осуществляться еще до того, как слово будет осознано.

Феномен повышения порога осознания эмоциональных слов был получен экспериментальным путем (Lazarus, McClerv, 1951). У здоровых взрослых людей предварительно вырабатывалась оборонительная условная реакция на отдельные слоги при электрокожном подкреплении. После этого измеряли пороги зрительного опознания. Пороги опознания слогов, на которые была выработана оборонительная реакция, были явно выше, чем на другие нейтральные слоги,

хотя какой-либо разницы в степени употребления этих слогов в прошлом не было и нельзя считать, что обследуемый подавляет свою реакцию. Фарес (Pliares, 1962) повторил эти исследования, однако в его наблюдениях пороги опознания слогов, наоборот, понижались, если до этого на них вырабатывали реакцию избегания. Диксон и Лир (Dixon, Lear, 1964) отмечали как повышение, так и понижение порога опознания эмоциональных слов по сравнению с нейтральными. Голдстен и Химмелфарб, (Goldstein, Himmelfarb, 1962) отмечали повышение порогов опознания тахистоскопически предъявляемых эмоциональных слов.

Пороги опознания нейтральных и эмоционально значимых слов измерялись у добровольцев — взрослых людей со сверхценными идеями ревности (Костандов, 1977). У всех обследуемых пороги опознания эмоциональных слов, имеющих отношение к их конфликтной жизненной ситуации, значительно отличаются от порогов опознания нейтральных слов. Наблюдается как понижение, так и повышение порогов опознания эмоциональных слов. Последнее бывает чаще, приблизительно в $\frac{2}{3}$ случаев. Пороговая разница между нейтральными и эмоциональными словами может быть весьма существенной, например: величина порога опознания эмоционального слова в некоторых случаях превышала порог опознания нейтральных слов более чем в два раза.

В случаях повышения порога опознания эмоционально значимых слов, слогов или других раздражителей (например, изображение лица) удается не только регистрировать различные биоэлектрические и вегетативные реакции на стимулы, еще неосознаваемые субъектом, но и отметить их влияние на мотивацию, оценку обследуемых величины или характера предъявляемых в последующем на надпороговом уровне тест-объектов, на содержание представлений, образов, фантазий, на мнемонические способности, на принятия решения о выборе реакции (Костандов, 1977). Многочисленные факты говорят о том, что подпороговый эффект неосознаваемых раздражителей, в частности эмоциональных слов, проявляется только в случаях повышения порогов их опознания. Как справедливо писал Спенс (Spence, 1967), подпороговые восприятия и «защита восприятия», т. е. повышение порога осознания, — это две стороны одной проблемы. Поэтому физиолог, пытающийся исследовать первые механизмы бессознательного, постоянно и неизбежно сталкивается с необходимостью выявления критических изменений в мозговых процессах, связанных с фактом осознания внешнего раздражителя.

Работ, посвященных изучению нейрофизиологических механизмов бессознательных психических явлений, относительно мало. Диксон (Dixon, 1972) объясняет повышение порога опознания эмоциональных слов тем, что происходит предсознательная (prior to awareness) оценка предъявляемых стимулов, в результате чего изменяется уровень корковой активности. В своих исследованиях автор сопоставлял изменения альфа-, бета- и тета-корковой электрической активности, которые предшествовали осознанию эмоциональных и нейтральных слов. ЭЭГ регистрировалась в течение всей процедуры определения поро-

гов зрительного опознания слов, т. е. при постепенном увеличении интенсивности стимулов. У одной части обследуемых наблюдался высокий порог опознания эмоциональных слов по сравнению с нейтральными, у другой — более низкий. Оказалось, что амплитуда альфа-активности, регистрируемой до осознания эмоционального словесного стимула, положительно коррелирует с величиной порога осознания: при высоком пороге отмечается синхронизация ЭЭГ в затылочной области, при низком — уменьшение синхронности. Эти данные, по мнению их автора, подтверждают гипотезу о нервном механизме пороговых изменений восприятия эмоциональных слов как результате предсознательного изменения уровня корковой активности, осуществляющей ретикулярной формацией ствола мозга. Эта гипотеза в общем не вызывает возражений, однако она не объясняет, каким образом ЦНС «узнает» слово еще до того, как оно осознается. Что это за сверхчувствительный механизм, который на основании информации, не достигающей уровня сознания, способен оценить эмоциогенное значение семантического раздражителя-слова и затем повысить или понизить порог его осознания? Этот кардинальный вопрос связан непосредственно с проблемой изучения нервных механизмов «психологической защиты», а следовательно, и бессознательных психических явлений.

Очевидно следует признать существование в мозгу чувствительного механизма, реагирующего на физически очень слабые, по психологически для данной личности весьма значимые раздражители. Функционально-структурная организация этого механизма не обеспечивает осознание эмоционально значимого раздражителя, но его активация может приводить к целому ряду биоэлектрических и вегетативных реакций, а также к изменению некоторых психологических функций и состояний. Выяснение роли лимбической системы в образовании условных реакций с эмоциональной окраской дало основание для построения гипотезы о нервном механизме эффекта неосознаваемых эмоционально значимых сигналов (Костандов, 1968, 1977г 1983).

Временные связи между условным стимулом и раздражением, вызывающим эмоциональную реакцию, у нормального животного или человека образуются одновременно как в неокортике, так и в старой коре (Бериташвили, 1968). Основанием для такого представления служит, во-первых, то, что раздражение любого рецептора вызывает электрический ответ не только в неокортике, но и в старой коре; во-вторых, эмоциональная реакция, вызываемая стимуляцией структур лимбической системы, в частности старой коры, легко связывается с любым индифферентным раздражением. Таким образом, при каждом условном раздражении структуры лимбической системы активируются не только первично, но и опосредованно через неокортикс. Активация из неокортиекса в лимбической системе определенного комплекса интегрирующих механизмов эмоциональной реакции приводит к развитию соответствующих соматовегетативных реакций и эмоционального переживания.

Лимбическая система при ее непосредственном раздражении элек-

трическим током или активировании условным раздражителем в свою очередь действует на неокортекс, повышая или понижая его возбудимость. Влияние структур лимбической системы на функциональную активность неокортекса было показано в экспериментах на животных (Ониани, 1980; Симонов, 1981). Эти восходящие влияния могут изменять — улучшать или ухудшать — восприятие внешних раздражителей. Как полагает Мак-Лин (McLean, 1970), нарушения восприятия могут быть в результате дисфункции внутри самой лимбической системы или же они должны быть результатом влияний лимбических пертурбаций на первичные сенсорные области или так называемые ассоциационные области.

Всякий раз, когда в условиях конфликтной ситуации на человека действует ряд раздражителей, вызывающих отрицательные эмоции, и организуется активное или пассивное оборонительное поведение, образуется или активируется сложная система временных связей не только между нейронами неокортекса, воспринимающими условное и безусловное раздражение, но одновременно между сенсорными и гностическими элементами неокортекса, с одной стороны, и интегрирующими механизмами отрицательной эмоции в лимбической системе — с другой.

Можно думать, что в случаях длительных и сильных отрицательных эмоций наибольшие изменения происходят в нервных кругах, связанных с эмоциональным поведением. При повторных действиях сигналов данного эмоционального состояния активация соответствующих нервных кругов должна значительно облегчаться вследствие пластических изменений в синапсах и в постсинаптической мембране (Бериташвили, 1968). В этих случаях даже при очень слабой афферентной импульсации, например от кратковременного воздействия эмоционального словесного раздражителя, возможна активация временных связей между неокортексом и лимбической системой, отражающих данную конфликтную жизненную ситуацию. Таким путем у людей при определенных состояниях или обстоятельствах могут развиваться так называемые безотчетные, «беспричинные», «эндогенные» эмоции без осознания их причины или повода, когда человек не в состоянии понять, почему у него изменилось настроение. Можно думать, что в этих случаях эмоциональные реакции развиваются на основе условнорефлекторной эмоциональной памяти без участия специфически человеческой словесно-логической памяти.

И. С. Бериташвили (1968) выделяет особую форму памяти — эмоциональную, когда определенное эмоциональное состояние воспроизводится без отображения эмоциогенных раздражителей в образах или словесных символах. В нормальных условиях у высших позвоночных животных это воспроизведение эмоционального состояния осуществляется и регулируется нервными импульсами из сенсорных элементов неокортекса, воспринимающих и перерабатывающих информацию из внешнего мира. Но сама эмоциональная память обеспечивается, как считает И. С. Бериташвили (1968), соответствующими изменениями в структурах лимбической системы, составляющих интегративный нервный механизм эмоционального поведения.

В случаях длительных и сильных переживаний отрицательных эмоций, например при продолжительных конфликтных жизненных ситуациях, физически очень слабые, но эмоционально значимые сигналы, в частности словесные, кортикофугальным путем через временные связи возбуждают структуры лимбической системы, участвующие в нервной организации данной эмоции. В свою очередь возбуждение структур лимбической системы по механизму обратной связи приводит к изменению возбудимости неокортиекса — облегчению или подавлению функциональной активности корковых нейронов. Эти восходящие неспецифические влияния на неокортиекс со стороны лимбической системы, по-видимому, лежат в основе изменений восприятия эмоциональных стимулов, в частности в основе явления «психологической защиты»."

ВЫРАБОТКА ВРЕМЕННЫХ СВЯЗЕЙ С ПОМОЩЬЮ НЕОСОЗНАВАЕМЫХ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ

Определяющая роль эмоций в действии неосознаваемых раздражителей на высшие корковые функции человека была показана в ряде исследований. Так, например, оказалось, что остаются в памяти и влияют на функцию воспроизведения только те неосознаваемые словесные раздражители, которые связаны с преобладающей в данный момент мотивацией или же с определенным эмоциональным напряжением (Spence, 1967). У здоровых людей удается выработать временную связь между неосознаваемым признаком зрительного индифферентного раздражителя и произвольной двигательной реакцией, т. е. без участия эмоционального возбуждения (Костандов, Аргуманов, 1978). Эффект этой положительной временной связи выражается в постепенном, на протяжении одного опыта (т. е. 20—25 мин) сокращении скрытого периода двигательного ответа.

Сокращение скрытого периода произвольной двигательной реакции обусловлено условнорефлекторной активацией процесса принятия решения. В результате образования временной связи между неосознаваемым стимулом и «аппаратом» принятия решения выбор положительной или тормозной реакции, по-видимому, в значительной мере осуществляется до восприятия второго стимула. Это обстоятельство приводит к существенному, на 60 мс и более, сокращению времени реакции.

Сокращение времени реакции, происходящее на протяжении одного опыта, и отсутствие динамики этого показателя при повторных опытах в разные дни дают основание считать, что временная связь вырабатываемая в произвольной двигательной сфере с помощью неосознаваемого зрительного раздражителя, сохраняется только в кратковременной памяти человека. По всей вероятности, не происходит консолидации следов памяти образованной временной связи, т. е. не осуществляется переход из краткосрочной памяти в долгосрочную, как это отмечается при осознании раздражителей. При образовании подобной временной связи не принимают участия факторы, необходимые, по общепринятому мнению, для закрепления информации в дол-

би

госрочной памяти: фокусированное внимание и мотивационнотЭмоциональное возбуждение.

Большое значение фокусированного внимания для регистрации воспринимаемой информации в долгосрочной памяти несомненно. Так, в нормальных условиях избирательное внимание необходимо для образования энграмммы. По мнению Пенфилда (Penfield, 1975), только события, привлекающие внимание человека, остаются в памяти, а все, что им «игнорируется», не сохраняется в виде энграмммы. Однако, как показывают результаты опытов с неосознаваемыми эмоциональными стимулами, у человека без участия фокусированного

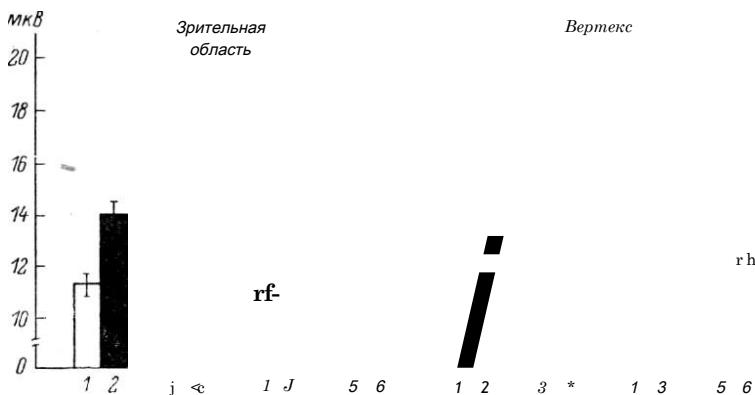


Рис. 78. Изменения амплитуды позднего положительного потенциала * зоо на условный стимул, сочетающийся с осознаваемым эмоциональным стимулом.

По оси ординат — усредненная величина волны Р300 мкВ. 1 — на первый стимул (изображение стрелки 20°), предъявляемый в паре с нейтральным словом; 2 — на тот же стимул, предъявляемый изолированно; 3 — на первый стимул (стрелка 50°), предъявляемый в паре с эмоциональным словом; 4 — на тот же стимул, предъявляемый изолированно; 5 — на нейтральное слово; 6 — на эмоциональное слово.

внимания на «бессознательном уровне» можно выработать временные связи, которые фиксируются в долговременной памяти (Костандов, 1983).

После многократных сочетаний осознаваемых зрительных стимулов, изображения стрелки, со словом происходят изменения вызванного потенциала на первый в сочетаемой паре раздражитель. Эти изменения существенно зависят от эмоциональной значимости второго стимула. Потенциал регистрируемый на стрелку, сочетающую с эмоциональным словом, развивается с более коротким скрытым периодом и большей амплитудой, чем при сочетании с нейтральным словом (рис. 78). Облегчение вызванного потенциала происходит в основном в затылочной области, т. е. в зоне, куда непосредственно адресуются оба раздражителя, и не наблюдается в вертексе. Можно было бы думать, что облегчение коркового ответа обусловлено длительной тонической «неспецифической» активацией коры больших полушарий типа pseudoconditioning на последующее действие эмоционального раздражителя. Однако и на изолированное предъявление первого стимула, в предыдущих экспериментах многократно сочетаемого

с эмоциональным словом, также регистрируется вызванный потенциал с более коротким скрытым периодом и явно большей амплитудой (рис. 78), чем на стимул, который в прошлом сочетался с нейтральным словом.

В пробах, где сочетаемые стимулы не осознаются, амплитуда волны Р₃₀₀ на первый стимул — стрелку — явно уменьшается, если он сочетается с эмоционально значимым словом (рис. 79). Уменьшается амплитуда не только волны Р₃₀₀, но и предшествующего ему отрицательного колебания. Изменения вызванного ответа происходят не только в зрительной области, как в пробах с осознаваемыми раздражителями, но и в вертексе.

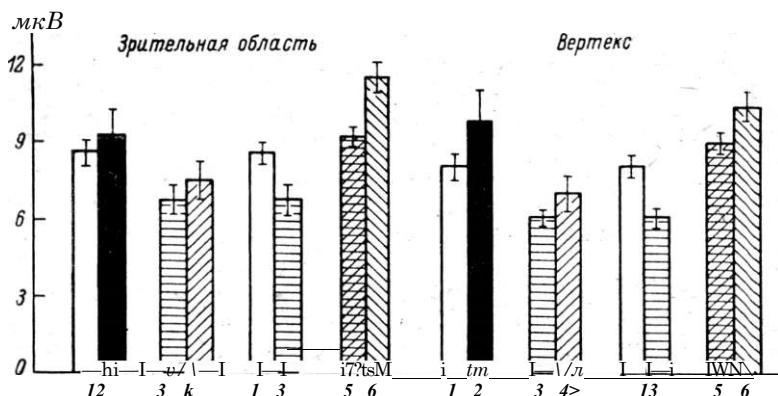


Рис. 79. Изменения величины компонента Р₃₀₀ при сочетании зрительного стимула с неосознаваемым эмоциональным словом.

Обозначения — как на рис. 78.

Таким образом, амплитуда поздних вызванных ответов на условный стимул существенно зависит от сигнального значения второго, «подкрепляющего», раздражителя. В случаях, когда «подкрепляющий» стимул эмоционально значим для исследуемого, хотя он и не осознается им, поздний вызванный корковый ответ на условный стимул явно уменьшается.

Может ли временная связь, которую выработали между двумя неосознаваемыми зрительными раздражителями, быть достаточно стойкой, т. е. фиксируется ли она в долгосрочной памяти? Для ответа на этот вопрос на следующий день после основного опыта проводили эксперименты с угашением, т. е. многократно предъявляли условный стимул без сочетания его с «подкрепляющим» раздражителем. Эти пробы показали, что условный раздражитель, неоднократно предъявляемый изолированно, без подкрепления, в течение многих дней продолжает вызывать соответствующие изменения корковых ВП.

Таким образом, временные связи, выработанные с помощью неосознаваемых стимулов, могут запечатлеваться в долгосрочной эмоциональной памяти. Они чрезвычайно стойки, долго не угасают. Эти данные делают понятными с физиологической точки зрения дав-

ние наблюдения психиатров относительно стойкости эмоциональных переживаний или невротических реакций в случаях, когда их повод остается для субъекта неосознанным.

В описанных экспериментах показано, что характер коркового ответа на условный стимул в значительной степени определяется свойствами и значимостью второго, или «подкрепляющего», раздражителя. Современные представления об организации мозговых функций позволяют считать, что сопряженное перераспределение корковой активности в процессе становления и укрепления временной связи осуществляется путем кортикофугального вовлечения через лимбическую систему активирующих и тормозных систем ствола мозга и таламуса. В наших исследованиях у человека особенно четко проявляется роль кортикофугального механизма, так как изменения вызванного потенциала на условный раздражитель, связанные со значимостью и осознаваемостью «подкрепляющего» словесного раздражителя, могут произойти только после коркового анализа его семантических свойств.

На основании экспериментальных фактов и логических рассуждений было высказано предположение о том, что понижение или относительное повышение физиологической активности в корковой зоне условного раздражителя происходит по механизму обратной связи (Костандов, 1983). При действии условного стимула возбуждение распространяется не только по прямым временным связям к нейронным комплексам второго в ассоциации «подкрепляющего» стимула, но и от этих последних через корково-лимбико-корковые связи осуществляется влияние на корковую зону, воспринимающую сигнальный раздражитель.

Как уже отмечалось, характер восходящих неспецифических влияний на «корковый пункт» условного раздражителя в значительной мере определяется психофизиологическими свойствами «подкрепляющего» стимула, его осознаваемостью и эмоциональной значимостью. Если «подкрепляющий» раздражитель эмоционально значим и осознается, то, как выше было показано, изменения коркового ответа на сигнальный раздражитель сложны и, возможно, являются результатом одновременного действия на корковые элементы сигнального раздражителя тормозных и активирующих неспецифических влияний. По-видимому, наблюдаемое в этих случаях облегчение обусловлено включением дополнительной обратной связи через лимбическую систему, в которой интегрируются нервные механизмы эмоциональных реакций (рис. 80, *Б*). Эта дополнительная обратная связь по своему характеру положительная, и действие ее вызывает относительное облегчение позднего вызванного потенциала на условный раздражитель, которое можно наблюдать при сопоставлении результатов проб с индифферентными и эмоциональными словами. О том, что это облегчение относительное и наряду с активирующим влиянием в том случае также существует тормозное действие на корковые структуры, воспринимающие сигнальный раздражитель, говорят пробы с отменой «подкрепляющего» эмоционального раздражителя, когда вызванный ответ существенно увеличивается.

В случае, когда «подкрепляющий» стимул не осознается, дополнительная обратная связь, образуемая с участием эмоционального компонента этого стимула, оказывает тормозное влияние на структуры, воспринимающие условный стимул. Действие, оказываемое на корковые структуры посредством отрицательной обратной связи, более

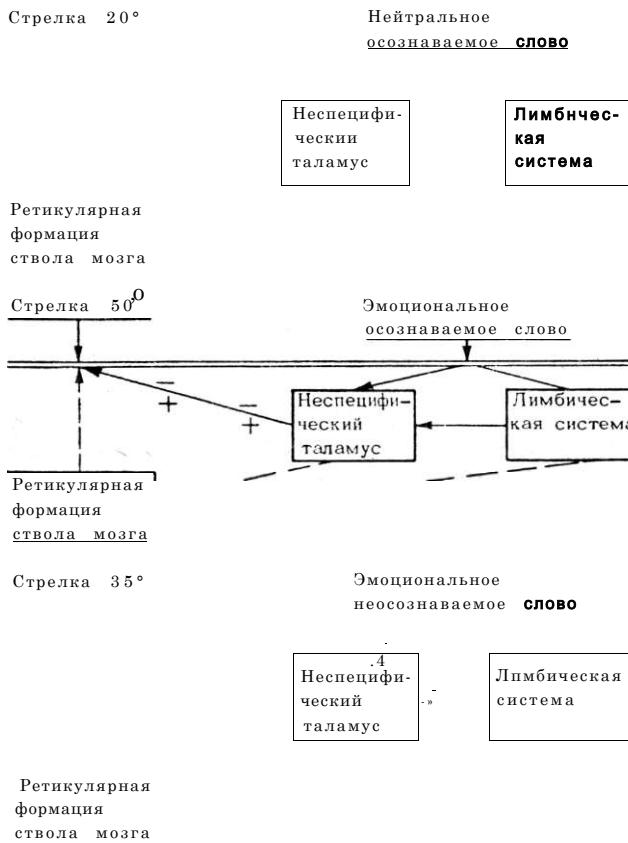


Рис. 80. Гипотетическая схема обратных связей, вырабатываемых в процессе образования ассоциаций трех видов (А—В).

Сплошные стрелки обозначают основной путь обратных связей, **штриховые** — связи, не определяющие характер ответной реакции на сигнальный раздражитель.

диффузное, чем в случаях, когда «подкрепляющий» раздражитель осознается. Полученный факт также говорит о том, что дополнительная обратная связь, выработанная при участии лимбических структур, определяется кортикофугальными импульсами (рис. 80, В). Последние в свою очередь, можно думать, формируются в результате возбуждения, развивающегося в ответ на сигнальный раздражитель и распространяющегося по прямым времененным связям к нейронным комплексам «подкрепляющего» эмоционального стимула.

О вовлечении лимбических образований в обратную связь говорят исследования с транквилизатором — диазепамом, который оказывает угнетающее влияние на эти структуры (Костандов и др., 1985). На фоне действия этого препарата не удается выработать корковой реакции, о которой судят по изменениям амплитудно-временных параметров волны Р₃₀₀. Интересно, что диазепам весьма слабо влияет на уже выработанную с помощью неосознаваемого эмоционального слова реакцию. Возможно, это говорит о том, что участие структур лимбической системы необходимо в основном при формировании временных связей на неосознаваемом уровне и меньше при их воспроизведении.

Следовательно, участие лимбической системы в обратной связи при образовании ассоциации между двумя последовательно действующими стимулами может выражаться в локальных облегчающих влияниях на корковые зоны, воспринимающие сигнальный раздражитель, и в более диффузном угнетении активности неокортиекса. Как известно, из структур лимбической системы осуществляются как возбуждающие, так и тормозные влияния на новую кору. В результате деятельности такого рода модулирующих обратных связей неокортиекс в соответствии с сигнальной эмоциональной значимостью раздражителя влияет на лимбическую систему и через нее изменяет свою возбудимость.

Таким образом, имеется достаточно данных считать, что сопряженное перераспределение корковой активности в процессе становления и укрепления временной связи осуществляется путем вовлечения через лимбическую систему активирующих и тормозных систем ствола мозга и таламуса. Подобное перераспределение восходящих активирующих и тормозных влияний имеет, по-видимому, важное функциональное значение — это один из первых механизмов регуляции восприятия эмоционально значимой информации в непрерывном ряду действующих на организм раздражителей.

Как показывают результаты опытов с неосознаваемыми эмоциональными стимулами, у человека без участия фокусированного внимания на «бессознательном уровне» можно выработать временные связи, которые фиксируются в долговременной памяти. Таким образом, для сохранения в долгосрочной памяти человека временной связи, вырабатываемой на «бессознательном уровне», обязательно участие эмоционально-мотивационного компонента. По-видимому, в случаях включения в механизм временной связи дополнительной эмоциональной активности из структур лимбической системы происходит фиксация следов сочетаемых неосознаваемых зрительных стимулов в долгосрочной памяти.

Факт угнетения коркового вызванного ответа на условный стимул, связанный с неосознаваемым эмоциональным словом, позволяет с физиологических позиций объяснить явление «психологической защиты». Это «загадочное явление» можно рассматривать как результат действия образовавшейся тормозной обратной связи. В этом случае условные раздражители, связанные с отрицательными эмо-

циональными переживаниями, в результате действия подобной временной обратной тормозной связи могут перестать осознаваться вследствие повышения порога их восприятия.

МЕЖПОЛУШАРНЫЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОТНОШЕНИЯ И БЕССОЗНАТЕЛЬНОЕ

Некоторые авторы довольно прямолинейно связывают бессознательные психические явления с деятельностью правого полушария (Galin, 1974, 1977; Stone, 1977). Для подтверждения своей точки зрения авторы ссылаются на психологические исследования у людей с «расщепленным мозгом». Приводится, например, такой опыт: молодой девушке с «расщепленным мозгом» среди серии геометрических фигур в правое полушарие было подано изображение обнаженного тела. Девушка при этом вспыхнула и стала хихикать. На вопрос экспериментатора, что она видела, исследуемая ответила: «Ничего, только вспышку света», и захихикала снова, прикрывая рукой рот. «Почему же ты смеешься?» — спросил экспериментатор. «О, доктор Сперри, у Вас какая-то машина», — ответила пациентка. Если не знать ее неврологической истории, пишет Джейлин (Galin, 1977), то, без сомнения, этот эпизод можно было рассматривать как явный пример «психологической защиты», т. е. «подавления» восприятия конфликтного сексуального материала.

По мнению сторонников точки зрения об особой роли правого полушария в психической функции бессознательного, некоторые аспекты в деятельности этого полушария совпадают со способом познания, который психоаналитики назвали первичным процессом, формой мышления, которую Фрейд с самого начала отнес к системе бессознательного (Galin, 1977). Таких аспектов, по мнению Джейлина, несколько: 1) в правом полушарии представлено в основном невербальное образное мышление; 2) правое полушарие работает по нелинейному принципу образования ассоциаций, оно «схватывает» внешнюю среду как целое по восприятию какой-либо ее отдельной части; 3) правое полушарие меньше, чем левое, вовлечено в восприятие времени и оценку последовательности событий; правое полушарие анализирует и даже может «произносить» отдельные слова, но оно не в состоянии организовать их в предложения; это похоже на речевую деятельность во время сна или на «оговорки», описанные Фрейдом в «Психопатологии обыденной жизни» (1923). На основании таких рассуждений проводится прямая параллель между функционированием изолированного правого полушария у лиц с «расщепленным мозгом» и бессознательными психическими процессами. Такое полушарие в состоянии осуществлять «безотчетное» эмоциональное поведение, не соглашающееся и даже противоположное по своему характеру с мотивацией, исходящей из левого полушария, например, одной рукой больной может нападать на какой-то объект, другой защищать его.

Выдвигается гипотеза, согласно которой у здоровых, с интактным мозгом, людей психические явления в правом полушарии могут

функционально изолироваться от левого полушария путем селективного торможения передачи нервных импульсов через мозолистое тело и другие комиссуры головного мозга. Они могут существовать в правом полушарии сами по себе. По мнению автора (Galin, 1977) гипотезы, в ней предполагается нейрофизиологический механизм по крайней мере для некоторых случаев «вытеснения» и анатомическое местоположение для ряда бессознательных психических функций.

Для подтверждения точки зрения об исключительной роли правого полушария в бессознательных психических функциях, кроме упомянутых клинико-психологических работ, проведенных у людей с «расщепленным мозгом», ее приверженцы ссылаются на отдельные клинические и электроэнцефалографические данные: больные с поражением теменно-затылочной области правого полушария почти не видят образных снов; в быстрой фазе сна, когда имеется наибольшая вероятность сновидений, в правом полушарии наблюдается более выраженная активация фоновой ЭЭГ (Stone, 1977).

Все приведенные рассуждения об исключительной роли правого полушария в функции бессознательного, делаемые на основе анализа клинических случаев, не могут без существенных оговорок и поправок быть отнесены к психической деятельности здорового человека, в частности к его бессознательной психической деятельности. К такому заключению можно прийти на основании сопоставления вызванной корковой активности левого и правого полушарий на неосознаваемые нейтральные и эмоционально значимые словесные раздражители (Костандов, 1983).

Прежде всего обращает на себя внимание тот факт, что скрытый период волны P_{300} на неосознаваемые слова, как нейтральные, так и эмоциональные, в среднем на 25—45 мс больше, чем на осознаваемые. Наиболее простое объяснение, которое можно дать этому факту, это неодинаковая физическая сила осознаваемых и неосознаваемых стимулов, так как последние предъявляются не только на более короткое время, но и их яркость значительно меньше, чем осознаваемых раздражителей. Однако известно, что волна $\text{г}300$ непосредственно не зависит от физических параметров стимула, что дало основание отнести ее к группе так называемых event related potentials, или «эндогенных» потенциалов, в отличие от «сенсорных» вызванных потенциалов, или «экзогенных», с латентным периодом меньше 200 мс (Иваницкий, 1980; Костандов, 1983). Если это так, то можно думать о влиянии самого факта осознаваемости нейтрального и эмоционально значимого семантического стимула на скрытый период организации данного позднего положительного колебания.

На неосознаваемые эмоциональные слова во всех регистрируемых зонах коры больших полушарий происходит увеличение волны P_{300} , которое не сопровождается существенными изменениями межполушарных отношений. Они остаются такими же, как в процессе восприятия нейтральных слов, т. е. в левой затылочной области амплитуда волны P_{300} явно больше, чем в правой. Факт увеличения амplitуды волны P_{300} на эмоционально значимые неосознаваемые слова

в опытах, где они предъявлялись в разные половины поля зрения, а потенциал отводился с контралатерального полушария, подтверждают данные, полученные при стимуляции в центре поля зрения: во-первых, на бессознательном уровне происходит семантический анализ эмоционально значимого слова; во-вторых, результаты этого анализа отражаются в вызванной корковой активности (Костандов, 1977, 1983).

Следовательно, в процессе неосознанного восприятия эмоционально значимых слов происходит в основном диффузная неспецифическая активация коры больших полушарий, одинаково выраженная в обоих полушариях, поэтому межполушарные функциональные отношения почти не меняются. Здесь следует сделать оговорку. Она касается нерезко выраженной локальной активации левой зрительной коры, которая отмечается при сопоставлении скрытых периодов волны P_{300} на неосознаваемые нейтральные и эмоциональные слова. Эти данные показывают, что в процессе неосознанного восприятия на фоне диффузной «эмоциональной» корковой активации происходит также нерезко выраженная, но четкая латерализованная локальная активация затылочной области левого полушария, т. е. той ассоциативной корковой зоны, которая непосредственно участвует в восприятии письменного стимула. О нерезко выраженной локальной активации говорится не только из-за небольшой разницы, но в основном потому, что она выявляется лишь при определенном способе сенсорного стимулирования.

Димонд и соавторы (Dimond et al., 1976) высказали интересную мысль о том, что правое полушарие, весьма вероятно, является «источником» бессознательной мотивации, но вместе с тем оно вносит свой характерный вклад, «свой голос», в осуществление психических функций на сознательном уровне. Эта мысль согласуется с многочисленными фактами, свидетельствующими о взаимодополняющем «сотрудничестве» двух полушарий в процессе осуществления любой психической функции и преимущественной роли отдельного полушария лишь в определенной фазе этой функции. Было проведено экспериментальное исследование межполушарных функциональных отношений не только в течение самого процесса восприятия неосознаваемых стимулов, где не удалось выявить каких-либо характерных изменений, но и в периоде последействия такого рода стимулов, т. е. на фоне того психического состояния, которое они вызывают (Костандов, Арзуманов, 1980).

Влияние «безотчетного» эмоционального фона определенно сказывается на амплитуде волны P_{300} . По сравнению с «нейтральным» фоном она увеличивается во всех регистрируемых областях, но при этом наблюдаются существенные межполушарные различия (рис. 81, 82). В левом полушарии увеличение амплитуды потенциала незначительное, и оно не достигает степени статистической достоверности. Например, на «нейтральном» или эмоционально «спокойном» фоне с левой затылочной области в ответ на предъявление нейтрального слова в контралатеральное поле зрения отводится волна P_{300} с амплитудой $9.8+0.48$ мкВ; если то же слово предъявляется спустя

несколько секунд после неосознаваемого эмоционального слова, то амплитуда потенциала составляет $10.5 + 0.48$ мкВ. В левой височно-теменно-затылочной подобласти эти цифры составляют соответственно $8.9 + 0.3$ и $10.2 + 0.6$ мкВ. В правом полушарии амплитудные различия явно значительнее: в затылочной области величина волны P_{300} на нейтральные слова, предъявляемые на «спокойном» фоне, равняется $8.4 + 0.35$ мкВ; на те же стимулы, но даваемые после неосознаваемых эмоциональных слов, — $11.6 + 0.28$ мкВ ($P < ^\wedge 0.001$); в заднеассоциативной подобласти, т. е. в зоне 37-го поля, эти показатели соответственно составляли $10.3 + 0.3$ и $12.1 + 0.7$ мкВ ($P < 0.05$).



Рис. 81. Амплитуда компонента P_{300} в левом и правом полушариях на осознаваемые нейтральные и эмоциональные слова, предъявляемые в контралатеральное поле зрения.

Л — левое, Я — правое полушария; Н — нейтральные, Э — эмоциональные словесные стимулы; H/\mathcal{E} — нейтральные словесные стимулы на фоне эмоционального возбуждения.

Неравномерное увеличение на «безотчетном» эмоциональном фоне амплитуды волны P_{300} в левом и правом полушариях приводит к тому, что межполушарные отношения по этому показателю вызванной корковой активности меняются на обратные. После предъявления неосознаваемого эмоционального слова волна P_{300} на нейтральные стимулы явно больше выражена в правом полушарии, а не в левом, как это наблюдается на те же раздражители, но даваемые на «спокойном» фоне. Следовательно, на фоне «безотчетной» эмоции, вызванной неосознаваемым словом, наблюдается диффузная, но явно латерализованная активация коры больших полушарий, она значительно больше выражена в правом полушарии, что приводит к изменению межполушарных функциональных отношений.

Интересно,, что описанное выше последовательное влияние эмоционального слова на межполушарные функциональные отношения в виде односторонней активации правого полушария не наблюдается

в пробах, где это слово осознается. В последнем случае отмечается нерезко выраженная активация обоих полушарий, ограниченная в основном затылочной областью. В настоящее время можно только констатировать несомненный факт: последовательное действие эмоционально значимых слов на функциональные межполушарные отношения обусловлено их неосознаваемостью, лишь в этом случае происходит латерализованное повышение функциональной активности правого полушария.

Не ясен нервный механизм, определяющий отмеченную разницу в последовательном действии неосознаваемых и осознаваемых слов. Можно говорить только о том, что правое полушарие играет преимущественную роль в организации или корковом контроле такой бессознательной психической функции, как безотчетная эмоция.

Таким образом, при изучении связи бессознательных психических явлений с функциональной асимметрией полушарий выявляются два аспекта проблемы. Во-первых, это — межполушарные отношения непосредственно в процессе восприятия неосознаваемого эмоционального стимула. Здесь не обнаружено каких-либо особенностей ни по скрытому периоду вызванного потенциала P_{300} , ни по его амплитуде. Поэтому пока нет оснований говорить о преимущественной или особой роли отдельного полушария в корковом анализе и синтезе неосознаваемой словесной информации, т. е. непосредственно в процессе восприятия. По всей вероятности, процесс восприятия и на бессознательном уровне осуществляется при тесном взаимодействии обоих полушарий, каждое из которых вносит свой вклад в целостную функцию. Вторая сторона проблемы — межполушарные функциональные отношения, наступающие после действия неосознаваемого эмоционального стимула, как результат этого действия. Четкая функциональная асимметрия, наблюдаемая при этом, говорит о латерализации в корковой организации «безотчетных» эмоций, о преимущественной роли правого полушария в данной бессознательной психической функции.

Таким образом, можно лишь частично согласиться с теми авторами (Galin, 1977; Stone, 1977), которые приписывают особую роль правому полушарию в осуществлении бессознательных психических функций. Корковая обработка неосознаваемой информации, даже если она эмоционально значима, осуществляется обоими полушариями. Другое дело корковая регуляция эмоциональных реакций и мотиваций, вызванных этими неосознаваемыми раздражителями. Она осуществляется, по-видимому, преимущественно правым полушарием.

Как отмечалось выше, предполагается, что основным нервным механизмом феномена «психологической защиты» является торможение временных связей между гностическими и двигательными «центрами» в левом полушарии. При сочетании какого-либо раздражителя с неосознаваемым эмоциональным стимулом образуется дополнительная обратная времененная связь, которая оказывает тормозное влияние на структуры, воспринимающие условный стимул, о чем можно судить по уменьшению вызванного ответа. В результате

действия подобной тормозной обратной временной связи может повышаться порог осознания условного раздражителя, сигнализирующего о неприятной конфликтной жизненной ситуации, вызывающей отрицательную эмоцию у обследуемого.

Для проверки этой гипотезы было проведено исследование, в котором специально изучались межполушарные функциональные отношения в процессе образования и угашения временной связи, в которой «подкрепляющим» стимулом служили отдельные эмоционально значимые неосознаваемые слова.

На рис. 79 можно видеть угнетение потенциала P_{300} . За исключением правой затылочной области, угнетение сильнее выражено

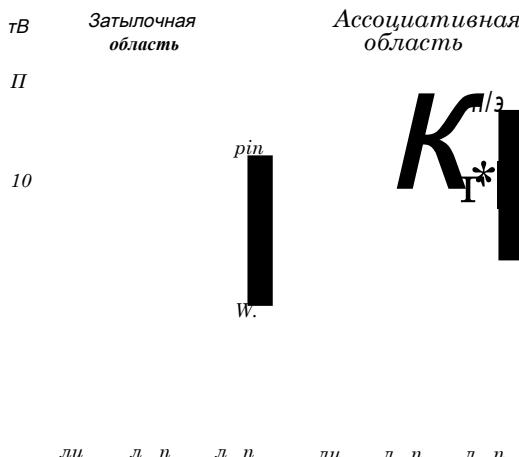


Рис. 82. Амплитуда компонента / зо в левом и правом полушариях на неосознаваемые нейтральные и эмоциональные слова, предъявляемые в контраполатеральное поле зрения.

Обозначения — как на рис. 81.

в случаях, где «подкрепляющий» раздражитель, неосознаваемое слово, эмоционально значим. Угнетение потенциала значительно сильнее выражено в заднеассоциативной зоне коры, особенно левого полушария. Изменения амплитуды волны \wedge зо свидетельствуют о преимущественном участии левого полушария в процессе образования временной связи, в которой «подкрепляющий» эмоциональный словесный раздражитель не осознается. Однако в данном случае это «участие» выражается в более сильном угнетении коркового вызванного ответа в левом полушарии.

Редукцию волны P_{300} можно было бы объяснить явлением так называемой маскировки (Ройтбак, 1962; Bremer, 1962), т. е. парадоксальным снижением величины вызванного ответа коры, когда она активируется восходящими импульсами со стороны ретикулярной формации ствола мозга или таламуса. Как предполагал Бремер (Bremer, 1962), в основе подобного уменьшения амплитуды вызван-

ного потенциала на фоне корковой активации может лежать явление рефрактерности вследствие учащения ритма спонтанных нейронных разрядов, что приводит к уменьшению числа незанятых нейронных единиц, способных в данный момент ответить на сенсорное раздражение. Можно думать, что и в описываемом случае сокращение скрытого периода волны P_{300} и уменьшение ее амплитуды отражают состояние активации коры больших полушарий в ответ на сигнальный стимул, а реакция условного вызванного ответа обусловлена явлением «маскировки».

Если вышеприведенное объяснение верно, то, возможно, только в отношении левой затылочной области, так как лишь там отмечается сокращение скрытого периода волны JP_{300} . Между тем амплитуда потенциала уменьшается во всех исследуемых участках коры и особенно значительно в левой заднеассоциативной зоне, где его скрытый период не меняется. Это обстоятельство дает основание считать, что наряду с локальной корковой активацией в левой затылочной области в процессе выработки и упрочнения временной связи с помощью неосознаваемого эмоционального слова происходит диффузное снижение корковой активности.

В процессе осуществления ассоциативной деятельности на «бессознательном уровне» происходит диффузное понижение корковой активности и на этом фоне избирательное локальное облегчение в левой затылочной области позднего коркового ответа на условный стимул, сигнализирующий о неприятном эмоциональном раздражителе. Об избирательности облегчения коркового ответа на условный стимул говорит не только его локальный характер, но и факт выработки дифференцирования: на раздражитель, сочетающий с так называемыми нейтральными словами, не имеющими отношения к конфликтной жизненной ситуации обследуемого, не меняется скрытый период волны P_{300} .

Полученные факты дают право считать, что в образовании временной связи между зрительным стимулом и неосознаваемым эмоциональным словесным раздражителем принимает участие значительно меньшее число корковых нейронов, чем в случае, когда подобное слово осознается. Весьма интересен и важен факт более выраженного угнетения корковых ответов в заднеассоциативной области, т. е. в зоне 37-го поля по Бродману, которая имеет прямое отношение к анализу зрительных речевых сигналов. Возможно, по этому нервному механизму происходит повышение порогов восприятия эмоционально неприятных раздражителей, т. е. феномен «психологической защиты». Имеются основания считать, что действие тормозных обратных временных связей, в которые включаются лимбические структуры, а также стволовые и таламические ретикулярные образования, сильнее всего проявляется в корковой речевой воспринимающей зоне левого полушария, что приводит к повышению порога восприятия условных раздражителей, связанных с переживанием определенной отрицательной эмоции?

Представленные факты служат еще одним подтверждением высказанной точки зрения о том, что характер восходящих «неспецифи-

ческих» влияний на кору больших полушарий в ответ на действие условного раздражителя у человека в значительной мере определяется психофизиологическими свойствами «подкрепляющего» стимула, в частности его эмоциональной значимостью и осознаваемостью. При этом четко выявляется роль кортикофугального механизма. Изменения корковых реакций на условный раздражитель, связанные с эмоциональной значимостью и осознаваемостью «подкрепляющего» раздражителя, могут произойти только после коркового анализа семантических свойств последнего. Только после этого через обратные временные связи, вовлекающие структуры лимбической и ретикулярной систем, осуществляется «определяющая» роль «подкрепляющего» стимула в характере коркового ответа на условный раздражитель и в перестройке межполушарных функциональных отношений.

* * *

Мы отдаляем себе отчет в том, что сознание и бессознательное — это весьма сложные психические явления и на основании представленных в данной главе экспериментальных фактов можно объяснить лишь очень небольшую часть их нервных механизмов. Несомненно, физиологическая основа этих явлений гораздо сложнее, чем удается представить в настоящее время. Но можно утверждать, что современный уровень нейрофизиологических знаний, существующие и быстро прогрессирующие методические возможности экспериментального изучения высшей нервной деятельности человека позволяют все дальше продвигаться по пути естественнонаучного изучения сознания и неосознаваемых психических явлений.

В настоящее время имеются совершенно определенные основания считать, что проблема сознания и бессознательного может быть подвергнута экспериментальному изучению физиологическими методами. Опыт показывает, что анализ этой проблемы с научно-материалистических позиций физиологии высшей нервной деятельности — наиболее верный путь познания природы мозговых процессов, лежащих в основе сложных психических явлений.

ЛИТЕРАТУРА

- Бериташвили И. С. О структурных и физиологических основаниях психической деятельности // Гагрские беседы. Тбилиси, 1963. Т. 4. С. 111.
- Бериташвили И. С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. Тбилиси, 1968. 137 с.
- Выготский Л. С. Вопросы теории и истории психологии. М., 1982. Т. 1. 487 с.
- Ганнушкин П. В. Клиника психопатий // Издр. тр. М., 1964. С. 116—252.
- Гершуни Г. В. К вопросу о взаимоотношениях между ощущением и условным рефлексом // Физиол. журн. СССР. 1946. Т. 32. С. 43—47.
- Гершуни Г. В. Изучение субсensорных реакций при деятельности органов чувств // Физиол. журн. СССР. 1947. Т. 33. С. 393—412. «
- Гершуни Г. В. Рефлекторные реакции при воздействии внешних раздражений на органы чувств человека в их связи с ощущениями // Физиол. журн. СССР. 1949. Т. 35. С. 541—560.

- Гершуни Г. В. О количественном изучении пределов действия неощущаемых звуковых раздражений // Пробл. физиол. акустики. М.; ЙЛ., 1950. Т. 2. С. 29.
- Гершуни Г. В., Алексеенко Н. Ю., Арапова А. А., Класи Ю. А., Марусева А. М., Образцова Г. А., Соловцова А. П. Нарушения деятельности органов чувств и некоторых других нервных функций при «воздушной контузии» // Военно-медицинский сборник. М.; ЙЛ, 1945. Вып. 2, № 98. С. 192.
- Гершуни Г. В., Короткий И. И. О субсенсорных условных рефлексах на звуковые раздражения // ДАН СССР. 1947. Т. 57. С. 417.
- Иванецкий А. М. Восприятие и условный рефлекс // Формирование и торможение условных рефлексов / Под ред. В. С. Русинова. М., 1980. С. 267—276.
- Костандов Э. А. Эффект неопознаваемых «эмоциональных» словесных раздражителей // Журн. высш. нерв. деят. 1968. Т. 18. С. 371—380.
- Костандов Э. А. Восприятие и эмоции. М., 1977. 247 с.
- Костандов Э. А. Функциональная асимметрия полушарий мозга и неосознаваемое восприятие / Под ред. П. В. Симонова. М., 1983. 170 с.
- Костандов Э. А., Арзуманов Ю. Л. Усредненные вызванные потенциалы коры на эмоциональные зрительные раздражители у человека // Журн. высш. нерв. деят. 1971. Т. 21. С. 811—819.
- Костандов Э. А., Арзуманов Ю. Л. Прямые и обратные временные связи между неосознаваемыми зрительными стимулами // Журн. высш. нерв. деят. 1975. Т. 25. С. 1172—1180.
- Костандов Э. А., Арзуманов Ю. Л. Об условнорефлекторном механизме неосознанного принятия решения // Журн. высш. нерв. деят. 1978. Т. 28. С. 542—548.
- Костандов Э. А., Арзуманов Ю. Л. Межполушарные функциональные отношения при отрицательных эмоциях у человека // Журн. высш. нерв. деят. 1980. Т. 30. С. 327—336.
- Костандов Э. А., Арзуманов Ю. Л., Тальце М. Ф. Влияние диазепама на обра- зование и воспроизведение условных корковых реакций у человека // Журн. высш. нерв. деят. 1985. Т. 35. С. 52—59.
- Костандов Э. А., Важнова Т. Н. Отражение процесса принятия решения в кор- ковой электрической активности человека // Журн. высш. нерв. деят. 1976. Т. 26. С. 1123—1130.
- Лурия А. Р. Высшие корковые функции человека. М., 1962. 432 с.
- Ониани Т. Н. Интегративная функция лимбической системы. Тбилиси, 1980. 299 с.
- Обрели Л. А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.; ЙЛ, 1949. 801 с.
- Павлов И. П. Естествознание и мозг // Поли. собр. соч. М.; ЙЛ, 1951. Т. 3, кн. 1. С. 113—126.
- Ройтбак А. И. Анализ электрических явлений в коре больших полушарий при угасании ориентировочных и условных рефлексов // Электроэнцефало-графическое исследование высш. нервной деятельности. М., 1962. С. 87—95.
- Симонов П. В. Эмоциональный мозг / Под ред. Э. А. Асратяна. М., 1981. 214 с.
- Begleiter Я., Porjesz B., Garozzo R. Visual evoked potentials and affective ratings of semantic stimuli // Evoked brain potentials and behavior / Ed. H. Begleiter. New York; London, 1979. P. 127—141.
- (Bremer F.) Бремер Ф. Анализ корковых процессов пробуждения // Электро-энцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962. С. 119—128.
- Dimond S. /, Farrington L., Johnson P. Differing emotional response from right and left hemisphere // Nature. 1976. Vol. 261. P. 690—692.
- Dixon N. Who believes in subliminal perception? // New Scientist. 1972. Vol. 53. P. 252—255.
- Dixon N. F., Lear T. E. Incidence of theta rhythm prior to awareness of a visual stimulus // Nature. 1964. Vol. 203. P. 167—170.
- Eccles J. The human psyche. Berlin; New York; Heidelberg, 1980. 279 p.
- (Freud Z.) Фрейд З. Психопатология обыденной жизни. М., 1923. 256 с.

- Fuster J. M., Alexander G. E. Firing changes in cells of the nucleus medialis dorsalis associated with delayed response behavior // Brain res. 1973. Vol. 61. P. 79—91.
- Galin D. Implications for Psychiatry of left and cerebral specialization // Arch. Psychiat. 1974. Vol. 31. P. 572—583.
- Galin D. Lateral specialization and psychiatric issues: speculations on development and the evolution of consciousness // Evolution and lateralization of the brain / Ed. S. Dimond, D. Blirard. New York, 1977. P. 397—411.
- Gazzaniga M. S., LeDoux J. E. The integrated mind. New York; London, 1978. 168 p.
- Goldstein M. J., Himmeljarb S. Z. The effects of providing knowledge of results upon the perceptual defense effect // J. Abnorm. Soc. Psychol. 1962. Vol. 64. P. 143—147.
- Lassen N. A., Ingvar D. A., Skinhø E. Brain function and blood flow. //Sci. Amer. 1978. Vol. 239. P. 50—59.
- Lazarus R. S., McCleary R. A. Autonomic discrimination without awareness: a study of subception//Psychol. Rev. 1951. Vol. 58. P. 113—122.
- Libet B. Neuronal vs. subjective timing for a conscious sensory experience // Cerebral correlates of conscious experience / Ed. P. Buser, A. Rougeul-Buser. Amsterdam, 1978. P. 69—82.
- McLean P. D. The limbic brain in relation to the psychoses // Physiological correlates of emotion. New York; London, 1970. Vol. 63. P. 130—146.
- Mountcastle V. B. Some neural mechanisms for directed attention // Cerebral correlates of conscious experience / Ed. P. Buser, A. Rougeul-Buser. Amsterdam, 1978. P. 37—51.
- Penfield W. The mystery of the brain. A critical study of consciousness and the human brain. Princeton; New Jersey, 1975. 123 p.
- Phares E. J. Perceptual threshold decrements as a function of skill and chance expectancies // J. Psychol. 1962. Vol. 53. P. 399—407.
- Shelburne S. A. Visual evoked responses to language stimuli in normal children // Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1973. Vol. 34. P. 135—143.
- Shevrin H. Neurophysiological correlates of psychodynamic unconscious processes // The unconscious. Nature, functions, methods of study / Ed. A. S. Prangishvili, A. E. Sherozia, F. V. Bassin. Tbilisi, 1978. P. 676—691.
- Skinner J. E. A neurophysiological model for regulation of sensory input to cerebral cortex // Multidisciplinary perspectives in event-related brain potential research / Ed. D. Otto. Printing, 1978. P. 616—625.
- Spence D. P. Subliminal perception and perceptual defense: two sides of a single problem // Behav. Sci. 1967. Vol. 12. P. 183—193.
- Sperry R. Some effects of disconnecting the cerebral hemispheres / Nobel lecture, 8 December 1981 // Biosci. Rep. 1982. Vol. 2. P. 265—276.
- Stone M. H. Dreams, free association, and the non-dominant hemisphere: an integration of psychoanalytical, neurophysiological, and historical data // J. Amer. Acad. Psychoanal. 1977. Vol. 2. P. 255—284.
- (Swets G., Tenner W., Berdsall T.) Свэты Дж., Теннер В., Бердзальл Т. Статистическая теория решений и восприятие //Инженерная психология. М., 1964. С. 269—335.
- Wilcott R. C. A search for subthreshold conditioning at four different auditory frequencies // J. Exp. Psychol. 1953. Vol. 46. P. 271—277.

Глава 8

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ СИГНАЛЬНЫХ СИСТЕМ

«Мозг человека во всех его деталях ... до микропроцессов и даже до молекулярных процессов включительно приспособлен именно к речевым и мыслительным операциям... Иначе говоря, биология человека — это не биология вообще, как, например, у обезьяны. Это — специфическая человеческая биология».

П. К. Анохин (1966, с. 291).

Концепция о сигнальных системах действительности включает в себя два принципиально важных положения. С одной стороны, вторая сигнальная система является качественно новым высшим уровнем приспособления к внешней среде. Эта специфическая для человека «чрезвычайная прибавка» неизмеримо расширила возможности познания мира и управления им. Слово как универсальный инструмент мышления создает возможность анализа, запоминания и классификации образов внешнего мира. Возникновение и развитие второй сигнальной системы было решающим фактором в прогрессе человечества, поскольку речь — устная и письменная — как наиболее совершенное средство социальной коммуникации обеспечила необходимые условия для оперативного использования опыта предыдущих поколений.

С другой стороны, будучи высшей инстанцией взаимоотношений с внешним миром и отличаясь от других физиологических процессов особой сложностью и качественным своеобразием, вторая сигнальная система тем не менее является продуктом деятельности «все той же нервной ткани» и подчиняется закономерностям рефлекторной теории (Павлов, 1951).

Эти положения, постулирующие возможность нейрофизиологического анализа человеческой психики в целом, включая высшие ее проявления — сознание, мышление и творчество, имеют большое методологическое значение и отвечают требованиям диалектического материализма. Они представляют собой развитие идей философов-материалистов XIX века, получивших наиболее законченное выражение в трудах И. М. Сеченова.

Какие формы высшей нервной деятельности относятся ко второй сигнальной системе? Ответ на этот вопрос не так прост. Бессспорно,

что к ней относится как речь, так и все другие принятые в человеческом обществе и созданные с помощью слова системы обозначения: цифры, ноты, химические, математические и другие символы. Однако не ясно: все ли условные знаки в равной мере можно рассматривать как вторую сигнальную систему? Правомерно ли относить ко второй сигнальной системе пиктограммы или символы-знаки, например, «Правил дорожного движения»? По-видимому, граница, позволяющая разделять знаки-символы второй сигнальной системы и знаки, скорее относящиеся к первосигнальным, размыта и их четкое разграничение в принципе неправомерно. Очевидно критерием для классификации знаков должна быть оценка уровня их обобщающей способности и степени сходства обозначаемого с обозначаемым. Допущение о размытости границ отнюдь не означает отрицание принципа разграничения понятий первой и второй сигнальных систем, т. е. существования двух качественно различных функциональных образований.

В процессе человеческой деятельности первая и вторая сигнальные системы тесно взаимодействуют, и во многих случаях невозможно разграничить вклад каждой из них. Например: «Музыкальные произведения наших больших композиторов невозможно себе представить как простое проявление первой сигнальной системы» (Орбели, 1964а, с. 246).

Нервная система всегда работает как единое целое, поэтому отрыв второй сигнальной системы от первой так же неправомерен, как изолированное исследование деятельности коры в отрыве от функционирования подкорки. Попытка изолированного изучения второй сигнальной системы может привести к серьезным методологическим ошибкам. Однако исследовать степень доминирования первой или второй сигнальной системы в осуществлении тех или иных процессов, оценивать уровни абстрактности, универсальности, дискретности, точности и информативности сигналов вполне целесообразно. Совершенствование методов прикладной математики, в частности математического аппарата размытых множеств, позволяет надеяться на более эффективное изучение количественных отношений в этой важнейшей области высшей нервной деятельности. Можно предполагать, что процесс эволюции второй сигнальной системы еще не завершен. Л. А. Орбели допускал, что по мере развития наших знаний и успехов естествознания будут созданы новые символы, которые «дадут нам возможность упрощенной, сокращенной и очень малоемкой передачи наших мыслей, соображений, знаний. . .» (Орбели, 1964б, с. 294). Широкая компьютеризация, развитие средств машинной графики и ставшая задачей сегодняшнего дня разработка эффективных методов прямого верbalного диалога человека с ЭВМ создают реальные предпосылки для качественных изменений в стратегии использования знаковых систем.

Для физиологии высшей нервной деятельности человека изучение взаимодействия сигнальных систем является центральной проблемой. При этом особое значение имеет вопрос о взаимодействии сигнальных систем в процессе образования новых условных связей,

их систематизации и хранении. Обсуждая возможности экспериментального изучения высшей нервной деятельности человека, И. П. Павлов предостерегал физиологов от неоправданного переноса данных, получаемых при исследовании животных, на человека, поскольку наличие второй сигнальной системы обусловливает специфические особенности образования новых временных связей. При анализе новых явлений человек в той или другой степени включает готовые блоки, «комплексы» второй сигнальной системы — понятия — и эффективно использует их при решении задач, недоступных для животных. Например, для собаки выработка рефлекса в условиях, когда подкрепляется лишь каждый четвертый раздражитель, крайне затруднена, а человек с легкостью справляется с подобной задачей, поскольку он обладает понятием числа и без труда прогнозирует подкрепление каждого четвертого раздражителя.

Вся психическая деятельность человека в большей или в меньшей степени постоянно включает в себя взаимодействие первой и второй сигнальных систем действительности. Вследствие этого исследование закономерностей формирования знаковых систем, оценка информативности разных знаков, определение роли знаковых систем в обучении и многие другие актуальные вопросы, представляющие интерес для нейрофизиологов, интенсивно изучаются специалистами по семиотике, когнитивной психологии, биокибернетике и т. п.

Решающее значение знаковой системы для формирования человеческой психики было постулировано также ведущими психологами; с наибольшей полнотой эта концепция была сформулирована Л. С. Выготским (1982).

Таким образом, проблема взаимодействия сигнальных систем стоит на стыке интересов многих наук. В ее разработке заинтересованы философы, психологи, лингвисты, нейрофизиологи. Прикладные аспекты этой проблемы связаны с решением актуальных задач медицины и педагогики.

Материалы исследований несомненно важны и полезны для понимания нейрофизиологических проблем, однако мы поставили перед собой более скромную задачу — рассмотрение преимущественно таких работ, авторы которых при анализе своих данных используют понятия, традиционные для павловского учения о высшей нервной деятельности.

ТРАДИЦИОННЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ ИЗУЧЕНИИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ СИГНАЛЬНЫХ СИСТЕМ

Первые попытки создать экспериментальную модель взаимодействия первой и второй сигнальных систем и тем самым проанализировать механизмы их деятельности были предприняты А. Г. Ивановым-Смоленским и его сотрудниками (1933), Н. И. Красногорским с сотрудниками (1939) и рядом других авторов. Исследования проводились в основном в следующих четырех аспектах.

Во-первых, изучались особенности образования условной связи с помощью речи. Во-вторых, изучалась «динамическая передача» из одной сигнальной системы в другую. В-третьих, исследовался словесный отчет испытуемого о вновь образуемой условной связи. В-четвертых, исследовались следовые процессы в различных экспериментальных ситуациях, связанных с взаимодействием сигнальных систем.

Некоторые из этих работ были выполнены давно — более 50 лет тому назад. Однако мы остановимся достаточно подробно на изложении основных результатов этих исследований, поскольку они имеют не только исторический интерес, но заслуживают внимания и как удобная модель, которая может быть на качественно новом уровне воспроизведена в современных методических условиях.

В первых работах по исследованию человека экспериментаторы пытались воспроизводить условия, приближающиеся к исследованиям, которые проводились на животных. Поэтому в качестве эффекторного компонента использовались непроизвольные реакции (слюноотделительные, мигательные, сосудистые, кожно-гальванические, дыхательные и т. п.), а в качестве подкрепления — безусловный раздражитель.

Радикальные изменения в методических подходах к изучению высшей нервной деятельности человека были внесены А. Г. Ивановым-Смоленским (1933, 1956, 1963, 1971). Он считал главной задачей при изучении высшей нервной деятельности человека анализ механизмов произвольных реакций, особенно тех, в формировании которых участвует слово. Эта позиция базировалась на том, что в поведении человека доминируют условные реакции, эффекторное звено которых является также приобретенным. Все произвольные реакции по своему происхождению относятся к условно-условным. На этих рефлексах базируются все трудовые навыки, в приобретении и подкреплении этих реакций большую роль играет слово.

В разное время А. Г. Ивановым-Смоленским были предложены две методики изучения произвольных реакций, требующих участия слова: выработка условной реакции по речевой инструкции и выработка условных рефлексов на речевое подкрепление.

Первый методический прием был заимствован из экспериментальной психологии, где он широко используется специалистами и в настоящее время и фигурирует под наименованием «простой психической реакции». При таком исследовании заранее формулируют условия опыта, т. е. указывается, какие раздражители будут предъявляться и как на них надо будет реагировать. Например, испытуемому говорят: «При появлении красного света вам следует нажимать на клавишу, а когда зажжется зеленый — не надо!» По ходу опыта можно подкреплять реакцию испытуемого словами «правильно» или «неправильно» либо не подкреплять.

При использовании второго приема — методики речевого подкрепления — сигнал, который предполагается сделать условным, сопровождается приказом совершить какое-либо действие, чаще всего — нажать на баллон. Реакция подкрепляется словесным

одобрением: «правильно», «хорошо». Раздражитель, который предполагают сделать тормозным, сопровождают приказом не совершать указанного действия. А. Г. Иванов-Смоленский подчеркивал преимущество этой методики, которое заключается в возможности проследить за скоростью образования новой условной связи, что недоступно при образовании условных рефлексов по инструкции. Однако при работе с методикой речевого подкрепления, которая получила широкое распространение как при исследовании у здоровых испытуемых, так и в клинике, необходимо учитывать возможность вторичного затормаживания условной связи. Как показали отчеты испытуемых, нередко бывает, что связь между раздражителем и подкреплением ими уже уловлена, но они воздерживаются от действия, ожидая приказа. Этую методическую трудность легко преодолеть, если использовать инструкцию: «Если вы знаете, когда нажимать, — действуйте, не ожидая моего разрешения». Целесообразно подобную инструкцию дать в тот момент, когда появляются поведенческие либо электромиографические признаки готовности к действию.

При исследовании детей в лабораториях А. Г. Иванова-Смоленского использовались также другие методики изучения произвольных двигательных реакций с безусловным подкреплением, когда правильная реакция ребенка премировалась конфетой либо демонстрацией интересной картинки. В другой модификации исследований применялось электрокожное раздражение.

А. Г. Иванов-Смоленский подчеркивал, что подобные методики открывают широкие возможности для исследования высшей нервной деятельности человека, поскольку они позволяют в широких пределах варьировать и усложнять условия опыта и взаимоотношения между подкрепляемым и неподкрепляемым раздражителем. Так, например, можно требовать дифференцировку сложных комплексных раздражителей или ориентировать испытуемого на тонкое различение сигнала, либо усложнять эффекторную задачу.

Возможность «динамической передачи» из одной сигнальной системы в другую впервые была экспериментальным путем продемонстрирована в лабораториях А. Г. Иванова-Смоленского. Если после выработки условного рефлекса на непосредственный раздражитель испытывается действие слов, его обозначающих, то на них можно получить ту же реакцию. Была также доказана возможность динамической передачи и при выработке условного рефлекса на слова, в таком случае реакция возникает на непосредственный раздражитель после выработки условного рефлекса на слово. А. Г. Иванов-Смоленский полагал, что передача осуществляется по механизму избирательной элективной иrrадиации. Появление реакции в результате «динамической передачи» представляет собой феномен внезапного замыкания, так как оно не требует предварительной выработки.

По законам избирательной иrrадиации распространяется не только возбуждение, но и внутреннее торможение. После выработки дифференцировки тормозящее действие приобретает слово, обозна-

чающее дифференцировочный раздражитель. Тормозящее действие имеют также слова, обозначающие прибавочный агент в тормозной комбинации.

При изучении «динамической передачи» следует иметь в виду, что **сама** вторая сигнальная система имеет многоуровневую организацию: множество подсистем, объединяемых по разным принципам. Слово связано не только с обозначаемым им предметом, действием или состоянием, но является в то же время носителем многих характеристик, которые сгруппированы по самым разнообразным признакам. Например, слово «кошка» обозначает как реальное животное, так и определенный вид. Но, кроме того, это — существительное женского рода, это — слово русского языка и т. п. Кроме обще значимых признаков, все слова имеют индивидуальный смысл, который тоже постоянно изменяется.

Элективная иррадиация представляет собой распространение процесса возбуждения (или торможения) по разным «ответвлениям» этой сложной системы. Если в эксперименте выработать условный рефлекс на изображение кошки, затем испытать реакцию на слово «кошка», то, очевидно, мозгом в этом случае используется один путь избирательной иррадиации, вероятно, наиболее проторенный.

Моделирование взаимодействия сигнальных систем осуществлялось и в более сложных условиях. Инициатором работ в этом направлении также был А. Г. Иванов-Смоленский. Так, например, была доказана возможность передачи стереотипа. У детей после выработки стереотипа в виде ряда рефлексов и дифференцировок на чередование разноцветных лампочек испытывалось действие обозначающих цвета слов, предъявляемых в том же порядке, что и натуральные цветовые сигналы. В ряде исследований было доказано, что в условнорефлекторную связь вовлекается и обобщающее слово, которое объединяет конкретные слова, относящиеся к этому понятию. В опытах Г. Д. Народицкой (1940) у детей образовывались условные рефлексы на изображение различных птиц и дифференцировка на изображение зверей. Затем испытывался эффект от предъявления слова «птица», который оказался положительным, тогда как слово «зверь» давало тормозной эффект.

В ряде работ была сделана попытка проследить, по каким-законам происходит распространение нервных процессов в пределах второй сигнальной системы. В работе Н. Н. Трауготт (1934), проведенной на детях по речедвигательной методике, после выработки условного тормоза на комбинацию со словом «синий» и обнаружении тормозного эффекта на это слово были испытаны слова, обозначающие другие цвета — «желтый», «зеленый». Оказалось, что они тоже вызывали торможение, хотя по своей фонетической характеристике не имели ничего общего со словом «синий». Использование индифферентного слова тормозного эффекта не вызывало. Таким образом, было показано, что генерализация речевых связей определяется не фонетической близостью слов, а физическим сходством обозначаемых раздражителей.

Вопрос о том, как выявляются в условнорефлекторном экспери-

менте связи, сложившиеся во второй сигнальной системе, как складываются отношения внутри семантического поля, был прослежен в экспериментах, направленных на исследование различных видов обобщения. Л. А. Шварц (1949) вырабатывала условные рефлексы на словесные раздражители, используя методику темновой адаптации, и показала, что условная реакция возникает и на слова-синонимы. В работе В. Я. Кряжева (1954) было продемонстрировано, что перенос условной реакции возможен также и в том случае, когда использовался известный испытуемому перевод тестируемого слова на иностранный язык.

В экспериментах В. К. Фаддеевой (1934) на основе речедвигательной методики было показано, что условные рефлексы и дифференцировка на слова «небо» и «трава» обобщаются на слова «голубой» и «зеленый». После выработки рефлекса на слово «пять» удавалось наблюдать условную реакцию на цифру 5, а также на арифметический пример, результатом которого было 5 (Кряжев, 1954).

Более сложная экспериментальная ситуация создавалась в опытах В. Д. Волковой (1953), использовавшей в своих исследованиях слюноотделительную методику. После того как у ребенка закреплялся секреторный условный рефлекс на понятие «хорошо» либо «плохо», ему предъявляли фразу, предусматривавшую оценку ситуации. Например: «Пионер помогает товарищу» (хорошо); «ученик не выучил урока» (плохо). Во всех случаях условная секреторная реакция оказывалась адекватной смыслу.

А. Р. Лурия с сотрудниками исследовал семантические поля слов (например, «кошка» или «скрипка») или, по иной терминологии, «круг нейроассоциаций», воспользовавшись сосудо-двигательной методикой с электрокожным подкреплением. На это подкрепление вырабатывалась условная оборонительная вазоконстрикторная реакция сосудов пальцев и сосудов в области виска (Лурия, 1979).

В дальнейшем эпизодически, без подкрепления, испытывалось действие слов индифферентных или, напротив, близких семантически либо фонетически к вербальному условному сигналу. В круг семантически близких входили слова, относящиеся к одной категории с тестовым словом, а также в различной степени ситуационно близкие слова: «мышка» и «молоко» (в сопоставлении с «кошкой»), «концерт» и «смычок» (в сопоставлении со «скрипкой»). В качестве фонетически близких к тестовому слову использовались слова: «крошка» и «окошко» (в первом случае), «скрипка» (во втором).

Выяснилось, что индифферентные и фонетически близкие слова сосудистую реакцию не вызывали, тогда как реакция на слова, семантически близкие, могла быть подобна той, что возникала на подкрепляемый условный сигнал (рис. 83). Иногда в ответ на семантически близкие слова регистрировался вазоконстрикторный эффект лишь височных сосудов, что, по данным Е. Н. Соколова (1958), является одним из типичных проявлений ориентировочной реакции, а не оборонительной.

Комментируя результаты этих исследований, А. Р. Лурия (1979) высказал предположение, что различный тип реакций на семанти-

чески близкие слова обусловлен неодинаковой степенью этой близости: слова, вызывающие ориентированную реакцию, находятся как бы на периферии смыслового поля.

Специального внимания заслуживают данные, указывающие на возможность вариации периферических границ семантического поля

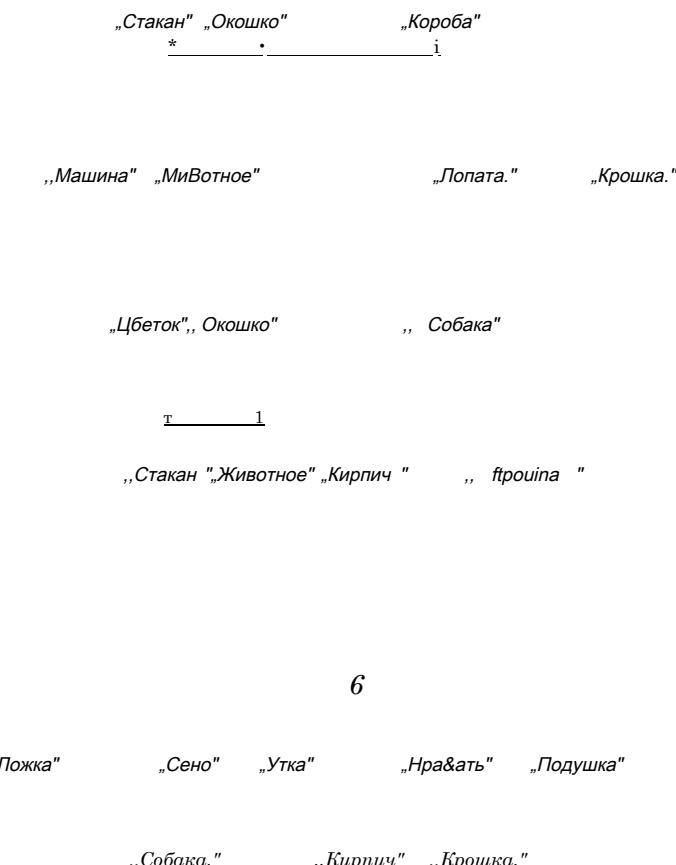


Рис. 83. Отсутствие выраженной вазоконстрикторной реакции на индифферентные и фонетически близкие слова (а) и ее наличие на семантически близкие слова, подкрепляемые условным сигналом (б) (по: Лурия, 1979).

путем изменения контекста. После выработки условного рефлекса на слово «скрипка» слово «труба» приобретает значение условно-болевого раздражителя в том случае, если ему предшествует предъявление других слов, обозначающих инструменты. В случае, когда в качестве индифферентных слов применяли слова «печка», «стена» и

т. п., условнорефлекторного эффекта на слово «труба» не было (Лурия, 1979),

В первых работах сотрудников А. Г. Иванова-Смоленского элективная иррадиация из одной сигнальной системы в другую исследовалась при выработке условных произвольных реакций (например, сжимание баллона по сигналу) (Капустник, 1930). В дальнейшем была доказана возможность «передачи» условных рефлексов на не-произвольные реакции.

Возможность вызвать словом условную непроизвольную реакцию была показана во многих исследованиях, в которых использовались временные связи, выработанные не в эксперименте, а сформировавшиеся в течение жизни. Например, в исследованиях Г. А. Шичко (1969) изучались слюноотделительные рефлексы на слова «хлеб», «клюква» и была выявлена четкая зависимость интенсивности слюноотделения от специфического сигнального значения слова. Непроизвольная реакция в виде интенсивной перистальтики желудка (в условиях рентгенологического наблюдения) в ответ на предъявление слов и фраз, обозначающих название вкусных блюд, отмечалась в работе М. Я. Брисмана (1958).

Очевидно, что у здоровых людей действие непосредственных раздражителей по закону избирательной иррадиации обязательно находит отражение во второй сигнальной системе при любых условиях, однако реакция на слова может быть вторично заторможена, ввиду четко осознаваемых взрослыми людьми различий между словами и обозначаемым ими явлением.

Выявлена также зависимость реакций от состояния висцеральных систем, к которым адресуется слово. При электрокардиографическом исследовании ритма сердца было обнаружено различие в реакциях на слова, заменявшие непосредственные раздражители, между здоровыми лицами и больными с нарушениями сердечной деятельности (Балонов, Кургановский, 1954). Важно также учитывать возможность резкого расширения диапазона возможных реакций на слова в условиях изменения функционального состояния (колебания уровня бодрствования, гипноз, медитация). Таким образом, избирательная иррадиация, связывающая слово с обозначаемым им явлением, вызывает как произвольную, так и непроизвольную реакции.

Можно полагать, что роль слова неодинакова в отношении произвольных и непроизвольных реакций. Изучение этого вопроса представляется весьма перспективным для нейрофизиологии, психолингвистики, а также ряда других научных дисциплин.

Одним из наиболее важных направлений в изучении взаимодействия первой и второй сигнальных систем было изучение отчета испытуемых об условиях эксперимента. Исследования в этом направлении были начаты А. Г. Ивановым-Смоленским по совету И. П. Павлова. Все исследования, касающиеся отчета можно разделить на две группы. К первой группе относятся эксперименты, в которых и раздражители и реакция могут быть осознаны, т. е. находятся выше порога отчета. Сюда следует отнести исследования, в которых использовались надпороговые раздражители, а в качестве

реакции — произвольные движения. Ко второй группе относятся те исследования, в которых раздражитель был подпороговым либо реакция была непроизвольной и невербализованной.

Остановимся на характеристике фактов, полученных в условиях наблюдений, которые относятся к первой группе.

Представляет интерес рассказ испытуемого о применявшихся в опыте раздражителях, о возникающих у него реакциях, но при этом самое главное определить, уловлена ли испытуемым связь между раздражителем и реакцией, т. е. получил ли отражение в отчете сформировавшийся условный рефлекс.

Адекватность отчета зависит от ряда факторов. В частности, существенно, когда и каким образом ведется опрос испытуемого, какой раздражитель и какая реакция использовались в опыте, какова степень упрочения выработанных условных рефлексов, насколько сложна экспериментальная задача. Важное значение имеет также возраст и типологические особенности испытуемого, его профессиональная подготовка, функциональное состояние нервной системы, уровень мотивации, а также особенности контекста и многие другие условия наблюдения¹.

У взрослых и детей старшего возраста отчет об условиях опыта обычно либо предшествует появлению условной реакции, либо формируется одновременно с нею. Постепенное совершенствование отчета при выработке простых условных связей удалось проследить только у детей младшего возраста.

Нарушение отчета об экспериментальной ситуации в особых условиях возможно и у детей старшего возраста. Это было продемонстрировано в опытах, когда совместно с обычным условным раздражителем предъявлялся экстрараздражитель, который вызывал живую ориентированную реакцию (Иванов-Смоленский, 1971). Вследствие внешнего торможения реакция могла быть в той или иной степени и заторможена. В подобных случаях испытуемый иногда утверждал, что он реагировал на условный сигнал, тогда как на самом деле реакции не было. В других случаях испытуемый утверждал, что он не заметил условного раздражителя, тогда как условная реакция была налицо.

Расхождение между отчетом и условной реакцией возникало и в тех случаях, когда у испытуемого вырабатывался условный рефлекс на комплекс из двух раздражителей, один из которых был сильным, а другой — слабым (например, громкий звонок и незначительное изменение освещенности комнаты). После упрочения условного рефлекса на этот комплекс испытывалось действие слабого компонента, реакция на который могла иметь место. В этих случаях также нередко наблюдалась диссоциация между словесным отчетом и поведенческой реакцией. Испытуемые, реагировавшие на слабый компонент, могли сказать, что они не реагировали, а некоторые утверждали, что им предъявляли сильный раздражитель, т. е. звонок (тогда как на самом деле производилось только незначительное изменение интенсивности освещенности помещения). В обоих вариан-

таких экспериментов, очевидно, наблюдался феномен отрицательной индукции (Котляревский, 1934; Фаддеева, 1956).

Расхождение между поведением и отчетом у детей может выражаться в том, что после предъявления слов они утверждали, что имело место действие непосредственного раздражителя. Например, после выработки условного рефлекса на слово «звонок», ребенок в отчете утверждал, что он слышал звук звонка (Меерсон, 1958; Иванов-Смоленский, 1971).

Приведенные примеры показывают, что отчет об эксперименте в условиях, когда и раздражитель и реакция могут быть вербализованы, нарушается при возникновении торможения, а также при недостаточной дифференцированности словесного раздражителя и обозначаемого им сигнала.

В настоящее время все больший интерес исследователей вызывает изучение отчета о невербализуемых раздражителях и реакциях (т. е. исследования, которые были нами отнесены ко второй группе). Анализ подобных феноменов позволяет приблизиться к пониманию организации малоизвестных механизмов нервной и психической деятельности, в том числе взаимоотношений сознания и бессознательного.

Работами В. Г. Гершуни и его сотрудников (1945) был впервые установлен интересный факт. Оказалось, что раздражители, которые находятся ниже порогов отчета, способны вызывать различные вегетативные, электроэнцефалографические и непроизвольные двигательные реакции. Такие раздражители было предложено называть субсенсорными. Они могут быть подпороговыми по длительности, по силе.

В дальнейшем была показана возможность образования условных рефлексов на различные субсенсорные раздражители. В связи с этим был поставлен вопрос: целесообразно ли называть невербализуемые раздражители субсенсорными, поскольку они способны включаться в замыкательную деятельность коркового конца анализаторов? Возможно, что термин «невербализуемые раздражители» оказался бы более удачным.

Для проблемы взаимодействия сигнальных систем особенно существен тот факт, что может не осознаваться и словесный раздражитель. Впервые это было обнаружено при исследовании кожно-гальванической реакции на предъявление «табу»-слов с такой короткой экспозицией, при которой эти слова еще не могли быть прочитаны (McGinnies, 1949, цит. по: Костандов, 1983). Примечательно, что прочтение этих слов требовало более продолжительной экспозиции, чем слов индифферентных.

В систематических исследованиях З. А. Костандова (1983) и его сотрудников было показано, что эмоционально значимые слова вызывают кожно-гальваническую и электроэнцефалографическую реакции при столь кратковременных экспозициях, что не удается прочитать слово, т. е. оно остается неосознаваемым. Эффект усиливается при эмоциональном возбуждении испытуемого и при приеме возбуждающих психотропных средств. Эти опыты можно рассматри-

вать как удачную экспериментальную модель для изучения неосознанного взаимодействия сигнальных систем.

В одной из серий экспериментов удалось показать возможность дифференцировки неосознаваемых раздражителей. При сочетании стрелок, различающихся углом наклона, с эмоционально значимыми и индифферентными словами удалось выработать дифференцировку на столь малую разницу раздражителей (т. е. степени наклона стрелок), которая не могла быть осознанной (Костандов, 1983).

Существенно, что под влиянием тренировки, в частности при многократном испытании условного рефлекса, удается снизить «порог осознания», т. е. получить отчет при такой незначительной силе раздражителя, при которой ранее отчет был невозможен (Марусева, 1955).

Неосознаваемым может быть и отчет о реакциях. Иначе говоря, реакция на условный сигнал может не достигнуть второй сигнальной системы. К сожалению, во множестве опытов, проведенных с вегетативными условными рефлексами, исследователи не всегда уделяли внимание тому — могут ли испытуемые отметить, была ли у них реакция и какова эта реакция. В литературе встречаются лишь одиночные сообщения об отчете испытуемых при выработке висцеральных условных реакций.

Так, в работе Л. Я. Балонова и П. И. Кургановского (1954) было показано, что при выработке условных сердечных рефлексов может быть получен отчет об изменениях ритма, причем он чаще имеет место у людей, страдающих органическими сердечно-сосудистыми заболеваниями, т. е. больных, которые имели соответствующий психологический настрой и привыкли «прислушиваться» к деятельности своего сердца. У пациентов, страдающих неврозом сердца, отчет нередко был неадекватным: они могли, например, отметить, что ритм сердцебиений у них замедлился в ответ на действия условного раздражителя, тогда как частота ритма оставалась без изменений.

Появлению отчета о непроизвольных реакциях способствует установление вербализуемой обратной связи. Так, в экспериментах М. Н. Валуевой (1967) испытуемому предоставлялась возможность наблюдать на графике величину кожно-гальванической реакции (КГР). В этих условиях испытуемые научились управлять КГР в такой степени, что могли по словесной инструкции точно регулировать интенсивность своей реакции. В сходных направлениях с использованием различных вариантов обратной связи ведутся работы многими авторами по управлению биопроцессами. Продемонстрирована возможность саморегуляции электроэнцефалографических реакций на основе демонстрируемой на экране характеристики альфа-ритма (Бундезен и др., 1973; Василевский, 1975; Черниговская, 1978).

Следует подчеркнуть, что изучение реакций на неосознаваемые раздражители имеет особое значение для медицины. Клиницистами подмечено, что психопат реагирует на тысячу неосознаваемых мелочей, которые нередко являются причиной как бы немотивированных его поступков. С другой стороны, возникновение невербализуемых

условных рефлексов может быть одним из звеньев так называемых патологических рефлексов и усугублять течение заболевания. Так, например, человек, испытавший приступ стенокардии или бронхиальной астмы в определенной обстановке, попав в аналогичные условия, может неосознанно дать патологическую реакцию.

Очевидно изучение отчета в различных направлениях еще таит в себе много возможностей и является важным инструментом для изучения взаимодействия сигнальных систем в разных условиях. Оно может оказаться весьма эффективным не только для решения актуальных теоретических вопросов, но и быть полезным для задач педагогики и медицины. Особое значение имеет тот факт, что в эксперименте путем тренировок удается смоделировать снижение порога осознания как раздражителя, так и реакции.

Испытание следовых процессов при взаимодействии сигнальных систем изучалось в нескольких направлениях.

З. В. Денисова (1974, 1978) предлагала детям дошкольного возраста срисовать ту или иную цветную геометрическую фигуру. До и после рисования с ребенком проводился ассоциативный эксперимент. Оказалось, что словесная реакция существенно изменялась только на слова, которые были связаны с рисунком. Так, например, после срисовывания кружка дети в словесном эксперименте на слово «рисовать» отвечали: «кружок».

У детей 7 лет осуществлялось угашение двигательного рефлекса, образованного на пищевое подкрепление. В ассоциативном эксперименте, поставленном после угашения, изменялась реакция на слово «звонок»: увеличивался латентный период реакции и снижалось качество ответа. Например, вместо адекватного ответа типа: «телефон», «электрический» ребенок давал более примитивную и онтогенетически более раннюю эхолалическую реакцию — «звонок — звонок» или говорил: «не знаю», «не могу сказать». У некоторых детей ответы на все слова приобретали отрицательную эмоциональную окраску: «крыша . . . с дыркой», «трава . . . завяла», «звонок . . . испорчен». Таким образом, в этом исследовании (Трауготт, Фаддеева, 1934) торможение, возникающее в первой сигнальной системе, изменяло течение словесных ассоциаций.

В. К. Фаддеева (1934), проводя ассоциативный эксперимент, обучала детей давать на некоторые слова стереотипные ответы, например: «море — синее», «трава — зеленая». Затем производилась переделка рефлекса: «море — бурное!» После упрочения нового рефлекса в процессе ассоциативного эксперимента подавался экстрапраздражитель, вызывавший у ребенка ориентировочную реакцию. В этих условиях дети нередко давали прежнюю реакцию, т. е. происходило растормаживание ранее угашенного рефлекса и испытуемый говорил «море — синее». Комментируя результаты этих исследований, А. Г. Иванов-Смоленский оценил подобный эффект как хроногенное растормаживание.

Интересна вариация опытов, проведенных в лаборатории А. Г. Иванова-Смоленского Т. В. Ковшаровой (1934). Ребенку предъявляли цветные изображения какого-либо объекта и спрашивали:

какой цвет больше нравится? Затем осуществляли образование условного рефлекса на пищевом подкреплении, причем в качестве тормозного раздражителя применялись лампочки того цвета, который ранее был выбран ребенком. После такого опыта выбор любимого цвета изменялся.

Как пример изменения течения условнорефлекторного эксперимента под влиянием предшествующей настройки можно привести исследования М. М. Кольцовой (1980). Она показала возможность возникновения индукционных отношений между сигнальными системами. У детей дошкольного возраста вырабатывалось два двигательных рефлекса — один на словесный, другой на непосредственный раздражитель, причем реакции осуществлялись разными руками. Было продемонстрировано, что если «актуализировать» первую сигнальную систему путем многократного повторения непосредственного раздражителя, то может в последующем наблюдаться затормаживание рефлексов на словесные раздражители. Соответственно этому многократное повторение словесного раздражителя существенно изменяло рефлексы на непосредственные раздражители. Изменения проявлялись не только в двигательном, но и в электроэнцефалографических и в вегетативных показателях. Автором подчеркивались возрастные особенности, которые отчетливо выявлялись в процессе проведения этих исследований.

Многими авторами изучалось влияние контекста на эффективность опознания и различения вербальных раздражителей. При этом в контексте использовались как осознаваемые, так и неосознаваемые раздражители. Не останавливаясь на подробном разборе этого перспективного направления исследований, отметим в качестве примера интересные данные П. В. Бундзена (1987). Задача состояла в следующем. Испытуемый должен ответить, было ли контрольное слово в ранее предъявленном списке. Одним из вариантов «подсказки» служили слова «да» и «нет», тахископически (с подпороговой экспозицией) предъявляемые в правое поле зрения. Оказалось, что эти слова существенно помогали правильному решению.

В заключение этого раздела мы хотели бы подчеркнуть перспективность путей, уже давно намеченных в анализе сложнейшей проблемы взаимодействия сигнальных систем в процессе «творчески-замыкающей» деятельности коры больших полушарий головного мозга. Очевидно качественно новый уровень современных методических возможностей позволит углубить и расширить понимание сущности той «чрезвычайной прибавки», которая дала человеку власть над природой.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ СИГНАЛЬНЫХ СИСТЕМ

Вопрос о том, какие мозговые структуры участвуют в обеспечении взаимодействия сигнальных систем, относится к общей проблеме локализации функций в головном мозгу человека.

В настоящее время изучение этой проблемы вступило в новую фазу развития. Главную роль в пересмотре ранее сложившихся представлений сыграло создание И. П. Павловым теории динамической локализации функций. Достижения павловской школы были использованы психологами Л. С. Выготским, А. Р. Лурия и другими для нового понимания организации высших психических функций. Равно неприемлемыми оказались как теория строгой локализации, приуроченности функций к определенным зонам, так и идеи об экви-потенциальном[™] мозговой коры. Соответственно перестроились и концепции об организации речевой деятельности.

Длительное время господствовавшее мнение о наличии в коре больших полушарий изолированных центров понимания речи, письма, чтения и речепорождения представляется совершенно архаичным. Речевая функция базируется на сложной системе нервных связей, и ее нарушения при локальных поражениях мозга всегда есть следствие поломки каких-то звеньев этой системы и переход деятельности на новый функциональный уровень — реализацию одной из «резервных программ». Естественно, что перестройка работы системы происходит по-разному в зависимости от того, какое звено в ней повреждено.

А. Р. Лурия сумел четко и последовательно применить принцип системности к анализу нарушений речи при различных локализациях повреждения мозга и создал новую, получившую мировое признание классификацию афазий.

Так, например, отрицая существование изолированного центра письма, А. Р. Лурия убедительно показал, что эта функция может пострадать при любой локализации поражения, но страдает она по-разному в зависимости от топики очага. Так, при поражении височной доли нарушение письма под диктовку отражает дефицит речевого слуха, затруднения в анализе звуковой структуры продиктованного слова («колхоз» и «колос» — не различаются). При поражении затылочных и теменно-затылочных отделов, страдает нахождение нужной графемы и определение последовательности графем и их расположения на бумаге. При поражении центрально-лобных отделов нарушается динамика самого двигательного акта письма.

Существенно обогатился за последние десятилетия и арсенал методических приемов, используемых для суждения о мозговой организации психических функций. На протяжении длительного времени суждения о локализации функций базировались на результатах клинико-морфологических исследований, т. е. на данных сопоставления клинических наблюдений и патоанатомических исследований. Этот путь изучения не потерял своего значения и до настоящего времени, но наряду с ним появились и новые приемы изучения проблемы. Более изощренным становится изучение клиники нарушений высших психических функций при различной топике мозговых поражений. Афазиология — изучений речевой патологии — оформилась как самостоятельное научное направление.

Богатый материал для развития проблемы, позволивший пересмотреть многие традиционные представления, дает практика нейро-

хирургии (экстирации, рассечение мозговых комиссур, стереотаксическая неврология), психофармакология, а также наблюдения, выполненные в процессе различных терапевтических процедур (электросудорожные припадки, инсулин-шоковая терапия и т. д.).

Найдены и успешно разрабатываются также приемы, позволяющие изучать мозговую организацию речевой деятельности у здоровых людей. Эти исследования осуществляются в двух направлениях. Во-первых, сравнивается способность анализировать и запоминать вербальную и невербальную информацию, подаваемую преимущественно к одному из полушарий с помощью дихоптических и дихотических тестов. Во-вторых, анализируется биоэлектрическая активность мозга в процессе выполнения верbalных и невербальных заданий.

Одним из главных достижений перечисленных направлений является пересмотр проблемы специализации полушарий и их взаимодействия. Соответственно изменились и представления о роли левого и правого полушарий в осуществлении речевой деятельности. В самой общей форме можно сказать, что в сложной системной деятельности, обеспечивающей реализацию речевой функции, участвуют оба полушария, хотя вклад их неоднозначен.

Роль левого полушария изучена значительно более полно. По существу почти все данные афазиологии базируются на результатах изучения нарушений речи при поражении различных зон этого полушария.

Задачей афазиологии является не только описание различных чинов патологии речи, но и анализ структуры речевого расстройства, а также механизмов его определяющих. Значительный вклад в изучение этих механизмов был внесен А. Р. Лурия (1947, 1969, 1975, 1979), его последователями и учениками, которые изучали нарушения речи при травмах мозга, опухолях и сосудистых поражениях. Свообразие афатических синдромов по концепции А. Р. Лурия определяется тем, какие из высокоорганизованных сенсорных функций и как пострадали.

Так, нарушения высших форм слухового различения и слуховой памяти («квалифицированного слуха») лежат в основе различных форм сенсорных афазий, которые наблюдаются при височных поражениях. Нарушение кинестетического анализа движений, осуществляемых в процессе речи, обусловливает распад артикулем — возникновение афферентной моторной афазии — и связано с поражением задней центральной извилины. Нарушение двигательных стереотипов (кинетики речевого акта) при поражении премоторной зоны приводит к эфферентной афазии. Наиболее сложные многомодальные нарушения сенсорных функций, вызывающие семантическую афазию, связаны с поражением теменной доли.

На заключительном этапе своей деятельности А. Р. Лурия попытался соединить результаты своих наблюдений с данными нейролингвистики (Якобсон, 1985). Развивая идеи Р. Якобсона, А. Р. Лурия на материале своих исследований продемонстрировал различие в нарушениях речи при поражении задних и передних зон мозговой коры. Поражения передних речевых зон приводят к нарушению

связности высказываний, синтагматической организации, тогда как при поражении задних зон происходит распад артикуляционных или акустических кодов, нарушаются парадигмы (Лурия, 1975).

В ряде исследований нарушения взаимодействия сигнальных систем при поражении левого, доминантного по речи полушария изучались с позиций физиологии высшей нервной деятельности. Исследования проводились как у больных, страдающих афазией, так и у больных с очаговым поражением мозга, речь которых не нарушалась. Исследования строились по следующей схеме: во-первых, оценивалось состояние речи, гносиа и праксиса, т. е. осуществлялось нейропсихологическое исследование по методикам, разработанным в основном А. Р. Лурия; во-вторых, проводился условнорефлекторный эксперимент, в процессе которого изучалась способность больных к образованию новых условных связей по словесной инструкции и особенности отчета о ходе эксперимента.

Выяснилось, что нарушения устной и письменной речи при афазии подчиняются тем же закономерностям, которые определяют последовательность распада любых кортикальных функций при диффузном угнетении церебральной деятельности (например, при развитии комы). Сильнее всего страдает способность к обучению, т. е. образование и закрепление нового опыта. Распад прошлого опыта определяется временем его приобретения, степенью упроченности, сложностью замыкательной структуры и жизненной значимостью.

Как при диффузном, так и при локальном поражении мозга нарушается динамика нервных процессов, наблюдается застойность, взрывчатость, истощаемость, ослабление следовых процессов. Однако при очаговом поражении мозга все нарушения имеют избирательный характер, приобретенные в течение жизни умения, в том числе и речь, страдают различно в зависимости от топики поражения. Так, больной с сенсорной афазией понимает речь тем лучше, чем более знакома ему лексика, грамматика, стиль речи собеседника, а главное — чем более значима для него тема беседы и чем лучше его контакт с собеседником. При моторной афазии наиболее адекватные и развернутые высказывания можно получить на темы, которые особенно интересуют больного в данный момент либо интересовали его на протяжении жизни.

В условнорефлекторном эксперименте избирательные нарушения высшей нервной деятельности проявляются нарушением в образовании условных связей на раздражители, адресующиеся к пораженному анализатору. При поражении височной доли у больных с сенсорной афазией избирательно нарушено образование и упрочение условных связей на звуковые раздражители, причем в наибольшей степени страдают дифференцирование звуковых комплексов и образование тонких звуковых дифференцировок. Наблюдается также угнетение ориентировочных реакций на звуки и нарушение пространственного слуха.

Следует подчеркнуть, что эти нарушения замыкательной функции (замыкательная акупатия, по нашей терминологии) обнаруживаются у больных с нормальным объемом слуховой рецепции. Аудо-

метрические исследования выявляют при поражениях височной доли только затруднение в оценке коротких звуковых посылок и сигнала в шуме, причем эти нарушения оказываются унилатеральными и обнаруживаются только при предъявлении звуковых сигналов на контролатеральное по отношению к очагу поражения уха (Бару и др., 1964).

Замыкальная акупатия особенно резко выражена при сенсорной азалии и детской сенсорной афазии, но она является обязательным симптомом и при афазии у взрослых. Тяжесть акупатии обычно соответствует тяжести речевой патологии, а тип ее неодинаков при разных формах сенсорной афазии (Дорофеева, 1970; Трауготт, Кайданова, 1975).

Очевидно, что эти результаты согласуются с концепцией А. Р. Лурия о дефекте «квалифицированного слуха» как об основном механизме нарушений речи при сенсорной афазии. Анализ результатов исследования высшей нервной деятельности позволяет уточнить природу слуховой неполноценности и свидетельствует о нарушении не только речевого, но и неречевого слуха.

Избирательные нарушения замыкальной функции в отношении зрительных раздражителей были обнаружены при поражении затылочных областей. Речь при этих поражениях не страдает, но может выявиться нарушение способности к чтению: больной утрачивает зрительные образы букв (Меерсон, 1986).

Свообразные нарушения высшей нервной деятельности возникают при поражении мозга в области теменных долей. Для теменного синдрома оказалась характерной следующая симптоматика: нарушается оценка объема и направления собственных движений и выработка цепных двигательных рефлексов, причем затруднено не выполнение самих движений, а усвоение нужной их последовательности. Эти нарушения могут сочетаться с дефектом в образовании тонких проприорецептивных дифференцировок.

Однако основной симптом при поражении теменных долей — нарушения в образовании рефлексов и дифференцировок на комплексные раздражители (как одновременные, так и последовательные) любой модальности. Например, больные не различают (или различают с большим трудом) два ряда зрительных сигналов, независимо от того предъявляются ли изображения одновременно или последовательно. Аналогичные трудности испытывают больные и при дифференцировке ряда звуковых или проприорецептивных сигналов. Эти данные свидетельствуют о дефекте оценки пространственных и временных соотношений (Трауготт, Кайданова, 1975), представляется правомерным полагать, что эти нарушения должны сказываться на способности оперировать грамматическими формами, использование которых несомненно требует учета пространственных и временных соотношений, чем объясняется возникновение семантической афазии.

В меньшей степени выяснены особенности высшей нервной деятельности при моторной афазии, связанной с поражением в лобно-центральной области. Можно только сказать, что констатированным

А. Р. Лурия нарушениям динамики развертывания речевого акта (повторение одного и того же слова или слога, затруднение переключения с одного слова на другое) соответствуют сходные нарушения цепных двигательных рефлексов. Так, например, больной легко усваивает задание: выполнить по сигналу 3—4 определенных, но разных движения, однако при повторном выполнении этого стереотипа он «застревает» на выполнении одного и того же движения, появляются синкинезии, а затем развивается истощение, рефлекс затормаживается.

Итак, исследования высшей нервной деятельности подтвердили концепцию А. Р. Лурия о том, что при очаговых поражениях мозга избирательно нарушаются высшие сенсорные функции. Однако вопрос о значении этих нарушений в механизме речевой патологии остается до конца не выясненным. Постепенно накапливающиеся факты свидетельствуют о том, что нарушения высших сенсорных функций хотя и являются обязательным компонентом в возникновении речевых расстройств, но не полностью их определяют. Исключение в этом отношении, вероятно, должно быть сделано для сенсорной алалии: очевидно, что если у ребенка грубо нарушена способность к образованию условных рефлексов на звуки, то приобретение навыков речи со слуха крайне затруднено.

При сенсорной афазии взрослых ситуация оказывается более неопределенной. Во-первых, имеются единичные наблюдения, указывающие на возможность появления замыкательной акупации при поражении правой височной доли у больных, не страдающих афазией (Меерсон, 1986). Во-вторых, замыкательная акупация была констатирована у больных со слухоречевой агнозией. Эта форма патологии также связана с поражением височных долей (обычно двусторонним) и характеризуется грубым нарушением понимания речи и дефектностью речевого слуха, однако в отличие от сенсорной афазии при слухоречевой агнозии не нарушается экспрессивная речь, чтение и письмо. Следовательно, нарушение «квалифицированного слуха», замыкательная акупация не обязательно вызывают сенсорно-афатический синдром.

Не вполне ясно также, в какой мере типичные для теменного поражения нарушения в анализе временных и пространственных соотношений определяют дефект в оперировании грамматическими категориями. Выяснилось, что сходные нарушения высшей нервной деятельности могут иметь место и при поражении правой теменной доли у больных, речь которых представляется интактной.

Из приведенных фактов следует, что проблема нарушения высших сенсорных функций в происхождении речевых расстройств нуждается в дополнительном разностороннем и углубленном исследовании. В настоящее время можно только сказать, что при афазии в случае повреждения анализаторов обязательно присутствуют изменения высших сенсорных функций — нарушения замыкательной деятельности. Однако для возникновения расстройств речи у взрослого человека требуется нарушение еще каких-то уровней деятельности (очевидно высших) соответствующего анализатора.

Сохраняется ли при локальных поражениях мозга ведущая роль речи в "процессе обучения", зависит ли эта функция от наличия афазии и "ее формы? Исследования высшей нервной деятельности дали, материал для ответа на эти чрезвычайно важные для афазиологии, но недостаточно изученные вопросы. Оказалось, что при поражении: левого «речевого» полушария неминуемо нарушается взаимодействие сигнальных систем в процессе образования новых условных связей, т. е. в процессе обучения. Существенно, что эти нарушения; не зависят от того, пострадала ли устная или письменная речь,, т. е. вовлечены ли в очаг речевые зоны коры.

При исследовании высшей нервной деятельности больных-правшей с поражением левого полушария всегда наблюдается комплекс-признаков: нарушение выполнения задачи по инструкции, дефектность отчета об условиях эксперимента, затруднения в использовании общих словесных понятий для классификации и нарушения вербальной памяти. Эти нарушения не обязательно сочетаются; с расстройством устной или письменной речи.

Выявились разные типы подобных нарушений: они могли быть модально специфичными или неспецифичными. Модально специфичные нарушения были обнаружены при поражении затылочных, височных и передне-лобной областей; модально неспецифичные, но разные по типу — при поражении теменной и префронтальной областей коры. Модально специфичные расстройства при полной сохранности речи обнаружены при поражении затылочной доли. Так, по данным Я. А. Meerсона (1986), больные с поражением левой затылочной доли, речь у которых (как письменная, так и устная) остается совершенно не нарушенной, характеризовались избирательным нарушением выполнения инструкций, относящихся к условным рефлексам на зрительные раздражители. У них был также нарушен отчет об условных связях, выработанных на зрительные условные сигналы, классификация и запоминание даже легко вербализуемых изображений.

При поражении височных долей тот же тип нарушений проявляется в отношении звуковых раздражителей, причем эти изменения не могут быть объяснены афазией. При поражении теменной области нарушено выполнение Инструкций, указывающих на различие между положительным и тормозным сигналами.

Избирательно затруднен при теменном поражении и отчет о комплексных раздражителях. После выработки и упрочения рефлекса и дифференцировки больной не всегда может рассказать, как он различает сложные сигналы. Соответственно после выработки цепного двигательного рефлекса не всегда удается получить отчет о последовательности движений (Трауготт и др., 1973). Страдает также способность классифицировать как вербальные, так и невербальные раздражители (Храковская, 1972).

Модально неспецифичные нарушения взаимодействия сигнальных систем при поражении префронтальных областей мозга были подробно проанализированы А. Р. Лурия и его сотрудниками (Лурия, Хомская, 1966; Цветкова, 1985) и были обозначены А. Р. Лурия

Жак нарушение регулирующей функции речи. А. Р. Лурия считал, что потеря речевой регуляции поведения является ведущим симптомом лобного синдрома. Больные плохо выполняют инструкции, не дают отчета о раздражителях, неправляются с самыми разнообразными вербальными заданиями, легко соскальзывают на использование речевых стереотипов. Нарушена также способность к классификации. При анализе многочисленных клинических фактов, сообщенных А. Р. Лурия и Е. Д. Хомской (1966), создается впечатление, что ведущей особенностью речевых нарушений при префронтальных поражениях является нарушение принципа жизненной значимости. Только при такой локализации наличие личной заинтересованности не улучшает речевой функции. Можно предполагать, что в этом находит отражение нарушение процесса образования и сохранения доминант.

В клинике был отмечен еще один аспект патологических изменений взаимодействия сигнальных систем — нарушение просодии. Это проявляется в невнятности, невыразительности речи, в обилии неправильных ударений (в том числе смысловых). Затруднения в различении интонационных характеристик речи наиболее резко проявляются при височных поражениях (Тархан и др., 1981). Вместе с тем имеются материалы, свидетельствующие, что нарушения просодии более выражены при поражении правого, а не левого полушария, этот факт отмечался еще Джексоном (Jackson, 1932).

Резюмируя приведенные сведения, касающиеся поражений левого полушария, можно заключить, что при патологических изменениях в этом полушарии страдает не только речевосприятие и речепрождение, но и взаимодействие сигнальных систем по всем параметрам. В зависимости от локализации поражения в пределах левого полушария на первый план выступает либо дефект собственно речевой функции, либо нарушение регулирующей роли речи.

Вопрос об участии правого полушария в речевой функции относится в наши дни к числу наиболее спорных и интенсивно разрабатываемых. В нейрофизиологии и неврологии еще до недавнего времени постулировалось утверждение, что правое полушарие является «немым и глухим» по отношению к речи, т. е. оно не обладает никакими речевыми функциями. Эти положения, утвердившиеся на основании клинико-морфологических сопоставлений, казались неизысканными и, более того, нашли подтверждение при некоторых новых приемах клинико-физиологических, нейрофизиологических и психофизиологических исследований.

Так, например, оказалось, что введение амитал-натрия в левую общую сонную артерию вызывает кратковременную остановку речи (проба Вада); при правосторонней инъекции подобный эффект наблюдается лишь у некоторых левшей. Эта проба как весьма достоверная широко используется в нейрохирургической практике для уточнения вопроса о латерализации функций речи.

При предъявлении дихотических и дихоптических тестов у здоровых испытуемых был обнаружен так называемый «эффект правого уха» или соответственно «эффект правых полуполей зрения». Эти

эффекты выражаются в том, что слова, предъявляемые к правому уху (или изображения слов, адресованные к правым полуполям зрения), т. е. раздражения, ориентированные главным образом на левое полушарие, различаются и запоминаются лучше, чем те же вербальные раздражители, адресованные правому полушарию. Противоположные соотношения наблюдаются при предъявлении невербальных раздражителей (Kimura, 1961).

Интереснейшие материалы, характеризующие специализацию полушарий и роль правого полушария в осуществлении речевой функции, были получены при исследовании у больных с «расщепленным мозгом» (Sperry et al., 1969; Sperry, 1974). Основные выводы этих исследований сводятся к тому, что правое полушарие принимает участие, хотя и очень ограниченное, в восприятии речи. В частности, отмечается способность правого полушария к чтению отдельных слов или предложений. Примечательно, что избирательно плохо прайорное полушарие «понимает» глаголы. Больные с «расщепленным мозгом» совершенно не могут писать левой рукой, а рисовать правой.

Много новых данных о роли правого полушария в речевой функции было получено при использовании лечебной процедуры — унилатеральных электросудорожных припадков. В этих условиях преимущественно угнетается то полушарие, над которым располагаются электроды (Балонов, Деглин, 1976; Балонов и др., 1979). Принципиальное преимущество такого методического подхода объясняется возможностью проследить за особенностью выполнения речевых задач у одного и того же больного в обычном состоянии, а затем при выключении правого либо левого полушария. На протяжении сравнительно короткого времени — порядка десятков минут или нескольких часов — удается поэтапно анализировать различные стадии восстановления функций (Балонов, Деглин, 1976). Важно, что у контингента больных, которые являются объектом лечения методом унилатеральных электросудорожных припадков, как правило, отсутствуют грубые морфофункциональные изменения в мозгу.

При угнетении правого полушария резко повышается речевая активность. Это указывает на тормозящие влияния правого полушария на речевые зоны левого полушария. Разборчивость речи при угнетении правого полушария повышается, но в то же время резко ухудшается помехоустойчивость к восприятию зашумленного речевого сигнала. Этот факт свидетельствует о регулирующей роли правого полушария, которое снижает способность к речевому восприятию в обычных условиях, но зато облегчает восприятие речи при выделении речевого сигнала из шума и в других трудных условиях.

В период угнетения правого полушария больные утрачивают способность различать женские и мужские голоса, узнавать по голосу знакомого человека, опознавать эмоциональные и интонационные характеристики высказывания. Собственная речь больных становится маловыразительной, монотонной, лишается эмоциональной окраски. Можно сказать, что если левое полушарие анализирует, что сказано собеседником, то задача правого не менее ответ-

ственная — оно обеспечивает ответ на вопросы: кто говорит, как, с какой целью?

Сравнительное изучение результатов ассоциативного эксперимента при выключении левого и правого полушария показало, что правое полушарие обеспечивает конкретность и выразительность высказываний, способность к более полному отражению в них личного опыта, субъективных переживаний, например, на слово «работа» левое полушарие может отреагировать так: «рабочий», «заработок», «приработок», т. е. имеет место чисто языковое манипулирование. Тот же большой при «выключении» левого полушария на слово «работа» дает ответы, наполненные конкретным содержанием и связанные с личным опытом: «кузнец», «столяр» и т. п.

Выше указывалось, что применение дихотических и дихоптических тестов подтверждает доминирующую роль левого полушария в организации речевой функции. Однако дальнейшие исследования заставили внести в это положение существенные коррекции. Выяснилось, что «эффект правого уха и правого полуполей зрения» зависит от многих условий — типа предъявления материала, поставленной задачи, контекста, возраста, пола, эмоционального состояния и ряда других. Преимущество левого полушария в различении и запоминании речевого материала может быть очень выраженным или незначительным, может даже отсутствовать. Хотя данные разных исследователей неравнозначны и комментируются неодинаково, можно считать установленным, что преимущество левого полушария увеличивается при восприятии отвлеченных, малочастотных существительных, невещественных, служебных слов, используемых в речи для оформления высказываний, а также бессмысленных звукосочетаний — псевдослов (см. обзор: Кауфман, Траченко, 1983).

Восприятие конкретных и высокочастотных слов доступно правому полушарию почти в той же степени, что и левому. Эти факты согласуются с общепринятым в настоящее время положением о том, что левое полушарие доминирует в абстрактно-логической, а правое в конкретной деятельности. Вместе с тем в них находит отражение неравнозначность полушарий в отношении стратегии обработки поступающей информации. Начиная с исследований Богена (Bogen, 1975), принято считать, что левое полушарие использует стратегию посегментного, последовательного анализа, а правое — целостного одновременного синтеза. С этих позиций понятна низкая способность правого полушария к восприятию псевдослов, переработка которых требует точного последовательного фонематического анализа. Развивая это положение, некоторые исследователи (Галунов и др., 1985) предполагают, что обработка речевого сигнала идет по двум каналам: правое полушарие оценивает его в целом и сравнивает с хранящимися в памяти эталонами, а левое осуществляет посегментную фонематическую обработку. Последний способ особенно выгоден для анализа псевдослов, для которых нет эталонов. В некоторых исследованиях показано, что правое полушарие доминирует в отношении переработки иконических знаков, например в различении иероглифов.

Итак, роль полушарий различна и их вклад в речевую деятельность¹ неоднозначен. Возникает вопрос: каким образом координируется работа полушарий? Современный уровень знаний в этой области позволяет выделить несколько форм этого взаимодействия. Несомненно, что при реализации многих видов деятельности, и в частности речевой функции, полушария дополняют друг друга. Для правильной оценки речевого сообщения необходимо оценить как лексику, грамматику, синтаксис, так и интонацию, тембр голоса. В процессе запоминания материала участвует вербальная и невербальная память.

Наряду с этими взаимодополнениями между полушариями существуют и реципрокные взаимоотношения. Эта форма взаимодействия отчетливо выявила в процессе изучения односторонних электросудорожных припадков. Выяснилось, что при угнетении одного из полушарий функции другого активируются. Так, при угнетении правого полушария активируются все функции левого полушария, а при угнетении левого полушария после унилатерального припадка больные лучше, чем в обычном состоянии, способны анализировать речевую просодию, говорят более выразительно, значительно лучше различают и запоминают мелодии. При угнетении правого полушария улучшается речевой слух, снижается порог обнаружения речи, улучшается способность повторять только что услышанные слова (порог тонального слуха при этом не изменяется). Отмеченная выше способность правого полушария повышать помехоустойчивость при восприятии речевых сигналов также является особенностю функционального взаимодействия полушарий.

Взаимодействие полушарий крайне динамично и существенно изменяется в зависимости от требований момента. Динамичность межполушарных взаимоотношений может быть смоделирована в эксперименте. Так, вызванная в эксперименте латерализованная активация одного из полушарий (например, посредством смены руки, при готовности испытуемого осуществить условную двигательную реакцию) приводит к глубокой перестройке пространственно-временных отношений биопотенциалов мозга, в частности, к временному «подчинению» левого полушария правому (Шеповалников, Цицершин, 1984). Подобное наблюдение позволяет предполагать, что любая активация полушарий, связанная с четко материализированной неречевой деятельностью, может быть не безразличной для речевой функции.

Особое место занимает вопрос о возможности взаимозаменяемости полушарий. Несмотря на отчетливо выраженную специализацию полушарий, возможна передача функций одного полушария другому. Из практики клинических наблюдений известно, что тотальное удаление коры левого полушария в раннем детском возрасте не препятствует становлению речевой функции. Выяснилось также, что при очаговом поражении левого полушария в условиях тахископического предъявления слов в левые полуполя зрения слова читаются лучше правым полушарием (Патаки, 1981).

Очевидно языковая компетенция каждого полушария не является

чем-то застывшим, доля участия правого и левого полушарий может быть весьма различной. Это выступает с максимальной отчетливостью при исследовании роли левого и правого полушарий у больных-билингвов, которые один язык знают с детства,; а другой выучили «нематеринским» способом. Так, при выключении в процессе унилатеральной шоковой терапии правого полушария больной, описанный Т. В. Черниговской и соавторами (1984), предпочитал говорить на русском языке, но при выключении левого полушария он был способен говорить только на своем родном туркменском языке. Можно предположить, что у билингвов второй язык целиком левополушарный, а родной язык своими глубинными структурами (в лингвистическом понимании этого слова!) тесно связан с правым полушарием, тогда как его поверхностные структуры (т. е. оформление высказываний, их грамматическая упорядоченность) — это прерогатива уже левого полушария. Высказанное предположение находит косвенное подтверждение в том, что у комиссуротомированных больных правое полушарие лучше других слов понимает слова, выученные в раннем детстве (Sperry, 1974).

Изучение локальных поражений мозга показало, что афазия возникает только в тех случаях, когда патологический очаг распространяется на кору больших полушарий/ Однако нарушение речи неафатического характера нередко наблюдается при развитии опухолей и сосудистых поражений в инфракортикальных областях. Особенности нарушения речи зависят от локализации и размеров патологического очага. Латерализация функций, как показывают наблюдения последних лет, может быть выявлена уже на таламическом уровне. По наблюдениям клиницистов, нейрофизиологов и психологов, при таламическом очаге поражения отмечается многогречивость, склонность к персеверации, неспособность к связному изложению своих мыслей (Симерницкая, 1985).

Некоторые данные, касающиеся морфофункциональной организации второй сигнальной системы, могут быть извлечены из результатов изучения влияния психофармакологических веществ. Установлено, что при действии препаратов, подавляющих восходящие активирующие влияния (аминазин), не возникают афатические нарушения, но затрудняется течение вербальных ассоциаций. Это выражается в замедлении ответа, ослаблении голоса, однако отчет о раздражителях не ухудшается, также как не снижается качество ассоциации. Наряду с повышением болевого порога в этих случаях у испытуемых отмечается нарушение отчета о рефлексах, подкрепляемых электрокожным раздражителем, кроме того, нарушаются образование оборонительных условных рефлексов по инструкции. Эти данные представляют интерес, потому что они демонстрируют возможность избирательного подавления взаимодействия сигнальных систем, связанного с ослаблением оборонительного рефлекса.

Усиление активности восходящих влияний может обусловить облегчение взаимодействия сигнальных систем. Так, например, в период действия тофранила в ассоциативном эксперименте наблюдается разнообразие ответов и укорочение их латентных периодов.

Воздействие фармакологических агентов может повлиять и на субсensорный диапазон, т. е. на разницу между порогом словесного отчета и порогами непроизвольных (вегетативных, миографических, электроэнцефалографических и др.) реакций (Трауготт и др., 1968; Костандов, 1977).

Для оценки роли глубоких структур мозга в организации речевой функции большое значение имеют исследования, выполненные с использованием долгосрочных погруженых электродов. Результаты этих исследований коренным образом расширили представление об участии стриопаллидарных, таламических и ряда других структур мозга (причем не только относящихся к лимбической системе) в организации психических процессов (Бехтерева, 1971, 1980; Бехтерева, Бундзен, 1974; Бехтерева и др., 1985). Оказалось, что нейронная активность ряда глубоких структур может характерным образом изменяться при воздействии однотипных слов и соответствующего обобщающего слова. Несомненна эффективность и перспективность подобного подхода для изучения процессов взаимодействия сигнальных систем (мы не будем подробно останавливаться на результатах этих интересных исследований, поскольку они представлены в главе 2).

ФОРМИРОВАНИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ СИГНАЛЬНЫХ СИСТЕМ В ПРОЦЕССЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ РЕБЕНКА

Выдающиеся отечественные физиологи и неврологи уделяли много внимания проблеме становления речевой функции у детей. И. М. Сеченов, рассматривая этапы становления психической деятельности ребенка, особую роль придавал становлению обобщающей функции слова и изменению ее с возрастом. В лаборатории В. М. Бехтерева были широко развернуты нейрофизиологические наблюдения на детях. Особое место занимало изучение формирования высшей нервной деятельности ребенка и вопросы взаимодействия сигнальных систем в лабораториях Л. А. Орбели и А. Г. Иванова-Смоленского.

Л. А. Орбели (1961) считал принципиально важным, чтобы изучение становления нервно-психической деятельности человека производилось комплексно, с анализом всех трех сторон единого процесса — развития врожденных форм деятельности и развития условных рефлексов первой и второй сигнальной системы. Расчленение, разрозненное изучение «этих трех систем деятельности» — подчеркивал он — «не привело бы нас к настоящему знанию», потому что все формы человеческого поведения представляют продукт тесного переплетения «трех сторон единого процесса».

Как известно, психологи считают одним из важнейших этапов в развитии речи период, когда ребенок начинает понимать, что каждый предмет имеет название, вследствие чего при встрече с новым предметом у него возникает вопрос: «Как это называется?». Этот

момент Штерн (Stern, 1928) называл важнейшим открытием, а Л. С. Выготский (1982) первым понятием ребенка. Л. А. Орбели обращал специальное внимание на важное значение другого этапа становления второй сигнальной системы, а именно — на момент появления у ребенка способности приобретать новый опыт с помощью речи.

Используя наглядный образ, Л. А. Орбели сравнивал ребенка, обучающегося речи, с самолетом, который, стремительно набирая скорость, движется по земле, вот-вот готовый от нее оторваться. В какой-то критический период ребенок усваивает, наконец простейшую инструкцию, например: «Не надо трогать печку — будет больно!» И . . . самолет поднялся в воздух! Возникло новое качество. Л. А. Орбели подчеркивал, что важно изучать не только этапы развития языка, но и постепенное возрастание функциональной роли второй сигнальной системы в процессе приобретения индивидуального опыта.

Изучение развития сигнальных систем, в течение · нескольких десятилетий проводилось только посредством наблюдений. Многие интересные факты были собраны внимательными родителями и педагогами, дневники и записи которых были впоследствии использованы психологами. Тщательность и последовательность некоторых из этих наблюдений стали образцом научной добросовестности. Эти работы сохраняют ценность и в наши дни. Постепенно в изучение формирования сигнальных систем стал внедряться физиологический эксперимент.

В этих исследованиях широко используется естественный эксперимент и различные его комбинации с регистрацией вегетативных и электрофизиологических реакций. В ходе естественного эксперимента регистрируются вербальные реакции ребенка, оценивается его способность выполнять речевые инструкции. Для естественного эксперимента применяют различные игры, рисование (по образцу, по заданию или свободное), конструирование из кубиков, создание моделей и т. п.

Наряду с естественным экспериментом используются различные варианты условнорефлекторных методик с выработкой произвольных или непроизвольных реакций. Значительное количество работ выполнено с привлечением слюнной, мигательной, кожно-гальванической методик. Широко используется также ассоциативный эксперимент, доказана возможность его эффективного применения даже у детей моложе 5 лет, однако необходима адаптация этого приема исследования. Например, З. В. Денисова (1974) не давала предварительной инструкции, а говорила ребенку: «Я скажу стул, а ты что скажешь?». Обобщая опыт многолетнего исследования детей посредством ассоциативного эксперимента, Палермо (Palermo, 1966) подчеркнул его большую важность как «ценного орудия» для изучения языка.

Классическим исследованием процессов, развивающихся в русскоязычной среде, можно считать работы А. Н. Гвоздева (1961), который детально описал этапы освоения речи в возрасте от 1.5 до

7 лет по комплексу параметров (фонетика, лексика, морфология, синтаксис). Дети довольно быстро усваивают грамматику — примерно к 4-летнему возрасту. Однако усвоение значения слов — процесс более длительный и в принципе он занимает многие годы. Значение многих слов для ребенка и для взрослого не идентично (Выготский, 1982).

В настоящее время разносторонне изучены процессы развития фонетики, лексики, морфологии, синтаксиса, исследуются также возрастные границы нормы для отдельных этапов развития речи, основные типы и причины нарушений речевой функции у детей. Эти важные вопросы являются предметом специального изучения, и в этом обзоре мы остановимся только на одной стороне проблемы, которая имеет отношение к анализу развития с позиций физиологии высшей нервной деятельности.

С какого возраста проявляется деятельность второй сигнальной системы и речь начинает приобретать значение регулятора поведения? Ответ на этот вопрос весьма сложен. Способность к коммуникации появляется с первых дней жизни ребенка. Больше того, не исключена, по-видимому, возможность узнавания голоса матери ребенком еще во внутриутробном периоде. Уже в первые недели и месяцы жизни ребенок четко реагирует на интонацию, изменяется и его голос, спектральная характеристика крика (Тонкова-Ямпольская, 1964), а гуление переходит в лепет. С 6—8 месяцев появляется адекватная реакция на речевое обращение. В эти же месяцы или немного позже ребенок произносит первые лепетные слова. Однако можно ли этот период считать началом функционирования второй сигнальной системы, поскольку слова еще не обрели значение символа?

М. М. Кольцова (1967) предприняла попытки физиологического анализа процесса усвоения ребенком первых слов. Выяснилось, что в начальном периоде усвоения речевой команды слово является слабым компонентом комплексного сигнала. Однако позже по мере многократного повторения этого слова в сочетании с различными изменяющимися неречевыми компонентами (внешняя обстановка, перемена лиц, участвующих в общении, изменение позы собеседника) слово, оказываясь инвариантной частью комплекса, постепенно становится самым сильным его компонентом. Значение остальных компонентов комплекса, кроме слова, нивелируется, наиболее стойким из них оказывается интонация.

Далее М. М. Кольцова (1967, 1980) изучала процесс формирования обобщающей функции слова. Каким образом ребенок усваивает, например, что слово «кукла» обозначает не только конкретную, хорошо знакомую ему игрушку, но и любую другую куклу от фарфоровой статуэтки до крупногабаритной златокудрой красавицы из пластика в витрине магазина? Оказалось, что в условиях естественного эксперимента обобщающую функцию [^]слово приобретает тем скорее, чем больше на него вырабатывается двигательных условных связей. Так, например, ребенок, которому предлагалось показать, покормить, запеленать, уложить, переодеть куклу, быстрее

научается использовать понятие как обобщенное название любой куклы, чем ребенок, которому только показывали и называли куклу.

В экспериментах с использованием мигательной методики (защитная реакция на обдувание глаза потоком воздуха) было продемонстрировано, что более быстрой выработке обобщающего значения слова способствует также образование дифференцировок.

М. М. Кольцовой (1967, 1980) отмечено, что на самых ранних этапах развития импресивной речи слово может быть освоено только при наличии соответствующего предмета. Лишь постепенно становится возможным объяснение новых слов посредством словесных рассуждений. Например: «Что такое галстук?» — «Это папин бантик», «Что такое лапка?» — «Это ножка кошки».

Многочисленные доказательства того важного значения, которое имеет усвоение ребенком слов для развития его познавательной деятельности, приведены в работах Д. Б. Эльконина (1958) и А. А. Люблинской (1965). Очевидно момент, когда слово обретает обобщающее значение, когда с помощью слова может быть обеспечено научение, и следует рассматривать как начало знакового периода, т. е. становления второй сигнальной системы.

С физиологических позиций менее изучен вопрос, как формируется процесс речепорождения. Большой интерес представляет мнение некоторых психологов (Выготский, 1982), что с развитием звуковой речи тесно связано использование жеста, который появляется даже раньше слова: вначале ребенок протягивает руку, потом у него появится слово «дай!». «Жест предшествует слову, сопровождает слово и, наконец, в большей или меньшей степени поглощается словом» (Wallon, 1967, с. 155). В тех случаях, когда развитие речи запаздывает, жест приобретает особенное значение в жизни ребенка и может перерастти в настоящую пантомиму.

Психологи обратили особое внимание на развитие способности ребенка использовать коммуникативные функции речи. Пиаже (Piaget, 1932) подчеркивал эгоцентризм высказываний ребенка. Беседа детей, полагал он, это — «коллективный монолог». Отечественные психологи, в частности Л. С. Выготский (1982), отмечали, что хотя ребенок и недостаточно еще учитывает реакцию собеседника, однако называть его речь эгоцентричной неправильно, поскольку она служит целям коммуникации. В какой мере возможность ребенка говорить зависит от его эмоционального настроя и ситуации? Экспериментальные исследования в этом направлении почти отсутствуют, однако педагогические и врачебные наблюдения указывают на легкую тормозимость речевых процессов ребенка, недавно начавшего говорить. При волнении ребенка, даже незначительном, возникают большие затруднения в его высказываниях. Например, двухлетний ребенок, увидев щенят, очень возбужден и, кроме междометий, ничего произнести не может; немного поиграв с ними, он произносит слово «камки», а еще через некоторое время, вполне наигравшись и уже уходя из комнаты, спокойно вспоминает слово «собаки». Создается впечатление, что речь — эта новая, только что

возникшая, сложная для ребенка функция может реализовываться только при оптимальном уровне дифференцированной активации коры. Первостепенное значение для маленького ребенка имеют и ситуационные факторы: даже называние предметов в их отсутствии затруднено.

Рассмотрим теперь результаты экспериментального изучения взаимодействия сигнальных систем у детей в том же порядке, как это было сделано в начальном разделе главы.

Образование двигательного условного рефлекса по инструкции у детей преддошкольного возраста крайне затруднено или даже невозможно. Ребенок не может связать действие с определенным сигналом, хотя он способен выполнить приказ. Он положит мишку на стол по предложению экспериментатора, однако не сможет выполнить это задание по такой, например, инструкции: «Положи мишку на стол, когда я хлопну в ладоши». У того же ребенка удается выработать этот рефлекс на речевом подкреплении. В начале третьего года жизни у детей становится возможным образование условных рефлексов по инструкции, но избирательно может быть еще затруднена выработка тормозных условных связей. У детей более старшего возраста сохраняются трудности с выработкой условных рефлексов по инструкции на комплексные раздражители. В целом анализ результатов исследований у детей дошкольного возраста показывает, что образование условных рефлексов на речевом подкреплении осуществляется легче, чем по инструкции.

Неспособность ребенка образовывать новые условные двигательные рефлексы по инструкции А. Р. Лурия (1979) рассматривал как существенный признак незрелости регулирующей функции детской речи. Он выделил интересный этап в развитии этой функции. По наблюдениям А. Р. Лурия, в возрасте около 3 лет у ребенка можно образовать по инструкции речевые ответы «надо—не надо» на положительные и тормозные условные раздражители двигательных рефлексов. Однако наличие правильных словесных реакций еще не обуславливает адекватного двигательного ответа на раздражитель: ребенок говорит — «не надо» на сигнал, который по инструкции должен быть тормозным, однако он не задерживает свою двигательную реакцию. Лишь позднее формирование адекватного речевого ответа обеспечивает точность двигательной реакции.

Возрастные особенности выработки по инструкции условных непроизвольных реакций не изучены. Установлено, однако, что у детей 8—9 лет по словесной инструкции можно выработать условный слюноотделительный рефлекс и дифференцировку. Если предупредить ребенка о том, какие из раздражителей будут сопровождаться подачей клюквы, то адекватные слюнные рефлексы могут появиться с места (Синьковская, 1958).

Возрастные особенности передачи из одной сигнальной системы в другую при выработке условных рефлексов детально исследовались К. В. Курбатовым (1961). Им было показано, что реакция на слова, обозначающие условный раздражитель, с возрастом не становится более постоянной, скорее, наоборот, эффект передачи наблю-

дается у старших детей реже, чем у младших. Этот факт свидетельствует о том, что с возрастом изменяется соотношение между словом и обозначаемым им объектом, осознается различие между явлением и знаком. Как это отмечалось Л. С. Выготским (1982), на ранних ступенях развития слово является для ребенка «скорее свойством, чем символом вещи». Убедительные доказательства этого положения в различных вариациях эксперимента были получены Д. Б. Элькояниным (1958). Так, например, было показано, что у младших детей очень трудно выработать дифференцировку на слово, если на обозначаемый этим словом непосредственный раздражитель выработана положительная реакция.

Приведем для иллюстрации сказанного одно из наших наблюдений. Школьник 1-го класса утверждал, что русский язык «конечно лучше немецкого» (с которым он был немного знаком), потому что по-русски «вода» она и есть вода, а по-немецки — «вассер».

Отчетливо проявляется возрастная эволюция при исследовании у детей действия слов обобщающего значения при испытании «избирательной» иррадиации внутри «сложной динамической структуры». Адекватность реакции на обобщающие слова у детей зависит от того, в какой мере они привыкли оперировать соответствующими понятиями. Так, например, уже у 5-летних детей после выработки рефлексов и дифференцировок при предъявлении картинок с изображением отдельных предметов и обуви легко осуществлялась передача на обобщающие слова — «одежда», «обувь». Труднее — только с 7 лет (и то непостоянно) — можно получить такую же реакцию на более редко употребляемые понятия: «сходство», «различие», «перестановка».

Отчет об условиях опыта с возрастом совершенствуется в нескольких направлениях. Во-первых, чем моложе ребенок, тем конкретнее должен быть поставлен вопрос. Если после эксперимента вопрос задан в общей форме: «Расскажи о том, что сейчас было», то 3-летний и даже 5-летний ребенок или не ответит, или расскажет о событиях, не имеющих прямого отношения к данному опыту. Следует задавать вопросы более конкретные: «Что ты видел?», «Что делал?», «Когда надо было нажимать?». Или даже так: «Когда ты видел желтый свет, была конфетка или нет?». Во-вторых. Разные компоненты экспериментальной ситуации появляются в отчете не одновременно. Раньше всего становится возможным рассказ о подкреплении (если это было пищевое подкрепление или картинка) и о своих действиях («Я ел конфету, — говорит ребенок, — я нажимал»). Позже возможен адекватный отчет о раздражителях, причем 3-летние, а иногда даже 5-летние дети не дифференцируют в отчете словесные и непосредственные раздражители. Например, ребенок может утверждать, что он видел зеленый свет, тогда как в опыте свет не предъявлялся, были только слова «зеленый огонек». Подобный эффект отмечался и у более старших детей — младшего школьного возраста, — страдающих неврозом.

Если в опыте использовался тормозной и положительный условный рефлекс, то ребенок не упоминает о тормозных раздражителях,

хотя может ответить утвердительно, был ли такой-то (т. е. тормозной) сигнал. Создается впечатление, что дети предпочитают не говорить 'о'раздражителях, которые им не нравятся, •" «WW

Позже всего появляется в отчете указание на связь между раздражителем и подкреплением. Ребенок говорит, что он видел свет нажимал на педаль, ел конфетку, но не всегда может правильно ответить даже на прямой вопрос: «Когда тебе нужно было нажимать, чтобы получить конфету?».

С возрастом изменяется соотношение между моментом появления условной двигательной реакции и возможностью отчета об условиях опыта. Дети старше 3 лет способны к рассказу о раздражителе еще до образования рефлекса, однако их отчет о сигнальном значении раздражителя возможен, как правило, лишь после упрочнения условной связи. Дети в возрасте 6—7 лет способны рассказать о связи между стимулом и подкреплением до появления условной реакции, однако последнее возможно только при формировании сравнительно простой условнорефлекторной структуры.

Какие стадии проходит формирование отчета в тех случаях, когда осуществляется образование избирательно обобщенного рефлекса и дифференцировки, т. е. осуществляется выработка условного рефлекса на раздражители — картинки или слова, относящиеся к определенному общему понятию (например, одежда, обувь, звери, птицы)? Выяснилось, что дети, у которых уже образовались избирательно обобщенные условные связи (т. е. те дети, которые с места, без выработки, адекватно реагировали на положительные и тормозные сигналы), в отчете далеко не всегда использовали соответствующие понятия и не могли объяснить, почему они реагировали или не реагировали на определенный сигнал.

Так, например, в опытах Я. А. Меерсона (1958) у детей вырабатывалась положительная реакция на картинки с изображением предметов одежды и дифференцировка на картинки с изображением посуды. Адекватная положительная или отрицательная реакция с места (т. е. при предъявлении новых объектов того же вида) отмечалась уже у 5-летних, а иногда даже у 3-летних детей. Однако при опросе дети моложе 5 лет не могли объяснить, как они различали положительные и отрицательные сигналы, каким правилом руководствовались в своих действиях. Дети 7 лет могли четко сформулировать правило: «Я знаю, когда одежда — надо нажимать, а когда посуда — не надо!». Было отмечено, что использование общего понятия для отчета достигается легче в том случае, когда условный рефлекс и дифференцировка вырабатываются на словесные сигналы, а не на изображения предметов. Обобщение достигается легче, если используются "слова, а не непосредственные раздражители. Впрочем, в дошкольном возрасте "формулировка правила доступна детям лишь тогда, когда использованы понятия, хорошо им знакомые.

В опытах С. И. Кайдановой (1956) вырабатывался ряд рефлексов || дифференцировок на четырехчленные ^комилексные невербальные раздражители, причем все "дифференцировки" "страпились" по одному правилу: они отличались от положительных раздражителей только

перестановкой средних компонентов. В этих условиях наблюдалось не только ускорение образования условных рефлексов, но и появление дифференцировок с места (т. е. образование избирательно обобщенной дифференцировки на изменение последовательности компонентов). Параллельно происходило уточнение словесного отчета. Если испытуемый мог перечислить раздражители,, входящие в состав положительного или отрицательного комплекса,, то при предъявлении следующей задачи дифференцировка появлялась с места. Тем не менее никто из 7-летних детей не мог рассказать, что все дифференцировки строились по одному принципу и, следовательно, не могли объяснить, как они узнавали уже при первом предъявлении дифференцировочного сигнала, что на него реагировать не надо. Типичный ответ в подобном случае: «Я не нажимал, потому что был красный, синий, зеленый, желтый огонек». Никто из детей не отмечал также сходства в предъявленных заданиях.

Можно предполагать, что здесь проявляется принципиально вал-ляя особенность обучения — дети вначале обретают возможность использования правила и лишь позже способны его сформулировать. Следует также отметить, что при опросе детей 3—4 лет о проведении эксперимента они нередко рассказывают не об условиях опыта, а говорят трафаретные фразы типа: «Надо быть хорошим мальчиком», «Надо слушаться маму».

Резюмируя данные об эволюции отчета, необходимо подчеркнуть: чем полнее и точнее отчет ребенка, тем адекватнее была его реакция на непосредственный раздражитель. Иначе говоря, чем полнее участвует вторая сигнальная система в процессе проведения исследований, тем успешнее реализуется условнорефлекторная деятельность; чем Солыпе участвует слово, тем легче формируется рефлекс.

При анализе результатов ассоциативного эксперимента А. Г. Иванов-Смоленский (1971) предлагал разделять ответы на адекватные и примитивные. К ответам примитивным он относил: отказные, эхолалические, экстрасигнальные (т. е. совершенно не связанные со словом-раздражителем, например, на слово «звонок» ответ — «платьце»). Онтогенетически более ранним он считал также не выполнение инструкции отвечать одним словом, а использование многословных ответов.

В исследованиях М. М. Кольцовой (1980) прослежены возрастные особенности отрицательной индукции между сигнальными системами (методика этих опытов описана выше). Оказалось, что у детей 3—4 лет после серии реакций на непосредственный стимул резко нарушаются реакции на словесные раздражители: увеличивается латентный период, учащаются ошибки, появляются лишние реакции. Испытание же серии условных рефлексов на словесные стимулы в этом возрасте существенно не влияет на параметры реакций в ответ на предъявление непосредственных раздражителей.

В отличие от этого у детей 7—8 лет большее последствие вызывают словесные раздражители. Активация, вызванная испытанием реакции на непосредственные раздражители, почти не изменяла реакций в ответ на последующие вербальные раздражители. Воз-

растные особенности «межсигнальной отрицательной индукции» выявлялись и при испытании вегетативных реакций (Беляева, 1977), а также при электроэнцефалографическом исследовании (Хризман и др., 1972).

При исследовании у детей 4—16 лет электроэнцефалографических реакций в процессе выработки двигательных условных рефлексов было установлено, что для детей 4—7 лет более выраженные изменения наблюдаются под влиянием первосигнальных раздражителей, тогда как дети старшей группы проявляли большую реактивность по отношению ко второсигналышм раздражителям (Изоронин и др., 1970). Критическим возрастом для формирования электроэнцефалографических реакций на словесные раздражители авторы считают 14 лет.

Нами были кратко охарактеризованы возрастные особенности выработки условных рефлексов по инструкции, динамической передачи, словесного отчета и ассоциативного эксперимента, т. е. представлены данные, полученные в исследованиях, направленных на изучение отношений, взаимодействия сигнальных систем, которые складываются в процессе онтогенетического развития. Несмотря на неполноту этих исследований, они тем не менее демонстрируют основные направления, по которым происходит последовательное увеличение роли второй сигнальной системы в ходе обретения нового опыта и обучения.

Из данных, полученных в лаборатории А. Р. Лурия (1979), следует, что различные процессы овладения речью как системой знаков могут идти не вполне параллельно. Так, у умственно отсталых детей, с хорошим развитием речи, в эксперименте выявились грубые нарушения взаимодействия сигнальных систем.

Более подробно этот вопрос был рассмотрен Я. А. Меерсоном (1959) при исследовании 3-летних здоровых детей с неодинаковым уровнем развития речи: от вполне нормального до существенного недоразвития фонетической, лексической или грамматической составляющей. При сопоставлении результатов экспериментальных исследований выяснилось, что лучше других вырабатывали условный рефлекс по инструкции и давали более полный и точный отчет об условиях опыта дети, речевое развитие которых соответствовало возрастной норме.

Среди отстающих в речевом развитии детей наилучшие результаты при экспериментальном исследовании взаимодействия сигнальных систем были выявлены у детей, которые в большей мере овладели грамматическими закономерностями языка. Их словарь был беден, произношение несовершенно, структура слов незаполнена, однако, при подсказке корня незнакомого слова они правильно использовали падежное окончание и префиксы (например, «птичка улетела . . . прилетела, влетела, облетел[^]»). Из этих данных следует, что роль второй сигнальной системы в «творчески замыкательной функции» тесно связана со способностью ребенка применять грамматические законы языка.

Для более полной оценки роли второй сигнальной системы и

процесса ее формирования в онтогенезе целесообразно хотя бы кратко останавливаться на вопросах патологии речевого развития. По наблюдениям невропатологов, речевая функция у детей дошкольного и младшего школьного возраста легко ранима и может нарушиться не только при поражениях головного мозга, но и при соматических заболеваниях. В то же время мозг ребенка обладает высокой пластичностью, в силу которой речевая функция может полностью восстановиться даже при тотальном удалении левого полушария (см. обзор: Симерницкая, 1985).

Задержка развития речи может определяться многими факторами: дефектами интеллекта, замедленным темпом общего психического развития, личностными особенностями, педагогической запущенностью, а также нарушениями слуха или строения артикуляционного аппарата. Нередко встречается комбинация отмеченных неблагоприятных факторов, что приводит к утяжелению влияния каждого из них. Так, при одной и той же степени потери слуха или одинаковой тяжести олигофрении степень задержки речи будет сильно зависеть от условий воспитания.

Особую группу составляют алалии, которые являются следствием недоразвития речевых зон коры (по иной терминологии — афазии развития).

ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ СИГНАЛЬНЫХ СИСТЕМ

К числу ярких, исключительно перспективных, но до сих пор недостаточно разработанных идей в изучении высшей нервной деятельности, которые были высказаны И. П. Павловым, относится предложенная им концепция о специально человеческих типах высшей нервной деятельности — художника и мыслителя. Он писал: «. . . художники, во всех их родах: писателей, музыкантов, живописцев и т. д. — захватывают деятельность целиком, сплошь, сполна, живую действительность, без всякого дробления, без всякого разъединения. Другие — мыслители — именно дробят ее и тем как бы умертвляют ее, делая из нее какой-то временный скелет, и затем только постепенно как бы снова собирают ее части и стараются их таким образом оживить, что вполне им все-таки так и не удается» (Павлов, 1951, с. 213). Однако далеко не у всех людей эти типы выражены ярко и можно четко определить признаки преобладания активности первой или второй сигнальной системы.

И. П. Павлов полагал, что при некоторых болезненных состояниях[^] подобные типы могут быть представлены в предельно выраженным и искаженном виде: истерия напоминает утрированный художественный тип, а психастения с ее наклонностью к анализу и недоверием к собственным впечатлениям ближе к мыслительному типу. Эти идеи И. П. Павлова нашли понимание и поддержку среди психологов, физиологов и клиницистов.

Были предприняты многочисленные попытки экспериментальным путем выявить особенности типов взаимодействия сигнальных си-

стем. Определение объективных критериев для идентификации типов — задача крайне важная и для педагогики, и для медицины, и для решения многих теоретических и прикладных задач. Однако сделать это оказалось нелегко.

Исследование художественных и мыслительных типов производилось как на детях, так и на взрослых — здоровых и больных. В лабораториях А. Г. Иванова-Смоленского для суждения о том, какая сигнальная система у данного испытуемого преобладает, использовались результаты, полученные при выработке условных рефлексов по речедвигательной методике, а также по данным ассоциативного эксперимента. Сравнивались особенности и скорость образования рефлексов на словесные или непосредственные раздражители. В ассоциативном эксперименте исследовалось качество и латентно-периоды ответов, анализировалась полнота отчетов о словесных и непосредственных раздражителях.

Использование этих приемов позволило выявить у некоторых детей преобладание первой или второй сигнальной системы, т. е. признаки художественного или мыслительного типа (Брике, 1956, Иванов-Смоленский, 1963). Примечательно, что преобладание первой сигнальной системы было обнаружено у возбудимых детей, т. е. у тех детей, у которых быстро образовывались условные рефлексы и были затруднения в образовании тормозных условных связей.

В условиях естественного эксперимента З. В. Денисовой (1974, 1978) было показано, что действие экстрараздражителя у одних детей сильнее оказывается на запоминании реальных раздражителей (рисунок), а у других — на словесном описании объекта. В другой серии ее исследований было показано, что дети по-разному воспринимают и зарисовывают предъявляемый им образец из двух-трех цветных геометрических фигурок. У одних детей преобладала тенденция к аналитическому восприятию (т. е. к раздельному описанию и воспроизведению каждой фигурки), а другие же дети воспринимали и изображали в своем рисунке комбинацию как целостный образ («грибок», «часики»), причем различия в цвете фигурок не всегда учитывались. Автор полагает, что восприятие рисунка как целостного образа дает основания для аналогии с художественным типом. Для подкрепления этого положения приводятся электроэнцефалографические данные, полученные у детей в процессе выполнения задания. Они свидетельствуют о том, что воспроизведение комбинированных фигур на основе образного восприятия часто сочетается с активацией (реакция десинхронизации ЭЭГ) правого полушария.

По мнению М. М. Кольцовой (1980), определение типа взаимодействия сигнальных систем ребенка возможно не раньше пятилетнего возраста, так как до этого периода у всех детей доминирует первая сигнальная система. Она пришла к заключению, что у детей дошкольного возраста в условиях выработки двигательных условных рефлексов можно говорить о преобладании того или другого типа на основании существенных различий в вариабельности латентных

периодов на словесные раздражители. В качестве одного из удобных критериев для суждения о преобладании одного из типов взаимодействия сигнальных систем автор использует измерение латентных периодов реакций на непосредственные и словесные раздражители в условиях выработки двигательных условных реакций. Некоторые дети, у которых дисперсия латентных периодов реакций на слово была мало выражена, показывали большой разброс величины латентного периода при предъявлении непосредственных стимулов, у тех же детей были обнаружены более лабильные вегетативные реакции и более выраженные способности к выделению деталей на своих рисунках. Эту группу детей автор сочла возможным отнести к художественному типу. Для суждения о типе взаимодействия сигнальных систем может быть также использован анализ рассказов детей о событиях их жизни. У тех детей, у которых можно предполагать наличие некоторых признаков преобладания художественного типа, отчеты изобилуют деталями, а их рисунки конкретны. У другого типа детей — рассказы более обобщенные, а рисунки схематичны. Художественный тип чаще встречается у девочек (Кольцова, 1980).

В последнее время получены материалы, которые имеют непосредственное отношение к проблеме типов взаимодействия сигнальных систем и в то же время хорошо согласуются с современной концепцией о функциональной специализации полушарий. Основываясь на предположении, что основным электроэнцефалографическим критерием деятельного состояния человека является наличие устойчивых и высоких градиентов корковой активности, Л. П. Павлова и А. Ф. Романенко (1988) пришли к выводу о тесной зависимости пространственного распределения фокусов максимальной активации от видов умственной деятельности. Преобладание в деятельности логическо-вербальных компонентов приводило к статистически устойчивой ориентации фокуса максимальной активации в левых лобных зонах коры, тогда как преобладание невербальных, а образных пространственно-временных компонентов вызывало перемещение фокусов максимальной активации в заднеправые области мозга (рис. 84).

Материалы для суждения об особенностях типов взаимодействия сигнальных систем могут быть почерпнуты из данных экспериментальных и клинических исследований, проведенных у детей и взрослых, страдающих истерией, т. е. у больных, у которых, по мнению И. П. Павлова, преобладает первая сигнальная система.

Н. И. Красногорский (1939, 1958) с помощью слюнной методики обследовал детей больных истерией и установил, что кортикалная деятельность у них ослаблена: у них затруднено образование условных связей, они особо чувствительны к воздействию внешнего торможения, у них легко возникают фазовые явления, в частности парадоксальная фаза, т. е. на слабый раздражитель наблюдается более значительный эффект, чем на сильный. Это иллюстрируется следующим примером: если у здорового ребенка выработать слюнnyй рефлекс на красный свет, а затем предъявить красный свет и одновременно слова «красного света нет!»¹ то в норме реакция не

затормозится, а у детей, страдающих истерией, реакция окажется заторможенной.

Сходные особенности высшей нервной деятельности у детей, страдающих истерией, были выявлены при изучении двигательных произвольных реакций, а также при использовании слюнной методики в различных модификациях.

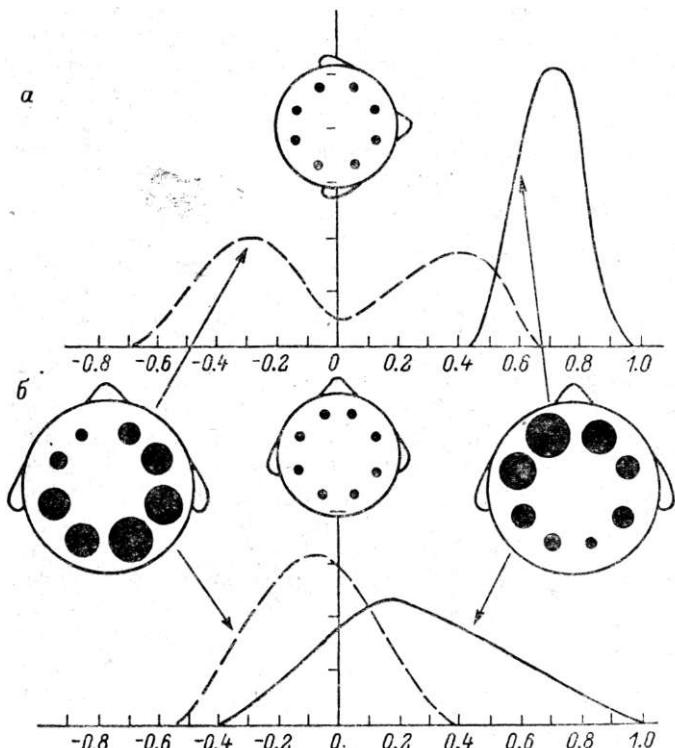


Рис. 84. Перемещение фокусов максимальной активности при изменении вида умственной деятельности (по: Павлова, Романенко, 1988).

По оси ординат: на а и б — число наблюдений; по оси абсцисс: на а — коэффициенты фронтально-окципитальной, на б — билатеральной асимметрии. $P < 0.001$ (по критерию Смирнова—Колмогорова). Переход к решению вербальных (сплошная линия) задач вызывает усиление активации в левых передних отделах коры, тогда как при невербальной деятельности (прерывистая линия) доминировали правые задние области мозга.

Обстоятельное исследование высшей нервной деятельности взрослых больных истерией было выполнено Л. Г. Первовым (1960) в условиях использования речедвигательной методики и ассоциативного эксперимента. Он обнаружил затруднение выработки условных рефлексов, особенно дифференцировок, трудность передачи, большую внешнюю тормозимость. Кроме того, было выявлено несовершенство отчета об условиях опыта, низкое качество ответов в словесном эксперименте. В условиях конфликтной экспериментальной ситуации — одновременное предъявление словесного и непосред-

ственного раздражителя — была продемонстрирована приоритетность ответа на непосредственный раздражитель — световой сигнал. Если у испытуемого ранее были выработаны рефлексы и надо было отвечать определенными, но разными словами на вербальный раздражитель и на непосредственный, то испытуемый при одновременном предъявлении двух сигналов реагировал только на непосредственный раздражитель. Автор рассматривает свои данные как аргумент в пользу доказательства наличия относительной слабости второй сигнальной системы у больных истерией.

Отчет об условиях эксперимента у взрослых больных истерией сходен с отчетами здоровых детей дошкольного возраста. Эти больные предпочитают не упоминать о тормозных раздражителях, а при усложнении эксперимента — выработки стереотипа — зачастую ошибочно описывают раздражители и свои реакции на них (Раева, 1958).

Плодотворность комплексного подхода к проблеме изучения типов взаимодействия сигнальных систем подтверждается данными клинических исследований, основанных на анализе поведения больных. Приведем для иллюстрации сказанного результаты двух подобных исследований. В группе больных с инфекционным психозом и аментивным синдромом были получены данные, позволяющие проследить два типа выхода из этого патологического состояния по «первосигнальному» и «второсигнальному типу». Общий рисунок нарушений поведения этих больных резко отличался друг от друга и был очень своеобразным.

Поведение больных с преимущественным угнетением второй сигнальной системы имело черты инфантильности. Они были любопытны, бесцеремонны, эмоционально лабильны, мимика их была живой и грубо выразительной. Речь больных была примитивно построенной, но выразительной, конкретной и образной. Понимание метафор, переносный смысл пословиц был им совершенно недоступен. Больные совершенно были не способны разбираться в любых схемах, не понимали условности рисунков. Один из больных положил рисунок, изображающий девочку под дождем, ближе к печке, чтобы она просохла. В то же время эти больные обнаруживали поразительные способности к различению и запоминанию рисунков. Они точно фиксировали малейшие изменения обстановки (костюма, прически и т. п.) и обладали способностью необычайно точно имитировать голос и интонацию собеседника. По мере выздоровления эти способности тускнели.

Совершенно противоположные признаки и также в утрированной форме наблюдались у тех больных, у которых возвращение сознания происходило с преимущественным угнетением первосигнальной деятельности. У таких больных формальная ориентировка оставалась сохранной, но больные часто не узнавали хорошо и давно знакомых им людей, не различали качественных особенностей предметов и рисунков. Одна из больных, держа в руке и рассматривая яблоко из папье-маше, не могла определить — настоящее оно или искусственное, она же пыталась определить температуру, держа в руках лишь шкалу от термометра, не замечая отсутствия капилляра со ртутью.

Речь таких больных была мало выразительной, хотя и правильно грамматически оформленной и изобиловала штампами. Например, рассматривая картину Перова «Охотники на привале», больные говорили: «Это отдых и труд людей. Советские граждане имеют право на труд и отдых!». Однако им не удавалось ответить на вопрос: «Кто изображен на картине, как отдыхают эти люди?». Больные сами подмечали тускость своих впечатлений и высказываний, отмечали, что звуки, которые они слышат, невнятны, плохо различимы. Все окружающее казалось им чуждым и нереальным. Одна больная непрерывно ходила взад и вперед и на просьбу отдохнуть отвечала, что чувствует себя живой только во время движения (Трауготт, 1964). При анализе этих клинических наблюдений заманчиво провести аналогию между явным преобладанием первой или второй сигнальных систем в описанных случаях с инактивацией левого или правого (во втором случае) полушарий мозга.

Еще один вид утрированной формы взаимодействия типов сигнальных систем, который можно рассматривать как отражение ослабления функций правого полушария, встречается у детей при резко выраженном аутизме (Каган, 1981). Речь таких детей характеризуется обилием вычурных выражений, явно «опережающих возраст», а рисунки их крайне схематичны. Эти дети значительно хуже, чем их сверстники, анализируют просодию, мимику, плохо запоминают внешность и одежду: достаточно снять халат, чтобы ребенок не узнал знакомого ему врача. Примечательно, что некоторые проявления аутизма наблюдаются у больных детей очень рано — на первом году жизни.

Казалось неоспоримым, что при угнетении кортикальной деятельности вторая сигнальная система как филогенетически более молодая всегда страдает первой, однако в это положение требуется внести корректировки. Различные функциональные системы затормаживаются неодновременно, причем системы, аффективно заряженные, могут длительное время противостоять развивающемуся в коре торможению. В силу этого в процессе развития коматозного состояния в период, когда заторможены не только условные, но и некоторые безусловные рефлексы, например реакция зрачков на свет, еще может сохраняться способность отвечать на особо значимые вопросы (Трауготт, 1957). Таким образом, угнетение второй сигнальной системы по мере снижения уровня бодрствования осуществляется избирательно и в значительной степени определяется аффективной значимостью[^]раздражителя для каждого субъекта в определенной ситуации. & W

Своеобразно изменяется взаимодействие сигнальных систем во время сна, в период развития сновидений, которые видят около 90 % всех людей. Для сновидений большинства людей характерны их образность, алогичность, яркость, насыщенность зрительными картинами.® Значительно менее выражена в[^] сновидениях речевая деятельность. Это дает основание думать о более выраженному[^] преобладании[^] первосигнальной деятельности во сне.

Электроэнцефалографические данные об относительной активации

В отдельные периоды сна правого полушария по сравнению с левым! косвенно подтверждают предположения о большей вовлеченности в процесс сновидений именно правого полушария.

Исключительный интерес для проблемы взаимодействия сигнальных систем представляют гипнотические состояния. В сомнамбулической фазе слова гипнотизера обретают силу неизмеримо превосходящую эффективность непосредственных раздражителей. Внушение можетнейтрализовать боль, затормозить безусловные рефлексы (Короткий,, Суслова, 1959). Внушением можно кардинально изменить действие раздражителей, например вызвать гипергликемию несладкой жидкостью, симптомы ожога тактильным раздражителем (Chertok, 1982). Постгипнотическое внушение интересно тем, что, выполняя приказ гипнотизера, субъект не может объяснить мотивы своих поступков или дает неправильное истолкование. Все эти факты свидетельствуют о различном типе взаимодействия сигнальных систем в зоне раппорта с гипнотизером и вне ее.

Целенаправленное усиление творческих способностей в гипнозе (Райков, 1983) указывает на особое место вербальных раздражителей в коррекции функциональных возможностей мозга и подчеркивает перспективность изучения гипноза как великолепной модели для исследования процесса взаимодействия сигнальных систем.

Резюмируя сведения о типологических особенностях взаимодействия сигнальных систем, будет правомерным сделать вывод, что это сложное и перспективное направление исследований высшей нервной деятельности человека еще почти не разработано.

О НЕКОТОРЫХ СПОРНЫХ ВОПРОСАХ ИЗУЧЕНИЯ СИГНАЛЬНЫХ СИСТЕМ

Как видно из вышеизложенного, проблема взаимодействия сигнальных систем, разработка которой была начата в тридцатые и особенно интенсивно изучалась в пятидесятые годы, в последнее время как будто бы перестала интересовать специалистов: работы в этой области почти исчезли и может создаться даже впечатление, что само понятие стало архаичным. Правомерна ли утрата интереса к проблеме взаимодействия сигнальных систем? Как это соотносится с подлинным бумом в публикации исследований, посвященных специализации больших полушарий у человека, в частности, к обработке речевых сигналов?

Несомненно, что проблема взаимодействия больших полушарий и проблема взаимодействия сигнальных систем тесно взаимосвязаны. Особенno демонстративно проявляется эта близость в понимании стратегии ориентировки в окружающем мире: целостном, образном, который, по И. П. Павлову,, характеризует художественный тип, и аналитически-последовательном,, который в наибольшей мере выражен у мыслительного типа. При изучении межполушарной асимметрии эти две стратегии приписываются разным полушариям:

некоторые исследователи прямо называют правое Полушарие художественным, а левое — мыслительным.

Следует подчеркнуть, что принципиальная возможность двух стратегий в работе мозга при познании мира, которая была описана И. П. Павловым (см. выше), лишь сравнительно недавно была постулирована исследователями межполушарной асимметрии. Высказано мнение, что левое полушарие ответственно за обеспечение второсигнальной деятельности, а правое — первосигнальной (Кок, 1975).

В первом приближении это мнение кажется убедительным, однако против него могут быть выдвинуты серьезные возражения. Трудно считать правое полушарие ответственным только за первосигнальную деятельность, если учесть то большое значение, которое оно имеет и реализации речевой деятельности, что стало известно в последние годы. В настоящее время создано несколько концепций, определяющих принцип, по которому специализированы полушария.

По мнению В. Л. Деглина (1984) наиболее универсальным принципом следует считать семиотическую классификацию. Согласно этой классификации, левое полушарие оперирует символическими, а правое — иконическими знаками; у левого — за словом кроется обобщенное понятие, у правого — конкретный объект и яркий чувственный образ. Следовательно, левое полушарие является речевым в той мере, в какой речь является символической деятельностью.

Подобная концепция кажется убедительной, но коль скоро правое полушарие способно оперировать знаками, хотя бы иконическими, то приходится признать за ним способность участвовать во второсигнальной деятельности (либо исключить из понятия второй сигнальной системы иконические знаки, что вряд ли оправданно). Некоторые исследователи полагают, что деятельность нашего правого полушария идентична деятельности больших полушарий мозга высокоразвитых животных. Однако такое суждение представляется неправомерным, поскольку ни одно животное не использует иконические знаки. Можно предполагать, что правое полушарие прошло такой же сложный путь эволюции, как и левое, и именно взаимодействия полушарий определили оптимизацию приспособительного поведения человека.

Не согласуются с предположением об ограничении правого полушария только первосигнальной деятельностью и те гипотезы, в соответствии с которыми различия между полушариями заключаются в использовании разной стратегии в обработке речевого сигнала: левое — использует дискретно-аналитический фонематический анализ, а правое — сравнение целостного образа с эталоном, хранящимся в долговременной памяти (Галунов и др., 1985). По-видимому, вторая сигнальная система включает в себя знаки с разным уровнем абстракции — от типично иконических, имеющих сходство с обозначаемым объектом, до чисто символических. Следовательно первая и вторая сигнальные системы нечетко разграничены между собой и в их количественной оценке было бы корректнее использовать математический аппарат размытых множеств (Kaufmann, 1982). Гипотеза

о размытости границы между первой и второй сигнальными системами может быть полезной для изучения вопроса о филогенетических предпосылках для возникновения речевой деятельности. Необходимость различной стратегии в познании мира, очевидно, обусловила развитие специализации полушарий мозга еще до появления речи (Бианки, 1985).

В ходе исследования межполушарной асимметрии человека был накоплен богатый материал об участии полушарий в анализе и переработки невербальной и вербальной информации, о динамике взаимодействия полушарий при различных функциональных нагрузках и различных функциональных состояниях. Эти материалы существенно обогащают учение о взаимодействии сигнальных систем, и в свете этих данных прежняя интерпретация некоторых давно полученных фактов представляется несколько упрощенной. В частности, при учете современных данных о взаимодействии полушарий процесс «элективной межсистемной иррадиации» представляется значительно более сложным и многоэтапным.

Вместе с тем некоторые важные аспекты, базирующиеся на использовании традиционных подходов к изучению взаимодействия сигнальных систем, учитываются в недостаточной степени. На новом методическом уровне можно было бы значительно шире и глубже развить концепцию И. П. Павлова о взаимодействии «трех инстанций» во взаимоотношении организма со средой; детальнее изучить регулирующую роль речи в организации поведения. В этом плане могла бы быть более полно проанализирована идея Л. С. Выготского, высказанная еще в 1934 году, о том, что мысль не воплощается, а формируется в речи (см.: Выготский, 1982).

Еще одной принципиально важной проблемой, которая в наши дни изучается с позиций Оценки функциональной специализации полушарий, а раньше исследовалась в связи с анализом взаимодействия первой и второй сигнальной системы, является концепция отношений сознания и речи. Данные по этому вопросу, полученные при исследовании межполушарной асимметрии, при предельно схематическом изложении могут быть сведены к следующему.

При изучении унилатеральных судорожных припадков выяснилось, что преимущественное угнетение левого полушария обуславливает более глубокую и длительную потерю сознания, чем «выключение» правого. Значительно медленнее при этом происходит восстановление формальной ориентировки во времени, месте и в собственном состоянии. Эти факты можно интерпретировать как доказательство доминирования левого полушария в организации сознания. При выключении правого полушария сознание восстанавливается в более короткие сроки. Однако после того как восстановилась словесная ориентировка в месте и времени, ориентировка в наглядной ситуации после правосторонних унилатеральных припадков остается еще дефектной: больные не могут найти дорогу в свою палату, не узнают хорошо знакомых лиц. О неоднозначности участия левого и правого полушария в организации сознания свидетельствуют данные нейрохирургии (см. обзор: Балонов и др., 1979).

Наиболее впечатляющие факты, относящиеся к проблеме организации сознания, были получены при исследовании комиссурэктомированных больных. Выяснилось, что раздражения, воспринимаемые правым полушарием, в частности слова и рисунки, предъявляемые левым полюполям зрения, не вербализируются, не осознаются, но тем не менее определяют поведение. Например, больной, смущившийся при предъявлении эмоционально значимого изображения, заявляет, что видел только . . . вспышку света. Соответственно этому больной, не сумевший назвать предмета, который был ощупан им левой рукой, легко находит этот предмет среди других, когда глаза открыты. Особенно примечателен тот факт, что больной, реагировавший на раздражение, адресованное правому полушарию, интерпретирует его «с позиций» левого. Если раздражение адресуется к обоим полушариям, то «ведущим интерпретатором» все равно оказывается левое. Таким образом, создается впечатление, что «поведение», регулируемое за счет левого и правого полушария, различно, однако «вербальное объяснение» непременная прерогатива только левого полушария (см. обзор: Springer, Deutsch, 1983). Эти наблюдения позволяют предполагать, что у человека с «расщепленным мозгом» существуют «два сознания», из которых одно подчинено другому, а именно правое — левому.

Л. Р. Лурия утверждал на основании исследований здоровых испытуемых и больных с локальными поражениями мозга, что произвольное, осознанное поведение регулируется левым полушарием. В частности, в исследовании, проведенном совместно с Э. Г. Симерницкой (Лурия, Симерницкая 1975), он показал, что в произвольном запоминании ведущую роль играет левое, а в непроизвольном — правое полушарие. Обобщая эти данные можно сказать, что невербализованные функции также входят в сферу сознания, а само сознание имеет многоуровневое строение.

Попытаемся теперь суммировать сведения, касающиеся проблемы взаимодействия сознания и речевой деятельности, которые были получены при физиологических исследованиях, направленных на изучение взаимодействия сигнальных систем. Сгруппируем известные факты, частично уже рассмотренные выше.

Была доказана возможность получения вегетативной, электроэнцефалографической и непроизвольной двигательной реакции на раздражители, которые являются подпороговыми для вербализации. При этом выяснилось, что на эти раздражители могут быть образованы условные реакции и дифференцировка. Примечательно, что неосознаваемым может быть второсигнальный раздражитель — слово. Эти факты имеют огромное значение для понимания внешне как-будто бы Тес мотивированных изменений настроения и некоторых поведенческих реакций. Неполное осознание мотивов поведения, как полагает П. В. Симонов (1975), ощущается «как свобода воли». В определенных условиях возможно неосознанное изменение поведения.

Субсенсорный диапазон изучался преимущественно в отношении непроизвольных реакций, однако имеются единичные экспериментальные факты, демонстрирующие возможность отсутствия верба-

лизаций и произвольных реакций. Исследования в этом направлении были выполнены в лабораториях А. Г. Иванова-Смоленского. Например, в опытах В. К. Фаддеевой (1934) и Л. И. Котляревского (1934, 1935) было показано, что дети не могут правильно рассказать, почему они не реагировали на слабый раздражитель, реакция на которой вырабатывалась в условиях наличия отрицательной индукции от сильного раздражителя. Известно, что произвольные реакции, входящие в состав автоматизированных навыков, совершаются неосознанно — они не вербализуются. Однако они могут быть при изменении условий осознаны. Так, например, велосипедист способен осознать движения, которые он автоматически совершает при возникновении сложного препятствия. Приведенные выше эксперименты В. К. Фаддеевой и Л. И. Котляревского принципиально отличаются тем, что реакция испытуемых осознана быть не может.

В эксперименте получило подтверждение наблюдение клиницистов относительно того, что чаще всего не осознаются мотивы тех непроизвольных реакций, которые относятся к аффективно заряженным комплексам. Так, оказалось, что, когда после угашения условной реакции в ассоциативном эксперименте изменяется ответная реакция на слово, обозначающее сигнал, ставший тормозным, ребенок не может дать отчета о причинах изменения своего поведения (Трауготт, Фаддеева, 1934). То же относится к опытам, когда после выработки дифференцировки меняется отношение к рисунку, сходному по цвету с тормозным сигналом, — дети предпочитают другой цвет.

Большой материал был накоплен при физиологических исследованиях по изучению условий, при которых реакции, обычно протекающие непроизвольно, неосознанно, могут стать осознанными. Было показано, что по словесной инструкции могут быть вызваны слюнная, сосудодвигательная и ряд других вегетативных реакций.

Все эти данные подтверждают сложные отношения между ^вербализованными и невербализованными реакциями и отражают иерархическую организацию сознания. Клинические и экспериментальные факты, свидетельствующие о том, что не осознаются реакции, находящиеся «в зоне торможения», указывают на настоятельную необходимость использования принципа доминанты для понимания структуры сознания. В этом направлении уже сделаны попытки при изучении межполушарных отношений (Кураев, 1982; Бианки, 1985).

Относительная стабильность основных характеристик в организации биопотенциального поля мозга при его представлении в трехмерном факторном пространстве (Цицерошин, 1986; Шеповальников, 1987; Шеповальников, Цицерошин, 1987) позволила провести со' постановление аналогичных показателей динамики пространственно-временных отношений у детей в норме и при тяжелой степени заикания. Выяснилось, что структура биопотенциального поля мозга у таких детей и у здоровых существенно различается. Фрагмент исследования, выполненного в нашей лаборатории О. И. Ефимовым и М. Н. Цицерошиным, представлен на рис. 85. Показаны только две пары отведений — от височных и центральных областей обоих полу-

шарий: в этих областях изменения были наиболее выраженными, особенно в правом полушарии. Представление данных в факторном пространстве показывает, что если для всех 8 детей контрольной группы (возраст В лет) распределение векторов-радиусов по отношению к оси II фактора относительно симметрично, то у 8 детей того же возраста, страдающих заиканием, наблюдается резкое смещение векторов, их сближение. Это указывает на увеличение корреляционной связи электрограмм, т. е. на уменьшение различий в организа-

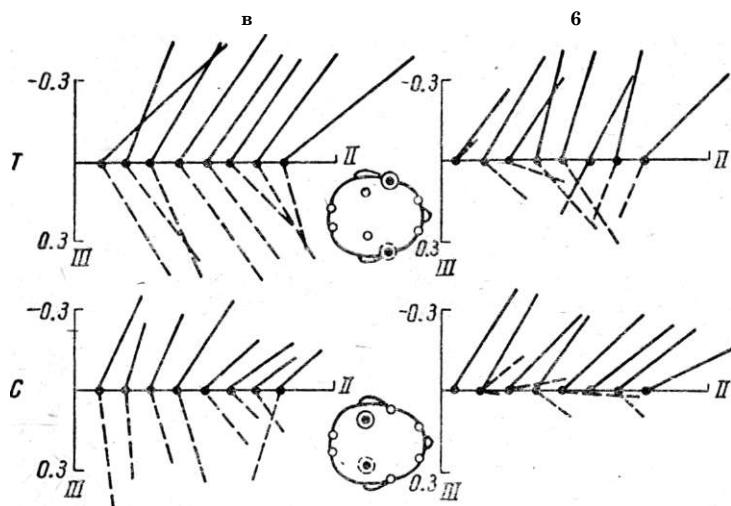


Рис. 85. Изменения билатеральных пространственных соотношений энцефалограмм у детей, страдающих заиканием.

Состояние спокойного бодрствования. Проекции из факторного пространства на плоскости II и III факторов, а — нормальные дети; б — дети, страдающие заиканием. Т — ЭЭГ височных, С — центральных отведений. Сплошные линии — вектора-радиусы ЭЭГ для левого полушария, прерывистые — для правого.

ции работы височных и центральных отделов левого и правого полушарий у детей с нарушениями речи, тогда как у здоровых детей поддерживается относительная независимость билатеральной деятельности полушарий в указанных областях. Приведенный пример показывает перспективность анализа пространственно-временных отношений биопотенциалов коры для выявления закономерностей в организации системной деятельности мозга в норме и при патологии.

Из вышеизложенного видно, что данные, полученные путем условнорефлекторного изучения взаимодействия сигнальных систем, и сведения, полученные при исследовании межполушарных взаимодействий, при их «стыковке» могли бы существенно расширить представления о нейрофизиологических механизмах специфически человеческих форм поведения. Таким образом, изучение проблем взаимодействия сигнальных систем правомерно считать перспективной областью нейрофизиологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К. За творческое сотрудничество философов с физиологами // Ленинская теория отражения и современная наука. М., 1966. С. 284—293.
- Балонов Л. Я., Баркан Д. В., Деглин В. Л., Кауфман Д. А., Николаенко Н. И., Савранская Р. Г., Траченко О. П. Унилатеральный электросудорожной припадок. Л., 1979. 171 с.
- Балонов Л. Я., Деглин В. Л. Слух и речь доминантного и недоминантного полушарий. Л., 1976. 218 с.
- Балонов Л. Я., Кургановский П. И. Особенности условных сердечных рефлексов у детей разного возраста // Материалы I конф. по возрастной морфологии и физиологии. М., 1954. С. 81—88.
- Бару А. В., Гершун Г. В., Тонконогий И. М. Значение обнаружения сигналов разной длительности для диагностики поражений височных отделов головного мозга // Журн. невропатол. и психиатр. 1964. Т. 64. С. 484—485.
- Беляева З. В. Вегетативные компоненты реакций у детей при различных соотношениях непосредственных и вербальных раздражителей // Журн. высш. нерв. деят. 1977. Т. 27. С. 1144—1148.
- Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л., 1971. 119 с.
- Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. Л., 1980. 208 с.
- Бехтерева Н. П., Бундзен П. В. Нейрофизиологическая организация психической деятельности человека // Нейрофизиологические механизмы психической деятельности человека. Л., 1974. С. 42—60.
- Бехтерева Н. П., Гоголицин Ю. Л., Кропотов Ю. Д., Медведев С. В. Нейрофизиологические механизмы мышления. Л., 1985. 272 с.
- Бианки В. Л. Асимметрия мозга. Л., 1985. 294 с.
- Брикман М. Я. К изучению влияния «больных пунктов» на моторно-эвакуаторную функцию желудка у больных параноидной формой шизофрении // Вопросы психиатрии и невропатологии: Тр. Ленинград, научн. об-ва невропат. и психиатр. Л., 1958. Вып. № 4. С. 159—172.
- Брике З. Н. О типологических особенностях совместной деятельности и взаимодействия двух сигнальных систем у детей школьного возраста // Тр. Ин-та высш. нерв. деят. АН СССР. Серия патофизиологич. М., 1956. Т. 2. С. 175—200.
- Бундзен П. В. Психофизиологические аспекты модуляции памяти // Механизмы памяти. Л., 1987. С. 374—409. (Руководство по физиологии).
- Бундзен П. В., Чубарое А. В., Шишкун Б. М. Нейрокибернетические аспекты изучения механизмов оптимального управления в деятельности головного мозга // Очерки прикладной нейрокибернетики. Л., 1973. С. 35—120.
- Валуева М. П. Произвольные регуляции вегетативных функций организма. М., 1967. 95 с.
- Васильевский Н. Н. Эндогенные ритмические процессы. Память и механизмы адаптивной саморегуляции функций//Механизмы модуляции памяти. Л., 1976. С. 53—64.
- Волкова В. Д. Некоторые особенности выработки условных рефлексов на речевые раздражители у детей // Физиол. журн. СССР. 1953. Т. 39. С. 540—546.
- Воронин Л. Г., Коновалов В. Ф., Громыко Н. М., Сериков И. С. Электрофизиологические данные о взаимодействии осознанных и неосознанных следовых процессов у человека в онтогенезе // Журн. высш. нерв. деят. 1970. Т. 20. С. 431—440.
- Выготский Л. С. (1934). Избранные психологические исследования. Мысление и речь. Проблемы психического развития ребенка // Собрание сочинений. М., 1982. Т. 1. С. 6—361.
- Галунов В. И., Королева Н. В., Тургая Г. Г. Два возможных механизма восприятия речи // Психол. журн. 1985. Т. 6. № 5. С. 52—61.
- Гвоздев А. Н. Вопросы восприятия детской речи. М., 1961. 210 с.
- Гершун Г. В., Алексеенко Н. Ю., Арапова А. А., Клаас Ю. АМарцева А. М., Образцова Г. А., Соловцева А. П. Нарушение деятельности органов чувств и некоторых других нервных функций при «воздушной контузии» // Во-

- ейно-медицинский сборник. Т. 2 / Под ред. Л. А. Орбели. М., 1945. С. 61—98.
- Деглин В. Л. Функциональная асимметрия мозга человека: Автореф. дис. . . . докт. мед. наук. Л., 1984. 41 с.
- Денисова З. В. Детский рисунок в физиологической интерпретации. Л., 1974. 199 с.
- Денисова З. В. Механизмы эмоционального поведения ребенка. Л., 1978. 142 с.
- Дорофеева С. А. Исследование особенностей слухового восприятия при сенсорной афазии^{*} связи с задачами восстановления речи: Автореф. дис. . . . канд. мед. наук. Л., 1970. 16 с.
- Иванов-Смоленский А. Г. Методика исследования условных рефлексов человека. М., 1944. 104 с.
- Иванов-Смоленский А. Г. Пути развития экспериментального исследования работы и взаимодействия первой и второй сигнальных систем. Т. II. М., 1956. 348 с.
- Иванов-Смоленский А. Г. Опыт объективного исследования работы и взаимодействия сигнальных систем головного мозга. М., 1963. 700 с.
- Иванов-Смоленский А. Г. Очерки экспериментального исследования высшей нервной деятельности человека. М., 1971. 447 с.
- Наган В. Е. Аутизм у детей. Л., 1981. 204 с.
- Кайданова С. И. Образование условных рефлексов на систему комплексных раздражителей и отражение этого процесса во второй сигнальной системе // Изв. АПН РСФСР. 1955. Вып. 7. С. 119—134.
- Капустник О. П. Взаимоотношения между непосредственными условными раздражителями и словесными их символами // Тр. лаб. физиол. высш. нерв., деят. ребенка. Т. 2. М., 1930. 46 с.
- Кауфман Д. А., Траченко О. П. О латерализации восприятия разных классов слов // Труды по знаковым системам. Т. 16. Текст и культура. Тарту, 1983. С. 43—62.
- Ковшарова Т. В. Опыт экспериментального воздействия на реакцию выбора и связанное с нею высказывание ребенка // На пути к изучению высших форм нейродинамики ребенка. М., 1934. С. 415—436.
- Кок Е. П. Общее и различное в высших функциях симметричных отделов правого и левого полушарий // ФИЗИОЛОГИЯ человека. 1975. Т. 1. С. 420—429.
- Кольцова М. М. Обобщение как функция мозга. Л., 1967. 182 с.
- Кольцова М. М. Развитие сигнальных систем действительности у детей. Л., 1980. 164 с.
- М'ороткин И. И., Суслова М. М. К вопросу о локализации условного торможения при внушении в гипнозе // Научные сообщения Ин-та физиологии им. И. П. Павлова. М.; Л., 1959. Т. 1. С. 35—37.
- Костандов Э. А. Восприятие и эмоции. М. 1977. 247 с.
- Костандов Э. А. Функциональная асимметрия полушарий мозга и неосознаваемое восприятие. М., 1983. 247 с.
- Котляревский Л. И. Отражение непосредственных связей в корковой символической проекции // На пути к изучению высших форм нейродинамики ребенка. М., 1934. С. 436—450.
- Котляревский Л. И. Образование зрачковых условных рефлексов и деференции на непосредственный и речевой раздражители // Архив биол. наук. 1935. Т. 39. С. 477—489.
- Красногорский Н. И. Развитие учения о физиологической деятельности мозга у детей. Л., 1939. 203 с.
- Красногорский Н. И. Высшая нервная деятельность ребенка. Л., 1958. 319 с.
- Кряжев В. Я. Об исследовании высшей нервной деятельности детей дошкольного возраста методом речевых и двигательных условных рефлексов // Др. 1-й научной конференции по возрастной морф., физиол. и биохим. М., 1954. С. 10—20.
- Кураев Г. А. Функциональная асимметрия коры мозга и обучение. Ростов н/Д., рч*. 1982. 160 с.
- Курбатов К. В. Вопросы взаимодействия сигнальных систем у детей // Тр. Ин-та ВНД АН СССР. Сер. патофизиол. М., 1961. Т. 8. С. 5—10.
- Лурия А. Р. Травматическая афазия. М., 1947. 367 с.

- Лурия А. Р. Высшие корковые функции человека. М., 1969. 421 с.
- Лурия А. Р. Основные проблемы нейролингвистики. Л., 1975. 252 с.
- Лурия А. Р. Язык и сознание. М., 1979. 320 с.
- Лурия А. Р., Симерницкая Э. Г. О функциональном взаимодействии полушарий головного мозга в организации вербально-мнестических функций // Физиология человека. 1975. Т. 1. С. 411—417.
- Лурия А. Р., Хомская Е. Д. (род.) Лобные доли и регуляция психических процессов. М., 1966. 740 с.
- Люблинская А. А. Очерки психического развития ребенка. М., 1965. 363 с.
- Марусева Л. М. К вопросу об изменении пределов различения звуковых сигналов у человека // Проблемы физиологической акустики. М., 1955. Т. 3. С. 60—66.
- Меерсон Я. А. К вопросу о развитии функции отвлечения и обобщения // ДАН СССР. 1958. Т. 122. С. 156—159.
- Меерсон Я. А. Высшие зрительные функции. Л., 1986. 164 с.
- Народницкая Г. Д. Возрастные особенности образования условных реакций // Опыт систематического экспериментального исследования развития корковой динамики человека. М., 1940. С. 261—268.
- Орбели Л. А. Избранные главы эмоциональной физиологии // Полное собрание сочинений. М.; Л., 1961. Т. 1. С. 258—409.
- Орбели Л. А. Несколько замечаний по вопросу о второй сигнальной системе // Избранные труды. Т. 3. М., Л., 1964а. С. 243—249.
- Орбели Л. А. Очередные вопросы высшей нервной деятельности // Избранные труды. Т. 3. М.; Л., 1964б. С. 284—297.
- Павлов И. П. Проба физиологического понимания симптомологии истерии // III Полн. собр. соч. М.; Л., 1951. Т. 3, кн. 2. С. 213—215.
- Павлова Л. П., Романенко А. Ф. Системный подход к психофизиологическому исследованию мозга человека. Л., 1988. 192 с.
- Патаки Илона. Распознавание эмоциональных состояний по мимике больных с локальным поражением головного мозга: Автореф. дис. . . . канд. мед. наук. Л., 1981. 16 с.
- Первое Л. Г. Особенности основных нервных процессов и сигнальных систем при истории. М., 1960. 104 с.
- Раева С. Н. Влияние словесных раздражителей, адресованных «больному пункту» на совместную деятельность первой и второй сигнальных систем и на некоторые вегетативные функции у больных истерией // Тр. Ин-та высш. нерв. деят. Т. 5. М., 1958. С. 157—176.
- Райков В. Л. Роль гипноза в стимуляции психических условий творчества // Психол. журн. 1983. Т. 4, № 1. С. 106—115.
- Симерницкая Э. Г. Мозг человека и психические процессы в онтогенезе. М., 1985. 190 с.
- Симонов П. В. Высшая нервная деятельность человека. Мотивационно-эмоциональные аспекты. М., Наука. 1975. 175 с.
- Синьковская К. В. О влиянии речевой инструкции на секреторно-двигательные условные рефлексы детей-школьников // Журн. высш. нерв. деят. 1958. Т. 8. С. 168—173.
- Соколов Е. Н. Восприятие и условный рефлекс. М., 1958. 332 с.
- Тархан А. У., Трауготт П. П., Меерсон Я. А. Распознавание эмоциональных и прокадических характеристик голоса и сложных неречевых звуков; больными с локальными поражениями мозга // Журн. нерв. и психиатр. 1981. Т. 81. С. 1790—1795.
- Тонкова-Ямпольская Р. В. Спектрографическая и интонационная характеристика* голосовых звуков новорожденных детей // От простого к сложному. Элементы развития высшей нервной деятельности ребенка. М.; Л., 1964. С. 68—75.
- Трауготт П. Н. Взаимоотношения непосредственной и символической проекции в процессе образования условного тормоза // На пути к изучению высших форм нейродинамики ребенка. М., 1934. С. 272—304.
- Трауготт П. Н. О "взаимодействии сигнальных систем при некоторых остро-возникающих нарушениях деятельности головного мозга." М.; Л., 1964. 16 с.

- Трауготт И. Н. О нарушениях взаимодействия сигнальных систем. М.; Л., 1957. 223 с.
- Трауготт И. Н., Багров Я. Ю., Балонов Л. Я., Деглин В. Л., Кауфманн Д. А., Лично А. Е. Очерки фармакологии человека. Л., 1968. 326 с.
- Трауготт И. Н., Кайданова С. Н. Нарушение слуха при сенсорной алалии и афазии. Л., 1975. 179 с.
- Трауготт И. Н., Фаддеева В. К. О влиянии затрудненного угашения пищедобывательных условных рефлексов на общее и речевое поведение ребенка // На пути к изучению высших форм нейродинамики ребенка. М., 1934. С. 272—304.
- Фаддеева В. К. Образование условной связи путем ориентировочно-пробовательной реакции (методом «проб и ошибок») // На пути к изучению высших форм нейродинамики ребенка. М., 1934. С. 92—116.
- Фаддеева В. К., Трауготт И. Н. О влиянии затруднительного торможения пищедобывательных рефлексов // На пути к изучению высших форм нейродинамики ребенка. М., 1934. С. 120—128.
- Фаддеева В. К. О роли избирательной ирирадиации и индукции в некоторых сложных формах совместной деятельности сигнальных систем // Тр. Ин-та высш. нерв. деят. М., 1956. С. 136—148.
- Храковская М. Г. Особенности нарушения мышления при различной локализации поражения доминантного полушария головного мозга // Вопросы психол. 1972. Вып. 5. С. 36—39.
- Хризман Т. П., Заклякова В. Н., Зайцева Л. М. Особенности пространственной синхронизации корковых биопотенциалов у детей второго года жизни при представлении словесных сигналов // Журн. высш. нерв. деят. 1972. Т. 22. С. 692—696.
- Черниговская Н. В. Адаптивное биоуправление в неврологии. Л., 1978. 134 с.
- Черниговская Т. В., Балонов Л. Я., Деглин В. Л. Нейропсихологические особенности обеспечения билингвизма в свете функциональной асимметрии головного мозга // Физиология человека. 1984. Т. 10. С. 525—530.
- Шварц Л. А. Смысъ слова и его звуковой образ как условные раздражители // Бюл. эксперим. биол. и мед. 1949. Т. 27. С. 412—415.
- Цветкова Л. С. Нейробиологическая реабилитация больных. М., 1985. 323 с.
- Цицерошин М. Н. Анализ статистической взаимосвязи колебаний биопотенциалов мозга в трехмерном факторном пространстве // Автометрия. 1986, № 6. С. 89—100.
- Шеповалыников А. Н. Пространственно-фазовая структура биопотенциалов мозга и функциональное состояние человека II Успехи физиол. наук. 1987. Т. 18, № 3. С. 363—370.
- Шеповалыников А. И., Цицерошин М. Н. О доминантных и реципрокных отношениях в организации пространственной структуры корреляционных связей биопотенциалов мозга // Физиол. журн. СССР. 1984. Т. 70. С. 1007—1022.
- Шеповалыников А. Н., Цицерошин М. Н. Пространственная упорядоченность функциональной организации целого мозга II Физиология человека. 1987. Т. 13, № 6. С. 634—641.
- Штичко Г. А. Вторая сигнальная система и ее физиологические механизмы. Л., 1969. 223 с.
- Эльконин Д. Б. Развитие речи в дошкольном возрасте. М., 1958. 105 с.
- Якобсон Р. Мозг и язык // Избранные работы. М., 1985. С. 270—286.
- Bogen J. E. Some educational aspects of hemisphere specialization // Educator., 1975. Vol. 17. P. 24—32.
- (Chertok L.) Шерток Л. Непознанное в психике человека. М., 1982. 311 с.
- Jackson N. On localization. Selected papers. Vol. 11. London, 1932. 363 p.
- (Kaufmann A.) Коф.чан А. Введение в теорию нечетких множеств / Пер. с французск. М., 1982. 432 с.
- Kimura D. Cerebral dominance and the perception of verbal stimuli // Canad. J. Psychol. 1961. Vol. 15. P. 156.

- (Palermo D.) Палермо Д. Словесные ассоциации и речевое поведение. М., 1956.
190 с.
- (Piaget J.) Пиаже Ж. Речь и мышление ребенка. М.; Й., 1932. 234 с.
- Sperry R. W. Lateral specialization in the surgically separated hemispheres //
The neurosciences: Third study program. London, 1974. P. 5—19.
- Sperry R., Gazianiga M., Bogen J. Interhemispheric relationships: The neocortical
comissures: syndromes of hemisphere disconnection // Handbook of clinical
neurology. Amsterdam, 1969. Vol. 3—4. P. 273—290.
- Stern C. W. Die Kindersprache. Leipzig, 1928. 218 S.
- (Springer S., Deutsch G.) Спрингер С., Даич Г. Левый мозг, правый мозг. Асим-
метрия мозга. М., 1983. 256 с.
- (Wallon A.) Валлон А. Психическое развитие ребенка. М., 1967. 256 с.

ПСИХОАКУСТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ РЕЧИ

Изучение речи как «инструмента» второй сигнальной системы имеет множество исторически сложившихся аспектов, обусловленных научными и прикладными задачами: эволюционно-антропологическими (White, Brown, 1978), историко-лингвистическими (Якушин, 1984), акустическими (Fant, 1960, 1970), фонетическими (Бондарко, 1976; Зиндер, 1979), физиологическими (Чистович, Кожевников, 1972; Физиология . . ., 1976), нейрофизиологическими (Бехтерева и др., 1977, 1985), акустико-физиологическими (Морозов, 1977), экспериментально-психологическими (Licklider, Miller, 1951; Соколов, 1968), психологическими (Леонтьев, 1965; Ломов, 1984), психолингвистическими (Исследование . . ., 1985), онтогенетическими (Lennenberg, 1967; Тонкова-Ямпольская, 1971), медицинскими (фониатрическими) (Ермолаев и др., 1970), инженерно-техническими (Сапожков, Михайлов, 1983; Lea, 1983a, 1983b) и многими другими. Все эти аспекты в той или иной степени взаимосвязаны, взаимодополняют и «перекрывают» друг друга, т. е. отражают разные стороны одного и того же речевого процесса.

Задача психофизики состоит в изучении связи между физическими свойствами стимула и его восприятием. Основной задачей настоящей главы является рассмотрение в общей форме связи между акустическими характеристиками речи и ее восприятием человеком, точнее — роли основных акустических характеристик (спектра, основного тона, амплитудно-временных характеристик и др.) в передаче слушателю различных видов речевой информации. Рассмотрены также такие психоакустические особенности восприятия речи слушателем, как информационная избыточность связной речи, влияние шума на восприятие речи, асимметрия слухового восприятия речи, восприятие собственной речи говорящим, особенности вокальной речи (пения), наконец — восприятие человеком так называемых экстралингвистических характеристик звуковой речи, изученных значительно меньше по сравнению с лингвистическими ее свойствами (слово), но значение которых в восприятии речевой информации весьма велико.

Система речевой коммуникации в общем виде включает в себя: 1) источник речевого сигнала (процесс формирования речевого высказывания и образования речи), 2) акустический речевой сигнал, 3) приемник речевой информации (слуховой анализатор и мозг слушателя), 4) шум, всегда присутствующий в системе речевой коммуникации.

кации и оказывающий существенное влияние как на процесс восприятия речевой информации, так и на ее образование.

Все звенья указанной системы речевой коммуникации являются взаимосвязанными и взаимосогласованными. Так, например, характеристики источника целиком определяют особенности сигнала. Слух человека в свою очередь хорошо адаптирован к восприятию акустических характеристик речи, выделению речевого сигнала на фоне наиболее вероятных акустических помех. Более того, психофизиологический процесс восприятия речи не ограничивается слуховым анализом акустических характеристик речевого сигнала, но простирается и на анализ слушателем механизмов речеобразования. Данное явление нашло отражение в моторной теории восприятия речи (Галунов, Чистович, 1965; Lieberman et al., 1962; Cooper, 1966), реально регистрируемых биопотенциалах речевых мышц при слушании речи (Соколов, 1968), представлениях об активной природе любого сенсорного процесса, в частности восприятия вокальной речи (Морозов, 1977) и музыки (Теплов, 1947; Леонтьев, 1965).

РАЗЛИЧНЫЕ АКУСТИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ РЕЧЕВОГО СИГНАЛА И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ВОСПРИЯТИЯ

Разборчивость речи. Важнейшей психоакустической характеристикой речи является ее разборчивость, т. е. степень правильного восприятия слушателем ее фонетических элементов и семантического содержания, иными словами — внятность и понятность речи.

Изучение разборчивости речи исторически было связано с необходимостью оценить качество электроакустических трактов связи, в частности телефонных сетей. Такого рода исследования были проведены как за рубежом (French, Steinberg, 1947; Licklider, Miller, 1951), так и в нашей стране инженерами связи в содружестве с фонетиками (Покровский, 1962). Вместе с тем разработанные для этой цели методы нашли и более широкое применение, в частности — для изучения индивидуальных и групповых особенностей разборчивости речи людей (мужчин, женщин, детей) в различных условиях (Морозов, 1977).

Основной принцип исследования разборчивости состоит в прослушивании группой подготовленных слушателей того, что говорит человек, записи прослушанного и определении вероятности правильного восприятия по отношению ко всему переданному говорящими речевому материалу, согласно формуле: $A = W_x/Wz$, где A — разборчивость речи в процентах; Wz — число переданных говорящим лингвистических единиц, например слов; W_x — число правильно принятых слушателем слов.

Характер речевого материала при этом оказывает весьма существенное влияние на результаты восприятия речи слушателем. Так,

показано, что при всех прочих равных условиях максимальная разборчивость наблюдается при восприятии связной речи в виде предложений (так называемая фразовая разборчивость). При тех же условиях процент разборчивости оказывается меньше, если передаются изолированные слова, и еще меньше — при передаче изолированных фонетических элементов речи типа слогов (или, как их иногда называют, логотомов). Указанное обстоятельство объясняется высокой информационной избыточностью речевого сигнала связной речи, обеспечивающей возможность слушателю догадываться о нечетко произнесенных и даже вовсе не произнесенных (редуцированных) звуках по смыслу речевого высказывания.

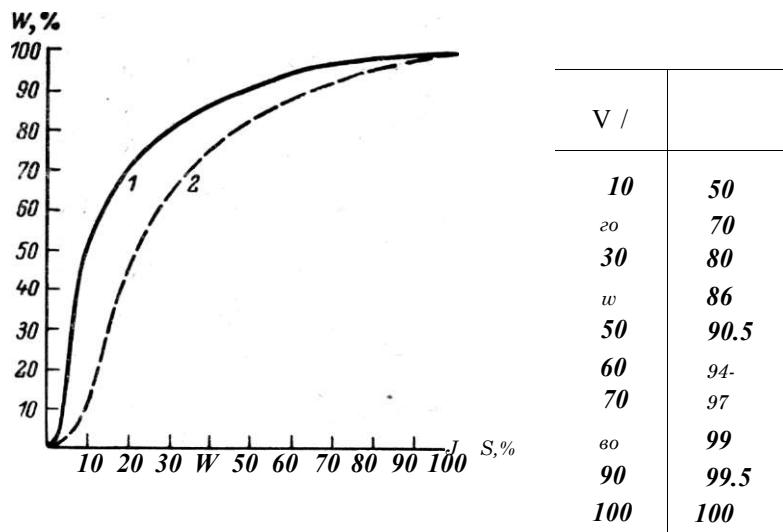


Рис. 80. Зависимость словесной разборчивости (W) от разборчивости слогов (S) (Покровский, 1970).

1 — русская речь; 2 — английская речь.

Зависимости между слоговой, словесной и фразовой разборчивостью для английской речи впервые определены Коллардом (Collard, 1929 — цит. по: Покровский, 1962). Для русской речи они обстоятельно были изучены коллективом инженеров Военной академии связи совместно с кафедрой экспериментальной фонетики Ленинградского университета (Покровский, 1962). Для этой цели были разработаны специальные тестовые фразы, слова и слоги, а также процедуры исследования. Данные формы речевого материала были разработаны с учетом статистических характеристик и фонетических закономерностей русской речи, составлено 100 слоговых таблиц по 50 слогов в каждой. Слоги эти закрытые (начинаются и оканчиваются согласными) и лишены смысла (не являются односложными словами).

Комплекс слоговых таблиц официально утвержден для исследования разборчивости русской речи (ГОСТ-7153—61). Составлен также комплекс из 50 лингвистически сбалансированных словесных таблиц (по 50 слов в каждой, служащих для тех же целей), а также материалы для определения фразовой разборчивости (Покровский, 1962).

Зависимости между слоговой, словесной и фразовой разборчивостями для английской и русской речи приведены на рис. 86 и 87. На основании указанных закономерностей, зная слоговую разбор-

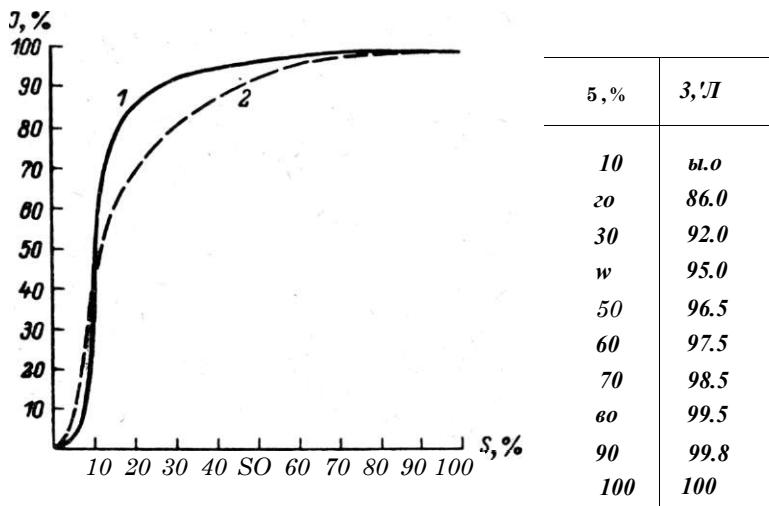


Рис. 87. Зависимость фразовой разборчивости (J) от разборчивости слогов (S)
(Покровский, 1970).

Остальные обозначения — как на рис. 86.

чивость, всегда можно определить разборчивость слов и разборчивость фраз, т. е. связной речи. Так, например, 50 % разборчивости слогов соответствуют 90.5 % разборчивости слов и 96.5 % разборчивости фраз, что считается весьма удовлетворительным.

Информационная избыточность связной речи, обусловливающая повышенную разборчивость осмысленных элементов речи (фраз и слов) по отношению к слогам, является важнейшим психоакустическим свойством речевого восприятия. Этот феномен свидетельствует, что процесс восприятия речи не является поэлементным. Он не сводится к последовательному восприятию отдельных речевых элементов (звуков или слогов), а в каждый данный момент является вероятностным, т. е. опирается на достаточно широкую ретроспективную (т. е. на то, что было произнесено раньше) и перспективную (что будет сказано) оценку воспринимаемого речевого материала. Решающим с этой точки зрения фактором является знание слушателем лингвистических вероятностных закономерностей языка, приобретаемых,

разумеется, не в результате какого-либо специального обучения, а эмпирическим путем в процессе овладения языком, начиная с раннего детского возраста.

Трудности проблемы автоматического распознавания речи (существующие и по сей день) в значительной мере возникали в результате попыток исследователей ограничить процесс распознавания процедурой поэлементного, например пофонемного, анализа речевого потока. Но, поскольку многие звуки в живой разговорной речи неузнаваемо изменены (по отношению к своему среднестатистическому стандарту) или даже вовсе отсутствуют, данный алгоритм речевого распознавания заведомо не оптимален. Поэтому в современных теориях машинного распознавания речи все более и более на-

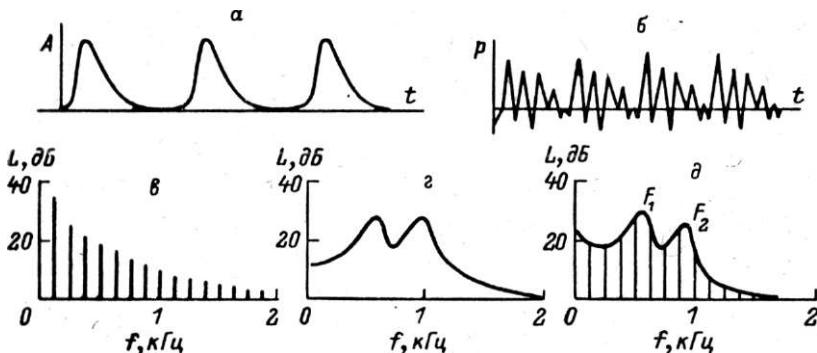


Рис. 88. Схема преобразования спектра в речевом тракте (Сапожков, Михайлов, 1983).

а — звуковые импульсы голосовых связок; *б* — осциллограмма речевого звука; *в* — спектр источника (голосовых связок); *з* — резонансные, характеристики речевого тракта; *δ* — результатирующий спектр речевого звука. *A* — амплитуда; *P* — звуковое давление; *t* — время; *L* — относительный уровень спектральных составляющих; *f* — частота спектральных составляющих; *Г* — первая форманта; *F₂* — вторая форманта.

чинаяет доминировать идея о необходимости обучения ЭВМ распознаванию речи на основе тех же принципов, что и овладение речью человеком в онтогенезе, т. е. на основе «усвоения» машиной всех необходимых вероятностных языковых закономерностей (Lea, 1983а, 1983!).

Спектральные характеристики речи. Наи важнейшей акустической характеристикой речи, обусловливающей восприятие слушателем речевой информации, является динамика спектрального состава звука во времени. Спектром звука принято называть представление сигнала в координатах «частота—амплитуда», иными словами — зависимость амплитуд обертонов от их частоты.

Голосовой источник (гортань, голосовые связки) формирует звук (рис. 88, *а*, *б*) с линейно падающей по мере увеличения частоты амплитудой обертонов (рис. 88, *в*). Резонаторная система речевого тракта (ротовая полость, глотка) обладает свойством усиливать отдельные полосы частот, значение которых определяется объемом и конфигурацией ротоглоточного резонатора, что в свою очередь

обуславливается характерным для каждого речевого звука положением артикуляционных органов (рис. 88, *г*). В результате прохождения звуковой волны от голосовых связок через ротоглоточный резонатор¹ спектр ее оказывается преобразованным, т. е. имеет максимумы акустической энергии (F_{lf} , F_2) в частотных полосах, соответствующих резонансному усилению речевого тракта, и минимумы в соседних полосах, соответствующих поглощению (подавлению) речевым трактом акустической энергии (рис. 88, *д*).

Как установлено с параллельным применением кинорентгеносъемки и акустической техники, в процессе артикуляции звуков речи, т. е. перемещении языка, губ, челюсти, изменении объемов и конфигурации ротовой и глоточной полостей, резонансные характеристики речевого тракта меняются. Это соответственно приводит к изменению максимумов на спектрах речевых звуков, в частности гласных [A], [Э], [И], [O'], [У], [Ы] (рис. 89). Максимумы акустической энергии на спектрах звуков, получившие название формантных максимумов, или речевых формант, играют основную роль в опознавании речевых звуков слуховой системой человека. Формантные максимумы на спектrogramмах обозначаются индексами F_u , F_2 , F_3 и т. д. (рис. 88, *д*) в соответствии с номером форманты (нумерация ведется от самой низкой, первой, форманты F_1 к высоким).

Согласно акустической теории речеобразования (Fant, 1960), каждый речевой звук характеризуется наличием ряда формант. Однако для эффективного узнавания звуков речи слушателем достаточно первых двух формант (F_1 и F_2). В отличие от гласных спектральные максимумы многих согласных (например, С, З, ІІ) сильно сдвинуты в высокочастотную область вплоть до ультразвуковых частот 50—80 кГц (Мясников, Мясникова, 1970). Вместе с тем в спектре естественной речи обнаружены и низкочастотные составляющие в области инфразвуков (Морозов, и др., 1972).

Приведенные на рис. 89 значения формантных частот гласных звуков отнюдь не являются строго фиксированными (равно как и согласных) и у разных людей могут отклоняться в пределах до 20 % (в силу анатомо-физиологических различий речевых трактов у разных людей). Поскольку у женщин и детей речевые резонаторы в целом имеют меньшие объемы, формантные частоты их речи сдвинуты в высокочастотную область: у женщин на 17 %, у детей (до 10 лет) на 25 % по сравнению с таковыми у мужчин. Указанное обстоятельство тем не менее не вызывает особых затруднений у слушателей в восприятии детской и женской речи, хотя в целом разборчивость детской и женской речи оказывается несколько ниже, чем мужской, особенно в верхней части звуковысотного диапазона голоса (Морозов, 1964а, 1982).

Выше упоминалось о среднестатистических распределениях формантных областей на отционарных участках речевых звуков. Однако

¹ В формировании спектральных характеристик речевых звуков немаловажная роль принадлежит также и носовому резонатору, акустически связанному с системой ротоглоточного резонатора через носоглоточный проход, регулируемый активностью мягкого неба.

естественная речь характеризуется более или менее плавными переходами от одного артикулируемого звука к другому, что отражается на спектрах в наличии переходных процессов, т. е. участков между

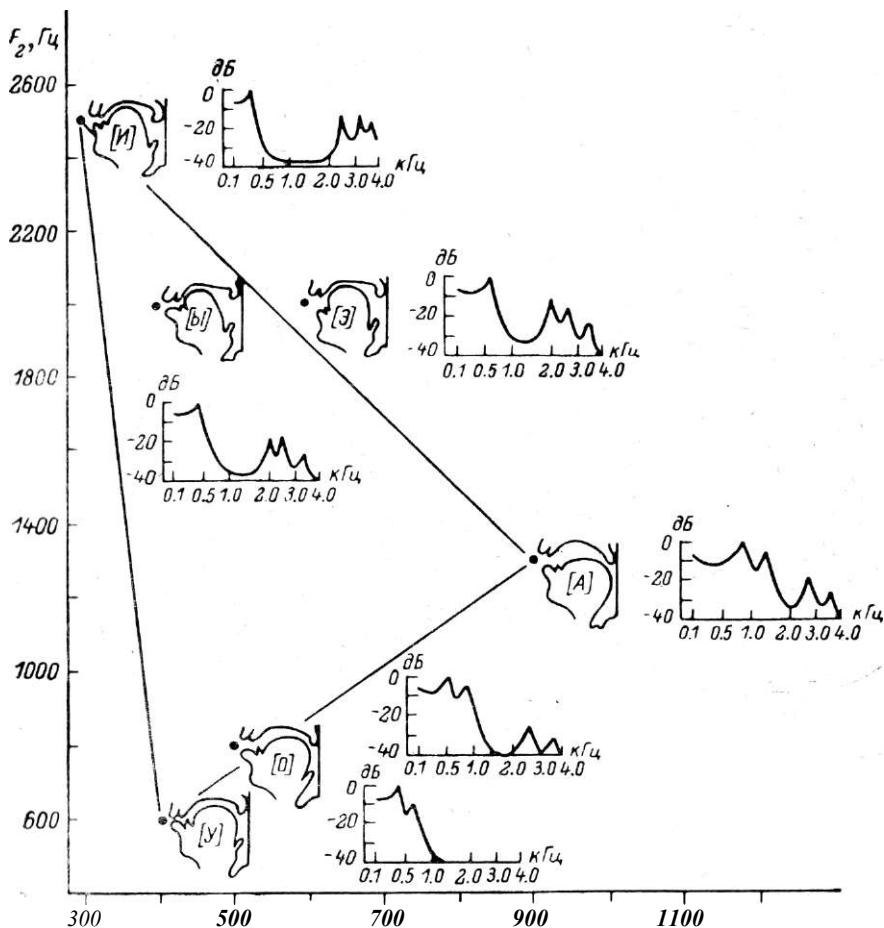


Рис. 89. Представление шести русских гласных [Л], [Э], [И], [О], [У], [Ы] в координатах «частота первой форманты F_1 (по оси абсцисс) — частота второй форманты F_2 (по оси ординат)» (Fant, 1965).

Характерное положение каждой гласной на плоскости F_1 — F_2 обозначено точкой. Рядом изображен характерный профиль речевого тракта при артикуляции данного звука и типичные для каждой гласной спектрограммы.

звуками, в которых содержится информация как о предыдущем[^] так и последующем звуке.

С целью изучения динамики звуковых процессов, и в частности речевых спектров, применяются динамические спектрографы, известные также в литературе под термином «видимая речь». На динамических спектрограммах, полученных с помощью данного прибора,

по горизонтальной оси регистрируется время, по вертикальной — частота спектральных составляющих, а их интенсивности соответствует степень потемнения линий (Potter et al., 1947). Пример регистрации речевой фразы: «Девушка, как тебя зовут?» — при помощи динамического спектрографа приведен на рис. 90. **Жирными линиями** здесь обозначены формантные частоты, характерным образом изменяющиеся по частотной шкале в процессе речи. Для более точного определения речевых формант существуют специальные методы и автоматические устройства — так называемые формантоискатели (Сапожков, Михайлов, 1983).



Рис. 90. Динамическая спектрограмма фразы «Девушка, как тебя зовут?», синтезированной с помощью синтезатора «OVE-З» (Деркач и др., 1983).

В верхнем ряду «Девушка как», в нижнем — «тебя зовут». Хорошо видны первые три форманты — F_1 , F_2 , F_3 , частоты которых изменяются в процессе воспроизведения фразы,

Среднестатистический (усредненный) спектр русской речи, полученный методом интегрирования (в частотных полосах спектрометра) большого числа речевых сигналов, охватывает весьма широкую полосу частот, примерно от 100 до 10 000 Гц, с постепенным падением к высоким частотам. Это не означает, что весь указанный частотный диапазон необходим для удовлетворительного восприятия и понимания речи слушателем.

Исследования показали, что речевой сигнал сохраняет достаточно высокую разборчивость при условии ограничения его спектрального состава как сверху (подавление высоких частот спектра при помощи фильтров низкой частоты), так и снизу (подавление низких частот спектра при помощи фильтров высокой частоты). Слоговая разборчивость 80 % обеспечивается при ограничении высоких частот от

2 кГц и выше или при ограничении низких частот от 2 кГц и ниже. Напомним, что 80 % слоговой разборчивости соответствует 98 % разборчивости слов (рис. 86) и 99.5 % фразовой разборчивости (рис. 87). Таким образом, обе половины спектра речевого сигнала, разделенного по частоте 2 кГц, обеспечивают практически 100%-ную правильность восприятия слушателем фразовой речи.

Еще более устойчивыми к ограничению спектральной полосы оказываются некоторые виды экспрессивной информации, в частности узнавание говорящего по голосу. Так, ограничение речевого спектра полосой всего лишь 0—400 Гц и ниже обеспечивает правильное узнавание диктора с вероятностью 0.7- (70 %). Однако эта же полоса спектра (400 Гц и ниже) дает лишь около 3 % правильного восприятия слов. Ограничение низких частот (4 кГц и выше) дает 65 % узнавания диктора и лишь около 32 % правильного восприятия слов.

Исходя из указанных исследований, частотно-спектральный диапазон в линиях телефонной связи установлен в пределах 300—3000 Гц, что обеспечивает вполне удовлетворительное речевое общение. Однако для высококачественной передачи речи и особенно музыки (повышения натуральности ее звучания) необходима более широкая полоса частотного диапазона: 16—16000 Гц и шире. Так, некоторые фирмы в целях достижения особо высокого качества звучания выпускают электроакустическую аппаратуру (магнитофоны, усилители) с диапазоном частот, захватывающим инфразвуковые и ультразвуковые области.

Частота основного тона. Согласно миоэластической теории голосообразования (Морозов, 1977; Berd, 1958), голос, как уже указывалось, формируется в результате периодических колебаний голосовых складок под действием проходящего через них сомкнутые края тока воздуха, создаваемого в свою очередь экспираторной мускулатурой дыхательного аппарата и эластической тягой легких. Считается, что эластические свойства голосовых складок с участием эффекта Бернулли обеспечивают достаточно стабильные автоколебания голосовых складок.

В противовес миоэластической теории голосообразования французским ученым Раулем Юссоном была выдвинута так называемая нейрохронаксическая теория образования голоса, согласно которой голосовые складки колеблются не пассивно под действием тока воздуха, а активно — в результате сокращения их мускульных волокон (*m. vocalis*), происходящих под влиянием нервных эfferентных импульсов, поступающих к *m. vocalis* по возвратному нерву (*p. recursus*) (Husson, 1960, 1962). Теория Юссона, однако, встретила ряд критических возражений (Медведев и др., 1959; Морозов, 1977) и в настоящее время не является общепризнанной.

Частотой основного тона голоса называется наименьшая частота колебаний звука, соответствующая частоте прорывов воздуха через сомкнутые края голосовых складок в процессе фонации. Частота основного тона голоса (F_0) измеряется в герцах и описывается формулой: $F_0 = \nu / T_0$, где T_0 — период колебания голосовых складок.

Для выделения частоты основного тона голоса из речевого сигнала созданы электронные приборы — интонографы, автоматически вычерчивающие изменения частоты основного тона во времени на ленте осциллографа.

Частота основного тона (ЧОТ) воспринимается на слух, как высота голоса человека, а ее изменения во времени, как интонация фразы. В оформлении интонационной структуры фразы существенную роль также играет распределение силы и длительности по составляющим ее элементам (слогам). Мужские и женские голоса различаются по ЧОТ: у женщин ЧОТ в 1,5—2 раза больше, чем у мужчин. Статистические исследования, проведенные В. С. Мартыновым (1962), показали, что ЧОТ мужских голосов колеблется в пределах 85—200 Гц, а женских — 160—340 Гц при средних значениях 136 Гц у мужчин и 248 Гц у женщин. Детские голоса имеют ЧОТ, близкую к женской.

Существенны также индивидуальные различия среди людей по характерной для каждого человека ЧОТ голоса. На этом основании ЧОТ — один из признаков персонализации личности по голосу (Рамишвили, 1981). Любопытно, что мужской и женский голоса, имеющие практически одинаковую ЧОТ, тем не менее различаются по половой принадлежности, что объясняется различиями в спектральной (обертоновой) структуре мужских и женских голосов.

Несмотря на то что ЧОТ не принимает непосредственного участия в кодировании фонетической информации речи, лингвистическое значение ЧОТ весьма велико. Изменения ЧОТ во времени определяют особенности лингвистической (а также и экстралингвистической — см. об этом ниже) интонации голоса: ударение, вопрос, повествование, завершенность, незавершенность высказывания, восклицание и др. (Артёмов, 1974; Цеплитис, 1974; Бондарко, 1977; Светозарова, 1982). Характерные изменения ЧОТ во времени при произнесении одной и той же фразы («Это мамонт») с различной лингвистической интонацией приведены на рис. 91. Мелодический рисунок фразы изменяется также в зависимости от места расположения ударного слова. На ударном слове (а в нем на слоге) частота повышается.

Слух человека обладает высокой чувствительностью к восприятию интонационной структуры речевых фраз. Слушатели способны правильно определить интонационный тип предложения даже по его меньшей части. Исследование зависимости точности такого рода опознания от длины предъявленной части фразы показало, что 80%-ная надежность правильного опознавания достигается даже при исключении 8 слогов из 13 (Светозарова, 1982).

Наконец, ЧОТ — важнейшее средство кодирования не только лингвистической интонации голоса, но и экстралингвистической информации речи: индивидуальных особенностей речи человека (Рамишвили, 1981) и эмоциональной интонации (Попов и др., 1966; Цеплитис, 1974; SedlaCec, Sychra, 1962; Williams, Stevens, 1972).

Амплитудно-временные характеристики речевого сигнала и их роль в восприятии речи. Психоакустической основой восприятия громкости речи является различие в физической силе речевых зву-

ков. Средний уровень различной разговорной речи при измерении на расстоянии 1 м колеблется от 60 до 80 дБ (относительно стандартного нулевого уровня, за который принято звуковое давление 2.10^{-6} Н/м²). Уровень звукового давления гласных в целом на 10—40 дБ больше, чем согласных. Поэтому огибающая интенсивности речевого потока выглядит на осциллограмме в виде амплитудно-модулированной кривой с максимумами на гласных и минимумами на согласных.

Статистические исследования звукового потока речи по мощности показали, что разница в децибелах между наиболее слабыми звуками речи, встречающимися в 1 % случаев (по времени), и наиболее

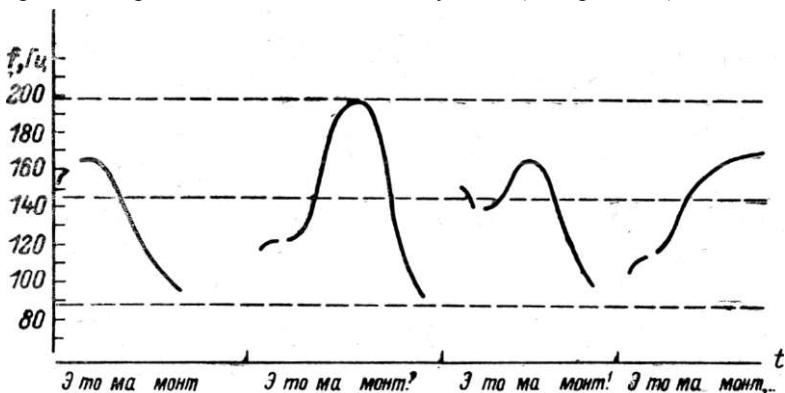


Рис. 91. Типичный мелодический контур (изменение частоты основного тона) четырех интонационных типов русского языка: завершенного повествования, общего вопроса, восклицания и незавершенного повествования при произнесении фразы «Это мамонт» (Светозарова, 1982).

Горизонтальные прерывистые линии сверху вниз: средняя максимальная, средняя индивидуальная и средняя минимальная частота основного тона.

сильными звуками, встречающимися также в 1 % случаев, составляет 47 дБ. Она носит название динамического диапазона речи. А разница между условным максимумом и средним уровнем получила название пикфактора речи.

Для эффективного восприятия речи она должна быть достаточно громкой. Однако понятие достаточной громкости относительно и сильно зависит от окружающего шума, на фоне которого воспринимается речь. Для обеспечения отличной разборчивости речи (чему соответствует 80 % слоговой разборчивости) в присутствии сравнительно небольшого шума (50 дБ) уровень речи должен достигать около 73 дБ. В шуме 70 дБ для обеспечения того же качества разборчивости (80 %) необходимо усилить речь до 99 дБ, а в шуме 80 дБ речевой сигнал должен быть усилен до 110 дБ. Иными словами, для того чтобы быть отлично разборчивым, речевой сигнал должен превышать уровень средних и громких шумов примерно на 30 дБ. В случае слабых шумов (40 дБ) указанное превышение достаточно на 20 дБ. Для достижения более низкого класса разборчивости речи

требуется, естественно, меньшее превышение уровня речевого сигнала над шумом, что определяется расчетным путем (Покровский, 1962).

Среднестатистическая частота амплитудной модуляции (АМ) речи и ее связь с характеристиками слуха была предметом специального

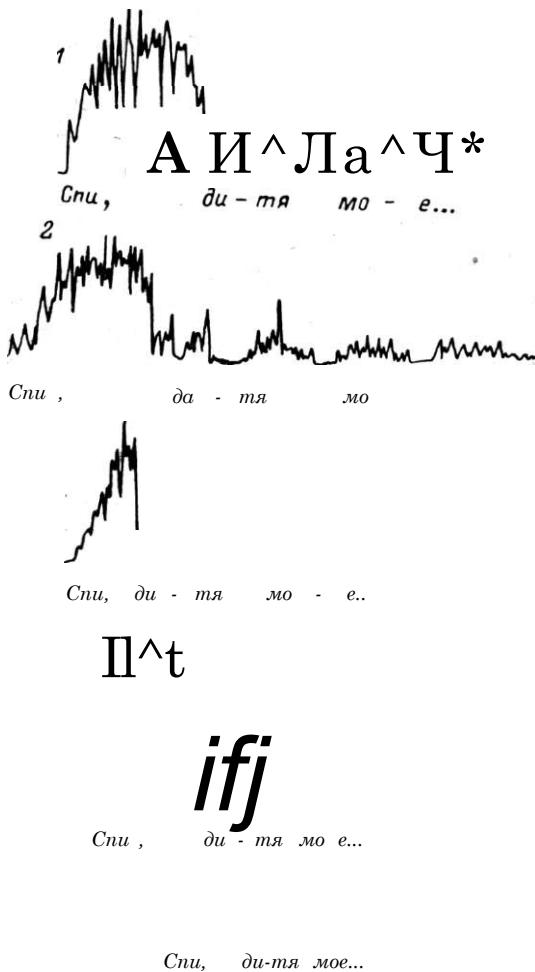


Рис. 92. Осциллограммы огибающей звукового давления фразы «Спи, дитя мое. . .», исполненной вокалистом с разными эмоциональными оттенками (Морозов, 1977).

1 — радость; 2 — горе; 3 — нейтрально; 4 — гнев; 5 — страх.

исследования (Морозов, Черниговская, 1975). Полученные гистограммы статистического распределения АМ речи русских дикторов (из числа известных чтецов) показали, что наиболее часто встречающаяся АМ речи сосредоточена в области 4—6 Гц (хотя в целом захватывает и более широкий диапазон). Параллельное исследование

чувствительности слуха человека к АМ звука показало, что ее максимальная величина наблюдается как раз в том диапазоне АМ, в котором имеется максимум АМ речевых звуков, т. е. в области 3—8 Гц. Это как раз укладывается в диапазон длительности речевых слогов, т. е. 330—120 мс. Высказывается гипотеза, что данное соответствие АМ характеристик слуха и речи является не случайным, а возникло в процессе эволюции в результате взаимного согласования характеристик речи и слуха. Такая повышенная избирательность слуха к АМ речи обусловливает высокую помехоустойчивость слухового восприятия человеком речевого сигнала на фоне различного рода шумов (Морозов, 1977).

Амплитудно-временные характеристики речи являются весьма важными в передаче слушателю главным образом ее экстралингвистической информации. Так, показано, что одна и та же фраза в зависимости от ее эмоциональной окраски характеризуется специфическим узором амплитудно-временных или, как их еще называют, динамических характеристик сигнала (Котляр, Морозов, 1976). Например, время нарастания и спада амплитуды звуков при выражении эмоции горя максимально велико, а при гневе максимально коротко (рис. 92). Для выражения разных эмоций человек характерным образом видоизменяет амплитудно-временную организацию фразы¹, причем каждая из эмоций характеризуется своим специфическим набором указанных признаков.

Наконец, амплитудно-временные характеристики речи вносят определенный вклад в восприятие ее семантического содержания. Речь идет не только о лингвистическом ударении и интонации, где роль амплитудно-временных характеристик речи очевидна (Арутюнян, 1966; Бондарко, 1977), но и о восприятии человеком слов и фраз связной речи. Несомненная значимость амплитудно-временных и других просодических характеристик речевого сигнала для его восприятия в последнее время приводит к их более активному использованию в системах автоматического распознавания речи (Lea, 1983a, 1983b).

ЭКСТРАЛИНГВИСТИЧЕСКАЯ ИНФОРМАЦИЯ И ВОСПРИЯТИЕ ВОКАЛЬНОЙ РЕЧИ

Речевой сигнал несет слушателю информацию двух родов. Во-первых, это собственно речевая или лингвистическая информация (обозначенная также терминами языковая, семантическая, вербальная). Носителем ее является слово. Во-вторых, звуковая речь несет слушателю информацию о поле, возрасте говорящего, его физическом состоянии здоровья, эмоциональном состоянии (Симонов, 1975) и т. п., и притом независимо от слова, от того, что говорит человек. Этого рода информация получила название экстралингвистической (вне-

¹ Параллельно с этим изменяется и интонационно-спектральная структура речи.

языковой).¹ Ее общепринятой классификации не существует. Можно выделить следующие основные виды экстралингвистической информации: 1) эстетическая, включающая ряд психоакустических характеристик голоса и речи и определяемая в целом такими субъективными оценками слушателей (в рамках метода психологического шкалирования), как «приятный—неприятный», «нравится—не нравится» и т. п.); 2) эмоциональная, характеризующая эмоциональное состояние говорящего и его отношение к предмету разговора; 3) индивидуально-личностная, на основе которой возможно опознание личности говорящего по его голосу; 4) социально-групповая, свидетельствующая о принадлежности говорящего к определенной социальной структуре по иерархическому положению, национальности (акцент) и т. п.; 5) пространственная, характеризующая местоположение говорящего по отношению к слушателю (азимут, расстояние) и его передвижение в пространстве (приближение, удаление и др.); 6) медицинская, отражающая общее состояние здоровья человека, его речевой системы в целом и состояние здоровья голосового аппарата в частности (фониартрическая информация); 7) возрастно-половая.

Носителями экстралингвистической информации являются характерные особенности организации речи и акустики голоса говорящего: тембр, высота, громкость, интонация, темно-ритмические характеристики и т. п. О роли этих характеристик речи в передаче слушателю экстралингвистической информации частично указывалось в предыдущем разделе.

Есть основание считать, что экстралингвистические свойства речи человека являются эволюционно более древними по сравнению с лингвистическими (Linden, 1981). Среди гипотез возникновения языка немало данных о происхождении речи из эмоциональных и звукоподражательных выкриков предков человека (Якушин, 1984). Способностью к адекватному восприятию экстралингвистической информации человек обладал задолго до появления способности к речи (узнавание голоса матери, понимание эмоциональной интонации речи). Более того, язык эмоций — это доминирующая система звуковой коммуникации ребенка в доречевой период. Овладение речью, однако, не приводит к утрате экстралингвистической коммуникации. В современной речи человека она играет весьма важную роль.

Способность человека правильно определять эмоциональное состояние обезьян по их звуковым сигналам (Гершунин и др., 1977) указывает на определенное эволюционное родство кодирования эмоциональной информации у человека и животных. На это обстоятельство, как известно, указывал еще Дарвин (Darwin, 1872).

Важной особенностью экстралингвистической информации речи является ее независимость от характера лингвистической. Пол, возраст говорящего могут быть опознаны слушателем независимо от характера его высказывания. Эмоциональный контекст голоса, как правило, созвучный смыслу словесного высказывания, может ему

¹ Иногда ее обозначают термином «паралингвистическая информация» (Колшанский, 1974).

и противоречить. Указанная независимость в значительной мере обусловлена существованием обособленных мозговых механизмов, участвующих в кодировании и декодировании этих двух видов речевой информации: преимуществом левого полушария головного мозга в обработке вербальной лингвистической информации (центры Брука и Вернике) и преимуществом правого полушария в обработке экстралингвистической информации (см. обзоры: Бару, 1977; Springer, Deutch, 1983).

Данные о восприятии человеком экстралингвистической информации речи несомненно более скучны (по сравнению с восприятием собственно речевой информации). В 1974 и 1978 годах в Ленинграде состоялись первые два симпозиума, посвященные различным аспектам эмоциональной информации речи. Мало изучены и другие аспекты экстралингвистической информации речи. Теория ее не разработана. Само понятие «экстралингвистическая информация» нуждается в обстоятельном системном изучении, особенно с точки зрения роли ее в общей системе звуковой коммуникации человека и во многих научно-прикладных проблемах (автоматическое распознавание речи, контроль за эмоциональным состоянием человека-оператора по его голосу, персонализация и верификация личности по голосу, проблема естественности синтетической речи и др.).

Изучение индивидуально-личностной категории экстралингвистической информации проведено Г. С. Рамишвили (1981) в интересах создания систем автоматического опознавания личности по голосу, а также рядом зарубежных авторов. Высокие разрешающие способности слуха человека при различении пола диктора проявляются даже при прослушивании шепотной речи (Шейкин, 1971).

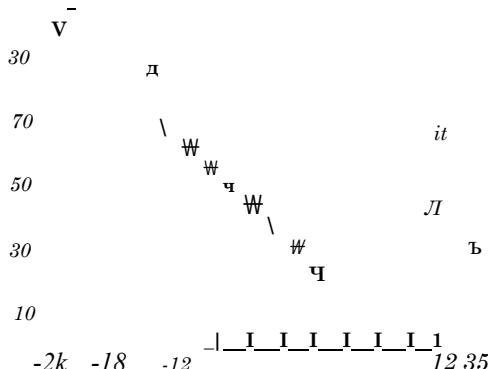
Одной из трудностей изучения восприятия слушателем эмоциональной информации речи является сложность получения тестового материала, отвечающего необходимым требованиям, т. е. образцов речи, содержащих эмоциональную информацию. С этой целью используются образцы естественной речи (Попов и др., 1966; Марышук, 1975), метод гипнотического внушения и, наконец, метод актерского моделирования эмоциональных интонаций (Куницын, 1975; Морозов, 1977).

Процедура исследования состоит в предъявлении слушателям определенного количества эмоционально окрашенных фраз (в магнитофонной записи), предварительно тщательно отобранных методом экспертизы оценок. Критерием правильности восприятия испытуемых эмоциональной интонации речи является процент правильных оценок им эмоций, данных в сигналах (по отношению ко всем предъявленным).

Восприятие человеком эмоциональной информации речи характеризуется значительными индивидуальными различиями. Гистограммы распределения правильных ответов испытуемых при определении эмоциональных интонаций речевых фраз, начитанных народным артистом СССР О. Басилашвили (три фразы типа «Они сейчас придут сюда») с интонациями радости, печали, недовольства, страха, показали, что способность к правильному определению эмоций в речи

у 90 человек абитуриентов, поступающих в Ленинградский институт театра, музыки и кинематографии, колеблется от 40 до 95 % с максимумом в области 75—80 %. На основании разносторонних экспериментальных исследований индивидуальных, половых, возрастных и профессиональных различий людей по способности к восприятию эмоциональной информации выдвигается понятие «эмоциональный слух» как особая категория слуховой чувствительности, не коррелирующая с речевым, тональным, а также музыкальным слухом (Морозов, 1985).

Одним из аргументов в пользу выделения экстралингвистической информации в особую категорию служит существенно большая сте-



пень ее помехоустойчивости (лучшее восприятие в условиях шума) по сравнению с собственно речевой (лингвистической) информацией (рис. 93).

Особенности восприятия вокальной речи. Вокальная речь, или пение, является специализированной формой речевой коммуникации человека, служащей для передачи слушателю информации, главным образом эмоционально-эстетического характера. В этом смысле вокальная речь является яркой моделью экстралингвистической коммуникации человека, средства и формы которой (в данном случае) определены требованиями и традициями вокального искусства.

Считается, что пение по сравнению с речью имеет значительно более глубокие эволюционно-исторические корни как средство акустической сигнализации. Еще Дарвин неоднократно указывал на то, что пение эволюционно связано с эмоциональной вокализацией древних предков человека, и называл пение «эмоциональной речью» (Darwin, 1872, с. 746). «Предки человека, по-видимому, издавали музыкальные тона, до того как приобрели способность к членораздельной речи, — считал Дарвин, — . . . музыкальные звуки представляют одну из основ, из которых развился впоследствии язык» (Darwin, 1871, с. 616).

Эмоционально-эстетическая направленность вокальной речи в основном определяет особенности ее акустического строения и слухового восприятия. От обычной вокальной речь отличается прежде

всего особым тембром звучания, определяемым в свою очередь особенностями спектрального состава (Wolf et al., 1982). Рядом отечественных и зарубежных исследований установлено, что звонкий, «серебристый», оттенок голоса певца обусловливается значительно увеличенным по сравнению с нормой уровнем третьей форманты (F_3), расположенной в полосе от 2300 до 3000 Гц и получившей название высокой певческой форманты (Ржевкин, 1956; Husson, 1960, 1962; Морозов, 1965, 1966, 1977, 1984; Sundberg, 1975). Применение рентгенографической техники в комплексе с компьютерным анализом позволило установить, что высокая певческая форманта есть результат объединения третьей, четвертой и пятой относительно слабо выраженных речевых формант в одну мощную форманту (Sundberg, 1974, 1982).

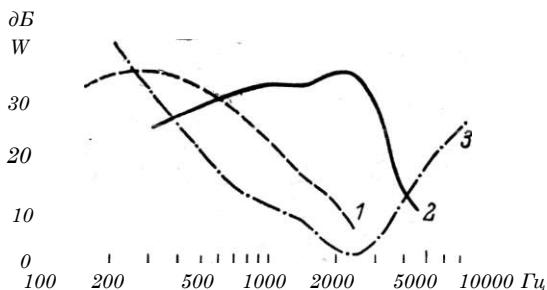


Рис. 94. Среднестатистические спектры обычной (1) и вокальной (2) речи в сравнении с порогами слухового восприятия человека (3) свидетельствуют, что в вокальной речи максимум энергии спектра перемещается в область 2000—3000 Гц, соответствующую максимуму слуховой чувствительности человека (Морозов, 1977).

Искусственное подавление в спектре голоса высокой певческой форманты (при помощи электрических фильтров) приводит к потере голосом звонкости (Морозов, 1967). На слух он начинает восприниматься, как «глухой», «тусклый», слабый звук. При этом разборчивость вокальной речи падает. Высокая певческая форманта, выделенная в изолированном виде из голоса певца, представляет собой мелодический свист, напоминающий соловьиную трель (Морозов, 1977). Таким образом, доказано, что именно высокая певческая форманта придает вокальной речи присущие ей высокие эстетические тембровые качества. Кроме того, высокая певческая форманта придает певческому голосу важнейшее профессиональное, техническое качество — свойство хорошо слышаться на фоне маскирующего влияния других звуков, например музыкального сопровождения (хор, оркестр). Свойство это, обозначаемое термином «полетность голоса», сильно коррелирует со степенью выраженности высокой певческой форманты (коэффициент корреляции +0.83) (Морозов, 1977).

Большой вклад высокой певческой форманты в обеспечение важнейших эстетических и профессионально-технических свойств вокальной речи становится понятным при сопоставлении типичных

спектров обычной речи (рис. 94, *кривая 1*) со спектрами вокальной речи (2) и характеристиками слуховой чувствительности человека (3). Как можно видеть, энергетические составляющие спектра в вокальной речи перераспределяются из области низких частот (300—400 Гц), где они максимально выражены в обычной речи (2), в область 2000—3000 кГц, соответствующую максимальной чувствительности слуха. В результате указанного соответствия сигнал вокальной речи воспринимается на слух не только как более звонкий и эстетически приятный, но и как более громкий при той же акустической мощности, что и речевой. Данным соответствием обусловливается также повышенная помехоустойчивость слухового восприятия сигнала вокальной речи, характеризуемая термином «полетность».

Имея в виду большое значение высокой певческой форманты в обеспечении эстетических и профессионально-технических свойств голоса, предложен метод искусственного улучшения эстетических свойств тембра голоса человека (при его электроакустическом преобразовании) путем избирательной коррекции частотных характеристик усиленного тракта в области высокой певческой форманты (Морозов, 1977).

В формировании специфического тембра вокальной речи высокой певческой форманты принимают участие и другие формантные области. Интегральные характеристики спектра вокальной речи, полученные при помощи интегрального спектрометра, выявили в основном ее трехформантную структуру. При этом первая форманта, расположенная в полосе 300—600 Гц, обозначаемая в литературе термином «низкая певческая форманта», придает голосу певца присущую ему «мягкость», «массивность», «округлость» тембра. Средняя формантная область, локализуемая в среднем около 1000 Гц, оказывается наиболее лабильной по своему частотному положению (вокруг частоты 1000 Гц) и в значительной степени определяет фонетическое качество вокальных гласных.

Помимо особенностей спектра вокальная речь характеризуется многими другими акустическими особенностями, влияющими на ее восприятие слушателем: повышенной мощностью, достигающей у профессиональных оперных певцов уровня 120 дБ, т. е. превышающей уровень разговорной речи на 40—50 дБ, значительно более глубоким вследствие этого динамическим диапазоном гласных (до 35 дБ), а также более широким звуковысотным диапазоном (две октавы и более вместо одной-полутора октав в речи), значительно большей длительностью гласных, достигающей в пении 3—5 и более секунд по сравнению со 150—250 мс в речи (Златоустова, 1981).

Наконец, специфической особенностью вокальной речи является наличие так называемого *вибратора*, представляющего собой амплитудно-частотную модуляцию голоса, происходящую с частотой 5—7 Гц и воспринимаемую слушателем, как весьма приятная на слух пульсация звука голоса певца (Seashore, 1936; Mason, Zemlin, 1982). Поскольку частота вибратора практически совпадает с частотой статистически наиболее типичной модуляции речи и максимумом слуховой чувствительности к амплитудно-частотной модуляции звука,

высказана гипотеза о происхождении вибрата в результате согласования (сформировавшегося в процессе эволюции) амплитудно-модуляционных характеристик вокальной речи (или протяженых музыкальных звуков) с таковыми характеристиками слуха (Морозов, 1977).

Доминирование эмоционально-выразительной функции вокальной речи, как уже указывалось, связывается с ее более древним происхождением по отношению к обычной речи. На это же указывают данные онтогенеза речевой функции: эмоционально-выразительный элемент речи, доминирующий в самом раннем онтогенезе человека, намного опережает вербальную речь, начинаяющую появляться лишь в годовалом возрасте. Несомненно, что современная вокальная речь, проделавшая большую эволюцию, по своим формам существенно отличается от своего доисторического прототипа. Вместе с тем она, по-видимому, сохранила и некоторые свои древние черты. В этой связи Дарвин писал: «Страстный оратор, певец или музыкант, который своими разнообразными звуками или модуляциями голоса возбуждает самые сильные эмоции в своих слушателях, едва ли подозревает, что пользуется теми же средствами, которыми в очень отдаленной древности его получеловеческие предки возбуждали друг у друга пламенные страсти во время ухаживания и соперничества» (Darwin, 1871, с. 647).

В свете этих данных перечисленные выше акустические особенности вокальной речи (значительно увеличенная громкость, продолжительность и высота гласных, а также особый спектральный состав звука и наличие модуляций основного тона и вибрата) следует рассматривать как своего рода код, несущий эмоциональную информацию. Значительная часть этой информации кодируется композитором (в форме мелодии, ритма, динамических оттенков и т. д.), остальная ее часть вносится исполнителем как интерпретатором вокального произведения¹ (Котляр, Морозов, 1976).

Несмотря на очевидную специфичность акустических средств выражения эмоций в пении, есть основание говорить, что в общих чертах эти средства совпадают в пении и речи. Эта общность определяется наличием достаточно определенных связей между характером звука голоса и физиологическим состоянием организма, испытывающего ту или иную эмоцию: акустический признак эмоций в голосе связан с физиологическим признаком состояния.

ВОСПРИЯТИЕ СОБСТВЕННОЙ РЕЧИ ГОВОРЯЩИМ КАК СИГНАЛА ОБРАТНОЙ СВЯЗИ

Рядом отличительных особенностей характеризуется восприятие говорящим собственной речи. Эти особенности касаются двух аспектов. Во-первых, речевой сигнал, генерируемый самим

¹ Здесь, разумеется, не идет речь об эмоциональной информации, которую может нести сам печатный текст произведения, например строка поэта.

говорящим, достигает слухового приемника не только воздушным, как при восприятии чужой речи, но и непосредственным контактным (вибрационным) путем, распространяясь по костно-мышечным тканям от голосовых органов говорящего к его внутреннему уху. Это обстоятельство приводит к тому, что каждый человек слышит свой голос существенно иначе, чем окружающие, и нередко не узнает тембра своего голоса при воспроизведении его магнитофонной записи. Еще Бекеши (Bekesy, 1949) было показано, что действие звуковых волн изнутри на барабанную перепонку из области среднего уха, куда они проникают вышеуказанным вибрационным путем, отчасти нейтрализует действие звукового давления снаружи и тем самым предохраняет от самооглушения при увеличении громкости голоса. Этот защитный механизм имеет большое значение для певцов, мощность издаваемых звуков которых достигает огромной величины (до 120 дБ). Во-вторых, на восприятии говорящим собственного голоса основываются важнейшие физиологические механизмы самоконтроля и регуляции акустических характеристик речи по принципу обратной связи. Указанный самоконтроль, будучи в определенной мере произвольным, т. е. основанным на сознательном корректировании акустических параметров речевого процесса (например, темпа, громкости, ритмики речи или, в случае необходимости, четкости артикуляции речевых звуков), в то же время в значительной степени является и непроизвольным, не поддающимся сознательному волевому усилию.

В научной литературе описаны три характерных феномена, связанных с механизмами непроизвольного рефлекторного регулирования речи по принципу обратной акустической связи. Один из них, получивший название *эффекта Ломбарда*,¹ это — непроизвольное увеличение громкости речи под влиянием увеличения громкости окружающего звукового фона (Бронштейн, 1949). Данный эффект наглядно проявляется, если на уши человека, читающего какой-либо текст, через головные телефоны подать шум. Громкость его речи при этом увеличивается пропорционально интенсивности поданного шума. Детальные измерения показали, что увеличение уровня звукового фона на 5 дБ приводит к приросту громкости речи на 2.5 дБ, при этом шум высокочастотного спектра оказывается более эффективным при той же громкости по сравнению с низкочастотным шумом. Адаптационная психоакустическая сущность эффекта Ломбарда очевидна: он «автоматически» поддерживает необходимый перевес громкости речи говорящего над громкостью окружающего шума и тем самым обеспечивает необходимый уровень разборчивости речи для слушателя.

Второй феномен, связанный с изменением обратной акустической связи, известен как эффект Томатиса (см.: Husson, 1960, 1962). Суть его состоит в непроизвольном изменении частотных характеристик тракта обратной акустической связи (при восприятии собственного голоса через микрофон-усилитель — головные телефоны). При этом

¹ По имени исследователя, впервые описавшего этот эффект (см.: Imhoff, 1933).

подъем высокочастотных составляющих ведет к увеличению высоких частот в спектре голоса говорящего, а подъем низких частот в тракте обратной электроакустической связи приводит к увеличению относительного уровня низкочастотных составляющих спектра голоса испытуемого. Иными словами, происходит непроизвольная рефлекторная самоимитация человеком особенностей спектра сигнала обратной акустической связи.

В основе феномена Томатиса, по-видимому, лежит механизм эхолалии, характерной для человека в раннем онтогенезе и связанной с рефлекторной имитацией слышимых звуков. Практическое значение эффект Томатиса получил в работе А. Н. Киселева (1976), обосновавшего возможность использования его для исправления недостатков тембра голоса у молодых обучающихся вокалистов.

Наконец, третий, весьма любопытный, феномен непроизвольного изменения речи наблюдается при искажении временных характеристик сигналов обратной акустической связи, а именно их задержке во времени. При определенном времени задержки в восприятии говорящим собственных речевых звуков (около 200 мс) через головные телефоны и при определенной его интенсивности, преобладающей над интенсивностью естественных звуков собственной речи, у человека возникает непроизвольное заикание. Нормализация временных характеристик обратной акустической связи приводит к восстановлению нормальной речи испытуемого без каких-либо последствий.

Простейшим средством демонстрации эффекта задержанной обратной связи является магнитофон (имеющий раздельные каналы записи и воспроизведения звука). Испытуемому надевают головные телефоны, подключенные к выходу канала воспроизведения. Он говорит в микрофон, сигнал записывается на магнитофонную ленту, полученная запись воспроизводится на телефонах испытуемого с некоторой задержкой. Задержка сигнала обратной связи T в данном случае определяется расстоянием между записывающей и воспроизводящей головками магнитофона согласно формуле $T=L/V$, где L — указанное расстояние в мм, V — скорость движения магнитной ленты в мм/с.

Указанный феномен, впервые описанный американским исследователем Бернардом Ли (Lee, 1950) и потому получивший название эффекта Бернарда Ли, известен также как эффект отставленной речи или феномен искусственного заикания. В дальнейшем он получил весьма широкое распространение в разнообразных исследованиях механизмов восприятия речи и их нарушения (Chase et al., 1959; Морозов, 1965, 1977; Речь. . ., 1965). Показано, что эффект Бернарда Ли выражается в резком удлинении времени произнесения тестового отрывка речи и увеличении ее громкости (Black, 1951). Эффект Бернарда Ли усиливается с увеличением громкости сигнала обратной связи, зависит от индивидуальных особенностей испытуемых и времени задержки: наиболее эффективна для большинства испытуемых задержка около 200 мс. Показано, что вокалисты в целом оказываются более устойчивыми к действию задержанной обратной связи, чем невокалисты (Морозов^ 1977). Непроизвольность эффекта от»

ставленной речи дала основание использовать его в качестве теста для выявления симуляции глухоты (Базаров, 1963; Ewertsen, 1955), а также степени потери слуховой функции.

Физиологические механизмы искусственного заикания связываются с нарушением временной синхронизации сложившегося комплекса (стереотипа) акустических и проприоцептивных сигналов обратных связей, регулирующих речевой процесс (Данилов, Черепанов, 1970; Морозов, 1977).

Феномен отставленной речи, вызывающий искусственное заикание, вызвал множество попыток объяснить механизмы естественного заикания нарушением в мозгу человека механизма временной обработки речевых сигналов обратной связи. Данная точка зрения находит определенное подтверждение в нарушениях временной синхронизации ЭЭГ правого и левого полушарий головного мозга у заикающихся (Данилов, Черепанов, 1970),, в некоторой нормализации речи, заикающихся при подавлении сигнала обратной акустической связи методом заглушения шумом, а также в условиях применения задержанной обратной акустической связи. В настоящее время имеется все больше оснований искать причину логоневрозов (заикания) в нарушениях механизмов функциональной специализации полушарий головного мозга к обработке речевой информации (см. следующий раздел).

ОСОБЕННОСТИ ВОСПРИЯТИЯ РЕЧИ В УСЛОВИЯХ ДИХОТИЧЕСКОГО ПРОСЛУШИВАНИЯ

В обычных условиях человек, слушая речь в свободном звуковом поле, воспринимает ее бинаурально (обоими ушами) или монаурально (через одно ухо, как при телефонном разговоре). Диахотическим восприятием (или прослушиванием) называется такой вид восприятия, когда на каждое ухо одновременно предъявляется информация разного рода, например разные речевые тексты или разные неречевые сигналы (с применением головных телефонов). Особенность диахотического восприятия речи состоит в том, что нормальные люди, как правило, лучше запоминают, повторяют и пересказывают речевой материал, предъявленный через правое ухо, чем через левое. (Опыт ведется с применением головных телефонов, информация на которые поступает с двухканального магнитофона).

Объяснение эффекта правого уха в условиях диахотического восприятия речи в обоснованной форме впервые предложила Кимура (Kimura, 1961a, 1961b, 1967). Изучая указанным методом больных с латеральными поражениями мозга в слуховой височной области и здоровых испытуемых, Кимура установила связь асимметрии слухового восприятия речи с асимметрией локализации в мозгу речевых центров: испытуемые лучше воспринимают речь ухом, контраплатеральным по отношению расположения в мозгу речевых центров, т. е. у большинства людей правым ухом, поскольку речевой центр Вернике локализован обычно в левой височной извилине.

В дальнейшем метод дихотического прослушивания получил широчайшее распространение, усовершенствование и обоснование как тест, позволяющий оценить функциональную асимметрию мозга и восприятие речи у нормальных здоровых людей, изучение функций мозга которых имеет известные ограничения по сравнению с изучением мозга животных или у людей в клинических условиях (см. обзоры: Бару, 1977; Bryden, 1982; Springer, Deutsch, 1983).

Благодаря наличию перекреста афферентных путей слуховой системы и межполушарной комиссуры информация, предъявляемая через любое ухо, достигает каждого из полушарий. Однако в условиях дихотического восприятия преимущество получают перекрестные контраполатеральные пути за счет, во-первых, их большей мощности, во-вторых, более быстрого достижения речевых центров при поступлении речевого сигнала с правого уха, а в-третьих, функционального торможения ипсолатеральных афферентных путей, что имеет место в условиях параллельного конкурирующего поступления речевой информации с обоих ушей.

Указанное представление, высказанное еще Кимурой (Kimura, 1961a, 1961b), в целом является общепризнанным. Оно, в частности, нашло подтверждение в исследованиях пациентов с комиссуротомией, т. е. с разобщенными полушариями мозга («расщепленный мозг»), где был доказан функциональный характер торможения ипсолатерального пути (Sparks, Geschwind, 1968), а также применением пробы Вада, обеспечивающей функциональное выключение одного из полушарий мозга фармакологическим путем (введением в сонную артерию барбитуратов).

Количественная оценка доминирования того или иного уха в восприятии дихотических сигналов производится по формуле

$$\kappa_{bl} = \frac{P_{\text{прав}} - P_{\text{лев}}}{P_{\text{прав}} + P_{\text{лев}}} \times 100\%,$$

где Γ_{ac} — коэффициент асимметрии восприятия; $P_{\text{прав}}$ — число правильно воспроизведенных испытуемых сигналов, поступивших через правое ухо; $P_{\text{лев}}$ — то же через левое ухо.

Картина преимущества правого уха при восприятии речи в условиях дихотического прослушивания существенно варьирует от 2—3 до 20 % и даже более в зависимости от методических условий эксперимента, контингента испытуемых, особенностей речевого материала и т. п. Установлено, что наилучшим образом функциональная асимметрия дихотического восприятия проявляется при информационной нагрузке на оба уха достаточной сложности (например, количество предъявляемых слов должно быть не менее 3—4 на каждое ухо).

Существенно, что далеко не все испытуемые демонстрируют преимущество правого уха при дихотическом восприятии речи, а только лишь около 80 %. Меньшая же часть (около 20 %) оказывается «левоушной», что, по-видимому, может быть связано с правосторонним расположением речевых центров в мозгу. Феномены «правоухости» и «левоухости» в значительной мере коррелируют соответственно с праворукостью и леворукостью испытуемых, но отнюдь не стопроцентно.

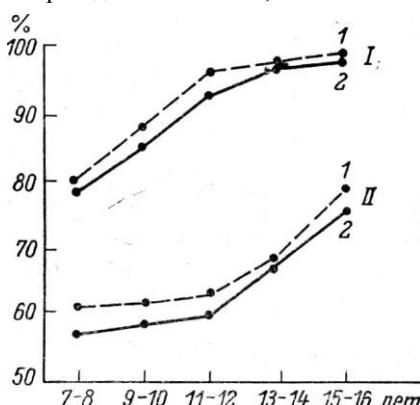
процентно, поскольку леворукость может не сопровождаться право-сторонним расположением речевых центров.

Важная особенность дихотического восприятия речи состоит в том, что если при восприятии речевой лингвистической информации (слова, фразы, слоги) преимущество принадлежит правому уху, то при восприятии экстралингвистической информации речи (эмоциональной интонации, определении пола говорящего, узнавании диктора по голосу), а также при восприятии музыкальных мелодий преимущество примерно с таким же перевесом оказывается за левым ухом. Указанное обстоятельство связывается с обработкой данных видов экстралингвистической информации правым полушарием (Балонов, Деглин, 1976).

Доминирование левого уха в восприятии эмоциональной интонации речи проявляется не только при дихотическом, но и монауральном прослушивании и характерно не только для взрослых (Морозов и др., 1982), но и детей (рис. 95).

Рис. 95. Вероятности правильного определения эмоциональной интонации фраз актерской (I) и вокальной (II) речи детьми разного возраста при монауральном предъявлении сигналов (Морозов, 1985).

По оси ординат — процент правильных ответов; по оси абсцисс — возраст испытуемых (лет). 1 — левое ухо, 2 — правое ухо.



Значительное число новых экспериментальных фактов, полученных в последнее время с применением метода дихотического восприятия, выявляют все более и более сложную картину обработки мозгом речевой информации. Так, например, при действии сильного шума правое ухо существенно теряет преимущество в восприятии речи, а нередко происходит даже и инверсия доминирования, т. е. переход преимущества к левому уху при восприятии речи в шуме. На основании этих фактов выдвинута модель параллельного участия обоих полушарий в обработке речевой информации на основе разных принципов (Галунов и др., 1985).

Любопытная картина дихотического восприятия речи обнаружена при логоневрозах (заикании). Она характеризуется двумя особенностями: 1) значительно большей по сравнению с нормой вариабельностью ответов испытуемых, т. е. более широким диапазоном дисперсии коэффициентов асимметрии у каждого отдельного испытуемого и у всей группы больных в целом; 2) более близкими к нулю по сравнению с нормой среднестатистическими значениями коэффициентов асимметрии. Указанные особенности проявляются при тестировании больных логоневрозами разными видами дихотических сигналов (слова, слоги, эмоциональные тесты). Таким образом, при лого-

неврозах имеет место нарушение латеральной асимметрии восприятия речи. Картина эта сопровождается нарушением синхронизации биопотенциалов в правом и левом полушариях мозга, т. е. явным нарушением временных межполушарных отношений (Данилов, Чепанов, 1970).

Интерес представляет формирование функциональной симметрии к восприятию речи в онтогенезе. Исследования выявили ее не только у взрослых, но и у детей (Kimura, 1963), причем начиная с трехлетнего возраста (Морозов и др., 1983). Относительно онтогенеза функциональной асимметрии у человека имеются разные точки зрения. Согласно одной из них, асимметрия формируется с возрастом из эквипотенциальных в отношении речевой функции полушарий (Lenneberg, 1967; Nagafuchi, 1970; Berlin et al., 1973). Отсутствие сильных речевых расстройств и большие компенсаторные возможности у детей при поражении речевых зон свидетельствуют в пользу данной позиции. Согласно другой точки зрения, функциональная асимметрия мозга человека генетически обусловлена, так как в разных формах она проявляется уже на ранних стадиях онтогенеза (Molfese, 1973; Wada, 1977; Hynd et al., 1979). Последняя точка зрения находит определенное подтверждение в сравнительно-физиологических исследованиях. Вопреки ранее существовавшему мнению о том, что функциональная асимметрия мозга является уникальным свойством человека, она недавно была установлена у животных по отношению к восприятию разного рода биологически значимых сигналов. Так, экстирпация левого полушария у самцов канареек нарушает их способность к пению (Notebohm, 1979), а разрушение височной зоны мозга у обезьян, гомологичной зоне Вернике человека, нарушает их способность правильно воспринимать коммуникационные сигналы своего вида (Petersen et al., 1978). Этого не наблюдалось в обоих случаях при разрушении симметричных контрлатеральных зон мозга животных.

Исследования функций мозга многих видов животных, проведенные В. Л. Бианки (1985) и выявившие асимметрию мозга животных, позволили автору сформулировать гипотезу, согласно которой левое полушарие мозга обрабатывает информацию по принципу индукции, а правое — по принципу дедукции. Данная гипотеза согласуется с доминирующим в современной науке представлением о примате абстрактно-символической функции левого полушария мозга человека и об иконической форме обработки информации правым полушарием. Справедливость данного представления в целом доказана по отношению не только к речевой, но и многим другим видам информации.

* * *

В данной главе, посвященной психоакустическим аспектам изучения речи, описан ряд основных констант и принципов работы системы речевой коммуникации, определяющих восприятие речи человеком.

Одним из важнейших принципов работы мозга, отличающих его

от многих технических систем, в частности ЭВМ, является принцип параллельной обработки разных видов информации, поступающей по разным анализаторным каналам и даже в пределах одного сенсорного канала. Применительно к звуковой речи мозг — это двухканальная система, несмотря на кажущуюся одноканальность речевого акустического сигнала.

В этой связи традиционная одноканальная схема речевой коммуникации, приведенная в начале главы, нуждается в принципиальной коррекции. В свете изложенных современных исследований систему звуковой речевой коммуникации можно представить как состоящую из двух параллельных каналов, по одному из которых слушателю передается лингвистическая информация, а по другому — экстралингвистическая. В мозгу человека осуществляется не только функциональное разделение этих каналов (разные принципы обработки лингвистической и экстралингвистической информации), но и пространственное разделение (преимущественная роль в обработке данных видов информации принадлежит разным полушариям мозга).

Двухканальный принцип работы мозга проявляется не только в условиях восприятия речи, но и в процессе формирования (порождения) речевого высказывания в форме принципиально разных функций больших полушарий мозга в этом процессе. Объективной основой разделения мозгом каналов лингвистической (вербальной, собственно речевой) и экстралингвистической коммуникации являются различия в акустических средствах и принципах кодирования этих двух видов речевой информации; если для лингвистической информации определяющим фактором является динамика с формантной структурой сигнала, то для экстралингвистической — динамика основного тона голоса и другие особенности просодической организации речи. Таким образом, лингвистический и экстралингвистический каналы оказываются обособленными (по целому ряду критериев) во всех звеньях системы речевой коммуникации. По отношению к действию шума эта обособленность проявляется в разной степени помехоустойчивости лингвистической и экстралингвистической форм информации (см. рис. 93).

Несомненны также различия между указанными каналами и в эволюционно-историческом аспекте: значительно большая древность экстралингвистической коммуникации по сравнению с лингвистической. Возникновение слова в процессе эволюции как весьма совершенного средства передачи любых видов информации не привело, однако, к уменьшению роли эволюционно древней формы экстралингвистической коммуникации. Она продолжает сосуществовать наряду со словом, существенно дополняя и видоизменяя его смысл, а во многих случаях и претендующая на самостоятельность. В огромном большинстве ситуаций речевого общения более важным является не столько **что** говорит человек, сколько **кто** говорит и **как** говорит. Доминирующая роль канала экстралингвистической коммуникации представляется очевидной в таких специфических человеческих видах звуковой коммуникации, как искусство сценической речи и пения. Важнейшим и практически не изученным свойством двухканальной

системы речевой коммуникации является взаимодействие каналов лингвистической и экстралингвистической информации, проявляющееся во всех звеньях данной системы и на всех этапах обработки речевой информации мозгом.

Представление о речевой коммуникации как двухканальной системе является несомненно плодотворным в бионическом плане, т. е. для создания новых более совершенных систем автоматического анализа и синтеза речи с помощью ЭВМ.

ЛИТЕРАТУРА

- Артёмов В. А. Метод структурно-функционального изучения речевой интонации. М., 1974. 160 с.
- Арутюнян Э. А. О физиологических механизмах реализации логических ударений // Механизм речеобразования и восприятия сложных звуков. М.; Л., 1966. С. 18-30.
- Базаров В. Г. Использование феномена «отставленной речи» для выявления симуляции глухоты // Журн. ушн., нос. и горл. бол. 1963. № 2. С. 31—36.
- Балонов Л. Я., Деггин В. Л. Слух и речь доминантного и недоминантного полушарий. Л., 1976. 220 с.
- Бару А. В. Функциональная специализация полушарий и опознавание речевых и неречевых звуковых сигналов // Сенсорные системы. Л., 1977. С. 85—114.
- Бехтерева Н. П., Бундзен Н.В., Гоголицын Ю.Л. Мозговые коды психической деятельности. Л., 1977. 165 с.
- Бехтерева Н. П., Гоголицын Ю. Л., Кропотов Ю. Д., Медведев С. В. Нейрофизиологические механизмы мышления. Л., 1985. 272 с.
- Бианки В. Л. Асимметрия мозга животных. Л., 1985. 286 с.
- Бондарко Л. В. Звуковой строй современного русского языка. М., 1977. 176 с.
- Бронштейн А. И. К вопросу о влиянии звуковых раздражителей на громкость речи // Пробл. физiol. акуст. 1949. Т. 1. С. 134—137.
- Галунов В. И., Королева И. В., Шургас Г. Г. Два возможных механизма восприятия речи // Психол. журн. 1985. Т. 6, № 5. С. 52—61.
- Галунов В. И., Чистович Л. А. О связи моторной теории с общей проблемой распознавания речи // Акуст. журн. 1965. Т. Н. С. 417—426.
- Гершуни Г. В., Богданов Б. В., Вакарчук О. Ю., Мальцев В. П. О коммуникативных сигналах обезьян (эволюционный аспект) // Журн. эволюц. биол. и физiol. 1977. Т. 13. С. 662—675.
- Данилов И. В., Черепанов И. М. Патофизиология логоневрозов. Л. 1970. 136 с.
- Деркач М. Ф., Гумецкий Р. Я., Гура Б. М., Чабан М. Е. Динамические спектры речевых сигналов. Львов, 1983. 168 с.
- Ермолаев В. Г., Лебедева Н. Ф., Морозов В. П. Руководство по фониатрии. Л., 1970. 272 с.
- Зиндер Л. Р. Общая фонетика. М., 1979. 312 с.
- Златоустова Л. В. Фонетические единицы русской речи. М., 1981. 107 с.
- Исследование речевого мышления в психолингвистике. М., 1985. 240 с.
- Киселев А. Н. О целенаправленном воздействии на тембр голоса певцов путем изменения частотных характеристики тракта обратной акустической связи // Вестн. оториноларингол. 1976. № 3. С. 81—86.
- Котляр Г. М., Морозов В. П. Об акустических коррелятах эмоциональной выразительности вокальной речи // Акуст. журн. 1976. Т. 22. С. 370—376.
- Куницын А. Н. Из опыта использования сценической методики для моделирования речевого выражения эмоциональных состояний // Речь и эмоции. Л., 1975. С. 38—46.
- Леонтьев А. Н. О механизме чувственного отражения // Проблемы развития психики. М., 1965. С. 151—182.

- Ломов Б. Ф. Методологические и теоретические проблемы психологии. М., 1984. 445 с.
- Марышук В. Л. О приемах стимулирования и оценки эмоций // Речь и эмоции. Л., 1975. С. 3—6.
- Мартынов В. С. Распределение высот основного тона мужских и женских голосов // Вопросы радиоэлектроники. 1962. Вып. 6, сер. 11. С. 15—27.
- Медведев В. И., Савина Л. Н., Суханова Н. В. Физиологический анализ колебаний голосовых связок (к вопросу о теории Юсона) // Пробл. физиол. акуст. 1959. Т. 4. С. 208—215.
- Морозов В. П. Разборчивость вокальной речи как функция высоты основного тона голоса // Акуст. журн. 1964. Т. 10. С. 376—380.
- Морозов В. П. Вокальный слух и голос. М.; Л., 1965. 88 с.
- Морозов В. П. Особенности спектра вокальных гласных // Механизмы речеобразования и восприятия сложных звуков. М.; Л., 1966. С. 73—86.
- Морозов В. П. Тайны вокальной речи. Л., 1967. 204 с.
- Морозов В. П. Биофизические основы вокальной речи. Л., 1977. 232 с.
- (Морозов В. П.) Morozov V. P. Intelligibility in singing as a function of fundamental voice pitch // Contributions of voice research to singing / Ed. I. Large. Houston, 1982. Р. 395—402.
- Морозов В. П. Профотбор вокалистов: экспериментально-теоретические основы объективных критериев // Вопросы вокальной педагогики. М., 1984. С. 173—213.
- Морозов В. П. Эмоциональный слух человека // Журн. эволюц. биохим. и физиол. 1985. Т. 21. С. 568—577.
- Морозов В. П., Дмитриева Е. С., Зайцева К. А., Карманова В. Ю., Суханова Н. В. О функциональной асимметрии мозга при восприятии пения с различными эмоциональными оттенками // Физиология человека. 1982. Т. 8. С. 932—938.
- Морозов В. П., Дмитриева Е. С., Зайцева К. А., Карманова В. Ю., Суханова Н. В. Возрастные особенности восприятия человеком эмоций в речи и пении // Журн. эволюц. биохим. и физиол. 1983. Т. 19. С. 289—292.
- Морозов В. П., Пуолокайнен П. А., Хохлов А. Д. Инфразвуки, генерируемые голосовым аппаратом человека в процессе речи и пения // Акуст. журн. 1972. Т. 18. С. 144—146.
- Морозов В. П., Черниговская Т. В. Об избирательной чувствительности слуха человека к амплитудной модуляции речи // Журн. эволюц. биохим. и физиол. 1975. Т. И. С. 468—483.
- Мясников Л. Л., Мясникова Е. Н. Автоматическое распознавание звуковых образов. Л., 1970. 184 с.
- Покровский Н. Б. Расчет и измерение разборчивости речи. М., 1962. 392 с.
- Покровский Н. Б. Телефония: теория и техника передачи речи. Л., 1970. 286 с.
- Попов В. А., Симонов П. В., Тищенко А. Г., Фролов М. В., Хачатурьянц Л. М. Анализ интонационной характеристики речи как показателя эмоционального состояния человека в условиях космического полета // Журн. высш. нерв. деят. 1966. Т. 16. С. 974—983.
- Рамишивили Г. С. Автоматическое опознавание говорящего по голосу. М., 1981. 224 с.
- Речь, артикуляция, восприятие. М.; Л., 1965. 242 с.
- Ржевкин С. Н. Некоторые результаты анализа певческого голоса // Акуст. журн. 1956. Т. 2. С. 205—210.
- Сапожков М. А., Михайлова В. Г. Вокодорная связь. М., 1983. 248 с.
- Светозарова Н. Д. Интонационная система русского языка. Л., 1982. 176 с.
- Симонов П. В. Высшая нервная деятельность человека. Мотивационно-эмоциональные аспекты. М., 1975. 150 с.
- Соколов А. Н. Внутренняя речь и мышление. М., 1968. 248 с.
- Теплое Б. М. Психология музыкальных способностей. М., 1947. 335 с.
- Тонкова-Ямпольская Р. В. Становление физиологических механизмов речи. Исследование языка и речи // Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та иностр. яз. им. М. Тореза. М., 1971. Т. 60. С. 5—12.
- Физиология речи. Восприятие речи человеком. Л., 1976. 387 с.
- Циплитис Л. К. Анализ речевой интонации. Рига, 1974. 272 с.

- Чистович Л. А., Кожевников В. А. Восприятие речи // Физиология сенсорных систем. Л., 1972. Ч. 2. С. 427—514. (Руководство по физиологии).
 Шейнин Р. Л. Оценки голоса диктора по изолированным гласным звукам // Анализ речевых сигналов человеком. Л., 1971. С. 149—154.
 Якушин Б. В. Гипотезы о происхождении языка. М., 1984. 137 с.

- Bekesy G. The structure of the middle ear and hearing of own voice by bone condition // J. Acoust. Soc. Amer. 1949. Vol. 21. P. 217—232.
 Berg J. V. D. Myoelastic-aerodynamic theory of voice production // J. Speech and Hearing Res. 1958. Vol. 1. P. 227—244.
 Berlin C. L., Hughes L. F., Lowe-Bell S. S., Berlin H. L. Dichotic right ear advantage in children 5—13 // Cortex. 1973. Vol. 5. P. 394.
 Black J. W. The effect of delayed side-tone upon vocal rate and intensity // J. Speech and Hear. Disord. 1951. Vol. 16. P. 56—60.
 Bryden M. Laterality (Functional asymmetry in the infant brain). New York; London, 1982. 318 p.
 Chase R. A., Sutton S., First D. Bibliography: delayed auditory feedback // Speech and Hearing Res. 1959. Vol. 2. P. 193—200.
 Cooper F. S. Describing the speech process in motor command terms // J. Acoust. Soc. Amer. 1966. Vol. 39. P. 1221.
 (Darwin Ch., 1871) Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор // Соч. М., 1953а. Т. 5. С. 119—656.
 (Darwin Ch., 1872) Дарвин Ч. Выражение эмоций у человека и животных // Соч. М., 1953б. Т. 5. С. 682—920.
 Ewertsen H. W. Delayed speech test // Acta oto-laryngol. 1955. Vol. 45. P. 383—387.
 Fant G. Acoustic theory of speech production. Gravenhage, 1960. 323 p.
 (Fant G.) Фант Г. Анализ и синтез речи. Новосибирск, 1970. 111 с.
 French N., Steinberg J. Factors governing the intelligibility of speech sounds // J. Acoust. Soc. Amer. 1947. Vol. 19. P. 90—119.
 Husson R. La voix chantee. Paris, 1960. 205 p.
 Husson R. Physiologie de la phonation. Paris, 1962. 591 p.
 Ilynd <?, Obrzut J. B., Weed W., Ilynd C. R. Development of cerebral dominance: dichotic listening asymmetry in normal and learning-disabled children // J. Exp. Child. Psychol. 1979. Vol. 28. P. 445.
 Imhofer R. Die Gehörausschaltung durch Übertaubung in der Therapie der Krankheiten der Stämme und Sprache//Mschr. Ohrenheilkunde. 1933. H. 11. S. 1349—1366.
 Kimura D. Some effects of temporal lobe damage on auditor perception // Canad. J. Psychol. 1961a. Vol. 15. P. 156—165.
 Kimura D. Cerebral dominance and the perception of verbal stimuli // Canad. J. Psychol. 1961b. Vol. 15. P. 166—171.
 Kimura D. Speech lateralization in young children as determined by an auditory test // J. Compar. and Physiol. Psychol. 1963. Vol. 56. P. 899—902.
 Kimura D. Functional asymmetry of the brain in dichotic listening // Cortex. 1967. Vol. 3. P. 163—178.
 (Lea W. A.) Ли У. А. Применение просодического анализа для распознавания речи //Методы автоматического распознавания речи. М., 1983а. С. 224—276.
 (Lea W. A.) Ли У. А. Распознавание речи: прошлое, настоящее и будущее // Методы автоматического распознавания. М., 1983б. С. 65—141.
 Lee B. Effects of delayed speech feedback // J. Acoust. Soc. Amer. 1950. Vol. 22. P. 824—826.
 Lenneberg E. H. Biological foundations of language. New York; London, 1967. 489 p.
 Liberman A. M., Cooper F. S., Harris K. S., McNeilage P. F. A motor theory of speech perception // Proc. Speech Commun. Seminar. Stockholm, 1962. Sess. D. 3. P. 1—10.
 Licklider J. C. N., Miller G. A. Perception of speech II Handbook of Exp. Psychol. / Ed. J. D. Stebins, New York, 1951. P. 1040-1074.

- (Linden E.) Линден Ю. Обезьяны, человек, язык. М., 1981. 272 с.
- Mason R., Zemlin W. The phenomenon of vocal vibrato // Contributions of voice research to singing / Ed. J. Large. Houston, 1982. P. 241—262.
- Moljese D. L. Cerebral asymmetry in infants, children and adults: auditory evoked responses to speech and music stimuli // J. Acoust. Soc. Amer. 1973. Vol. 53. P. 363A.
- Nagafuchi M. Development of dichotic and monaural hearing abilities in young children // Acta otolaryngol. 1970. Vol. 69. P. 405.
- Nottebohm F. Origins and mechanisms in the establishment of cerebral dominance // Handbook of behavioral neurobiology / Ed. M. S. Cazzaniga. New York, 1979. P. 295—344.
- Petersen M. R., Beecher M. D., Zoloth S. Д., Moody £>, Stelliss W. L. Neural lateralization of species vocalization by Japanese macaques (*Macaca fuscata*) II Science. 1978. Vol. 202. P. 324—327.
- Potter R. K., Kopp G. A., Green H. C. Visible speech. New York, 1947. 441 p.
- Seashore C. E. Psychology of the vibrato in voice and instruments. Vol. 3. Iowa, 1936. 159 p.
- Sedlacek^K, Sychra A. Hudba a slovo z experimentalniho hlediska. Praha, 1962.
- Sparks R., Geschwind N. Dichotic listening in man after section of neocortical commissures // Cortex. 1968. Vol. 4. P. 3—16.
- (Springer S., Deutsch H.) Спрингер С., Деич Г. Левый мозг, правый мозг / Пер. с англ. М., 1983. 256 с.
- Sundberg J. Articulatory interpretation of the «singing formants» // J. Acoust. Soc. Amer. 1974. Vol. 55. P. 838—844.
- Sundberg J. Formant technique in a professional female singer // Acustica. 1975. Vol. 32. P. 89—96.
- Sundberg J. Formant structure and articulation of spoken and sung vowels // Contributions of voice research to singing / Ed. J. Large. Houston, 1982. P. 339—358.
- Wada J. A. Pre-language and fundamental asymmetry of the infant brain // Evolution and lateralization of the brain / Ed. S. J. Dimond, D. A. Blizzard // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1977. Vol. 299. P. 370—379.
- Williams C., Stevens K. Emotions and speech: some acoustical correlates // J. Acoust. Soc. Amer. 1972. Vol. 52. P. 1238—1250.
- (White E., Brown D. M.) Уайт Э., Браун Д. М. Возникновение человека. Первые люди. М., 1978. 160 с.
- Wolf S. K., Stanley £>, Sette W. J. Quantitative studies on the singing voices // Contributions of voice research to singing / Ed. I. Large. Houston, 1982. P. 307—328.

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РЕЧЕВОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

ЦЕНТРАЛЬНАЯ И ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ РЕЧЕВОЙ ФУНКЦИИ

Звуковая речь как способность знаково-символического выражения предметов и явлений окружающего мира, отражения собственных состояний с использованием разных уровней обобщения, так же как и музыкальное творчество, является уникальной способностью человека. И. П. Павлов считал, что на определенном этапе эволюции животного мира произошел качественный скачок: из массы звуковых сигналов выделилось слово (эта «чрезвычайная прибавка к механизмам нервной деятельности»), оно «составило вторую, специально нашу сигнальную систему действительности» (Павлов, 1951, с. 232—233). Именно слово, этот «сигнал сигналов», посредством которого осуществляются обобщение и абстракция, характеризующие «специально человеческое высшее мышление», стало той исключительной особенностью высшей нервной деятельности человека, которая обусловила его дальнейшее прогрессивное развитие. Оно резко расширило диапазон и качество восприятия, возможность передачи информации о внешнем мире и собственных состояниях за счет звуковых конструкций, несущих определенную эмоциональную и смысловую нагрузку.

В животном мире широко используются различные формы сигнализации и коммуникации. Описаны звуки, сигнализирующие об опасности, пище, добыче, защите территории и пр., доказано коммуникационное значение поз и демонстраций, выявлена роль химических веществ в передаче сообщений (Протасов, 1965; Tinbergen, 1969; Морская биоакустика, 1970; Hinde, 1975; Neurobiology. . . , 1979; Жантиев, 1981; Никольский, 1984; Константинов, Мовчан, 1985). Показано, что антропоиды способны категориально воспринимать предметы и в деятельности реализовать их значение (КНх, 1983). В ходе сенсомоторного опыта приматы образуют понятия, классифицируя множество объектов по признакам (Вацуро, 1948; Ладыгина-Котс, 1959, 1965; Rensch, 1968; Фирсов, 1977; Фридман, 1979; Linden, 1981).

Однако ни один из представителей животного мира, широко использующих средства звуковой или иной формы коммуникации, не способен образовывать названия для вещей, классов объектов и формулировать определения для понятий. Это значит, что образы,,

построение которых находится в пределах их способностей, не отражаются в коммуникативных сигналах (Premak, 1977). Только у человека признаки, лежащие в основе классификации предметов и событий внешнего мира, связаны со словами родного языка и получают вербальные наименования. В случаях, когда человек владеет несколькими языками, количество наименований увеличивается,, но в основе познания остаются совокупности одних и тех же признаков. Последние соотнесены в памяти субъекта со способами применения классифицируемых объектов и понятий.

Очевидно, что превращение звуковой сигнализации в речь не может быть сведено к развитию механизмов порождения и дифференциации звуков. Несомненно, что в процессе эволюции появились предпосылки для генерации звуковой речи, определявшиеся развитием и совершенствованием периферического аппарата звукогенерации (Goerttler, 1973; Wind, 1973). Несомненно также, что стимулом для развития звуковой речи как последовательности акустических явлений служили расширяющиеся возможности координации деятельности фонационно-артикуляционного аппарата. Не вызывает, однако, сомнения обусловленность развития средств коммуникации в первую очередь дифференциацией и усложнением передаваемого смыслового содержания звукового сообщения. И если для восприятия я имитации сложных звуков нужны хороший слух и совершенный контроль высокоспециализированного звукопродуцирующего аппарата, то для понимания смысла имитируемых или оригинальных звуков необходима адекватная воспринимаемому звуковому потоку структура мозга, выступающего в качестве воспринимающего, обрабатывающего, запоминающего, сравнивающего и прогнозирующего устройства. Кроме того, в процессе эволюции на развитие ЦНС и соответственно на совершенствование способностей оперировать знаково-символическими конструкциями влияли, очевидно, различные внешние факторы, зависящие от предметов и явлений окружающего мира и общественно-исторического развития человека (Cole, Scribner, 1977; Лурия, 1979; Klix, 1983). Эти возможности человеческого мозга особенно ярко выступают в процессе обучения людей, пиленных одного или нескольких органов чувств (Мещеряков, 1974; Алраушев, 1983), и при структурно-функциональном сопоставлении системы акустической коммуникации у человека и животных.

Звуковая речь — ведущее звено системы акустической коммуникации человека. Система акустической коммуникации животных и человека состоит из нескольких различных, но взаимосвязанных компонентов (рис. 96). Это, во-первых, звук как физическое явление и тачальный элемент линии акустической связи. Во-вторых, это слух,ключающий рецепторную воспринимающую и мозговую анализирующую и интегрирующую системы. Далее следуют структуры мозга I процессы, связанные с интерпретацией акустического сообщения I организацией эффекторного управляющего сигнала. И, наконец, это поведение, реализуемое в движении, которое в свою очередь порождает звуки. Последние, являясь результатом локомоции, фокусации и артикуляции, характеризуются определенными физиче-

сними параметрами, которые при соответствующих условиях (мотивации, эмоции, потребности) «запускают» систему акустической коммуникации.

Акустическая сигнализация присуща различным представителям животного мира. Она обеспечивает внутривидовое общение, а в ряде случаев способствует реализации межвидовых отношений. Биоакустические сигналы животных интенсивно исследуются в специальных условиях: при осуществлении различных видов деятельности, при пищевом, половом, агрессивном, территориальном и материнском поведении.

В целом исследователи сходятся на том, что репертуар звуковых сигналов, обуславливающих или сопровождающих разные формы

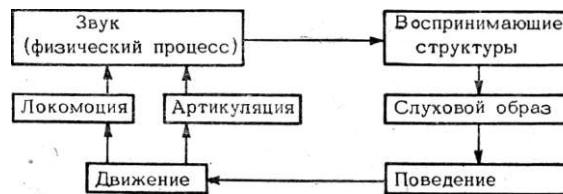


Рис. 96. Система акустической коммуникации животных и человека'(по: Вартанян, 1982).

поведения, достаточно ограничен. Это положение касается подавляющего большинства животных, относящихся к разным классам, включая человекообразных обезьян (Фирсов, Плотников, 1981). Характеристики сигналов определяются прежде всего намерением их источника (изучаемой особи) повлиять на поведение партнера. Генерация сигнала зависит от конкретной ситуации и аффективного состояния животного, а передача сообщения — от присутствия объекта, которому предназначается сигнал. Таким образом, коммуникация оказывается в неразрывной связи с конкретным состоянием и локальным событием. Классификация объектов по признакам и способность к обобщению, выявленные у приматов, не находят эквивалентов в их звуковых сигналах.

Речь человека состоит из звуков, организованных в определенные последовательности, которые создаются благодаря координированным движениям высокоспециализированного фонационно-артикуляционного аппарата (Речь. . . , 1965; Механизмы речеобразования. . . , 1966). Ни одно животное, включая человекообразных обезьян, не располагает аппаратом, способным создавать такое количество дискретных звуковых конструкций, как речевой тракт человека. Чтобы акустические последовательности могли стать средством коммуникации, они должны состоять из определенного количества различных и исключающих друг друга элементов. Если звук несет какую-либо функциональную нагрузку, т. е. его замена приводит к изменению смысла словесного сообщения, то его можно рассматривать как «элементарную единицу» речи. Звуки речи, замещение которых изменяет

смысл слова, принято называть фонемами. Например, слова «зов», «ров», «шов» отличаются только первыми звуками, слова «бак», «бук», «бок» — вторыми, а слова «воз», «вол», «вор» — третьими звуками (фонемами). Фонемы используются обычно лингвистами как минимальные единицы для характеристики языка, но количество лингвистических и психологических фонем неодинаково (Физиология речи, 1976; Исследования. . ., 1985).

Интерпретация слова может определяться не лингвистическими фонемами, а содержанием предложения. Так, слова, совершенно идентичные по составу и звучанию (например, «коса»—«коса», «ласка»—«ласка»), имеют разное смысловое значение в зависимости от контекста, в котором они представлены.

Таким образом, слова складываются из фонем, слитная речь манипулирует словами и отношениями. И если фонема обладает «тиранической» властью над словом, то власть слов в речевом потоке далеко не абсолютна. Сочетания слов регламентируются правилами грамматики, в результате использования которой образуется значение высказывания. Замена слов, используемых для отражения и хранения опыта, содержащего перцептивную информацию, не затрагивает смысловых или семантических структур, соотнесенных с понятиями, действиями и отношениями между действиями и понятиями (Lindsay, Norman, 1974). Синтаксические правила позволяют применять знаки, указывающие на более ранние и более поздние семантические единицы.

Следовательно, между звуковым образом (формой) и понятием (значением) устанавливается взаимозависимость, которая организуется в процессе обучения, когда они впервые объединяются в памяти. Сам по себе процесс формирования речевых звуков продолжительных! и сложный. Этот процесс даже в периоды особой, наиболее высокой готовности нервной системы к фиксации данных, приобретаемых во время обучения, требует нескольких лет интенсивной тренировки. В ходе эмбрионального развития у человека волокна голосовых связок соединяются с волокнами кольцевой мускулатуры гортани, что создает условия для усвоения движений, приводящих к звуковой речи (Goerlitter, 1973; Wind, 1973). Именно это существенное отличие анатомической организации речевого тракта человека от вокального тракта человекообразных обезьян обусловило отсутствие заметных успехов при попытках обучить последних генерации звуковой речи (Gardner, Gardner, 1969, 1975).

Управление деятельностью речевого аппарата осуществляется высшими отделами мозга человека — корой больших полушарий, значительные участки сенсорных и моторных областей которой приобретают исключительную функциональную специализацию (см. последний подраздел). Сравнение корковой презентации речевой функции человека и вокализационной функции у приматов дает основание утверждать, что в функциональной архитектуре высших кортикальных функций наиболее разительные различия касаются именно тех структур, которые обеспечивают порождение и понимание звуковых (речевых) событий.

Не менее важным представляется развитие контроля речевой деятельности за счет богатейших возможностей получения обратных связей (см. следующий раздел), имеющих определяющее значение для коррекции процессов обучения речи. Для включения обратных связей необходима также высокая специализация соответствующих корковых центров зрительного, слухового и проприоцептивного контроля.

Рассматривая звуковую речь как конечное, но одновременно и как начальное звено системы акустической коммуникации человека, необходимо подчеркнуть, что она отражает процессы по крайней мере двух порядков. Это, во-первых, возможности периферического звукогенерирующего аппарата и соответствующих центральных (речедвигательных) механизмов мозга. Последние управляют деятельностью речеобразующих органов и координируют ее с помощью систем обратной связи за счет контроля результатов мышечной активности и возникающих на ее основе звуковых форм. Звуковые эффекты наряду с кинестетическими раздражителями в случае соответствующего подкрепления могут быть зафиксированы в памяти в виде речевых программ. В связи с этим необходимо подчеркнуть, что И. П. Павлов придавал большое значение кинестетическим раздражениям речевых органов для формирования сигнального действия слова (Павлов, 1951).

Во-вторых, это центральные механизмы мозга, обеспечивающие собственно возможности создания и соответственно восприятия звуковых форм как систем знаков и символов. И если речедвигательная деятельность соотносится преимущественно с мозговыми механизмами экспрессивной речи в ее развернутом моторно-акустическом выражении, то знаково-символическая деятельность соотносится с механизмами внутренней импрессивной речи, связывающей языковые и речевые функции мозга (Соколов, 1967; Жинкпн. 1982). Взаимодействие речедвигательной и речеязыковой функций мозга обуславливает как коммуникативные, так и познавательные интеллектуально-мнестические аспекты деятельности человека.

Сама по себе речь в ее периферическом выражении — генерации дифференцированных акустических последовательностей — является примером высококоординированной произвольной моторной активности. Стабилизация высоты и громкости звуков, их модуляция и сочетание друг с другом с помощью переменных резонансных емкостей нелинейной колебательной системы с высоким коэффициентом подавления (Flanagan, 1968) являются трудной задачей для управляющих механизмов мозга и требуют длительного обучения. Именно в процессе обучения происходит дифференциация фонологических форм в дробные речевые единицы с четкими дискретными различительными признаками — как по месту их образования в речевом тракте, так и по акустическим характеристикам (Penfield, Roberts, 1964, с. 216—237).

Что касается восприятия и запоминания речевых звуков,, то эти процессы должны осуществляться по тем же принципам, что и переработка информации о характеристиках любых объектов. При этом

акустические «звучания» признаки служат своеобразным мостом, который связывает моторно-акустические и смысловые признаки объекта речи. Эта взаимосвязь организуется в раннем онтогенезе человека, когда происходит дифференциация фонем (Piaget, 1969), а затем заучивается связь звучания и значения, которая сохраняется всю жизнь. К середине второго года формируется номинативная функция слова (Piaget, 1969), после чего начинается взаимодействие между речевыми и познавательными (интеллектуально-мнестическими) процессами за счет включения структур памяти, опосредующих оба вида опыта организма (Выготский, 1956; Лuria, 1969; Linden, 1981; Величковский, 1982; Klix, 1983). Можно думать, что структурно-функциональной основой взаимодействия сенсорных и моторных процессов, обеспечивающих восприятие и продукцию речи, является развитие и специализация новой коры большого мозга. Эта специализация реализуется одновременно с дифференциацией новой коры и с расширением ее связей с различными по своему функциональному назначению подкорковыми сенсорными, моторными, ассоциативными и эмоциогенными (мотивационными) областями мозга.

Все вышесказанное позволяет рассмотреть наиболее существенные различия системы акустической коммуникации у животных и у человека. В структурном отношении — это расширение, дифференциация и специализация тех зон мозга, которые участвуют в образовании и восприятии звуковых сигналов и речи. Наиболее существенные различия между совершенством сенсомоторных координаций отмечаются именно в сфере звуковой коммуникации. Несомненно возрастающее значение обучения и индивидуального опыта и соответственно базиса долгосрочной памяти у человека по сравнению с таковыми даже у наиболее высокоорганизованных человекообразных обезьян. С функциональной точки зрения у животных очевидно конкретное сигнальное значение звуковых форм, издаваемых ими в процессе деятельности, внутри- и межвидового взаимодействия. Каждый звуковой сигнал узко ограничен областью передачи сообщения, которое в акустическом и смысловом отношении тождественно для партнеров по коммуникации. В то же время отсутствие расчлененности сигналов на дискретные единицы обуславливает их диффузное значение. Один и тот же звук может являться признаком вида, пола, возраста и субъективного состояния коммуниканта. Речевая коммуникация человека опирается на тождественность сообщения не по акустическим, а по смысловым признакам. Это значит, что в основе речевой деятельности человека лежит нерасторжимое единство коммуникативной и интеллектуально-мнестической функций. Единицы речи, посредством которых осуществляется передача сообщения, могут быть акустически различны и лишь до определенной степени объединены формальным грамматическим единством. Но их интегральная совокупность должна объединять предметно-образную и знаково-символическую системы коммуникантов, образуя специфическое смысловое единство и целостность отражения и в этом плане являясь для них тождественной. Именно это единство, смысловое

тождество, обеспечивает основные коммуникационные свойства речи — понимание и переводимость.

Речь как акустическое явление. Большинство звуков как биологического, так и небиологического происхождения (природные шумы, техногенные звуки) изменяются во времени. Даже музыкальные звуки, условно обозначаемые как чистые тоны, меняются достаточно быстро: последовательно угасают гармоники и окраска звучания изменяется. Особенno значительны временные изменения звуков речи как в течение произнесения изолированного звука, так и при переходе от гласных к согласным, и наоборот. В слитной речи вообще отсутствуют стационарные участки звуков, поскольку и форма, и период волн быстро сменяют друг друга на всех этапах речевого процесса. Последний представляет собой фактически непрерывную последовательность переходных акустических явлений.

Чтобы представить себе динамические вариации звуков от их зарождения до затухания, необходимо провести множество измерений мгновенных частотных спектров. Для более экономного описания необходима, однако, такая форма визуализации звукового поля, которая могла бы показать исследователю изменение качества и частоты звука в тех случаях, когда такое изменение происходит. Наиболее эффективный способ подобной записи, до настоящего времени успешно использующийся в различных модификациях при исследовании акустических характеристик речи (Физиология речи, 1976), был разработан Поттером и соавторами (Potter et al., 1947). Прибор для анализа звуков получил название звукового спектрографа, а записи речи, которые он воссоздает, называют визуализированными динамическими спектрограммами речи (Коек, 1974).

Таким образом, для графического изображения в звуковом спектрографе используются частотная и временная координаты: по горизонтальной оси откладывается время, но вертикальной — частота. В таком изображении многочисленные гармоники, которые на мгновенных спектрах представлены вертикальными линиями, приобретают вид горизонтальных полос, степень затемнения которых соответствует интенсивности каждой частотной составляющей (см. гл. 9). Устройства, в которых используется описанный выше принцип частотно-временного анализа, обычно именуются приборами «Видимая речь». За прошедшие со времени появления первого такого прибора четыре десятилетия технические решения были значительно усовершенствованы, но описанный выше основной принцип не претерпел изменений. Разработка спектрографов типа «Видимая речь» позволила визуализировать наиболее важные звуковые характеристики речи. Следует, однако, отметить, что динамические спектрограммы дают возможность получить «текущие» во времени изображения относительной энергии частотных полос анализируемых сигналов, причем время наблюдения может быть различным. Но фазовый спектр при этом полностью теряется.

Каждый звук речи имеет уникальную акустическую характеристику. Частотные составляющие такого звука различаются не только у разных людей, но и у одного и того же человека в разных акустич-

ческих контекстах и при различных эмоциональных состояниях. Именно поэтому все еще остается открытым вопрос о том, какие общие акустические признаки используются человеком при анализе речевого сообщения. Более того, неизвестно, существуют ли вообще какие-либо универсальные физические признаки. Успехи, достигнутые при исследовании распознавания изолированных звуков речи (Lane. 1965; Liberman et al., 1967), к сожалению, не могут быть широко использованы для понимания закономерностей восприятия слитной речи.

При визуализации звуков речи исследователь получает сведения, позволяющие оценивать полосы частот, составляющих данный звук речи, их изменения во времени, сравнивать спектрографические изображения разных звуков, сходных по звучанию или по месту их образования в речевом тракте (Речь. . ., 1965; Flanagan, 1968).

Проще всего обстоит дело с гласными звуками. Еще Гельмгольц (Helmholtz, 1875) установил для разных гласных те определенные «характеристические» области частот, которые возникают при произнесении этих звуков. Гласные звуки содержат несколько гармонических составляющих, причем самая низкая из них соответствует резонансной частоте колебаний голосовых связок и называется основным тоном. Физиолог Германн собственный тон резонатора назвал формантой (по: Коек, 1974). Этот термин, быстро привившийся в науке, используется теперь не только для обозначения основного тона, но и для обозначения всех резонансных гармоник звука, издаваемого голосовыми связками. Каждый гласный звук состоит из множества формант, находящихся в кратных отношениях по частоте. Они дают довольно стационарную по характеристикам спектрограмму.

Форманты различных гласных звуков занимают разное положение по частотной шкале, что является своего рода ключом к идентификации некоторых гласных по спектрограммам. Поскольку место форманты по частотной шкале определяется положением языка и челюстей, то форманта не переместится по частотной шкале, даже если изменится частота гласного звука, определяемая голосовыми связками. Использование в спектрографе широкополосных фильтров позволяет подавить информацию о положении индивидуальных гармоник и дает отчетливое представление о положении наиболее выраженной форманты вне зависимости от высоты тона голоса. Таким образом, являясь коррелятом артикуляторных конфигураций речевого тракта, формантная структура, особенно первые две-три форманты, определяет основные особенности спектра гласных звуков (Fant, 1959; Carlson et al., 1975). В то же время необходимо помнить об очевидной роли высших формант гласных в передаче индивидуальных особенностей голоса диктора (Fant, 1970; Williams, Steven, 1972; Рамишвили, 1981).

В отличие от гласных звуков дифтонги характеризуются значительно более сложной картиной спектральных полос, которые изменяются по частотной шкале как по абсолютному расположению, так и по соотношению их ко времени. Здесь наиболее ярко выступает

частотная модуляция. Еще сложнее спектрографическая картина слогов. Она представляет собой не простую сумму отдельных звуков, а в значительной мере определяется последовательностью: согласный—гласный или гласный—согласный звуки. Моменты перехода от согласного к гласному и наоборот характеризуются кратковременной картиной изменения спектральной характеристики, как правило, различной при разной последовательности одних и тех же звуков (Коек, 1974).

Простое рассмотрение динамических спектрограмм речи дает основание полагать, что в них можно выделить некоторые свойства, которые используются слухом при опознании звуков речи. Действительно, в специальных исследованиях с применением естественных и искусственно созданных (синтезированных) звуков речи были выявлены некоторые акустические параметры, определяющие опознание и классификацию звуков (Liberman et al., 1956, 1957; Fry et al., 1962; Stevens et al., 1969; Анализ. . ., 1971; Голузина, 1971; Рамишвили, 1981).

В частности, оказалось, что стационарные гласные идентифицирую юя слуховой системой преимущественно по соотношению первой и второй формант, хотя третья форманта оказывает влияние на тембровые характеристики гласных. Комбинация двух фонем составляет переходный процесс, содержащий, как правило, кратковременный частотно-модулированный участок на спектрограмме, очень существенный для слуховой идентификации односложных слов. Согласные звуки определяются по характеру ширины полосы спектра и наличию или отсутствию в нем гармонических составляющих. Взрывные согласные идентифицируются не только по спектру и длительности, но и по переходному процессу перед второй формантой следующего гласного. Изменение первой форманты обеспечивает различение между звонкими и глухими взрывными согласными. Более подробно восприятие звуков речи описано в специальных исследованиях (Галунов, Чистович, 1965; Чистович, 1970а, 19706, 1976; Чистович, Кожевников, 1972; Цемель, 1971; Физиология речи, 1976).

Но дадим перечисленные примеры свидетельствуют о том, что опознание звуков речи осуществляется по многим акустическим особенностям, среди которых особое значение имеют соотношения формант и кратковременные переходные процессы.

Казалось бы, человек способен научиться читать спектрограммы произнесенных слов так же, как он читает обычный печатный текст. Если бы это стало возможным, такой способ восприятия речи мог бы существенно расширить арсенал средств, используемых при обучении пониманию речи людей, лишенных слуха. Такие попытки делались, но это оказалось чрезвычайно сложной задачей. Один и тот же звук, произнесенный мужчиной, женщиной и ребенком, различается расположением формантных частот, которое зависит от размеров полости рта говорящего. Следовательно, один и тот же звук имеет разное спектрографическое представление. Именно эта разница в положении резонансных частот затрудняет интерпретацию видимой речи в ее спектральном изображении и приводит к заключению

о том, что сколько людей — столько и спектrogramм. Зависимыми от диктора — его пола, возраста, роста — оказываются не только средние значения формантных частот, но и их динамика, проявляющаяся как в фонемных переходах, так и на квазистационарных участках гласных (Рамишвили, 1976).

Вариабельность спектрографических картин, связанная с индивидуальностью голоса, зачастую рассматривается как причина, которая лежит в основе невозможности чтения речи по спектrogramмам. Можно думать, однако, что данный факт отражает и некоторую принципиальную сторону механизма восприятия речи, а именно то, что спектрографическая пространственно развернутая картина временного процесса не содержит достаточного уровня формализации, присущего знаково-символическим отображениям внешнего мира, которыми оперирует мозг.

Речь как результат деятельности фонационно-артикуляционного аппарата. Описанные выше акустические особенности речи определяются координированной активностью множества органов, объединяемых под общим названием фонационно-артикуляционного аппарата, или речевого тракта. Фонация обеспечивается деятельностью голосовых связок, артикуляция — двигательной активностью ряда анатомических образований, расположенных в области горла, **ротовой** полости и лица. Источником акустической энергии при речеобразовании служат мышцы грудной клетки и брюшного пресса, регулирующие давление потока воздуха, проходящего через речевой тракт при дыхании. Источники возбуждения акустических колебаний перечислены в табл. 5.

Колебательные процессы, возникающие в результате включения источников акустических колебаний, подвергаются управляемой фильтрации в речеобразующих органах, которые создают сложный частотный фильтр с переменными свойствами. Поэтому даже при одинаковом спектре источника колебаний спектры излучаемых звуков существенно различаются. Как уже упоминалось выше, формантный состав звука (максимумы в спектре звуков речи) соответствует резонансным пикам, связанным с собственными частотами речевого тракта.

Артикуляторные движения, осуществляемые в процессе речеобразования, сводятся преимущественно к сужению и расширению; речевого тракта в различных его областях и к изменению его конфигурации. В естественной речи частота следования артикуляторных движений велика (Чистович, 1976), причем их осуществление зависит от совершенства центральной системы управления, реализующегося за счет сигналов, исходящих из разных зон мозга, обозначаемых как речевые (см. следующий подраздел).

Подробное описание и характеристика физических процессов, обеспечивающих речеобразование, представлены в ряде специальных исследований, в обзорах и руководствах (Fant, 1964; Licklider, Miller, 1951; Flanagan, 1968; Вопросы теории. . ., 1971; Чистович, Кожевников, 1972; Физиология речи, 1976; Чистович, 1976).

Источники возбуждения акустических колебаний и их характеристики

Анатомическая область	Причина колебаний	Период колебаний	Спектр
Голосовые связки	Изменения подсвязочного давления в процессе дыхания — выдоха; турбулентный поток воздуха у частично сомкнутых голосовых связок	Зависит от массы и упругости связок и величины подсвязочного давления	Гармонический
Речевой тракт — 80на между голосовыми связками и губами	Турбулентный поток воздуха в зонах сужения	Зависит от степени сужения по поперечному сечению речевого тракта и места сужения	Гармонический и (или) непериодический
Область смычки — губы, ротовая полость	Переходный процесс в речевом тракте при размыкании смычки	Зависит от степени участия голосовых связок и места размыкания	Непериодический широкополосный

С точки зрения физиологии речеобразования особого внимания заслуживает рассмотрение периферической иннервации и деятельности артикуляторных органов (Речь. . ., 1965; Механизмы речеобразования. . ., 1966; Воронин и др., 1974; Schram, Syka, 1975; Крылов и др., 1984) и теории голосообразования (Husson, 1974), а также вопрос о роли сигналов обратной связи в организации речеобразовательного процесса (см. предыдущий подраздел). Эти вопросы имеют большое значение для разработки и реализации программ обучения в случаях глухоты и при коррекции речи у людей, страдающих заиканием (см. гл. 9). Исследования центрального управления, активностью голосового источника колебательного процесса, его активный запрограммированный характер, выявленный в результате изучения акустической обратной связи при голосообразовании, и использование метода хронаксиметрии возвратного нерва внесли не только существенный вклад в фониатрию и педагогику подготовки певцов, но и дополнили теорию речеобразования (Морозов, 1967; Husson, 1974).

Речь как функция мозга. Кора больших полушарий головного мозга человека содержит три важнейших первичных сенсорных поля: 1) зрительное (в области шнорной борозды на медиальной поверхности затылочных долей правой и левой стороны, поле 17 по Бродману), 2) слуховое (в зоне поперечных извилин Гешля; оно составляет часть первой височной извилины каждой височной доли и глубоко проникает в латеральную сильвиеву борозду, поле 41

по Бродману), 3) соматосенсорное (в задней центральной извилине каждой стороны, поля 1—3 по Бродману). В передней центральной извилине правого и левого полушарий (поля 4 и 6 по Бродману) расположено первичное моторное поле, которое управляет мышцами лица, конечностями и туловища. Именно оно определяет произвольную двигательную активность человека, существенной частью которой является речь и письмо. Помимо первичных, существуют также вторичные сенсорные и моторные поля, расположенные в непосредственной близости к первичным зонам. Взаимодействие различных корковых зон осуществляется как за счет транскортических ассоциативных связей, так и корково-таламических и соответствующих таламо-корковых связей. Последние занимают исключительно важное место в сенсорном обеспечении корковых зон: по существу вся поверхность коры может рассматриваться как проекционное поле таламического уровня (Walker, 1938; Батуев, 1981; Батуев, Куликов, 1983). В свою очередь корковые поверхности мозга объединены системой обратных связей с различными ядрами таламуса. Таким образом, кора больших полушарий и таламус представляют собой единый структурно-функциональный комплекс (Батуев, 1976, 1981; Батуев, Бабминдра, 1976; Богословская, Солнцева, 1979). Это положение, вполне обоснованное морфофункциональными и нейрофизиологическими методами при исследовании мозга животных и, в частности, обезьян (Walker, 1938), может быть полностью приложимо и к человеку, поскольку нет оснований считать, что принципиальный плац корково-подкорковых взаимоотношений у человека имеет нечто существенно отличное по сравнению с животными.

Такое тесное объединение коры и ближайшей к ней подкорки имеет место, по-видимому, и в случае реализации высокоспециализированной речевой функции. Об этом свидетельствуют данные о нарушениях речи при поражении базальных ганглиев и таламуса, а также изменения речи, наблюдаемые в условиях электрической стимуляции различных подкорковых структур. Например, остановка речи, возникающая при электрической стимуляции некоторых корковых зон (Ojemann, 1979), отмечается также и при стимуляции таламических ядер (Смирнов, 1976), а различные изменения речевой функции имеют место при электрической стимуляции как корковых, так и таламических образований (Sem-Jacobsen, 1968; Ojemann, Ward, 1971; Бехтерева, 1980). Следовательно, данные о локализации речевых функций в корковых областях, полученные в ходе нейрохирургических операций при электрическом раздражении коры, а также материалы, полученные на основе анализа различных форм афазий и апраксий при локальных поражениях коры (Penfield, Roberts, 1959; Лурия, 1969, 1975; Трауготт, Кайданова, 1975), не могут быть достаточным основанием для утверждения об исключительно корковой локализации функций речи.

Распределение такой высокоспециализированной функции человеческого мозга, как речь, глубоко асимметрично. Лингвистические способности определяются преимущественно левым полушарием. Как твердо установленный факт в настоящее время приводится схема

локализации трех взаимосвязанных речевых зон (рис. 97). Это зоны, расположенные в задней височной области, нижней части центральной извилины и в дополнительной моторной коре левого полушария, действуют как единый механизм, несмотря на территориальное разобщение (Pribram, 1975).

Благодаря наличию внутрикорковых связей эти зоны объединены в единое целое. В соответствии с существующими представлениями они связаны между собой короткими и длинными пучками нервных волокон (Geschwind, 1982). Пути осуществления кооперации различных областей представляются следующими (рис. 98).

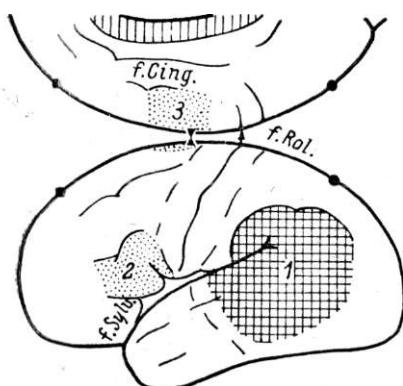


Рис. 97. Схема трех взаимосвязанных речевых полей, различных по важности (по: Pribram, 1975).

1 — теменно-затылочное поле, включающее зону Вернике; 2 — переднее лобное поле (зона Броука); 3 — дополнительное моторное поле, значение которого выявляется при поражении других речевых полей.

ной извилине. Связь зоны Вернике, и зоны Броука обеспечивается группой волокон, называемой дугообразным пучком. В зоне Броука сведения, поступившие из зоны Вернике, приводят к возникновению детальной программы артикуляции, которая реализуется благодаря активации лицевой области моторной коры, управляющей речевой мускулатурой. Если слово поступает через зрительную систему, то сначала включается первичная зрительная кора. После этого информация о прочитанном слове направляется в угловую извилину, которая связывает зрительную форму данного слова с его акустическим аналогом в зоне Вернике. Дальнейший путь, приводящий к возникновению речевой реакции, такой же, как и при чисто акустическом восприятии.

Однако для осуществления речевой деятельности в целом, по-видимому, недостаточно только внутрикорковой обработки информации. Тот факт, что иссечение участков коры между речевыми зонами не приводило к нарушениям речевой деятельности, трактуется как доказательство неразрывной и необходимой связи корково-таламической системы.

ческих образований. Взаимодействие между зонами, расположенными в коре, осуществляется не только по горизонтали, т. е. через корково-корковые ассоциативные связи, но и по вертикали — через ядра таламической области. Можно думать, что развитие в процессе эволюции новых функциональных отделов коры, столь выраженное у человека, сопровождалось распределением и совершенствованием функций, выполнявшихся старыми отделами коры и различными полями серого вещества мозгового ствола у предков человека.

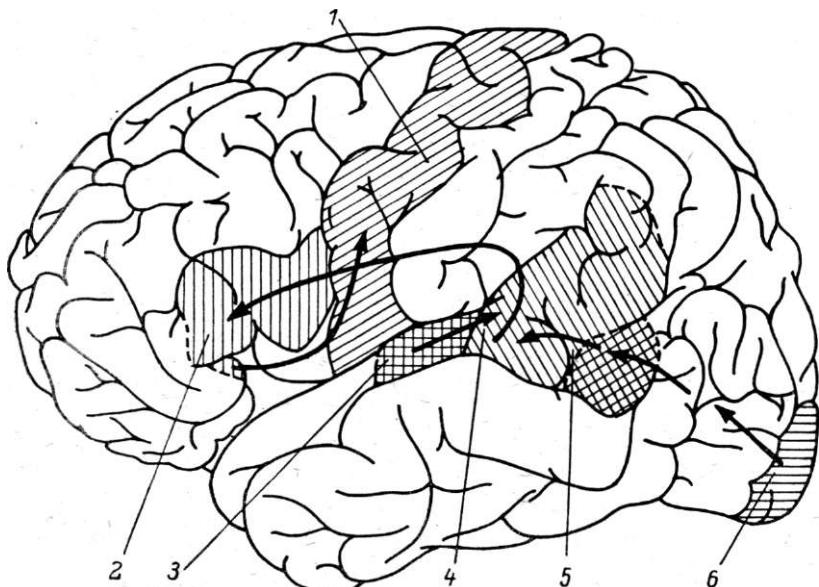


Рис. 98. Внутрикорковые пути реализации единства деятельности различных слухоречевых зон (по: Geschwind, 1982).

Стрелками на схеме указаны пути, связывающие различные речевые зоны, необходимые для восприятия, понимания и реализации двигательной программы речи, 1 — моторная кора; 2 — зона Брока; 3 — первичная слуховая кора; 4 — зона Вернике; 5 — угловая извилина; 6 — первичная зрительная кора.

На рис. 99, А даны известные схемы речевых корковых полей левого полушария. Они явились результатом анализа множества литературных данных, которые были получены в процессе изучения различных речевых расстройств при очаговых поражениях мозга, а также в условиях точечного электрического раздражения коры во время нейрохирургических вмешательств (обзор см.: Penfield, Roberts, 1959, с. 59—82). Все эти сенсорные и моторные области принимают участие в обеспечении восприятия и продукции речи.

Аналогичные речевые расстройства не возникают при повреждении симметричных областей правого полушария, а карта речевых областей, построенная на основании данных, полученных при электрическом раздражении, приводимая для правого полушария, отличается от карты левого полушария (99, Б). Симметричными пред-

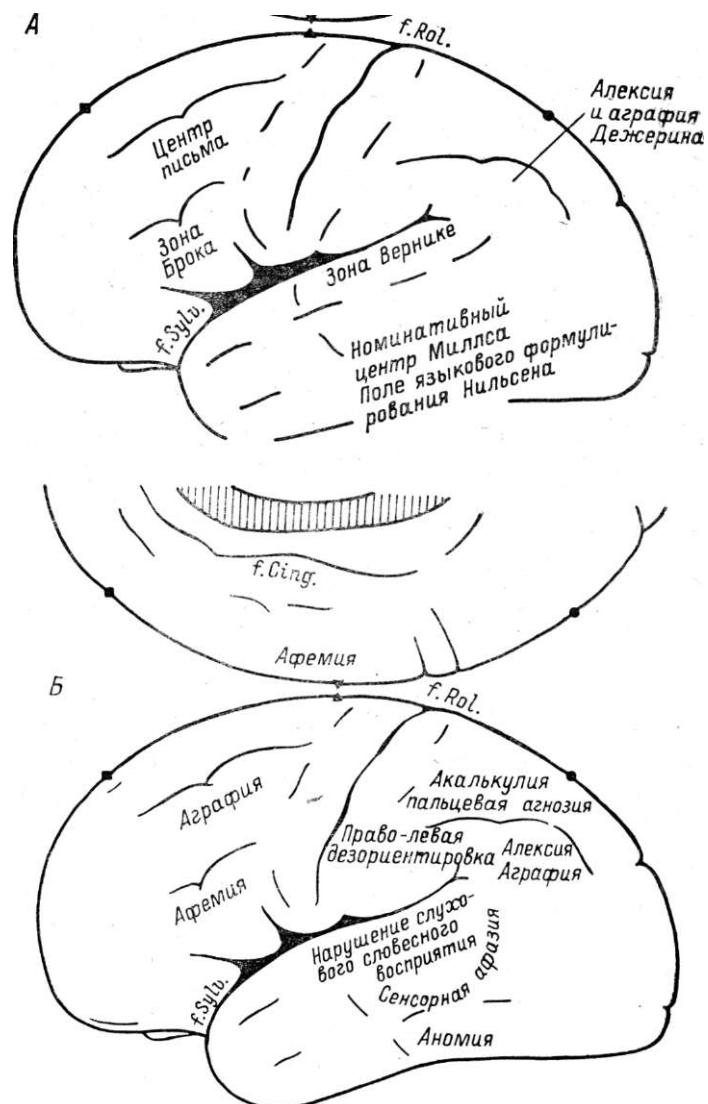


Рис. 99. Речевые функции различных зон коры левого полушария (A) в нарушения речи, возникающие при повреждении этих зон (B) (по: Penfield, Roberts, 1959; Pribram, 1975).

ставляются лишь зоны иннервации речевой (лицевой) мускулатуры (рис. 100). Казалось бы, налицо анатомически жесткая локализация и латерализация центров, управляющих различными действиями, связанными с воспроизведением, запоминанием и восприятием речи.

Однако⁷ по*мере накопления клинических и экспериментальных данных стройная концепция локализации функций речи все более

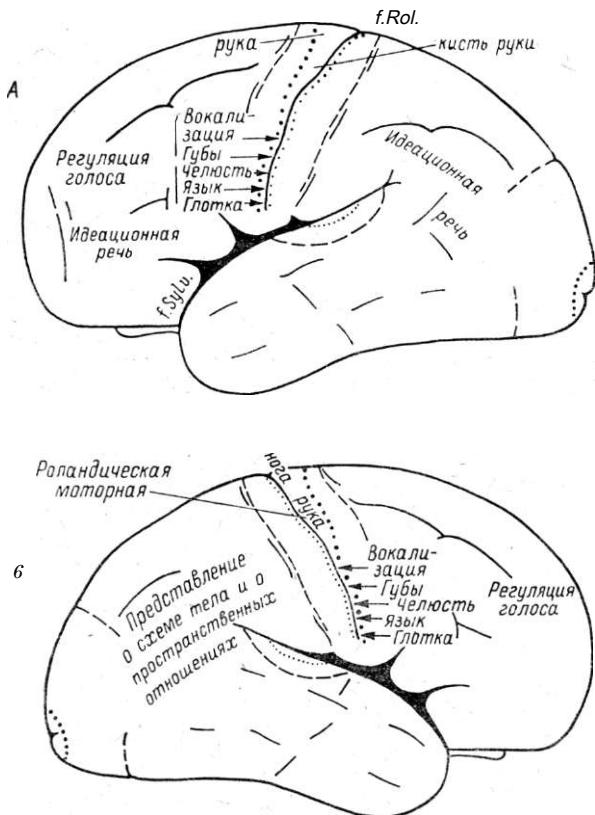


Рис. 100. Корковые поля левого (А) и правого (Б) полушарий, имеющие отношение к моторным механизмам (по: Pribram, 1975).

ставилась под сомнение (см. обзор: Pribram, 1975, с. 388—401). В частности, при операции фронтальной лоботомии ни в одном из проанализированных 10 000 случаев не наблюдалось экспрессивной моторной афазии, несмотря на то что хирургический инструмент проходил через зону Брока, вызывая ее повреждение (Pool et al., 1949). Удаление в правом полушарии зоны коры, симметричной зоне Брока в левом полушарии, приводило к восстановлению речи у больных-кататоников, которые не говорили до операции более 20 лет (Mettler, 1967). Этот факт, вероятно, можно рассматривать как один из первых в цепи доказательств о реципрокном взаимодействии полу-

шарий и о тормозящем влиянии правого полушария на осуществление речевых функций левого (Балонов, Деглин, 1976). Было установлено также, что в условиях глубокой патологии различных корковых речевых зон во многих случаях осуществление речевой функции берут на себя сохранившиеся отделы коры как левого, так и правого полушария (Penfield, Roberts, 1959). При оперативных вмешательствах, затрагивающих зону Брука, а также прецентральную извилину, где сосредоточены по установленным представлениям речедвигательные механизмы, возникает постоперационная переходящая дисфазия. Степень ее коррелирует не с зоной локализации повреждения, а с его суммарным объемом: чем большая зона была удалена, тем глубже дисфазия. Однако через разные периоды после операции речевоспроизводящая функция восстанавливается практически в полном объеме. Изложенные выше факты, а также различные наблюдения в области неврологии и нейрохирургии позволяют считать, что речевая функция широко распределена в мозгу, а речевые структуры в значительной мере полифункциональны в отношении выполнения различных сторон этой в целом высокоспециализированной функции человеческого мозга. При этом критически важным для осуществления тех или иных сторон речевой функции является не интактность какой-либо одной зоны, а сохранение возможности взаимодействия множества речевых зон, в котором участие одной из них является необходимым звеном. При таком подходе не вызывает удивления, что степень нарушений речи определяется объемом поврежденной мозговой ткани, соотносящейся с выполнением речевой функции. По-видимому, в функционировании речевой системы проявляется достаточно отчетливо принцип жестких и гибких звеньев обеспечения деятельности мозга (Бехтерева, 1971, 1980).

Несмотря на существующие противоречия в трактовке результатов наблюдений, полученных при очаговых поражениях мозга, электрическом раздражении коры и подкорковых образований мозга, анализе различных форм афазий, все исследователи сходятся на том, что корковые отделы левого полушария, питаемые средней мозговой артерией, играют особую специфическую роль в организации восприятия, запоминания и воспроизведения речевого материала. Именно эти зоны можно рассматривать в качестве жесткого звена, необходимого для полноценного осуществления речевой функции как единого процесса. Зоны коры мозга, расположенные впереди среднемозговой артерии, особенно важны для осуществления экспрессивной речи, зоны, расположенные сзади, — для восприятия смысла речи. Если объединить схеме те зоны коры мозга, повреждение которых приводит к различным формам афазии, то можно видеть, что почти вся поверхность коры больших полушарий левой половины мозга имеет отношение к речевой функции (рис. 101). Если учесть, что взаимодействие речевых корковых зон осуществляется преимущественно по вертикали, через таламические ядра, то можно с уверенностью говорить о широком распределении речевой функции также и в различных подкорковых образованиях мозга.

Благодаря развитию методов раздельного тестирования функций

правой и левой половины мозга в условиях рассечения передней комиссуры с целью лечения некоторых заболеваний (Sperry, 1969) было обнаружено множество интересных фактов. Оказалось, что функции, связанные с осуществлением вербализованного и невербализованного мышления, с опознанием речевых звуков, двигательным выражением устной и письменной речи, латерализованы (рис. 102). Исследования восприятия речи в условиях глубокой патологии

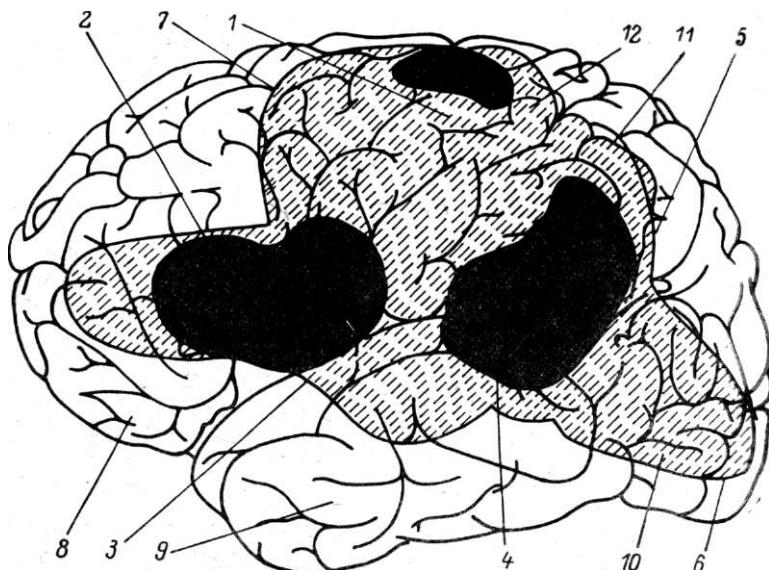


Рис. 101. Схематическое изображение областей коры левого полушария, имеющих отношение к речевой деятельности (по данным электрического раздражения и очаговых поражений мозга). (Использованы материалы, содержащиеся в работах: Teuber, 1964; Лурия, 1967).

1—6 — как на рис. 98; 7 — лобная доля; 8 — обонятельная луковица; 9 — височная доля; 10 — затылочная доля; 11 — теменная доля; 12 — соматосенсорная кора. Зачернены и заштрихованы области, раздражение и поражение которых вызывают соответственно глубокие и частичные нарушения речи.

логии — временного выключения одного из полушарий мозга при лечебном электросудорожном припадке — позволили уточнить многие вопросы, связанные с функциональной специализацией полушарий в осуществлении различных сторон речевой функции (Балонов, Деглин, 1976).

В какой мере интересные данные, полученные в таких условиях, приложимы к нормально функционирующему мозгу — вопрос, требующий тщательного анализа (Springer, Deutsch, 1983). В этом отношении могло бы оказаться существенным сопоставление данных, полученных в условиях лечебного электросудорожного припадка, с результатами изучения межполушарной асимметрии при помощи дихотического метода слухового тестирования нормально функционирующего непатологического мозга (см. гл. 9). Метод дихотического

исследования, широко применяемый в последнее десятилетие, к сожалению, имеет также определенное ограничение, накладываемое самой структурой слуховой системы. Звук, воспринимаемый одним ухом, неизбежно передается в оба полушария мозга (рис. 103). Слуховая система содержит 3—6 уровней переключения и не менее 3 мощ-

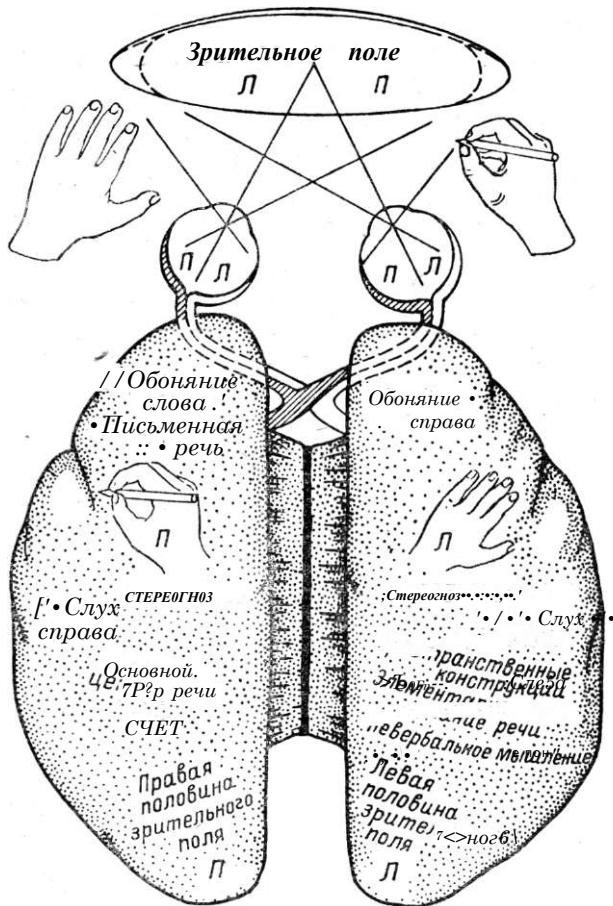


Рис. 102. Латерализация функций правой и левой половин мозга, связанных с различными сторонами речевой деятельности (по: Sperry, 1984).

ных перекрестов. Количество неперекрещенных волокон несколько меньше, чем перекрещенных (Богословская, Солнцева, 1979), однако такое соотношение существует только при рассмотрении конкретных уровняй перекрестов, особенно нижнего уровня — продолговатого мозга. Каково же реальное соотношение волокон, идущих от правого и левого^уха после первого синаптического переключения, на уровне второго-третьего (мост, средний мозг, таламус) переключения, неизвестно. Сколько раз перекрещивается путь, идущий от конкретных

рецепторных зон, и в какую половину мозга на корковом уровне он попадает, не изучено. Материалы нейрофизиологического изучения бинаурального слуха животных (Альтман, 1972, 1983) дают основание полагать, что существует некоторое преобладание представительства уха, контрлатерального по отношению к исследуемой половине мозга.

Несомненно интересным фактом, выявленным в условиях дихотического тестирования, является некоторое «тормозящее» действие испилатерального по отношению к тестируемому уху полушария на функции контрлатерального (Kitura, 1961a, 1961b, 1963, 1967).

Очевидно, что в исследованиях латерализации слухоречевых функций дихотическим методом особое значение приобретает психофизическая процедура (раздражитель, инструкция, тренировка, способ ответа) и массивная статистическая обработка, адекватная поставленной задаче. Некоторые вопросы методов и результатов изучения латерализации слухоречевых функций рассмотрены в публикациях, посвященных специально этому вопросу (см. гл. 9).

Исследования, выполненные при очаговых поражениях мозга, комиссуротомии, временном выключении одного из полушарий, а также при участии здоровых испытуемых, обследованиях дихотическим методом, подтвердили, дополнили и расширили представление о межполушарных различиях функций сенсорного и моторного обеспечения речи. Концепция жесткой локализации и доминантности одного из полушарий трансформировалась в представление о взаимодополняющей функции специализированных зон мозга как в пределах одного, так и между двумя полушариями. При этом каждое полушарие специализировано к выполнению определенного арсенала слухоречевых функций.

Краткое и далеко не полное перечисление результатов исследования функциональной асимметрии мозга в отношении механизмов речи, полученных перечисленными выше методами, сводится к следующему. Тональный слух идентичен для обоих полушарий: пороги обнаружения длительных тонов при измерении на правом и левом ухе одинаковы в условиях временного выключения как правого, так и левого полушарий. Несомненна необходимость участия левого полушария в обнаружении и опознании артикулированных звуков речи, а правого — в опознании интонаций, транспортных и бытовых шумов, музыкальных мелодий. Восприятие и генерация звуков речи, а также более высокий уровень общей речевой активности обеспечиваются деятельностью левого полушария, а улучшение выделения сигнала из шума — деятельностью правого. Правое полушарие лишено способности реализовать действия, необходимые для продуцирования речи, но оно обеспечивает понимание устных указаний и написанных слов. Имеются также данные о том, что понимание речи, осуществляемое правым полушарием, ограничено конкретными именами существительными, в меньшей степени — отлагольными существительными, еще в меньшей степени — глаголами. Существуют также указания и на то, что правое полушарие не обеспечивает использования в речи различных грамматических форм.

Хотя левое полушарие по всем показателям, оцененным в различных исследованиях, оказалось ведущим в процессах речевой деятельности, особенно в логико-семантических операциях; участие правого полушария в речевой деятельности было несомненно установлено. Очевидно показано и регулирующее влияние правого полушария на речевые функции левого, в частности его тормозящие функции, снижающие высокую речевую активность левого полушария. Выявленные межполушарные различия в обеспечении речевой деятельности в определенной степени связаны с различиями в многосторонности познавательных процессов, реализуемых на основе участия каждого из них.

Следует отметить, что большинство исследований межполушарной асимметрии ограничивается чисто феноменологическим описанием эффектов, наблюдаемых при раздельном тестировании функций каждого полушария. В то же время исследования преимущественно последних полутора десятилетий дают все основания для постановки вопроса о значении структурных различий правого и левого полушарий в феноменологии функциональной асимметрии (Блинков, 1940; Geschwind, Lewitsky, 1968; Witelson, Pallie, 1973; Celesia, 1976; Le May, 1976; Кесарев, 1978; Galaburda et al., 1978; Адрианов, 1979, 1985; Geschwind, 1982, 1983). В частности, при исследовании *planum temporale* человеческого мозга в 100 случаях было обнаружено (Geschwind, 1982), что длина и ориентация сильвиевой борозды на правом и левом полушарии неодинаковы, а ее задняя часть, входящая в зону Вернике, существенно больше на левой стороне (рис. 104). Клеточная организация этой области, весьма характерной именно для человека, различается справа и слева не только у взрослых людей (Galaburda et al., 1978), но и у человеческого плода (Wada, 1977). Протяженность этой области в левом полушарии взрослого человека в семь раз больше, чем в правом, причем у плода наблюдается ее преимущественное развитие также с левой стороны. Эти данные позволяют поставить вопрос о соотношении приобретенных и врожденных лингвистических способностей человека на структурной основе — при изучении данных, полученных в пре- и постнатальном онтогенезе. При использовании церебральной ангиографии и компьютерной аксиальной томографии были также выявлены существенные отклонения от билатеральной симметрии мозга на живых людях в процессе диагностики мозговых нарушений (Le May, 1976).

Рис. 103. Схематическое изображение структуры межполушарных слуховых связей (A) и их детализации (B) (по: Lindsey, Norman, 1974; Вартанян, 1974).

На A: 1 — путь от левого уха; 2 — кохлеарное ядро; 3 — верхняя олива и ядра трапециевидного тела; 4 — нижнее двухолмие; 5 — внутреннее коленчатое тело; 6 — слуховая зона коры; 7 — путь от правого уха. I, II, III — уровни межполушарных перекрестков. На B: AN — слуховой нерв; VCN, DCN — вентральное и дорсальное кохлеарные ядра; LSO — латеральное ядро верхней оливы; IC — нижнее двухолмие; MGB — медиальное коленчатое тело; MZO — медиальное ядро верхней оливы; MTB — ядро трапециевидного тела; AC — слуховая кора. Аксионы нейронов различных областей, входящие в состав латеральной петли, обозначенные цифрами I к 2, идут от ядер с билатеральной иннервацией, а 3 — от контраполушарных ядер. I, II, III на Б — то же, что на А.

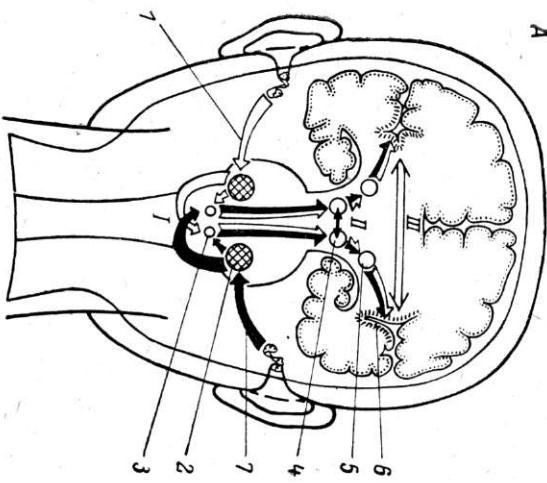
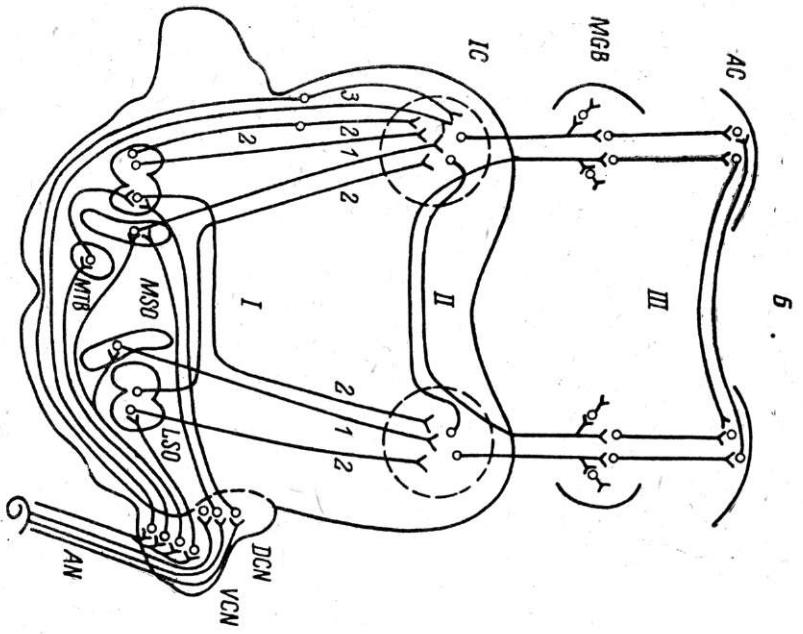


Рис. 104. Макроанатомические различия височных зон левого (А) и правого (Б) полушарий (по: Geschwmd, 1982).
^
j — сильвиева борозда; г — вона Верщше, £

Не умаляя значения феноменологического подхода к проблеме латерализации функций, связанных с речью, следует признать, что на современном этапе переход к изучению структурно-функциональных и нейрохимических основ асимметрии мозга является необходимым условием прогресса исследований в этой увлекательной области знаний. Работы, связанные с физико-химическими и нейрохимическими основаниями асимметрии, начаты и развиваются (Кизель, 1985). Однако остается открытым вопрос, какой тип связей, какие нейрохимические процессы приводят к специализации отдельных сторон единой речевой функции. Не выявлено, какими механизмами обеспечиваются замечательные компенсаторные возможности мозга в отношении речи при очаговых поражениях различного генеза. Неизвестно, за счет каких структур и процессов развивается речевая межполушарная асимметрия в онтогенезе человека и почему после развития речевых навыков замещение этой функции протекает длительно и сложно, как правило, не достигая совершенства. Остается открытым вопрос о том, почему до полного овладения речью возможна полная компенсация речевой функции даже при обширных повреждениях мозга (Bryden, 1982). Эти и многие другие проблемы настоятельно ждут своего разрешения (Брагина, Доброхотова, 1981; Springer, Deutsch, 1983) с учетом структурной организации мозга человека (Дзугаева, 1975).

Как уже подчеркивалось выше, первичные, вторичные сенсорные, моторные и слухоречевые поля входят в единую систему корково-таламической интеграции. Известны короткие и длинные связи между различными корковыми зонами и между симметричными зонами разных полушарий.

Именно на основе различных типов связей осуществляется координация, контроль и управление различными формами поведения, в том числе и его коммуникативными аспектами.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ основы взаимодействия речевой и слуховой систем

Мозговая система управления звукогенерацией. Для успешного функционирования системы координации произвольной двигательной активностью, высокоспециализированным случаем которой является речь человека и звуковая сигнализация высокоорганизованных животных, необходима реализация, как минимум, нескольких условий. Это — непрерывное соотнесение сведений, поступающих из внешнего мира, собственных программ моторных действий, врожденных или приобретенных в процессе обучения, и наличной информации, сохраненной в памяти как «прошлый» опыт. Непременным условием является также мотивационная составляющая коммуникативного процесса, участливая как в генерации звуковых образований, так и в оценке успешности выполнения действия, реализуемого в речи (Klix, 1983). Такая система координации и управления включает соответственно сенсорную, моторную и мо-

тивационную части и различные структуры памяти. Роль системы прослеживается, как минимум, в двух различных процессах — в процессе сенсорного анализа и в процессе выполнения конкретного моторного акта. Здесь нас интересует второй случай, когда при выполнении моторного акта сенсорное звено подчинено поступающим к нему моторным командам, модулирующим и перераспределяющим сенсорную информацию. В реальных условиях координация осуществляется на основе межсенсорной и сенсомоторной интеграции.

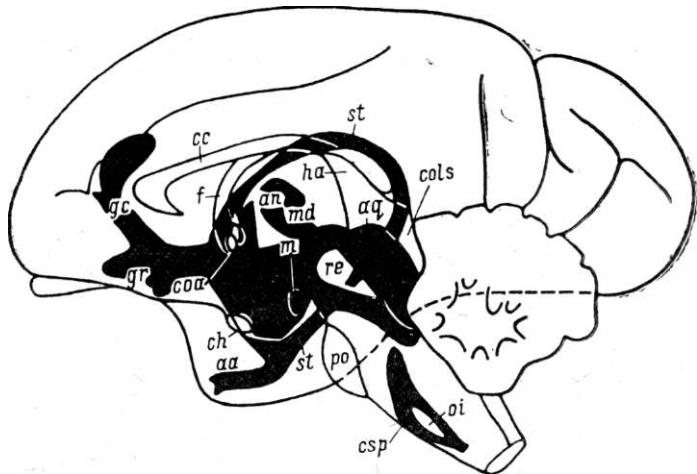


Рис. 105. Зоны мозга, управляющие авукогенерацией у обезьян (по: Ploog, 1981).

aa — передняя зона амидалы; *an* — переднее ядро; *aq* — центральное серое вещество; *cc* — мозолистое тело; *ch* — хиазма; *coa* — передняя комиссура; *cols* — верхний холм; *csp* — кортикоспинальный тракт; *f* — свод; *gc* — цингулярная извилина; *gr* — прямая извилина; *ha* — габенулярное ядро; *hip* — гиппокамп; *m* — мамиллярное тело; *md* — медиодорсальное ядро таламуса; *or* — ядро нижней оливы; *po* — серое вещество мозга; *re* — ретикулярная формация покрышки; *st* — терминальная полоска.

Нейроанатомическая организация структур мозга, принимающих участие в управлении звукогенерацией и координирующих моторную активность исполняющих органов, прослежена на различных представителях животного мира (Jin-gens, Ploog, 1976; Jürgens, 1979).

В связи с организацией управления речью особый интерес представляют данные, полученные на приматах (Jürgens, 1974, 1979; Jürgens, Pratt, 1979a, 1979b). При исследовании более 3000 точек различных подкорковых образований мозга обезьян было обнаружено, что их электрическое раздражение вызывает голосовые реакции, многие из которых имеют выраженные черты сходства со звуковыми сигналами животных, издаваемыми ими в естественных условиях (Ploog, 1981).

Дальнейшие работы в этом направлении позволили выявить две системы вокализации: одна из них обусловливает возникновение звуков, близких по своим характеристикам к естественным и не со-

нровождающихся изменением аффективно-эмоционального состояния животного; вторая — приводит в возникновению аффективно-модулированных звуков на фоне аффективных изменений в поведении. Были идентифицированы структуры, входящие в эти системы (рис. 105). Электрическое раздражение *зачерненных на схеме* структур позволяет получить широкий спектр звуковых сигналов, многие из которых положительно или отрицательно аффективно окрашены (Ploog, 1981). Раздражение зон, расположенных в передней лимбической коре, в вентромедиальной зоне внутренней капсулы, а также в наиболее каудальных отделах центрального серого вещества, окружающего сильвиев водопровод, а также прилегающей к нему парабрахиальной области, вызывает генерацию звуков, не сопровождающихся изменениями в поведении животных, связанными с аффективно-эмоциональными реакциями. Сами звуковые сигналы сопоставимы с естественными. Все остальные зоны, представленные на схеме, наряду с генерацией звуков при электрическом раздражении приводят к аффективному поведению.

Авторадиографическое исследование связей между передней лимбической корой и всеми зонами, электрическое раздражение которых приводит к генерации звуковых сигналов (Muller-Preuss, Jürgens, 1976; Jürgens, Muller-Preuss, 1977), дополненное изучением голосового поведения обезьян при разрушении участков мозга из числа тех, которые приводят к голосообразованию (Jürgens, Pratt, 1979a, 1979b), позволило представить схему иерархической организации структур управления голосом (рис. 106). Эти структуры образуют систему, координирующую возникновение голосовых реакций, их акустическую и эмоциональную окраску. Наиболее периферический управляющий уровень ее соотносится с центральным серым веществом среднего мозга. Оно получает прямые связи от лимбической коры и управляет ядрами черепных нервов, расположенными на уровне продолговатого мозга. На уровне среднего мозга замыкаются также связи от вышележащих эмоциогенных зон мозга: они модулируют голосовую активность, в которой при анализе обнаруживаются компоненты, сходные с теми, которые возникают при раздражении только одного серого вещества.

Следует отметить,, что у макак резусов лимбическая кора (передняя цингулярная и субкаллозальная извилины) инициирует звукогенерацию в условнорефлекторном поведении (Sutton et al., 1974). Это значит, что указанные зоны лимбической коры включены в «волевое», обусловленное использование голоса. Зон неокортекса, вызывающих голосовую реакцию при электрическом раздражении у приматов, не обнаружено (Hast et al., 1974; Jürgens, 1974). Стимуляция определенной зоны моторной коры вызывает только колебания голосовых связок без голосовой реакции в ее акустическом выражении. Авторадиографически показана мощная проекция от нижнемоторной кортикальной зоны к передней цингулярной извилине лимбической коры и к тегментуму, nonикодной из других голосообразующих зон (Jürgens, 1976). Эти факты позволяют считать, что высшим центром управления голосовой активностью у обезьян является

лимбическая кора. Неокортикальная нижнемоторная зона как центр управления звукоизлучением у обезьян еще не получает достаточного развития. Поскольку удаление нижнемоторной коры не изменяет голосообразования у обезьян, то ее функция может рассматриваться лишь как регулирующая.

У человека в отличие от обезьян удаление нижнемоторной коры, особенно в левом полушарии, вызывает нарушение артикуляции, а ее раздражение приводит к генерации артикулированных звуков (Ploog, 1981). Повреждение цингулярной извилины и примыкающей



Рис. 106. Схема иерархической организации системы управления звукоизлучением у обезьян и человека (по: Ploog, 1981).

к ней моторной коры приводит к нарушениям — от небольшой дизартрии до акинетического мутизма (Botez, Barbeau, 1971; Buge et al., 1975). Можно думать, что у человека, так же как и у обезьян, лимбическая кора замыкается на уровне центрального серого вещества, косвенным подтверждением чему служат наряду с упомянутыми выше данными случаи акинетического мутизма, возникающего при энцефалите Экономо, болезни, при которой избирательно поражается центральное серое вещество.

Таким образом, нижнемоторная кора, представленная как регулирующая звукогенерацию у обезьян, получает прогрессивное развитие у человека, осуществляя управляющие функции. Последние, вероятно, могут реализоваться как через переднюю лимбическую кору, так и напрямую — через область покрышки и центрального серого вещества среднего мозга.

В соответствии с литературными данными, цитированными выше, каудальные отделы центрального серого вещества и область покрышки среднего мозга являются в эволюционном плане наиболее древ-

ними структурами, анатомически и функционально обоснованными от высших мотивационных центров. Можно думать, что в определенных условиях среднемозговая система интеграции объединяет текущее мотивационное состояние с соответствующим вокальным выражением деятельности высших центров управления для реализации конечного акустического эффекта через моторные уровни продолговатого мозга.

Сама по себе близость анатомических зон, управляющих звукогенерацией, к структурам лимбической системы, а в некоторых случаях их полное совпадение свидетельствуют о тесной взаимосвязи генерирования звуков и эмоционально-аффективных состояний. В свете имеющихся в литературе данных вполне правомерным представляется предположение о том, что аффективно управляемые процессы порождения и понимания звуков являются врожденными (см.: Klix. 1983). Модулируемые аффективным состоянием формы звуковой сигнализации оказываются непосредственно понятными партнерам в их коммуникативном значении. Как известно, поведенческие реакции на аффективно возникающие звуки соответствуют вызвавшей эти звуки мотивации (Tembrock, 1977).

Аффективно-эмоциональная модуляция звуков у человека предшествует формированию средств вербальной коммуникации, которые осваиваются в процессе обучения. Эти древние средства передачи примитивной семантической информации, в основе которых лежит язык эмоций, используются различными представителями животного мира, включая человека.

Механизм контроля результата деятельности речевой системы. Для оценки успешности выполнения той или иной моторной поведенческой программы, в том числе и речи, необходима фиксация ее реализации как в процессе выполнения, так и по конечному результату. Такая оценка возможна, если выполнение действия и его результат контролируются соответствующими обратными связями. Как известно, существуют три сенсорных канала получения информации об успешности реализации речевого процесса: 1) слуховой, 2) proprioцептивный и кинестетический, 3) зрительный. Контроль речевого процесса должен осуществляться в нескольких отношениях. Во-первых, с точки зрения точности выполнения действия, то есть соответствия акустической формы речевого сигнала его акустическому образу, сформированному в процессе обучения. Этой цели служит слуховая обратная связь. Точность исполнения должна контролироваться также за счет обратных связей от proprioцептивных и кинестетических рецепторов, расположенных в мышцах и суставах речеобразующих органов. Полученная от рецепторов соматосенсорной системы аfferентация сравнивается с хранящимся в памяти образом правильного двигательного акта и оценивается по степени соответствия эталона его реализации в движении.

Во-вторых, необходим контроль успешности конечного результата выполнявшегося действия, т. е. оценка влияния речи на слушателя **по** его ответным реакциям. Здесь должны участвовать преимущественно зрительный и слуховой каналы реафферентации. Зрительный

канал обеспечивает оценку реакции партнера на произнесенные звуки и позволяет таким образом определить, достигло ли речевое сообщение той цели, которая имелась в виду. Слуховой канал позволяет дать оценку результата по речевому ответу слушателя.

Раздельный контроль исполнения (качества речевой продукции) и конечного результата (смыслового содержания высказывания) дает возможность человеку выявить причины неудачи речи как способа коммуникации. Двойной контроль дает возможность отделить плохое осуществление двигательной программы, лежащей в основе реализации речи как акустического явления, от полной неадекватности речевого акта стоящей перед ним цели, например изменить поведение партнера или получить ответ на вопрос.

На сегодняшний день можно высказать только некоторые соображения о путях реализации различных обратных связей, поскольку в литературе нет данных о специальных экспериментальных исследованиях, посвященных этому вопросу, т. е. выявлению и изучению структур и уровней, посредством которых осуществляется контроль речеобразования у человека или звуковой сигнализации у животных. Обширная литература, в которой рассматриваются пути эфферентной регуляции различных уровней слуховой системы (обзор: Вартанян, Хачунц, 1987), не дает материала для структурного обоснования слухоречевого или соматоречевого контроля. О осуществление слухоречевой обратной связи возможно за счет воздействия слуховоспринимающих структур на процессы генерации звуков речи. Обязательным условием такого взаимодействия должна быть предварительная обработка и идентификация произносимого звука. Известно, что при нарушении слуховой обратной связи, т. е. в условиях прослушивания собственной речи с искусственно введенной временной задержкой (Ewertsen, 1955), процесс речеобразования нарушается, появляются заикание и искажение нормальной акустической картины произносимых звуков (см. гл. 9). Следовательно, первым уровнем реализации слухоречевой обратной связи может оказаться тот, который обеспечивает взаимодействие уже достаточно обработанного по акустическим свойствам сигнала с уровнем мозга, на котором происходит организация управляющего сигнала, приводящего к генерации речи, т. е. содержащего моторную управляющую программу.

Есть основания предполагать, что такой акусто-моторный контроль осуществляется уже на среднемозговом уровне. Известно, что на мозговом уровне классической слуховой системы сигнал описывается в частотных каналах с помощью детекторов признаков, выделяющих в активности ограниченные сочетания спектрально-временных параметров стимулов (Вартанян, 1978). Как описывалось выше, центральное серое вещество среднего мозга занимает исключительное положение среди структур мозга, раздражение которых приводит к звукогенерации. В специальном исследовании на основе оценки аксонного транспорта фермента пероксидазы хрена при его введении в центральное ядро заднего двухолмия были установлены прямые реципрокные связи этой слуховой структуры с центральным

серым веществом, окружающим сильвиев водопровод (Вартанян, Жарская, 1985). Эти данные наряду с литературными материалами (Le Moal, Olds, 1979) являются доказательством тесной морфофункциональной взаимосвязи слуховых, звукогенерирующих и мотивационных структур мозга. Обнаруженные в центральном сером веществе коротколатентные нейроны, в морфологическом и отчасти в функциональном отношении сходные с нейронами классического слухового пути (Вартанян, Жарская, 1985), избирательно реагируют на звуки с изменяющимся во времени амплитудой и частотой. Они могут рассматриваться как промежуточный элемент в системе сенсомоторной передачи сигналов на чисто моторное звено. Наконец, наличие нейронов, которые при повторном предъявлении акустического сигнала «преобразуют» начальный коротколатентный ответ в длиннолатентные «собственные» формы ритмической активности, позволяет думать об их отношении к управляющим моторным программам.

Возможность реализации слухомоторной обратной связи на среднемозговом уровне предполагается также на основании данных, полученных в исследовании нейронной активности элементов среднего мозга, таламуса и коры обезьян (Ploog, 1981). Импульсная активность перечисленных слуховых структур исследовалась в процессе прослушивания обезьяной собственных сигналов, записанных на магнитную ленту, и таких же сигналов непосредственно во время их звукогенерации, вызванной электрическим раздражением центрального серого вещества каудальных отделов среднего мозга. Оказалось, что большинство нейронов таламического и коркового уровней не отвечают на собственный звук в период его генерации и некоторое время после его прекращения, но реагируют на тот же звук, записанный на магнитофон. Наоборот, большинство нейронов задних холмов реагируют как на генерируемый во время электрического раздражения звук, так и на его магнитофонную запись. Эти данные показывают, что механизмы обработки сигналов в период звукогенерации различаются в нейронных популяциях слухового отдела среднего мозга и более высоких уровнях слуховой системы — таламуса и коры. То, что большинство нейронов задних холмов в отличие от вышележащих уровней реагируют на генерируемый звук, свидетельствует об участии этого отдела в текущей обработке собственных сигналов, которая необходима для дальнейшего сравнения результата моторно-акустической активности на том же уровне мозга. Включение таламического и коркового уровней в этот процесс, вероятно, не столь необходимо. Более того, отсутствие ответа на собственный сигнал в период его генерации не нарушает афферентного притока из вышележащих уровней в таламус и кору. Это может оказаться необходимым для осуществления, в частности, такой функции, как сравнение различных поступающих извне звуков с собственными сигналами и модификации поведения на этой основе.

Высказанные выше соображения, возникшие на основе интерпретации скучного литературного материала и некоторых собственных данных, могут оказаться полезными в дальнейших исследованиях

слухоречевой обратной связи. Схематическое изображение взаимосвязей слуховых, эмоциогенных и моторных систем мозга представлено на рис. 107.

Еще меньше известно о нейроанатомических путях реализации кинестетической и проприоцептивной форм обратной связи от рецепторов артикуляционно-фонационного аппарата. Показано, что исключение тактильных сигналов от поверхностных структур речевого тракта мало меняет процесс речеобразования (Gammon et al., 1971). Это значит, что управляющие сигналы не находятся под влиянием обратной связи с поверхностных рецепторов соматосенсорной системы. Можно думать о невысокой вероятности участия в организации моторного, управляющего речью сигнала кортико-кортикальных ассоциативных связей между соматосенсорной и моторной корой больших полушарий.

Хорошо известно, что моторная кора, расположенная в передней центральной извилине, является центром произвольных движений. Электрическое раздражение отдельных ее участков приводит к возникновению движений в соответствующих исполнительных органах. Сенсорная афферентация от рецепторно-мышечных структур противоположной стороны тела осуществляется через дорсальный таламус, а не через другие сенсорные области коры мозга (Malis et al., 1953; Albe-Fessard, 1957). Обширны связи моторной коры с базальными ганглиями и мозжечком. Таким образом, она содержит как сенсорное, так и моторное представительство двигательных исполнительных органов. И. П. Павлов, рассматривая кинестетические раздражения как «базис или базальный компонент речи» (1951, с. 215), писал: «Если наши ощущения и представления, относящиеся к окружающему миру, есть для нас первые сигналы, конкретные сигналы, то речь, прежде всего кинестетические раздражения, идущие в кору от речевых органов, есть вторые сигналы, сигналы сигналов» (1951, с. 232). Его точка зрения о том, что в механизме произвольных движений «кинестетическая клетка, раздражаемая пассивным движением, производит это же движение, когда раздражается не с периферии, а центрально» (1951, с. 316), а также о существовании «кинестетического представления» (1951, с. 316) каждого произвольного движения нашла подтверждение в концепции функциональных систем (Анохин, 1975, 1978) и в экспериментальных исследованиях мозговых эффектов предвосхищения действия, выявленных в лабораторных условиях на обезьянах (Evarts, 1982), а также в клинико-физиологических тестах при изучении мозга человека в ходе лечебно-диагностических воздействий с помощью вживления микроэлектродов (Бехтерева и др., 1977; Раева, 1977; Бехтерева, 1980; Раева и др.; 1982).

На основе остроумных экспериментов и расчетов, которые стали классическими, были проанализированы отдельные компоненты сложных произвольных действий (Бернштейн, 1966). Было выявлено, что каждое звено движений может быть предсказано по формуле тригонометрической суммы Фурье. Это означало, что движение отражает реализацию центрального механизма трансформации онре-



Рис. 107. Взаимодействие слуховых, моторных и эмоциогенных структур в системе управления звукогенерацией (по данным литературы; см.: Вартанян, Хачунц, 1987).

деленной моторной программы действия. Идея Н. А. Бернштейна, **высказанная** еще в 30-х годах, **нашла** развитие в исследованиях последних десятилетий, показавших, что в моторной коре кодируются пространственно-временные свойства среды, а не клавиатурная проекция сенсорного и моторного аппаратов суставов и мышц (Pribram, 1975). В частности, нейроны моторной коры обезьян активируются до внешних признаков начала движения (Ewarts, 1967), а импульсная активность различных структур мозга человека возникает до произнесения им слова (Бехтерева и др., 1977, 1985) или выполнения движения по словесной инструкции (Раева, 1988; см. раздел «Нейронные механизмы словесно направляемого движения» в гл.2). Следовательно, нейроны мозга предвосхищают результат действия.

Если представить себе конвергенцию в высшем интегративном центре результатом не только прежних и текущих изменений двигательной активности, но и тех изменений, которые должны произойти при ее продолжении, то дальнейшие исследования этого явления могут пролить свет на сущность механизмов, подготавливающих результаты движений до того, как они реализуются.

И. П. Павлов писал: «В физиологическом представлении о произвольных движениях остается нерешенным вопрос о связи в коре кинестетических клеток с соответствующими двигательными клетками, от которых начинаются пирамидальные эfferентные пути» (1951, с. 317). Теперь эти данные частично получены (Welt et al., 1967). Оказалось, что сенсорная конвергенция в моторной коре накладывается на топографически сходные выходные структуры в виде радиальных рядов, диаметр которых колеблется от 0.1 до 0.4мм. Нейроны с фиксированными локальными рецептивными полями, составляющие три четвертых части общей массы клеток, образуют радиально ориентированную (референтную) структуру по отношению к одним и тем же периферическим выходам. Одна четвертая часть нейронов имеет широкие вертикально ориентированные лабильные поля, перекрывающие локальные поля. Таким образом, решающим шагом в анализе работы моторной коры будут экспериментальные исследования тех трансформаций, которые отражают взаимоотношения центральных управляющих сигналов, их сенсорной организации и периферических исполнительных механизмов.

Механизмы контроля звукоспринимающей системы. Проблема регуляции и контроля акустического входа имеет важное значение для понимания таких процессов, как восприятие собственной речи и анализ двух или более конкурирующих речевых сообщений.

Как известно, параллельно системе восходящих слуховых связей, идущих от улитки к слуховой коре, проходит эfferентная слуховая система, обеспечивающая влияние высших отделов слухового пути на нижележащие. Было показано, что электрическое раздражение волокон, входящих в ее состав, вызывает торможение активности нейронов, относящихся к классической слуховой системе. Эффективные точки, раздражение которых вызывает подавление активности, вызванной слуховым раздражителем, находятся вблизи, но не в самой слуховой афферентной системе. Обнаружены также

эфферентные тракты, идущие не только с первичной слуховой коры, в которой оканчиваются прямые слуховые афференты, но и от нижневисочной (височно-инсулярной) области. Считается, что существует кольцевая система с обратной афферентацией, причем акустический ввод в височно-инсулярную кору, которая получает афферентацию от различных сенсорных систем, создает предпосылки для интермодального взаимодействия в системах обратной связи.

Кроме этой, так называемой экстрапартикулярной специфической системы обратной афферентации, существует также ретикулярная система регуляции, активные зоны которой располагаются на различных уровнях сетевидной формации ствола мозга.

Регулирующее влияние на акустический вход оказывают также те зоны мозга, которые обусловливают сложную координированную активность звукопродуцирующего аппарата — вокализацию у животных и речь человека. Наиболее отчетливый пример подобного контроля слухового входа составляет активность мышц среднего уха.

Наиболее распространенной точкой зрения на роль мышц среднего уха является представление об их защитной функции при воздействии звуков высокой интенсивности. В то же время известно, что порог активации стапедиального мускула при включении голоса на 36 дБ ниже, чем в условиях действия проводимых по воздуху звуков от посторонних источников (Djupesland et al., 1973). В ряде исследований (Borg, Zakrisson, 1973, 1975) показан неакустический способ активации стапедиального мускула при собственном звукоизлучении и речи. Чувствительность слуха находится, таким образом, под центрифугальным контролем, реализуемым уже на уровне среднего уха. Значение такого механизма прежде всего состоит в том, чтобы поддержать слуховую чувствительность на высоком уровне для приема посторонних звуков во время генерации собственной речи (Bekesy, 1949).

Низкочастотные компоненты речи оказывают значительное влияние на перцепцию всех звуков, как низко-, так и высокочастотных. Последние особенно важны для хорошей разборчивости речи (Licklider, Miller, 1951). Показано, что сокращение мышц среднего уха во время вокализации аттенюирует высокочастотные компоненты почти на 50 дБ, а низкочастотные — почти на 20 дБ (Fletcher, 1953). Этому соответствуют данные о том, что маскировка низкочастотными шумами звуков речи более значительна в тех случаях, когда стапедиальный мускул парализован (Borg, Zakrisson, 1975).

По-видимому, активность стапедиального мускула во время вокализации контролирует звукопроведение к внутреннему уху таким образом, что маскирующий эффект собственного голоса на одновременно воспринимаемые речевые и другие звуки уменьшается, а разборчивость посторонних источников звука и речи возрастает. Таким образом, стапедиальный рефлекс выполняет антимаскирующую функцию и является интегральной частью механизма генерации звуков речи. Следует отметить, что электромиограмма и вокализуемый звук появляются не одновременно, тесная корреляция между

этими двумя показателями отсутствует: максимальная амплитуда электромиограммы достигается через 200 мс после ее возникновения, но ее начало опережает вокализацию на 150 мс.

Нейронные механизмы осуществления стапедиального рефлекса как интегрального звена генерации звуков голоса и речи до настоящего времени не изучены. Можно думать, что структуры, принимающие участие в инициации голоса (см. первый подраздел), имеют прямые управляющие выходы на ядро VII пары черепных нервов, иннервирующих стапедиальный мускул. Не выяснена и природа периодических колебаний активности (с частотой 5 Гц) этого мускула, хотя именно они могут внести определенный вклад во временное течение психоакустических процессов: время интеграции, динамический диапазон, адаптация, сегментация звукового потока.

Более подробно эfferентные слуховые пути, их физиологическая роль рассмотрены в специальных обзорах и руководствах (Вартанян, 1979, 1986, 1987). Здесь необходимо заметить, что, хотя ход многих систем эfferентной регуляции анатомически идентифицирован, их роль в поведении, в восприятии и контроле речи почти не изучена. Можно с уверенностью сказать, что система контроля слуховой информации структурно и функционально должна быть связана не только со слуховыми центрами в классическом понимании, но и с центрами, управляющими артикуляционно-фонационными реакциями — речью и пением. Как осуществляются такие связи структурно — вопрос, который ждет своего разрешения (Chase et al., 1959). В функциональном отношении достаточно сказать, что нарушение слухоречевой обратной связи, т. е. контроля собственных звуков, поступающих в ухо, немедленно нарушает речь и ведет к искажению мелодии исполняемой песни (Ewertsen, 1955; Fairbanks, 1955).

Одно из наиболее широко принятых в литературе предположений состоит в том, что системы обратной акустической связи обеспечивают избирательность внимания посредством контроля и частичного блокирования информации в различных отделах слуховой системы. Где и как осуществляется этот процесс, экспериментально еще не установлено. Проблема восприятия одновременно или последовательно слышимых звуков исследовалась только в психоакустических опытах с дихотическим прослушиванием и слежением за стимулами в соответствии с инструкцией (Broadbent, 1954). Метод дихотического прослушивания, разработанный для целей изучения внимания Черри (Cherry, 1953), показал, что даже при узкосфокусированном внимании периферическая информация не блокируется, а обрабатывается и достигает мозга, где оценивается с учетом ее биологической и информационной значимости.

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ВОСПРИЯТИЯ РЕЧИ

В связи с развитием у человека звуковой речи, которая наряду с трудом явилась стимулом, под влиянием которого мозг обезьяны постепенно превратился в человеческий мозг,¹ слух приобретает особое значение как канал восприятия и обработки поступающей извне информации. И хотя достаточно широко распространено мнение о том, что большая часть сведений, поступающих из внешнего мира, воспринимается при помощи органа зрения, с точки зрения коммуникации, опосредованного познания и социального выражения гораздо более ограниченным оказывается человек, лишенный слуха и соответственно речи, чем человек, лишенный зрения.

Нейроакустическое обеспечение анализа звуков речи. Акустические характеристики речи благодаря целому ряду преобразований превращаются в электрические и химические показатели деятельности мозга. Именно слуховая система обеспечивает адекватные трансформации внешней энергии, обрабатывает и распределяет поступающую из внешнего мира информацию. Поэтому для понимания слухоречевой деятельности мозга необходимо в первую очередь рассмотреть вопрос о том, как отражаются различные параметры стимулов, в том числе и звуков речи, в нейронной активности той части мозга, которая рассматривается как классическая слуховая система.

Строение слуховой системы млекопитающих изучено достаточно детально (рис. 103, Б). Уже сама по себе сложность этой системы, видимая даже при схематическом ее изображении, свидетельствует о том, что она обеспечивает многоуровневую обработку периферического представления стимула. Если учесть огромное количество петель обратной связи вышележащих с нижележащими отделами слуховой системы (Вартанян, 1986, 1987; Вартанян, Хачунц, 1987), а также путей к другим — сенсомоторным, мотивационным, эмоциогенным и двигательным образованиям мозга (Батуев, Куликов, 1983; Вартанян, Хачунц, 1987), очевидно, что роль ее в нейроакустическом обеспечении мозга преобразованными нервными сигналами достаточно значительна.

Проблема отражения различных акустических параметров сигналов изучалась почти исключительно на животных: все уровни слуховой системы от улитки внутреннего уха до слуховой зоны коры подробно исследованы (см. обзоры: Радионова, 1971; Альтман, 1972, 1983; Альтман и др., 1972; Вартанян, 1978; Чистович, Бару, 1984). В исследованиях применяются различные акустические стимулы: чистые тоны, шумы, сложные сигналы, биоакустические стимулы, естественные и синтезированные звуки речи. На основе анализа полученных данных делаются заключения о возможных нейрофизиологических механизмах анализа акустических параметров звуков

¹ Энгельс Ф. Диалектика природы // Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 490.

речи. Такой подход считается допустимым, поскольку принципиальный план строения классической слуховой системы близок у различных млекопитающих, в звуковой сигнализации представителей различных видов выделяются сходные акустические компоненты, а данные поведенческих исследований (Kuhl, Miller, 1975; Waters, Wilson, 1976; Бару, 1978) свидетельствуют о том, что границы классов, выявленных при опознании ряда звуков речи, идентичны у животных и человека. Исследование функции слуховых путей на уровне VIII нерва и слуховых центров человека осуществлялось только в условиях регистрации через вживленные в эти образования электроды в случаях глухоты, не поддающихся электроакустической коррекции (см. обзор: Бару, 1984).

Спектральный анализ, осуществляемый слуховой системой, является предметом интенсивных исследований, начало которым было положено более 150 лет назад (Helmholtz, 1875). Улитка внутреннего уха рассматривается обычно как спектральный анализатор (см.: Анализ сигналов. . ., 1981), а центральные отделы слухового пути — как преобразователь частотно-временных характеристик сигналов (Гершунин, 1967; Гершунин, Вартанян, 1975). Данные последних лет (Russel, Sellick, 1978, 1981; Sellick et al., 1982) свидетельствуют о том, что высокая частотная избирательность, установленная ранее для волокон слухового нерва (Анализ сигналов. . ., 1981), характерна и для внутренних волосковых клеток улитки (Dallos, Harris, 1978). Таким образом, ранее существовавшая точка зрения о наличии обострения в зоне синаптических контактов на уровне волосковая клетка—волокно слухового нерва не подтвердилась по крайней мере в отношении контакта внутренних волосковых клеток и дендритов спирального ганглия.

При действии высоких частот наблюдается выраженная амплитудная компрессия: значительное изменение стимула по интенсивности приводит к относительно небольшому возрастанию электрической реакции рецепторной клетки (Russel, Sellick, 1978). Эти факты с учетом хорошего совпадения психоакустических и электрофизиологических данных (Физиология речи, 1976; Representation. . ., 1982) показывают, что характеристики слуховой системы как спектрального анализатора устанавливаются уже на рецепторном уровне, а система передачи рецептор—нервное волокно является нелинейной.

Исследования слуховой системы как спектрального анализатора концентрируются преимущественно вокруг двух вопросов: тоиотопической организации различных слуховых центров, т. е. определения в них пространственного представительства улитки, а также выяснения частотных свойств нейронов разных областей мозга с помощью изменения частотно-пороговых и изоимпульсных кривых (Вартанян, Гершунин, 1975; Вартанян, 1978, 1979; Электродное протезирование. . ., 1984).

Для всех отделов слуховой системы — от кохлеарных ядер (уровень продолговатого мозга) до слуховых зон коры больших полушарий млекопитающих — с помощью электрофизиологических и экспер-

риментально-морфологических методов установлено пространственно-упорядоченное представительство улитки. В них обнаруживается четкая пространственная локализация нейронов по величине характеристической частоты, т. е. частоты, при действии которой регистрируются наиболее низкий порог реакции и наибольшее количество импульсов в разряде. Кроме пространственно-упорядоченных областей, в задних холмах (средний мозг), медиальном коленчатом теле (таламический отдел) и слуховой зоне коры больших полушарий млекопитающих выявлены диффузно организованные области. В них пространственная проекция улитки не представлена. Подробные карты связей нейронов внутри каждого отдела и между отделами слуховой системы на разных уровнях мозга даны в специально посвященных этому вопросу экспериментальных исследованиях и обзорах (Альтман и др., 1972; Knight, 1977; Вартанян, 1978; Чистович, ^Бару, 1984).

Изучение тонотопической организации разных отделов слуховой системы привело к установлению изочастотных цепей нейронов в пределах ряда слуховых центров (Вартанян, 1978; Merzenich et al., 1979; Middlebrooks et al., 1980). В изочастотных цепях отмечалась также упорядоченность нейронов по бинауральным характеристикам ответов (Middlebrooks et al., 1980) и реакциям на интенсивность звуков (Miller et al., 1979).

Материалы исследования частотно-пороговых и изочастотных кривых и их сравнение на разных уровнях слуховой системы позволяют сделать заключение о том, что количественное представительство сложных мультипиковых зависимостей возрастает, увеличивается также количество широкополосных частотно-пороговых кривых и усложняются тормозные взаимодействия.

Отношения частот стимула отражаются в импульсации нейронов разных отделов слуховой системы в виде проявлений различной глубины торможения, вызываемого боковыми по отношению к характеристической частоте тонами (Вартанян, 1978). Явление облегчения при действии двух тонов, т. е. возрастание импульсации по сравнению с действием каждого тона в отдельности, встречается исключительно редко, даже при сочетанном применении кратных частот. Зависимость тормозных эффектов при двухтоновом взаимодействии определяется многими параметрами стимулов: положением их по шкале частот, отношением к характеристической частоте, уровнем интенсивности, временной задержкой при включении между первым и вторым тоном. Нейронов, чувствительных только к отношению воздействующих частот независимо от остальных параметров, в литературе не описано.

Временные характеристики сигнала, а именно длительность и частота повторения, различно представлены в активности нейронов, относящихся к разным уровням слуховой системы. Если в начальных звеньях (слуховой нерв, кохлеарные ядра) длительность стимула и продолжительность импульсации соответствуют, друг другу, то в вышележащих уровнях преобладающими становятся реакции на начало и конец стимула. Кроме того, уже на уровне заднего холма

появляются нейроны, избирательно реагирующие на ритм звуковых посылок (Вартанян, 1978; Васильев, 1983; Чистович, Бару, 1984).

Динамический диапазон интенсивностей, которые вызывают реакции нейронов разных отделов слуховой системы, обычно оценивается двумя способами. Во-первых, передача информации об амплитуде сигнала возможна за счет различий в порогах нейронов. В этом случае выясняются границы динамического диапазона по ширине распределения нейронов по порогам реакции. Во-вторых,, возможна оценка изменения числа импульсов в разряде нейронов в зависимости от интенсивности сигналов. В вышележащих отделах слуховой системы распределение суживается за счет уменьшения представительства низкотороговых нейронов. Это явление, по-видимому., обусловливается двумя причинами: увеличением шума па входе вышележащих нейронов и уменьшением крутизны их функции вероятности реакции на стимул (Вартанян, 1978). Количество высокотороговых нейронов относительно невелико. Даже в слуховом нерве обнаруживается всего несколько процентов волокон, пороги которых составляют около 100 дБ (Palmer, Evans, 1979).

Это показывает, что высокointенсивные звуки не могут иметь достаточного представления в импульсной активности за счет вовлечения в реакцию высокотороговых элементов. В то же время информация о второй форманте синтезированного гласного [s] сохраняется в периодограммах ответов нейронов слухового нерва даже при больших интенсивностях звука (Sachs, Young, 1979, 1980; Young, Sachs, 1981; Sachs et al., 1982).

При оценке зависимости числа импульсов от интенсивности звуков у нейронов разных уровней слуховой системы оказалось, что возрастание количества импульсов происходит в ограниченном диапазоне — от 10—20 до 30—40 дБ над порогом ответа. При этом отмечено, что чем выше порог, тем более ограничен динамический диапазон (Delgutte, 1980). Таким образом, расширение динамического диапазона интенсивностей стимула за счет возрастания числа импульсов в ответах высокотороговых нейронов составляет около 20 дБ.

Следует упомянуть также третью возможность расширения диапазона реакций на различные интенсивности звука — появление в кохлеарных ядрах, а затем возрастание в вышележащих отделах количества нейронов с немонотонной зависимостью реакции от амплитуды стимуляции. Участие таких нейронов может оказаться особенно важным при выделении ограниченных уровней интенсивности частотных полос речевого звука, а также соотношений интенсивности гармонических составляющих.

Изменения интенсивности непрерывного звука по-разному отражаются в низших и высших отделах слуховой системы. Медленные изменения представлены преимущественно в динамике импульсации нейронов начальных уровней слуховой системы, скорость изменения — в высших отделах (Вартанян, 1978).

Результаты исследования отражения различных акустических параметров звука в активности нейронов разных уровней слуховой

системы наряду со специальными работами о центральном представительстве слуховых рецепторов позволяют проанализировать системы слухового входа. В первую очередь обращает на себя внимание тот факт, что пространственное представительство рецепторов многократно дублируется на всех уровнях. Это не значит, что дублирование происходит «точка в точку», поскольку центральные частотные шкалы, измеряемые в миллиметрах на октаву, по мере перехода к вышележащим отделам слуховой системы сокращаются (Clopton et al., 1974). Постепенная «компрессия» частот в пространстве центральных слуховых структур наблюдается вплоть до таламического уровня (медиальное коленчатое тело), переходя в широкое распределение на поверхности коры.

Дублируются также нейроны с одинаковыми функциональными свойствами. Различия отделов выявляются только при сравнении относительного количества нейронов с теми или иными характеристиками (Альтман, 1972; Альтман и др., 1972; Вартанян, 1978). Можно лишь констатировать, что наиболее очевидно проявляется принцип «подчеркивания» в реакциях нейронов различных изменений стимула (частоты, интенсивности, крутизна фронтов) по мере перехода от нижележащих к вышележащим отделам слуховой системы.¹

Казалось бы, пространственная упорядоченность и закономерная мозаика импульсных потоков в частотных каналах и обеспечивают слуховой анализ и восприятие звукового образа. Известно, однако, что при перерезке волокон слухового нерва, захватывающей более 50 % элементов, абсолютные пороги слуха у кошек почти не изменяются (Dallos, 1973). Из патологоанатомической практики известно также, что при обнаруженной после смерти почти полной дегенерации волокон слухового нерва люди при жизни не жаловались на потерю слуха (Вартанян, Хачунц, 1987). Наконец, при удалении первичной слуховой коры отмечается только некоторое повышение порогов поведенческих реакций у собак на короткие звуки (Вару, 1978). При повреждениях первичной слуховой зоны у человека отмечается аналогичное изменение порогов (Бару, Карасева, 1971). Все это вместе взятое приводит к выводу, что четкая пространственная упорядоченность частотных шкал в разных отделах слуховой системы является недостаточной основой для формирования восприятия, во всяком случае она не используется при некоторых видах патологии слуховой системы. Очевидно, что входная слуховая информация дублируется многими отделами и широко распределяется по мозговой системе, а также то, что слуховая функция осуществляется при наличии огромного резерва. Наконец, складывается впечатление, что для реализации компенсаторных возможностей мозга в осуществлении слуховой функции достаточно небольшой части входной акустической информации. Таким образом, точка зрения о возможности опознания свойств стимула за счет деятельности высших отделов классической слуховой системы, обеспечивающих декодирование пространственно-временного узора импульсации, содержащего полное описание стимула, не объясняет ряд фактов.

Противоположный подход предполагает, что имеющиеся в высших отделах слуховой системы специализированные нейроны, выделяющие отдельные признаки или сочетания признаков, являются решающим звеном в дешифровке звукового сигнала и принятии решения о его принадлежности к тому или иному классу (Evans, 1974; Lindsay, Norman, 1974; Pribram, 1975).

Само по себе существование нейронов — детекторов признаков сложных звуков или биоакустических сигналов твердо установлено (Recognition. . ., 1977; Вартанян, 1978, 1982; Альтман, 1983). Не вызывает сомнения положение о том, что избирательное выделение и организация звукового потока, поступающего из внешнего мира, являются одной из основных черт слухового восприятия. Ясно также, что система анализа звуков по отдельным признакам или их сочетаниям имеет иерархическую организацию: нейроны вышележащих отделов выделяют все более сложные качества звуков (Wollberg, Newman, 1972; Winter, Funkenstein, 1973; Keidel, 1974). Имеются основания предполагать, что выделение некоторых признаков сложных звуков возможно благодаря деятельности врожденных, встроенных в организм детекторов.

Естественно, существенным является вопрос о том, изменяет ли прошлый опыт детекторы признаков или в ходе его приобретения возникают новые формы активности, которые модулируют деятельность детекторов. На этот вопрос нет ответа, но количество данных о высокой пластичности работы нейронов неуклонно возрастает. Очевидно, что в сформировавшемся организме процесс выделения признаков не должен быть ограничен деятельностью детекторов. Необходим дополнительный механизм, обеспечивающий выбор признака, который зависит от прошлого опыта организма и определяется задачей опознания. Это значит, что включение «нейронов памяти» является обязательным звеном в механизмах различения признаков.

Поскольку звуковой поток представляет собой последовательность отдельных входящих в него элементов (см. предыдущий раздел), необходимы структуры, в которых отдельные компоненты звука удерживались бы в течение определенного времени. В противном случае звук можно было бы слышать только до тех пор, пока он «звучит». Считается, что система памяти включает в себя множество различных процессов, нейрофизиологические корреляты которых исследуются в последнее десятилетие особенно интенсивно (Вартанян и др., 1982). Эти процессы обеспечивают по крайней мере три различных типа памяти (Klatzky, 1978). Это непосредственный отпечаток слуховой информации, так называемая эхоическая память. Она относится в определенной мере с параметрами известного явления последовательной маскировки (Гольдбарт, 1964), а в нейрофизиологическом выражении — с кратковременным (порядка нескольких десятков или сотен миллисекунд) послеразрядом, регистрируемым на всех уровнях слуховой системы (Радионова, 1971; Альтман, 1972; Вартанян, 1978).

Кроме того, выделяются кратковременная и долговременная

память. Результаты исследований длительности сохранения следа акустической информации, соотносимого с кратковременной памятью, сильно варьируют (Guttman, Julesz, 1963; Conrad, 1964; Massaro, 1972). Наиболее широко принятой является точка зрения о том, что полная информация о звуке (в частности, произнесенных буквах или цифрах) сохраняется в памяти в течение времени порядка 2 с (Darvin et al., 1972), причем емкость ее ограничена. Более длительное сохранение следа акустической информации возможно только при проговаривании «про себя», причем в этих условиях материал можно удерживать в памяти неопределенно длительное время. В качестве электрофизиологических коррелятов слуховой памяти можно рассматривать разряды последействия длительностью более 1 с, зарегистрированные в среднем мозге, таламусе и слуховой коре животных (Вартанян, 1978; Альтман, 1983). Характерным свойством этих нейронов является избирательное сохранение следов стимуляции с определенными сочетаниями спектрально-временных характеристик. Вряд ли можно эти данные прямо соотносить с системой организации памяти у человека, но они дают основание считать, что электрографические проявления слуховой памяти имеются даже в пределах классической слуховой системы.

Вся информация, которая сохраняется в памяти несколько минут, относится к долговременной памяти. Емкость ее огромна (Lindsay, Norman, 1974; Klatzky, 1978). Весь приобретенный слухоречевой опыт составляет часть долговременной памяти. Длительные электрические процессы в слуховой коре животных, продолжительность которых составляет минуты, а также электрическая активность от предыдущего и последующего раздражителей интерферируют, по-видимому, соотносятся с временными характеристиками долговременной памяти (Вартанян, 1978). Все психологические процессы у человека, исследование которых проводилось на основе применения речевого материала, требуют обязательного участия долговременной памяти (Бехтерева и др., 1977; Бехтерева, 1980).

В связи с проблемой взаимодействия слухового восприятия с другими системами восприятия и преобразования акустической информации заслуживают внимания ошибки, связанные с воспроизведением букв, в течение короткого времени предъявляемых па экране. Оказалось, что ошибки связаны не столько с написанием букв, сколько с их фонетическими признаками (Жинкин, 1982). Это послужило основанием для предположения о том, что даже зрительная информация в процессе преобразования переходит в акустическую форму.

Каковы нервные механизмы слуховой памяти, что представляют собой структуры мозга, накапливающие, сохраняющие и извлекающие информацию, каковы биохимические процессы, лежащие в основе этого вида памяти, — все эти и многие другие проблемы ждут своего экспериментального решения. Вопрос о механизмах памяти вообще является одним из центральных при рассмотрении деятельности мозга человека, связанной с восприятием и воспроизведением речи.

Существование специализированных нейронов — детекторов акустических признаков подтвердило положение о том, что система акустического входа в мозг представляет собой фильтр, свойства которого определяются параметрами воспринимающих рецепторных поверхностей, их центральным представительством на разных уровнях и свойствами связей. Поскольку восприятие имеет в своей основе опознание целого сигнала, а не отдельных его частей, перед исследователями встал вопрос о наличии в мозге электрофизиологических коррелятов специфического восприятия звуков, имеющих известное биологическое значение. Для животных это биоакустические сигналы, сопровождающие или обуславливающие определенные типы поведения. В плане сравнения с обработкой слуховых стимулов у человека наибольший интерес представляют экспериментальные данные, полученные на приматах.

Не вдаваясь в детали конкретной экспериментальной процедуры и тех предположений, которые высказываются авторами в связи с полученными материалами (см. обзоры: *Recognition*. . ., 1977; Вартанян, 1982), необходимо признать, что попытки обнаружить детекторы видоспецифических акустических или семантических признаков вокализаций животных не увенчались успехом. Этот факт позволил высказать предположение о возможности участия в сложной обработке биологически значимой информации в «неслуховых» структурах мозга (Вартанян, 1978; Альтман, 1983; Куликов, 1986).

В ряде исследований на животных для анализа функции слуховой системы применялись звуки речи (Goldstein, Wundt, 1971; Moore, Cashin, 1974; Delgutte, 1980; Young, Sachs, 1981; Sachs et al., 1982; Магицута et al., 1983). Однако надежное сопоставление с данными о категориальном восприятии звуков речи, обнаруженном в поведенческих исследованиях, не представляется возможным. Следует отметить, что интерес представляют данные о том, что определенные компоненты узора мультиклеточной активности кохлеарных ядер и задних холмов кошек обнаруживали постоянство при произнесении слов различными дикторами (Walker, Halas, 1972).

Исследования слухового анализа у различных животных с точки зрения сопоставления полученных данных с возможностями анализа человеком даже только звуков речи весьма ограничены. Основной вывод, который имеет отношение к подобному сравнению, заключается в том, что в звуках человеческой речи выделяются по крайней мере несколько компонентов, на основе которых и человек и животное идентифицирует эти звуки: частотная составляющая постоянной частоты, соотношения частот, их абсолютные значения, шумовой компонент и частотная модуляция (*Recognition*. . ., 1977; Бару, 1978).

Нейрофизиологические исследования слухового анализа сложных звуков и их отдельных составляющих, выполненных на животных, свидетельствуют о том, что слуховая система располагает всеми качественными и количественными предпосылками для анализа различных акустических компонентов речи (Murata et al., 1975; Moore, Cashin, 1976). Переход от периферической к центральной спе-

циализации слуховых нейронов, развитие и совершенствование пространственного представительства различных слуховых функций: частотно-временного анализа, выделения признаков и их сочетаний, четко прослеживаемое в филогенезе позвоночных (Вартанян, 1979), позволяет говорить о том, что высокоспециализированная функция детекторов акустических признаков дополняется развитой системой распределенного описания всех физических параметров звуков. Исследования показали также наличие нейронов, которые по своим свойствам соответствуют представлениям о принадлежности их к системам памяти. Следовые электрические процессы в этих нейронах, характеризуемые высокой специфичностью к соотношению физических параметров раздражителя, позволяют предполагать, что именно подобные нейроны являются начальным звеном механизма организации эталона сравнения. Специализированные системы эfferентной регуляции слуха и контроля восходящего афферентного потока (Вартанян, 1987; Вартанян, Хачунц, 1987), равно как и сенсорные механизмы обучения (Вартанян, 1986), направляют процесс афферентного анализа на выполнение биологически важной слуховой задачи и соответствующую реализацию поведения.

Другими словами, диапазон возможностей слуховой системы высокоорганизованных млекопитающих, определенный на нейронном уровне в пределах классической слуховой системы, необычайно широк и в принципе может обеспечивать анализ и классификацию сложнейших звуковых конструкций при включении соответствующих механизмов мозга.

Несмотря на определенные успехи в изучении нейрофизиологических основ анализа сложных акустических сигналов в периферических и центральных звеньях слуховой системы животных, а также при исследовании восприятия акустических параметров речи человеком, вопрос об огромной дистанции между восприятием звуков речи изолированно и в слитной речи в целом остается открытым. В этой связи слова Аристотеля о том, что «членораздельные звуки, хотя и выражают что-то, как, например, у животных, но ни один из этих звуков не есть имя» (Аристотель, 1978, с. 94), приобретают весьма современное содержание.

Нейрофизиологические корреляты анализа речевых сигналов в мозгу человека. Хорошо известно, что определить значение слова по его акустическим характеристикам (звуканию) — задача невыполнимая. Яркий пример тому является восприятие иностранных слов слушателем, не владеющим этим языком. Как уже отмечалось, связь значения и звучания заучивается в раннем детском возрасте и сохраняется всю жизнь. Такой же процесс происходит и при обучении иностранному языку как «материнским» способом, так и при различных вариантах школьного обучения. На этом этапе заканчивается взаимодействие акустической структуры и семантики речи. В дальнейшем решающее значение в процессе извлечения и воспроизведения речевого образа играет активация базиса долгосрочной речевой памяти как основы различных сторон психической (мыслительной) деятельности человека (Бехтерева, 1980).

Бесконечная гибкость языка (Жинкин, 1982), возможность сохранения образца (Bronowski, 1967) и продуктивность (Jakobson, 1964, 1966) делают его уникальным средством коммуникации за счет применения системы знаков и символов (Степанов, 1971; Sossiir de, 1977), заменяющих предметы и явления окружающего мира и содержащих информацию о состоянии субъекта. Если бы предложения строились из отдельных слов так же, как слова из отдельных звуков, язык утратил бы все перечисленные выше качества (Lindsay, Norman, 1974).

Все сказанное выше не умаляет значения акустического речевого входа, которым является слуховая система. И. П. Павлов отмечал, что «человек будет пользоваться второй сигнальной системой эффективно только до тех пор, пока она постоянно и правильно соотносится с первой сигнальной системой» (1951, с. 283). Наглядный, чувственный образ окружающего мира, сформированный в процессе обучения на основе деятельности органов чувств, является той реальностью, в которой должен ориентироваться человек. Этот субъективный образ становится объективным в процессе деятельности, когда оказывается возможной оценка результата и достижения цели. Складывается системная обратная связь опыта и сенсорных данных.

Исследования внутримозговых процессов, связывающих акустические и смысловые характеристики слова, стали возможными благодаря разработке методов стереотаксической нейрохирургии (Бехтерева и др., 1967; Бехтерева, 1966, 1971; Аничков, 1977). Эти методы позволили, в частности, применить долгосрочные вживленные микроЭлектроды для лечебных, профилактических и диагностических воздействий на различные структуры мозга больного человека. Комплексный метод изучения интеллектуально-мнестических процессов, проводимый в ходе лечебных мероприятий (Бехтерева, 1971, 1977), наряду с применением специального математического аппарата и вычислительной техники (Бундзен и др., 1975; Перепелкин, 1977а, 1977б; Данько, Каминский, 1982; Гоголицын, Кронотов, 1983) позволил впервые исследовать импульсные потоки, характеризующие деятельность и взаимосвязи нейронов различных структур мозга.

Акустические стимулы, использованные при изучении мыслительной деятельности человека в условиях отведения мультиклеточной активности от различных структурных образований мозга, относились к одной из следующих трех групп: 1) тональные посылки длительностью до 2 с с постоянной или линейно возрастающей частотой; 2) фонемы, слоги, триграммы из русских букв и квазислова; 3) слова (русские, немецкие, английские).

При использовании в качестве раздражителей чистых тонов в реакциях нейронных популяций были выделены узоры, которые близки к тем, которые характерны для нейронов специфической классической слуховой системы. Это тонические реакции, в которых отмечалось увеличение или уменьшение частоты разрядов. Были выявлены также физические реакции, проявляющиеся в момент начала и окончания звука. Пространственно-временная организация нейронных популяций характеризовалась нестабильностью во

времени. Обнаружено, что при восприятии тона, линейно нарастающего по частоте, в активности нейронных популяций устойчивые проявления взаимодействия соответствуют моментам восприятия частот, соотносимых с формантными частотами гласных звуков. Наиболее четкие реакции наблюдались в латеральном и медиальном члениках бледного шара, в различных отделах центрального ядра зрительного бугра. Если испытуемые в соответствии с инструкцией должны были воспроизвести какую-либо фонему, заранее отождествленную с предъявляемым тоном, вероятность проявления и устойчивость пространственно-временного узора мультиклеточной активности повышались.

Еще более выраженные изменения импульсной активности отмечались при восприятии и воспроизведении как гласных, так и согласных фонем, причем пространственно-временная организация взаимодействий нейронных ансамблей приобретала специфический и устойчивый характер. Устойчивость во времени более выражена при восприятии гласных фонем и составляет около 200 мс. Делается заключение о том, что формантные частоты являются необходимым акустическим условием для активации энграмм памяти при опознании человеком фонем (Бехтерева и др., 1977).

При изучении восприятия слогов и слов было выявлено, что в пространственно-временной организации нейронных популяций полное фонемное описание обнаруживается только в случаях низкой вероятности их употребления в речи. При большой вероятности употребления слогов или слов в речевой деятельности нейродинамические изменения обнаруживаются в соответствии с более крупными речевыми единицами, нежели фонема. Слог отражается не как формальная сумма специфической мультиклеточной активности, выявляемая в процессе восприятия фонем (Перепелкин, 1975, 1977а). £ *

Дальнейшие исследования позволили установить, что существенные изменения импульсного ответа нейронных популяций глубоких структур мозга человека наблюдаются в связи не с абсолютным значением акустических параметров звуковой сигнализации, а с изменениями во времени частотных и амплитудных характеристик речевых раздражителей (Бехтерева и др., 1977; Бехтерева, 1980). Здесь необходимо вспомнить, что в исследованиях на животных установлено увеличение в вышележащих отделах специфической слуховой системы количества нейронов, избирательно реагирующих на изменения амплитудно-частотных характеристик стимулов, а также появление нейронов, отвечающих исключительно на такие изменения (Вартанян, 1978). Однако в исследованиях на животных не обнаружены нейроны, реагирующие во всей полосе частот, находящихся в пределах воспринимаемых данным животным. Все избирательные реакции возникали только в ограниченных частотных полосах. Возможно, что объединение спектрально-временной информации о стимуле происходит только в неслуховых (преимущественно сенсомоторных) структурах мозга. Вполне вероятно, что такое объединение осуществляется за счет деятельности нейронных популяций, а не на уровне одиночного нейрона.

Интересно отметить, что время, в течение которого обнаруживаются нейрофизиологические проявления, связанные с акустическими параметрами речевого стимула, не превышает 4—6 с от момента восприятия, а к 10-й секунде уровень достоверности выделения первичных форм нейронной активности, связанных с акустической характеристикой стимула, снижается. В период мысленного воспроизведения речевого текста в импульсной активности обнаруживаются такие формы перестроек, которые характерны для фазы воспроизведения речевого теста. Это уже трансформированные формы активности, в них не наблюдается достоверная связь с акустическими характеристиками слова. Подобные трансформированные формы преобладают в фазе воспроизведения речевого теста и с достоверностью коррелируют с амплитудно-частотными характеристиками ответного речевого звука (слова), произносимого испытуемым. Перестройки возникают за 40 мс (в среднем) до ответной речевой реакции. Показано, что частотные компоненты мультиклеточной активности сходны в момент произнесения слова и в течение времени до произнесения, составляющего 100—600 мс. Авторы считают, что «процесс трансформации первичных кодовых форм непосредственно связан с активизацией базиса долгосрочной памяти, в частности, активизацией семантико-синтаксического уровня системы вербальной памяти. . . Динамика первичных форм нервного кода и формирование вторичных кодовых форм управляющего значения, по всей вероятности, определяются процессами активизации матрицы долгосрочной вербальной памяти» (Бехтерева и др., 1977, с. 76).

Таким образом, фундаментальные факты, полученные при изучении внутримозговых процессов у человека, уже на «досемантическом» уровне позволяют представить операции, осуществляющиеся в процессе восприятия и воспроизведения речевого материала. Обнаружены нейрофизиологические корреляты акустического кодирования слова как сложного звукового сигнала. Импульсная активность нейронных популяций, а также нейродинамические перестройки в различных звеньях мозговой системы восприятия оказались закономерно связанными с акустическими характеристиками речевого стимула и имели общие свойства у различных испытуемых. В импульсной активности различных структур мозга человека были выделены нейрофизиологические корреляты фонем. Показано, что принцип пофонемного кодирования существует при обучении и вербализации ответа. В то же время обосновано предположение, что помимо фонемного кодирования возможна и «блоковая» система кодирования слогов и слов. Последняя как более экономичная и дополняющая фонемный образ слова может оказаться вполне самостоятельной формой и служить своеобразным мостом к семантическому объединению различных по акустическим характеристикам слов.

Действительно, в исследованиях с использованием множества психологических тестов, содержащих слова родного языка, неизвестные иностранные слова, триграммы, квазислова, равно как и в задачах на обобщение по смыслу были обнаружены факты, позволяющие судить о нейрофизиологических особенностях смыслового кодирова-

ния в мозгу человека (Бехтерева, 1971, 1977, 1980; Бехтерева и др., 1985). В частности, были выявлены различия нейродинамики импульсных потоков в различных зонах мозга — в зависимости от степени известности слов и их отношения к общему смысловому полю. Показано, каким образом приданье смыслового значения ранее неизвестному слову изменяет нейрофизиологические показатели деятельности мозга. Обнаружены общие нейрофизиологические признаки в словах общего семантического поля.

Проведенный с помощью различных методов поиск «эталона» слов, т. е. определенного нейрофизиологического узора взаимодействий импульсной активности в различных структурах мозга, показал существование таких эталонов. Однако доминируют индивидуально зависимые, т. е. характерные для каждого испытуемого, формы эталонов нейродинамики, характеризующей смысловое кодирование слов. Был осуществлен также автоматизированный машинный поиск выявленных индивидуальных аналогов эталонов слов в импульсной активности нейронных популяций. В результате такого поиска были выявлены как развернутые, так и компрессированные формы аналогов.

Развитие исследований позволило выявить зоны мозга, где определялись достоверные связи динамики импульсной активности в процессе акустического и семантического описания стимула — речевого сигнала (см.: Бехтерева, 1980, табл. 2 на с. 135). Представлены убедительные доказательства распределенности вербального мозгового кода и соответственно взаимодополняющей функции различных звеньев использования речевого материала в интеллектуально-мнестических процессах. Появляются данные о специализации разных зон мозга, их преимущественном участии в различных видах восприятия речевого материала: акустических, семантических и моторных особенностях, воспринимаемых и воспроизведимых слов (Бехтерева и др., 1985).

ПРОБЛЕМА РЕЧЕВОГО ДИАЛОГА

Рассмотрение звуковой речи как важнейшего компонента коммуникативной и познавательной деятельности человека предопределяет анализ структур и процессов, лежащих в основе этой уникальной функции человеческого мозга. Однако, несмотря на более чем вековую историю изучения, вопрос о механизмах речевой деятельности все еще в значительной степени остается открытым. Хотя отдельные проблемы и исследовались достаточно интенсивно, накопленные экспериментальные данные позволяют сегодня говорить о структурно-функциональном обеспечении речевой деятельности фрагментарно, часто используя при обобщениях вероятностный или гипотетический подход. Множество психофизиологических явлений, связанных с проблемами построения и восприятия речи, все еще находится за пределами экспериментальных физиологических и клинических наблюдений. Преимущественно эти явления соотно-

сятся со сферой интересов теоретической лингвистики, семиотики и инженерно-технических наук, занимающихся решением задач искусственного интеллекта, программирования, автоматизированных обучающих систем и др.

Заключая обсуждение нейрофизиологических основ речевой деятельности, представляется необходимым в самых общих чертах остановиться на проблеме, комплексная разработка которой составляет одну из первостепенных задач на пути создания общей теории речевой деятельности. Имеется в виду вопрос о взаимосвязи и взаимодействии говорящего и слушающего, составляющих в процессе генерации и восприятия звуковой речи единую систему. Коммуниканты как части этой системы должны осуществлять в процессе общения ряд общих функций наряду с решением специфических, различных для говорящего и слушающего задач.

К числу общих функций относятся, например,, анализ акустических свойств речи, выделение речевого сообщения из шума, понимание смысла высказывания и его эмоционально-аффективного содержания. Было бы естественным предположить, что общие функции обусловливаются участием в их осуществлении идентичных механизмов. Однако и в этом случае существуют различия, которые определяются тем, что в диалоге, по крайней мере на определенных ограниченных временных отрезках слухоречевого взаимодействия, одна сторона (говорящий) выполняет одновременно две, а другая (слушающий) — одну функцию. Так, говорящий реализует семантическую программу речи в определенной грамматической и акустической форме. Одновременно он осуществляет двойной контроль качества речевой продукции. Это, во-первых, контроль исполнения — соответствия акустических характеристик речи хранящемуся в памяти эталону правильного произношения и звучания. Во-вторых, это и контроль цели — достижения желаемого воздействия на слушателя. В этом случае очевидно существенное значение акустической обратной связи, проприоцептивного и зрительного контроля. Каковы конкретные пути осуществления перечисленных видов контрольных функций, неизвестно, хотя их связь с моторно-акустической реализацией речи очевидна. Для слушателя аналогичное использование обратной слуховой связи в процессе анализа речи не является необходимым. Его главной задачей является понимание смысла высказывания на основе оценки грамматической и акустической формы речевого сообщения.

Выделение речевого сигнала на фоне шума у говорящего и слушающего также не может быть идентичным. Для говорящего в условиях помех основным фактором выступает повышение уровня собственного голоса над уровнем шумов и, кроме того, осуществление указанных выше контрольных функций. Определенная роль в этих процессах принадлежит дорецепторному уровню слуховой системы — мышцам среднего уха. Будучи интегральной частью механизма звукогенерации, мышцы среднего уха сокращаются при вокализации и выполняют «обязанности» защиты от низкочастотных компонентов собственной речи, уменьшая их маскирующее действие на высокочастотные компоненты.

частотные, особенно важные для разборчивости речи. Для слушающего, напротив, активность мышц среднего уха почти не имеет значения, поскольку они включаются только при очень высоких интенсивностях внешних сигналов.

Известно, что для обеспечения хорошей разборчивости речи наиболее существенны ее высокочастотные составляющие. В условиях действия акустических помех деятельность звуковоспринимающей системы должна быть направлена, по-видимому, на максимальное выделение высокочастотных формант голоса. В связи с этим необходимо отметить, что имеются данные, свидетельствующие о неравномерном распределении эфферентных нервных окончаний по длинику улитки. Их значительно больше на наружных волосковых клетках базальной части улитки, ответственной за рецепцию высокочастотных звуков. В направлении к верхушке улитки количество эфферентов уменьшается. Благодаря прямому синаптическому контакту эфферентов с наружными волосковыми клетками складываются условия для пресинаптического влияния эфферентного пучка на афферентную импульсацию. Другими словами, центральные эфферентные влияния изменяют звуковой поток еще до его трансформации на наружных волосковых клетках. В какой мере эти замечательные структурные особенности эфферентной регуляции акустического входа в области высокочастотных рецепторов отражают механизмы выделения высокочастотных составляющих звукового и, в частности, речевого потока, может показать только специальное исследование.

Интересно отметить, что у людей с нейросенсорной тугоухостью, страдающих нарушением разборчивости речи и низкой помехоустойчивостью при ее восприятии, поражены преимущественно высокочастотные рецепторы. Таким образом, у них поражен слух в зоне частот, в энергетическом отношении наименее представленных в речи. Возможно, что именно такая модель патологии может оказаться полезной при изучении помехоустойчивости слуховой системы и механизмов разборчивости речи. Вопрос о том, в какой мере данные, свидетельствующие о возможности изменения разборчивости речи исключительно за счет регулирующих механизмов слуха уже на самом периферическом уровне, соотносится с описанным в литературе фактом большей устойчивости правополушарных структур к маскировке интонационных характеристик речи, несомненно требует дальнейшего углубленного анализа.

Упомянутые выше примеры периферических механизмов контроля и фильтрации афферентного потока подчеркивают лишь небольшую часть известных специфических особенностей в обработке слухоречевой информации. Известно, как велик объем центрифугальных влияний, как обширно межцентральное интермодальное взаимодействие, как значительны эффекты взаимосвязи сенсорных, моторных и эмоциогенных зон мозга. Факты, полученные на животных, являются фундаментом и отправной точкой целенаправленного поиска регулирующих и контролирующих звеньев системы акустической коммуникации. Они, однако, могут дать лишь косвенные сведения о некоторых механизмах обеспечения деятельности этой системы,

общих для животных и человека. Поиски специфических функций акустико-речевой системы возможны только в исследованиях у человека, что резко ограничивает подходы и методы изучения. Значительные успехи достигнуты в условиях прямого контакта с различными структурами мозга при лечебно-диагностических вживлениях электродов и при нейрохирургических операциях. Именно эти работы позволяют говорить о процессах, обеспечивающих восприятие и воспроизведение слов, о структурах,, принимающих участие в нейрофизиологическом обеспечении речевой деятельности и двигательной активности, направляемой словесной инструкцией.

Традиционно принято и многократно подтверждено, что основные функции понимания и организации моторной управляющей программы речи являются прерогативой деятельности определенных отделов коры левого полушария. Латерализация функций отражается также и в структурных особенностях коры. Несомненно, установлена важная роль правого полушария в реализации некоторых слухоречевых функций, связанных с интонационными характеристиками звуков речи, равно как и роль этого полушария в восприятии слов, характеризующих качество объектов. Феноменология межполушарных отличий неуклонно возрастает, в том числе и в отношении речевых функций. Складывается впечатление, что отношения между полушариями сводятся к диалогу говорящего и слушающего, управляющего и регулирующего, понимающего лингвистические и понимающего интонационные формы звуковой речи, действующего и модулирующего поведение. В связи с этим представляется необходимым подчеркнуть два хорошо известных факта и поставить несколько очевидных вопросов, ожидающих своего разрешения.

Во-первых, не вызывает сомнения положение о том, что слухоречевая деятельность нормального мозга едина и неделима во всех своих проявлениях. Каким же образом происходит объединение и координация описанных многочисленных и различных речевых функций правого и левого полушарий мозга?

С другой стороны, существуют две несомненно раздельные стороны слухоречевой деятельности. Это — восприятие смысловых характеристик речи и ее эмоционально-аффективная оценка. То же можно сказать о генерации речи: смысл доносится до слушателя и шепотной речью и безынтонационным голосом машины, тембровые особенности речи и ее интонационные характеристики способны усилить, ослабить и даже перевести в противоположность смысловое содержание высказывания, выраженного в определенных грамматических формах. При этом известно, что регуляция голоса осуществляется с иных зон мозга, нежели реализация семантической и моторной программы речи. Расположение этих зон симметрично в правом и левом полушариях. Особое значение в регуляции играют^{вторая} лобная извилина, дополнительная моторная кора, лимбическая кора: передняя и субкаллозальная извилины, подкорковые структуры лимбической системы. Но неизвестно, имеют ли какое-либо структурное обоснование некоторые функциональные преимущества правого полушария в восприятии интонационных особенностей звуков

речи и их качества и как объединяются структуры мозга и процессы, обеспечивающие семантические, фонематические и интонационные характеристики речи при восприятии и при генерации.

На сегодняшний день на карте структурного и функционального обеспечения речевой деятельности еще много белых пятен. Их существование обусловливается многими причинами как методического и методологического, так и теоретического характера. Наиболее перспективным представляется комплексный подход к изучению проблем восприятия, использования и генерации речи, удовлетворяющий требованиям специалистов различных областей знания.

ЛИТЕРАТУРА

- Адрианов О. С. Структурные предпосылки функциональной межполушарной асимметрии мозга / Физиология человека. 1979. Т. 5. С. 510—515.
- Альтман Я. А. Локализация звука. Л., 1972. 214 с.
- Альтман Я. А. Локализация движущегося источника звука. Л., 1983. 176 с.
- Альтман Я. А., Вартанян И. А., Радионова Е. А. Электрические проявления деятельности слуховой системы // Физиология сенсорных систем. Ч. 2. Л., 1972. С. 210—260. (Руководство по физиологии).
- Анализ речевых сигналов человека. Л., 1971. 214 с.
- Анализ сигналов на периферии слуховой системы. Л., 1981. 135 с.
- Аничков А. Д. Стереотаксический аппарат для введения долгосрочных множественных внутриоаоговых электродов // Физиология человека. 1977. Т. 3. С. 372—375.
- Анохин П. К. Очерки по физиологии функциональных систем. М., 1975. 447 с.
- Анохин П. К. Философские аспекты теории функциональных систем // Избранные труды. М., 1978. С. 7—124.
- Апраузис А. Воспитание оптимизма. М., 1983. 112 с.
- Аристотель. Сочинения в четырех томах. М., 1978. Т. 2. 687 с.
- Балонов Л. Я., Деглин В. Л. Слух и речь доминантного и недоминантного полушарий. Л., 1976, 220 с.
- Бару А. В. Слуховые центры и опознание звуковых сигналов. Л., 1978. 191 с.
- Бару А. В., Карасева Т. А. Мозг и слух. М., 1971. 106 с.
- Бару А. В., Люблинская В. В. Слуховое восприятие у человека при электрическом раздражении слуховой системы // Электродное протезирование слуха. Л., 1984. С. 147—181.
- Батуев А. С. Механизмы интеграции сенсорных систем // Физиология сенсорных систем. М., 1976. С. 309—340.
- Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга. Л., 1981. 255 с.
- Батуев А. С., Бабминдра В. П. Таламопариетальная ассоциативная система мозга // Журн. высш. нерв. деят. 1976. Т. 26. С. 188—195.
- Батуев А. С., Куликов Г. А. Введение в "физиологию сенсорных систем. М., 1983. 247 с.
- Бернштейн Н. А. Очерки по физиологии активности и по физиологии движений. М., 1966. 349 с.
- Бехтерева Н. П. Некоторые принципиальные вопросы изучения нейрофизиологических основ психических явлений человека // Глубокие структуры мозга человека в норме и патологии. М.; Л., 1966. С. 18—27.
- Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л., 1971. 119 с.
- Бехтерева Н. П. Биоэлектрическое выражение активации долгосрочной памяти и возможные механизмы этого процесса // Физиология человека. 1977. Т. 3. С. 763—773.
- Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. Л., 1980. 208 с.

- Бехтерева Н. П., Бондарчук А. Н., Смирнов В. М., Трохачев А. И. Физиология и патофизиология глубоких структур мозга человека. М.; JL, 1967. 259 с.
- Бехтерева Н. П., Бундзен П. В., Гоголицын Ю. Л. Мозговые коды психической деятельности. JL., 1977. 165 с.
- Бехтерева Н. П., Гоголицын Ю. Л., Кропотов Ю. Д., Медведев С. В. Нейрофизиологические основы мышления. JL., 1985. 272 с.
- Блинков С. М. Вариабельность строения коры большого мозга. Височная доля. Верхняя височная область взрослого человека // Тр. Ин-та мозга. М., 1940. Вып. 5. С. 159—198.
- Богословская Л. С., Солнцева Г. Н. Слуховая система млекопитающих: Сравнительно-морфологический очерк. М., 1979. 239 с.
- Брагина Н. Н., Доброхотова Т. А. Функциональные асимметрии человека. М., 1981. 288 с.
- Бундзен П. В., Малышев В. П., Перепелкин П. Д. Эталонная дискриминация мультиплеточной активности и селекция кодовых паттернов с позиций системно-структурного подхода // Физиология человека. 1975. Т. 1. С. 1064—1069.
- Вартанян Г. А., Галдюнов Г. В., Акимова И. М. Организация и модуляция процессов памяти. JL., 1982. 231 с.
- Вартанян И. А. Слуховой анализ сложных звуков. JL, 1978. 162 с.
- Вартанян И. А. Эволюция слуховой системы у позвоночных животных // Эволюционная физиология. Ч. I. Л., 1979. С. 426—473. (Руководство по физиологии).
- Вартанян И. А. Основные направления изучения эволюции слуховой системы позвоночных животных — некоторые решенные и нерешенные проблемы // Развитие научного наследия академика Л. А. Орбели. Л., 1982. С. 261—278.
- Вартанян И. А. Сенсорные механизмы обучения // Физиология поведения: Нейрофизиологические закономерности. Л., 1986. С. 309—333. (Руководство по физиологии).
- Вартанян И. А. Проблемы регуляции акустического поведения // Физиология поведения: Нейробиологические закономерности. Л., 1987. С. 428—443. (Руководство по физиологии).
- Вартанян И. А., Гершуни Г. В. Частотные характеристики центральных слуховых нейронов при уменьшении числа периодов воздействующих чистых тонов // Физiol. журн. СССР. 1975. Т. 61. С. 546—553.
- Вартанян И. А., Жарская В. Д. Слуховая афферентация центрального серого вещества среднего мозга крысы (морфофункциональное и электрофизиологическое исследование) // Журн. эволюц. биохим. и физиол. 1985. Т. 21. С. 470-477.
- Вартанян И. А., Хачнуц А. С. Регуляторные механизмы слуховой системы // Системы органов чувств. Л., 1987. С. 200—280.
- Васильев А. Г. Слуховая эхолокационная система летучих мышей. Л., 1983. 203 с.
- Вацуро Е. Г. Исследование высшей нервной деятельности антропоидов. М., 1948. 335 с.
- Величковский Б. М. Современная когнитивная психология. М., 1982. 336 с.
- Воронин Л. Г., Богданова И. И., Бурлаков Ю. А. Динамика электрографической активности в начальном периоде формирования речевой структуры // Науч. докл. высш. школы. Серия бiol. наук. 1974. № 8. С. 42—44.
- Вопросы теории и методов исследования восприятия речевых сигналов. Л., 1971. 176 с.
- Выготский Л. С. Мысление и речь // Выготский Л. С. Избранные психологические исследования. М., 1956. 519 с.
- Галунов В. ИЧистович Л. А. О связи моторной теории с общей проблемой распознавания речи // Акуст. журн. 1965. Т. 11. С. 417—426.
- Гершуни Г. В. О механизмах слуха (в связи с исследованием временных и временно-частотных характеристик слуховой системы) // Механизмы слуха. Л., 1967. С. 3—32.
- Гершуни Г. В., Вартанян И. А. О некоторых принципах организации функций

- слуховой системы, вытекающих из исследования реакций нейронов на сложные звуки // Механизмы деятельности головного мозга. Тбилиси, 1975. С. 277—287.
- Гоголицын Ю. Л., Кропотов Ю. Д. Исследование частоты разрядов нейронов мозга человека. Л., 1983. 120 с.
- Голузина А. Г. Шкалирование субъективных расстояний между синтетическими гласными // Анализ речевых сигналов человеком. Л., 1971. С. 153—160.
- Гольдбурт С. Н. Нейродинамика слуховой системы человека. Л., 1964. 212 с.
- Данько С. Г., Каминский Ю. Л. Система технических средств нейрофизиологических исследований мозга человека. Л., 1982. 133 с.
- Дзугаева С. Б. Проводящие пути головного мозга человека. М., 1975. 255 с.
- Жантиев Р. Д. Биоакустика насекомых. М., 1981. 256 с.
- Жинкин Н. И. Речь как проводник информации. М., 1982. 155 с.
- Исследования речевого мышления в психолингвистике. М., 1985. 238 с.
- Кесарев В. С. Количественная архитектоника мозга человека // Вестн. АМН. 1978. № 12. С. 29—36.
- Кизель В. А. Физические признаки диссимметрии живых систем. М., 1985. 119 с.
- Константинов А. И., Мовчан В. Н. Звуки в жизни зверей. Л., 1985. 303 с.
- Крылов Б. С., Фельбербаум Р. А., Экимова Г. М. Физиология нервно-мышечного аппарата гортани. Л., 1984. 216 с.
- Куликов Г. А. Нейрофизиологические основы обработки акустических сигналов // Акустика речи и слуха. Л., 1986. С. 56—86.
- Ладыгина-Котे Н. Н. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян (шимпанзе). М., 1959. 399 с.
- Ладыгина-Коте Н. Н. Предпосылки человеческого мышления. М., 1965. 110 с.
- (Лурия) Luria A. B. Factors and forms of aphasia // Disordres of Language. Boston, 1964. Р. 143—161.
- Лурия А. Р. Высшие корковые функции человека. М., 1969. 432 с.
- Лурия А. Р. Основные проблемы нейролингвистики. М., 1975. 253 с.
- Лурия А. Р. Язык и сознание. М., 1979. 319 с.
- Мещеряков А. И. Слепоглухонемые дети. М., 1974. 172 с.
- Механизмы речеобразования и восприятия сложных звуков. М.; Л., 1965. 204 с.
- Морозов В. П. Тайны вокальной речи. Л., 1967. 204 с.
- Морская биоакустика. Л., 1970. 184 с.
- Никольский А. А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М., 1984. 199 с.
- Павлов И. П. Двадцатилетний опыт изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных // Полн. собр. соч. М.; Л., 1951. Т. 3, кн. 2. 391 с.
- Перепелкин П. Д. К анализу закономерностей синтеза кодовых форм вербальных сигналов // Физиология человека. 1975. Т. 1. С. 15—124.
- Перепелкин П. Д. Особенности перестроек мультиклеточной активности нейронных популяций в зависимости от фонемного состава и вероятности использования вербальных сигналов в речевой деятельности // Мозговые коды психической деятельности. Л., 1977а. С. 50—66.
- Перепелкин П. Д. Селекция интервальных паттернов мультиклеточной активности в реальном масштабе времени // Физиология человека. 1977б. Т. 3. С. 553—556.
- Протасов В. Р. Биоакустика рыб. М., 1965. 231 с.
- Радионова Е. А. Функциональная характеристика нейронов кохлеарных ядер и слуховая функция. Л., 1971. 197 с.
- Раева С. П. Микроэлектродные исследования активности нейронов головного мозга человека. М., 1977. 208 с.
- Раева С. Н., Вайнберг Н. А., Тихонов Ю. Н., Лукашев А. О. Анализ данных микроэлектродного изучения импульсной активности некоторых ядер таламуса // Физиология человека. 1982. Т. 8. С. 734—745.
- Рамишивили Г. С. Речевой сигнал и индивидуальность голоса. Тбилиси, 1976. 183 с.
- Рамишивили Г. С. Автоматическое опознавание говорящего по голосу. М., 1981. 224 с.
- Речь: артикуляция и восприятие. М.; Л., 1965. 242 с.
- Смирнов В. М. Стереотаксическая неврология. Л., 1976. 264 с.

- Соколов А. Н. Внутренняя речь и мышление. М., 1967. 248 с.
- Степанов Ю. С. Семиотика. М., 1971. 217 с.
- Трауготт. Н. #, Кайданова С. И. Нарушения слуха при сенсорной алалии и афазии. Л., 1975. 179 с.
- Физиология речи. Восприятие речи человеком. Л., 1976. 385 с. (Руководство по физиологии).
- Фирсов Л. А. Поведение антропоидов в природных условиях. Л., 1977. 160 е.
- Фирсов Л. А., Плотников В. Ю. Голосовое поведение антропоидов. Л., 1981. 72 с.
- Фридман Э. П. Приматы: современные полубезьяны, обезьяны и человек. М., 1979. 209 с.
- Цемель Г. И. Опознавание речевых сигналов. М., 1971. 148 с.
- Чистович Л. А. Психоакустика и вопросы теории восприятия речи // Распознавание слуховых образов. Новосибирск, 1970а. С. 55—141.
- Чистович Л. А. Современные проблемы и методы изучения восприятия и речеобразования//Усп. физiol. наук. 1970б. Т. 1. С. 84—94.
- Чистович Л. А. Речеобразование и восприятие речи // Физиология сенсорных систем. М., 1976. С. 199—216. (Руководство по физиологии).
- Чистович Л. А., Бару А. В. Представление об обработке информации центральными отделами слуховой системы // Электродное протезирование слуха. Л., 1984. С. 38—52.
- Чистович Л. А., Кохсевников В. А. Восприятие речи //Физиология сенсорных систем. Ч. 2. Л., 1972. С. 427—515. (Руководство по физиологии).
- Шаумян С. К. Проблемы теоретической фонологии. М., 1962. 194 с.
- Электродное протезирование слуха. Л., 1984. 213 с.
- Albe-Fessard D. Activites de projection et d'association du neocortex cerebral des mammifères // Ext. J. Physiol. 1957. Vol. 49. P. 521—588.
- Bekesy G. The structure of the middle ear and hearing of own voice by bone conduction//J. Acoust. Soc. Amer. 1949. Vol. 21. P. 217—232.
- Borg E., Zakrisson J. E. Stapedius reflex and speech features // J. Acoust. Soc. Amer. 1973. Vol. 54. P. 525—527.
- Borg E., Zakrisson J. E. The stapedius muscle and speech perception // Sound reception in mammals / Ed. R. J. Bench, A. Pye, J. D. Pye. London; New York; San-Francisco. 1975. P. 51—68.
- Botez M. /., Barbeau S. Role of subcortical structures and particulatory of the thalamus in mechanisms of speech and language // Int. J. Neurol. 1971. Vol. 8. P. 300—320.
- Broadbent D. B. The role of auditory localization in attention and memory span // J. Exp. Psychol. 1954. Vol. 47. P. 191—196.
- Bronowski J. Human and animal languages // To Honor Roman Jakobson: Essays on the Occasion in His Seventieth Birthday. Vol. 1. Paris, 1967. P. 374—394.
- Bryden M. Laterality (Functional asymmetry in the infant brain). New York; London, 1982. 318 p.
- Buge A., Escourrolle R., Rancurel G., Poisson M. Mutisme akinekique et remolissement bicingulaire. 3 observations anatomocliniques // Rev. Neurol. 1975, Vol. 131. P. 121—137.
- Carlson B., Fant G., Grantstrom B. Two-format models, pitch and vowel perception // Auditory analysis and perception of speech. London; New York; San-Francisco. 1975. P. 55—82.
- Celestia G. A. Organization of auditory cortical areas in man // Brain. 1976. Vol. 99. P. 403—414.
- Chase R. A., Satton S., First D. Bibliography: delayed auditory feedback// J. Speech and Rearing Res. 1959. ol. 2. P. 193—200.
- Cherry E. C. Some experiments on the recognition of speech with one and two ears // J. Acoust. Soc. Amer. 1953. Vol. 25. P. 975—979.
- Clopton B. M., Winfield J. A., Flammino F. J. Tonotopic organization: review and analysis // Brain Res. 1974. Vol. 76. P. 1—23.
- (Cole M., Scribner S.) Коул М., Скрибнер С. Культура и мышление. М., 1977. 261 с.
- Conrad R. Acoustic confusions in immediate memory // Brit. J. Psychol. 1964. Vol. 55. P. 75—84.

- Dallos P. *The auditory periphery*. New York; London, 1973. 548 p.
- Dallos P., Harris D. Properties of auditory nerve responses in absence of outer hair cells // *J. Neurophysiol.* 1978. Vol. 41. P. 365—385.
- Darvin C. T., Turvey M. T., Crowder R. G. An auditory analogue of Sperling partial report procedure: Evidence for brief auditory storage // *Cognit. Psychol.* 1972. P. 255-267.
- Delgutte B. Representation of speech-like sounds in the discharge patterns of auditory-nerve fibers // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1980. Vol. 68. P. 843—857.
- Djupesland G., Flottorp G., Sunby A., Szalay M. A comparison between middle ear muscle reflex thresholds for bone- and air-conducted pure tones // *Acta otolaryngol. (Stockholm)*. 1973. Vol. 75. P. 178—183.
- Evans E. E. Neural processes for the detection of acoustic patterns and for sound localization // *The neuroscience third study program*. Massachusetts, 1974. P. 131-145.
- Evarts E. V. Representation of movements and muscles by pyramidal tract neurons of the precentral motor cortex // *Neurophysiological basis of normal and abnormal motor activities* / Ed. M. P. Yahr, D. P. Purpura. New York, 1967. P. 215—254.
- (Evarts E.) Эвартс Е. Механизмы головного мозга, управляющие движением // *Мозг.* М., 1982. С. 199—217.
- Euwertsen H. W. Delayed speech test // *Acta otolaryngol.* 1955. Vol. 45. P. 383—387.
- Fairbanks G. Selective vocal effects of delayed auditory feedback // *J. Speech and Hear. Disord.* 1955. Vol. 20. P. 333-345.
- Fant G. Acoustic theory and synthesis of speech with applications to Swedish // *Ericsson Technics.* 1959. Vol. 1. P. 3—108.
- Fant G. Acoustic theory of speech production. Gravenhage, 1960. 323 p.
- (Fant G.) Фант Г. Акустическая теория речеобразования. М., 1964. 284 с.
- (Fant G.) Фант Г. Анализ и синтез речи. Новосибирск, 1970. 111 с.
- (Flanagan J. L.) Фланаган Д. Л. Анализ, синтез и восприятие речи. М., 1968. 392 с.
- Fletcher H. *Speech and hearing in communication*. New York. 1953. 452 p.
- Fry D. B., Abramson A. S., Eimas P. D., Liberman A. M. The identification and discrimination of synthetic vowels // *Language and Speech.* 1962. Vol. 5. P. 171—189.
- Galaburda A. M., Le May M., Kemper T. L., Geschwind N. Rightleft asymmetries in the brain // *Science.* 1978. Vol. 199. P. 852—856.
- Gammon S. A., Smith P. J., Daniloff R. G., Kim Ch. W. Articulation and stress juncture production under oral anesthetization and masking // *J. Speech Hear. Res.* 1971. Vol. 14. P. 2-16.
- Gardner R. A., Gardner B. T. Teaching sign language to a chimpanzee // *Science.* 1969. Vol. 165. P. 664-672.
- Gardner B. T., Gardner R. A. Evidence for sentence constituents in the early utterances of child and chimpanzee // *J. Exp. Psychol. Gen.* 1975. Vol. 104. P. 244—267.
- (Geschwind N.) Гешвайнд Н. Специализация человеческого мозга//*Мозг.* М., 1982. С. 219-240.
- Geschwind N. Biological foundations of cerebral dominance // *Trends. Neurosci.* 1983. Vol. 6. P. 354-356.
- Geschwind N., Levitsky W. Human brain: left-right asymmetries in temporal speech region//*Science.* 1968. Vol. 161. P. 186—187.
- Goerttler K. Die Entwicklung der menschlichen Glottis als deszedenztheoretisches Problem // über die Evolution der Sprache / Hrsg. J. Schwidetzky. Frankfurt / Main, 1973. S. 37—68.
- Goldstein J. L., Mundale J. P. Response of the primary auditory neurons to human speech//*J. Acoust. Soc. Amer.* 1971. Vol. 50. P. 119—120.
- Guttman N. Julesz B. Lower limits of auditory periodicity analysis // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1963. Vol. 35. P. 610-615.
- Hast M. H., Fisisher J. M., Wetzel A. B., Thompson V. F. Cortical motor representation of the laryngeal muscles in macaca mulatta // *Brain Res.* 1974. Vol. 73. P. 229—240.

- (Helmholtz G.) Гельмгольц Г. Учение о слуховых ощущениях как физиологическая основа для теории музыки. СПб., 1875. 736 с.
- (Hinde R. A.) Хайнд Р. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М., 1975. 855 с.
- (Husson R.) Юссон Р. Певческий голос. М., 1974. 264 с.
- Jakobson R. Towards a linguistic typology of aphasic impairments // Disorders of Language / Ed. A. V. S., M^t. O'Connor. Boston, 1964. P. 21—42.
- Jakobson R. Linguistic types of aphasia // Brain Function. Vol. III. Speech, Language and Communication / Ed. E. C. Carleberry. Berkeley; Los Angeles, 1966. P. 67—91.
- Jiirgens U. On the elicibility of vocalization from the cortical larynx area // Brain Res. 1974. Vol. 81. P. 564—566.
- Jiirgens U. Projections from the cortical larynx area in the squirrel monkey // Exp. Brain Res. 1976. Vol. 25. P. 401—411.
- Jiirgens U. Neutral control of vocalization in nonhuman primates // Neurobiology of social communication in primates / Ed. H. D. Steklis, M. J. Ralligh. New York, 1979. P. 11—44.
- Jiirgens U., Müller-Preuss P. Convergent projections of different limbic vocalization areas in the squirrel monkey // Exp. Brain Res. 1977. Vol. 29. P. 75—83.
- Jiirgens U., Ploog D. Zur Evolution der Stimme // Arch. Psychiat., Nervenkr. 1976. Vol. 222. P. 117—237.
- Jiirgens U., Pratt R. Role of the periaqueductal gray in vocal expression of emotion / Brain Res. 1979a. Vol. 167. P. 367—378.
- Jiirgens U., Pratt R. The singular vocalization path way of the squirrel monkey // Exp. Brain Res. 1979b. Vol. 34. P. 499—510.
- Keidel W. D. Information processing in the higher parts of the auditory pathway // Commun. Cybern. 1974. Vol. 8. P. 216—226.
- Kimura D. Some effects of temporal lobe damage on auditory perception // Canad. J. Psychol. 1961a. Vol. 15. P. 156—165.
- Kimura D. Cerebral dominance and the perception of verbal stimuli // Canad. J. Psychol. 1961b. Vol. 15. P. 166—171.
- Kimura D. Speech lateralization in young children as determined by an auditory test // J. Compar. and Physiol. Psychol. 1963. Vol. 56. P. 899—902.
- Kimura D. Functional asymmetry of the brain in dichotic listening // Cortex. 1967. Vol. 3. P. 163—178.
- (Klatzky R.) Клацки Р. Память человека: структура и процессы. М., 1978. 319 с.
- (Klix F.) Кликс Ф. Пробуждающееся мышление. У истоков человеческого интеллекта. М., 1983. 302 с.
- Knight P. L. Representation of the cochlea within the anterior auditory field (AAF) of the cat // Brain Res. 1977. Vol. 130. P. 447—468.
- (Koch W. E.) Кох У. Е. Видимый звук М., 1974. 120 с.
- Kuhl P. K., Miller J. D. Speech perception by the chinchilla: voiced-voiceless distinction in alveolar plosive consonants // Science. 1975. Vol. 19. P. 69—72.
- Lane H. The motor theory of speech perception: a critical review // Psychol. Rev. 1965. Vol. 72. P. 275—309.
- Le May M. Morphological cerebral asymmetries of modern man, fossil man and nonhuman primates. Origins and evolution of language and speech // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1976. Vol. 280. P. 349—366.
- Le Moal M., Olds M. E. Unit responses to auditory input in the dorsal and medial raphe nuclei in the rat // Physiol. Behav. 1979. Vol. 22. P. 11—15.
- Liberman A. M., Delattre P. C., Gersman L. /., Cooper F. S. Tempo of frequency change as a clue for distinguishing classes of speech sounds // J. Exp. Psychol. 1956. Vol. 52. P. 127—137.
- Liberman A. M., Harris K. S., Hoffman H. S., Griffith B. C. The discrimination of speech sound within and across phoneme boundaries // J. Exp. Psychol. 1957. Vol. 54. P. 358—368.
- Liberman A. M., Cooper F. S., Shankweiler D. P., Studdert-Kennedy M. Perception of the speech code // Psychol. Rev. 1967. Vol. 74. P. 431—461.
- Licklider J. C. N., Miller G. A. Perception of speech // Handbook of Exp. Psychol. / Ed. J. D. Stebins. New York, 1951. P. 1040—1074.

- (Linden J.) Линден Ю. Обезьяны, человек, язык. М., 1981. 272 с.
- (Lindsay P. H., Norman D. A.) Линдсей П., Норман Д. Переработка информации у человека. М., 1974. 550 с.
- Malis L. J., Pribram K. H., Kruger L. Action potentials in «motor» cortex evoked by peripheral nerve stimulation // J. Neurophysiol. 1953. Vol. 16. P. 161—167.
- Maruyama N., Saitoh K., Kudoh M. Consonant and vowel detectors in the cat auditory cortex // Neurosci. Lett. 1983. Vol. 13. P. 4—14.
- Merzenich M. M., Andersen R. A., Middlebrooks J. C. Functional and topographic organization of the auditory cortex// Exp. Brain Res. 1979. Suppl. 2. P. 61—75.
- Mettler F. A. Cortical-subcortical relations in abnormal motor functions // Neurophysiological basis of normal and abnormal motor activities / Ed. M. D. Yahr, D. P. Purpura. Hewlett; New York, 1967. P. 445—497.
- Middlebrooks J. C., Dykes R. W., Merzenich M. M. Binaural responsespecific bands in primary auditory cortex Al of the cat: topographical organization orthogonal to isofrequency contours // Brain Res. 1980. Vol. 181. P. 31—48.
- Miller J. M., Towela L., Pjing B. E., Clopton B. M., Snyder J. M. The auditory system: transduction and central process // Physiology and biophysics of the brain and neural function. Philadelphia etc., 1979. P. 376—434.
- Moore T. J., Cashin L. Jr. Response patterns of cochlear nucleus neuron to excerpts from sustained vowels // J. Acoust. Soc. Amer. 1974. Vol. 56. P. 1565—1576.
- Moore T. J., Cashin L. Jr. Response of cochlear nucleus neurons to synthetic speech // J. Acoust. Soc. Amer. 1976. Vol. 59. P. 1443—1449.
- Murata K., Katayama Y., Taniguchi I., Minami S., Hashimoto T. Temporal structure of cochlear nerve response to vowel stimulation // J. Physiol. Soc. Jap. 1975. Vol. 37. P. 283.
- Muller-Preuss P., Jürgens V. Projections from the cingular vocalization area in the squirrel monkey // Brain Res. 1976. Vol. 103. P. 29—43.
- Neurobiology of social communication in primates. New York, 1979. 212 p.
- Ojemann G. A. Individual variability in cortical localization of language // J. Neurosurg. 1979. Vol. 59. P. 164—169.
- Ojemann G., Ward A. Speech representation in ventrolateral thalamus // Brain. 1971. Vol. 94. P. 669—680.
- Palmer A. R., Evans E. F. On the peripheral coding of the level of individual frequency components of complex sounds at the high sound levels // Exp. Brain Res. 1979. Suppl. 2. P. 19—26.
- (Penfield W., Roberts L.) Пенфилд В., Робертс Л. Речь и мозговые механизмы Л., 1964. 264 с.
- (Piaget J.) Пиаже Ж. Избранные психологические труды. М., 1969. 301 с.
- Ploog D. Neurobiology of primate audio-vocal behaviour // Brain Res. Rev. 1981. Vol. 3. P. 35—61.
- Pool J. L., Collins J. M., Kessler E., Vernon L. J., Fliring F. Surgical procedure // Selective partial ablation of the frontal cortex / Ed. F. A. Mettler. New York, 1949. P. 34—47.
- Potter R. K., Kopp G. A., Green H. C. Visible speech. New York, 1947. 441 p.
- Premack D. Language in chimpanzee? // Science. 1977. Vol. 172. P. 808—822.
- (Pribram K.) Прибрам К. Языки мозга. М., 1975. 464 с.
- Recognition of complex acoustic signals / Ed. Th. H. Bullock. Berlin, 1977. 402 p.
- Rensch B. (Hrsg.) Handgebrauch und Verständigung bei Affen und Friihmenschchen. Bern, 1968. 274 S.
- Representation of speech in the peripheral auditory system. Amsterdam etc., 1982. 256 p.
- Russel I. J., Sellick P. M. Intracellular studies of hair cells in the mammalian cochlea // J. Physiol. 1978. Vol. 284. P. 261—290.
- Russel I. J., Sellick P. M. The responses of hair cells to low frequency tones and their relationship to the extracellular receptor potentials and sound pressure levels in the guinea pig cochlea // Neuronal mechanisms of hearing. New York; London, 1981. P. 3—15.

- Sachs M. B., Young E. D. Encoding of steady-state vowels in the auditory nerve: representation in terms of discharge rate // J. Acoust. Soc. Amer.* 1979. Vol. 66. P. 470-479.
- Sachs M. B., Young E. D. Effects of nonlinearities on speech encoding in the auditory nerve // J. Acoust. Soc. Amer.* 1980. Vol. 68. P. 858—875.
- Sachs M. B., Young E. D., Miller M. J. Encoding of speech features in the auditory nerve // The representation of speech in the peripheral auditory system.* Amsterdam etc., 1982. P. 115—130.
- (*Schram F., Syka J.*) *Шрам Ф., Сыка Й. Анализ активности мышц гортани в процессе фонации // Физиология человека.* 1975. Т. 1. С. 822—824.
- Sem-Jacobson C. W. Depth-electrographic stimulation of the human brain and behavior.* Springfield, 1968. 222 р.
- (*Sossiir F. de*) *Соссир Ф. де. Курс общей лингвистики // Труды по языкоznанию.* М., 1977. С. 31-274.
- Sperry R. Consciousness, personal identity and the divided brain//Neuropsychologia.* 1984. Vol. 22. P. 661-673.
- Sperry R. W., Gazzaniga M. S., Bogen J. E. Interhemispheric relationships: the neocortical commissures: Syndromes of hemisphere disconnection // Handbook of clinical neurology.* Vol. 4 / Ed. P. J. Vinken, G. W. Bruyn. Amsterdam, 1969. P. 273—290.
- (*Springer S., Deutsch H.*) *Спрингер С., Дешт Г. Левый мозг, правый мозг.* М., 1983. 256 с.
- Stevens K. N., Liberman A. M., Studdert-Kennedy MOhman S. Cross-language study of vowel perception // Language and Speech.* 1969. Vol. 12. P. 1—23.
- Sutton D., Larson C., Lindemann R. C. Neocortical and limbic lesion effects on primate phonation // Brian Res.* 1974. Vol. 174. P. 61—75.
- (*Tembrock G.*) *Темброк Г. Коммуникация у млекопитающих // Успехи современной тириологии.* М., 1977. С. 255—258.
- (*Tinbergen N.*) *Тинберген Н. Поведение животных.* М., 1969. 192 с.
- TeuBez H. L. The niddle of frontal function in man // The frontal granular cortex and behaviour.* New York, 1964. P. 410—445.
- Wain J. A. Pre-language and fundamental asymmetry of the infant brain. Evolution and lateralization of the brain / Ed. S. J. Dimond, D. A. Blizzard // Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1977. Vol. 299. P. 370—379.
- Walker A. E. The thalamus of the chimpanzee. IV. Thalamic projections to the cerebral cortex // J. Anat.* 1938. Vol. 73. P. 37—93.
- Walker J. L., Hallas E. S. Neuronal coding at subcortical auditory nuclei // Physiol. and Behav.* 1972. Vol. 8 (6). P. 1099—1106.
- Waters R. S., Wilson W. A. Speech perception in rhesus monkeys; the voicing distinction between synthesized labial and velar consonants // Perception and Psychophysics.* 1976. Vol. 19. P. 285—289.
- Welt C., Aschoff J. C., Kameda K., Brooks V. B. Intracortical organization of cat's motosensory neurons // Neurophysiological basis of normal and abnormal motor activities / Ed. M. D. Yahr, D. P. Purpura.* Hewlett; Now York, 1967. P. 255-294.
- Williams C., Steven K. Emotions and speech: some acoustical correlates // J. Acoust. Soc. Amer.* 1972. Vol. 52. P. 1238—1250.
- Wind J. Der Kehlkopf bei Spitzhörnchen, Rhesusaffe, Schimpanse und Mensch // Über die Evolution der Sprache / Hersg. J. Schwetzky.* Frankfurt /Main, 1973. S. 34—58.
- Winter P., Funkenstein H. The effect of species-specific vocalization on the discharge of auditory cortical cells in the awake squirrel monkey (*saimiri sciurens*) II Exp. Brain Res.* 1973. Vol. 18 (5). P. 485—504.
- Witelson S. F., Pallie W. Left hemisphere specialization for language in the newborn: neuroanatomical evidence of asymmetry // Brain Res.* 1973. Vol. 96. P. 641—646.
- Wollberg L., Newman J. D. Auditory cortex of squirrel monkey: response patterns of single cells to species — specific vocalizations // Science.* 1972. Vol. 175. P. 212—214.
- Young R. D., Sachs M. B. Processing of speech in the peripheral auditory system / Cognitive representation of speech.* Amsterdam etc., 1981. P. 75—92.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Агрессивность 101, 473
 Адаптация 355
 Адаптивность 455, 465, 466
 Адиодохинез 83
 Адинсия 99
 Аксон 71
 АКТГ 98, 101, 345
 Активация 79, 313—315
 — внимания см. Внимание, активация
 Акцептор действия 341, 354
 Алалия 561
 Альфа-ритм см. Электроэнцефалограмма, альфа-ритм
 Амигдала см. Миндаллина
 Аминазин 551
 Амитал-натрия 547
 Анозогнозия 114
 Антибили система 307
 Артикуляционно-фонационный аппарат см. Фонационно-артикуляционный аппарат
 Артикуляционные движения 617
 — органы 583
 — — периферическая иннервация 618
 Артикуляция 583, 609, 617
 Артифициальные психические состояния 269—272
 — стабильные функциональные связи (АСФС) 125—140, 349, 350
 — — — активирующие 132
 — — — тормозные 132
 — — — цепочка 131
 — — — — межполушарная 132
 — — — — этилизол, 130, 134, 135
 Астроциты 74
 Аура 101
 Аутизм 566
 Афагия 99
 Афазия 101, 541—543
 — моторная 542—544
 — афферентная 542
 — — экспрессивная 542, 623
 — семантическая 542
 — сенсомоторная 111, 542—545
 Ацетилхолин 97, 98
 Навальные ганглии 93—99
 Бернарда Ли эффект см. Эффект Бернарда Ли
 Бледный шар 93, 94, 127, 195
 Бодрствование 79, 120, 121, 314, 478
 — активное 369—377, 404—415
 — спокойное 365, 368, 398—404
 — стадии 359
 — уровень 271, 358, 359, 369
 Боли система 307
 — фантомные см. Синдром фантомной болевой

Вада пробы 547, 600
 Вазоконстрикторная реакция сосудов 533
 Вазопрессин см. Гормон вазопрессин
 Внимание 79, 163, 345, 426, 440, 505
 — активация 370—377, 409, 442—446
 — — вызванные потенциалы 371
 — — импульсная активность нейронов 372, 373
 — условно-негативная волна 371, 372
 — электроэнцефалограмма 371
 — аналитическое 562
 — избирательное 496, 497
 — мобилизация 438
 — произвольное 442, 449
 — селективное 257, 449
 — фокусирование 497, 502, 511
 Волна ожидания см. Условно-негативное отклонение потенциала
 Восприятие 151—160, 170, 171, 187, 342, 426
 — зрительное 159, 160, 427—439
 — константность 427
 — неосознанное 492, 495, 505
 — — эмоциональной значимости слов 509, 519
 — речи 442, 547, 548, 550, 578, 579, 612, 613, 617, 625
 — — — вокальной 593—596
 — дихотическое 599, 602, 626, 627, 642

- — моторная теория 579
- — собственной 596—599, 640
- — функциональная асимметрия мозга 602
- речевой лингвистической информации 592
- селективность 377
- слуховое, помехоустойчивость 595
- тактильное 160
- экстралингвистической информации 592, 601
- эмоционально-значимых стимулов 511
- эмоциональной интонации 592—593
- Вторая сигнальная система см. Сигнальная система**
- Вызванные потенциалы (ВП) 19, 31, 32, 151—170, 428**
 - волна (компоненты) 151—160, 262, 428, 429
 - N_{∞} 371
 - ЛП₁₀ 167, 371, 507
 - р₃₀₀ 166—167, 169, 371, 497, 498, 502, 507, 512, 513, 518—523
 - поздние 502
 - ранние 301
 - зрительные 155, 428
 - коры ассоциативной 430—432 лобной 154, 434—436
 - моторной 435
 - при эпилепсии 362
 - проекционной 154, 428—430
 - неосознанные стимулы 494, 507
 - оценка функционального состояния мозга 361, 362
 - сенсорные 162, 163
 - соматосенсорные 155, 163
 - эмоциональные реакции 31
 - эндогенные 518
- Гастрин мозговой 345**
- Гиперфагия 98**
- Гипоталамус 71, 75, 95—99**
- Гиппокамп 99, 101—104, 313, 446**
- Глиальные клетки 73, 74**
- Глиоретикулум 74**
- Гомеостаз 303, 304, 351, 360, 483**
- Гормон антидиуретический 98**
- вазопрессин 101, 317, 345, 346
- гипоталамуса 61
- скотофобин 61
- Гормональная активность 316**
- Готовность к действию 343, 344**
- Дельта-волны см. Электроэнцефалограмма, дельта-волны**
- Дендриты 71**
- Дзета-волны см. Сверхмедленные физиологические процессы, дзета-волны**
- Диазепам 516**
- Динорфин 345**
- Дисметрия 83**
- Дофамин 84, 85, 97**
- Замыкательная акупатия (функция) 543—545**
- Импеданс ткани мозга 19, 32**
- Импритинг 272**
- Индивидуально-типологические различия 467**
- Инсулин 345**
- Инсулин-шоковая терапия 542**
- Интенционное дрожание 79**
- Интонация голоса 587**
- Интонограф 587**
- Интрареверт 460**
- Интро-экстравертivность 464, 472, 473**
- шкалы 465
- Информационные каналы 304**
- обмен 307, 308
- поле мозга 122, 124
- Информация лингвистическая 590—593**
- экстралингвистическая 586, 587, 590—596
- типы 591
- Иrrадиация избирательная 531, 535**
- элективная 532, 535
- Истерия 561, 563, 564**
- Кардиоритмограмма 456**
- Кластрум см. Ограда**
- Код мозга 58**
- Кожно-гальваническая реакция (КГР) 505, 530, 538**
- Колхеарные ядра 644, 645, 650**
- Кома 314**
- Коммуникация 608, 609**
- акустическая 609, 613
- лингвистическая 603
- речевая см. Речевая система коммуникаций
- экстралингвистическая 591, 603
- Комплексный метод физиологических исследований мозга 14, 15, 20, 21, 42, 197, 268, 383, 384**
- Кора больших полушарий 107—114**
 - — ассоциативная 90
 - — борозда гиппокампова 107
 - — — роландова 107
 - — — сильвиева 107
 - — височная 111, 541—545,
 - — височно-теменно-затылочная 430—434

- — — заднеассоциативные поля 521, 523
- — — затылочная ИЗ, 165, 519— 521, 541, 544, 546
- — — извилина Гешля 67
- — — задняя центральная 542
- — — субкаллозальная 638
- — — цингулярная 633—634
- — — лимбическая 99, 632—634, 658
- — — лобная 109—110, 165, 175, 437, 438, 446, 658
- — локальная активация 499— 503
- — — моторная 99, 435, 619, 634, 638
- — — дополнительная 658
- — — обонятельная луковица 107
- — — периамигдалярная 99
- — — премоторная 174, 542
- — — прецириформная 99
- — — пресубкулум 99
- — — префронтальная 546, 547
- — — проекционные зоны 86
- — — речевая зона 500
- Брока 109, 592, 620— 624
- Вернике 592, 599, 602, 620, 628
- — сенсорное поле зрительное 618
- — — слуховое 618, 647
- — — соматосенсорное 87, 110, 111, 619
- — — теменная 112, 113, 542, 544—546
- — — теменно-затылочная 518, 531
- — — фронтальная 90
- — — центрально-лобная 541, 544
- — — энторинальная область 99
- Корково-лимбико-корковые связи 514
- Корткофугальное влияние 507
- — механизм 514, 524
- — система 501
- Лентикулярная петля 94
- Лимбическая система 99—107, 509— 511, 514—516
- Логоневроз 601, 602
- Ломбарда эффект *см.* Эффект Ломбарда
- Люлиберин 345
- Матрица долгосрочной памяти *см.* Память
- Медиаторы 72—74
- Межполушарная асимметрия мозга 114—118, 517—524, 542, 567, 568
- Метаболические процессы 305
- Метаталамус *см.* Ствол мозга
- Метод амплитудной дискриминации спайков 205
- анализа взаимодействия компонентов электроэнцефалограммы 475
- — структуры импульсного потока 209, 210
- — функции совпадения разрядов нейронов 60, 210, 237
- вызванных потенциалов *см.* Вызванные потенциалы
- гипнотического внушения 592
- дихотического предъявления 542
- дихотического прослушивания 542
- долгосрочных вживленных электродов 15, 19, 20, 171, 202, 203, 246, 268, 468, 652
- микрополяризаций 164, 165
- микроэлектродного изучения активности нейронов 245, 247, 248
- оценки функционального состояния 318
- — — аналитические 319, 320
- — — — прямые 319
- — — — — ситуационные 319, 320
- — — — — иррелевантные 320
- — — — — релевантных нагрузок 319, 320
- — — — встроенных структур 334
- — — — дополнительных нагрузок 334
- — — — интенсифицирующих нагрузочных проб 333
- — — — синтетические структурно-операционные 321
- — — — функциональные 320, 321
- — — — целостные 321
- — — — элементарные операционные 321
- переноса устойчивого патологического состояния 62
- позитронно-эмиссионной томографии 52, 63
- постстимульных гистограмм 36
- разложения на компоненты вызванных реакций нейронов 231
- речевого подкрепления 530, 531
- стереотаксической нейрохирургии 14, 15
- ядерного магнитного резонанса 52, 63
- Методика мигательная 555
- речедвигательная 532, 533
- слюноотделительная 533
- темновой адаптации 533
- Мидриаз 97
- Миелиновая оболочка 71

- Мнкроглиоциты** 74
Мимопадание 83
Миндалина 99, 104—106, 279—283
Миоластическая теория голосообразования 586
Митохондрии 72
Мозжечок 71, 75, 81—85
 — афферентные, эффеरентные волокна 82
 — зубчатое ядро 77, 81, 83
 — кора 81, 82
 — кровельное ядро 81
 — ножки 82, 83
 — промежуточное ядро 82, 83
 — фастигиальное ядро 83
 — шаровидное ядро 81
 — электростимуляция 83
Мышцы среднего уха 641

Напряжение кислорода 19, 32, 193
Наркоз 367
Нейродинамика, иерархический принцип организации 405, 406
Нейродинамический профиль состояния мозга 402—404, 408
Нейронный ансамбль 72
 — популяции, жесткие и гибкие звенья 73, 200, 243
 — кооперативность 200—202
 — мультиклеточная активность 73, 204, 205
 — полифункциональность 17, 171, 198, 199, 275
Нейроны 71—74
 — внимания 372
 — детекторы новизны 90, 255, 353, 372
 ошибок 194, 195, 347, 353, 648
 признаков акустических 650
 стохастичности 353
 цели 353
 импульсная активность 19, 33, 37, 172, 198, 207—209
 — вызванные реакции 263
 — восприятие 171, 172
 — запоминание, обучение 180, 181, 188, 190
 — изменчивость 222
 — компоненты 173, 177, 229
 — медленные смещения частоты разрядов 177
 — поздние 180, 186, 187, 191
 ранние 184—187, 192
 — экзогенные 177
 — эндогенные 177, 180—182, 190, 191
 — мыслительная деятельность 222—229

 — обобщение 212—221
 — опережающие 250—255, 261, 262, 265, 372, 373
 — опознание 183—188
 — суммарные профили 184—187
 — оценка функционального состояния 362—364
 спонтанная 72, 363
 — структура импульсного потока 231, 233—235
 — лемнисковые 87
 — пирамидные 89
 — ретикулярные 79
 — тело 71
 — экстрапелмисковые 87
Нейропептиды 61, 62, 307, 344, 345
 — дельта-сна 317, 345
Нейросенсорная туюухость 657
Нейротензин 345
Нейрохронаксическая теория образования голоса 586
Неокортекс см. Кора больших полушарий
Неостриатум 93, 94
 — скорлупа 93
 — хвостатое ядро 93, 127, 195, 406, 407
Нерв блуждающий 76
 — блоковый 84
 — глазодвигательный 78, 84
 — лицевой 77
 — подязычный 76
 — слуховой 645, 647
 — тройничный 78
 — языкоглоточный 76, 77
Нервная деятельность, типы 456, 457,
 464
 — модель стимула 441
Нистагм 83
Номинативная функция слова 613
Норадреналин 97, 98

Обобщение 99
Обонятельная луковица см. Кора больших полушарий
Обратная афферентация 341
Ограда 95
Олигодендроциты 74
Омега-потенциал см. Сверхмедленные физиологические процессы, омега-потенциал
Опережающие процессы см. Нейроны, импульсная активность, вызванные реакции, опережающие
Опознание 164
Оптомоторная координация 436
Ориентировочная реакция, рефлекс 370—377, 440—446, 491, 501, 533, 534
 — вызванные потенциалы 371

- импульсная активность нейронов 372, 373
- компоненты электроэнцефалограммы 371
- Ощущение 158, 170, 505
- Паллидум см. Бледный шар
- Память 16, 22, 54, 55, 103, 104, 121, 151, 167, 180, 345
- голографическая теория 316, 550
- долгосрочная 22—25, 123—125, 128, 220, 221, 511—513, 516, 613, 649.
 - речевая 651
 - эмоциональная 121, 510, 513
 - краткосрочная 121, 257, 511, 512, 649.
 - энграмма 512
 - невербальная 550
 - слуховая 542, 549
 - эхическая 648
- Парестезия слизистой оболочки рта 137
- Паркинсонизм 47, 48, 130—132, 267
- форма дрожательно-ригидная 400, 407.
 - ригидно-дрожательная 400, 407, 410
- Пейпса круг 88, 99, 106
- Поведение автоматизированное 505
 - защитное 106
 - оборонительное 440, 510
 - пищевое 440
 - половое 345
- Покрышка 76
- Полидипсия 98
- Полушария головного мозга, взаимодействие 547—550
- Порог биоэлектрической реакции 505
 - восприятия 124, 491
 - кожно-галванической реакции 505
 - обнаружения речи 492, 550
 - опознания эмоционально-значимых слов 507—509
 - осознания 491, 507
 - ощущения 505, 506
 - слухового 505
- Постоянный потенциал (ПП) см. Сверхмедленные физиологические процессы, омега-потенциал
- Потенциал готовности 263
 - действия 71, 72
- Принятие решения 409, 438, 473, 492, 511
- Психастения 459, 561
- Психическая деятельность 504
 - состояние 121
 - структура 369—370
- Психоз маниакально-депрессивный 4,79
- Психологическая защита 511
- Психопатия 367
- Путь болевой тригеминальный 92
 - мамиллоталамический 96
 - нигростриарный 85
- Пучок Вик Д'Азира 87
 - Гаверса 82
 - лентикулярной петли 88
 - медиальный переднемозговой 80
 - Шутца 96, 97
- Раздражитель дифференцировочный 532
- неосознанный 506, 511, 538
- субсенсорный подпороговый 537
- Реактивное торможение 459
- Реакция вегетативная 504, 505
 - дыхательная 505, 530
 - оборонительная 507
 - слюноотделительная 530
 - сосудисто-двигательная 530
- Ретикулярная формация (РФ) ствола мозга 75, 78—81, 359, 495
 - мезэнцефальная 80
 - нейроны 79
 - синаптический аппарат 79
 - функция 79
 - электростимуляция 80
 - ядра 78
- Речевой аппарат 611
 - резонатор 583
 - система коммуникаций 578, 579, 602, 603, 613
 - слух 550
 - тракт 583
 - функция 547, 550
- Речепорождение 555
 - Речь 608—610, 612, 614—617
 - автоматическое распознание 582, 590, 592
 - амплитудная модуляция 589, 590
 - вокальная 593—596
 - вибратор 595, 596
 - эмоционально-выразительная функция 596
 - динамический диапазон 588
 - спектrogramмы 614—617
 - звуковая 609—614
 - интонационная структура фразы 587
 - коммуникативная функция 555
 - контроль 635—640
 - обертоновая структура голоса 587
 - пикфактор 588
 - помехоустойчивость 603
 - разборчивость 579—583, 588, 641
 - словесная 580, 581
 - слоговая 580, 581, 585, 586
 - фразовая 580, 581
 - связная 580, 581

- семантическое содержание 579, 590
 - слухомоторная обратная связь 636, 637
 - спектр, спектральные характеристики 582—586, 594, 595
 - характеристики акустические 614
 - — амплитудно-временные 587, 590
 - фонетические элементы 579
 - частота основного тона 586, 587
 - эмоциональная интонация 591
- Ротоглоточный резонатор 583
- Сверхвозбуждение 314
- Сверхмедленные физиологические процессы (СМФП) 19, 28—31, 197, 198, 378—385, 387
 - активация 373—377
 - дзета-волны 365, 388, 391, 392
 - динамика 285—289
 - микрополяризации 412
 - — наведенная разность потенциалов 385, 386
 - — омега-потенциал 28, 29, 344, 352, 353, 365, 367, 381, 387, 390, 391, 396—398, 408
 - — градиент 391, 413
 - — уровень относительно стабильного функционирования (УОСФ) 396
 - — оценка функционального состояния мозга 364—366
 - — патологических состояний 366—368
 - — органических поражений 367
 - — психопатические расстройства 367, 368
 - — эпилепсия 367
 - тау-волны 365, 388, 391, 392
 - хвостатое ядро 400
 - эмоциональные реакции 276—284, 380
 - эпсилон-волны 365, 388, 391
- Семантическое поле 533
- Септум 99—101, 106, 107
- Серотонин 97, 98
- Сигнализация акустическая 608, 610
- Сигнальные системы 528
 - взаимодействие 529—540
 - — морфофункциональная организация 540—552
 - — типы 561—566
 - — формирование 552—561
 - — вторая 527—529
- Синдром амнестический 104, 111
- гипоманиакальный 271, 462, 463
- депрессивный 462, 463
- дисфорический 271
- интроверсия-экстраверсия 462
- ипохондрический 462, 463
- истерический 462, 463
- лобный 110, 547
- люцидный 271
- мужественности—женственности 462, 463
- паранойи 462, 463
- психастении 462, 463
- психопатии 462, 463
- тревожно-фобический 136
- фантомно-болевой 136, 400, 401, 410
- электроэнцефалографический 462, 463
- Синкинезия 471
- Скорлупа см. Неостриатум
- Скотофобия см. Гормон Слух речевой 550
- Слуховая система 643—651
- Сознание 570
- Сон 120, 314, 343, 365, 368, 566
 - стадии 361
 - — парадоксальная 343, 365
- Спектрограф динамический 584, 614
- Срединный центр см. Таламус
- Средний мозг 75, 84, 85
 - красное ядро 82, 84, 85
 - — крыша мозга 84
 - — ножки мозга 84
 - — покрышка 84
 - — черная субстанция 84, 85, 127
 - — четверохолмие 84
 - задние холмы 75
- Стапедиальный мускул 641, 642
- Ствол мозга 75—78
 - варолиев мост 75, 77, 78
 - — вестибулярные ядра 77
 - задний мозг 75
 - замокье 75
 - метаталамус 75, 85
 - продолговатый мозг 75—77
 - субталамус 85
 - эпиталамус 85
- Стереотаксис 203, 204
- Стереотаксическая неврология 16, 21, 542
- Стресс 121, 122, 459
- Структура личности 459
- Таламус 75, 85
 - ядра(а) ассоциативное 86, 89
 - — вентральное заднее 86—88
 - — медиальное 86
 - — переднее 86, 88
 - — вентролатеральное 86, 88, 89, 127

— — внутреннее коленчатое тело 86, 87
дорсомедиальное см. медиодорсальное
задней спайки 86
интрапламинарные 86, 88, 91, 92
латеральное дорсальное 86, 89
заднее 86, 89
медиодорсальное 86, 89, 90
модулирующие 86
наружное коленчатое тело 86, 87
паравентрикулярное 86
паратеналиальное 86
парафасцикулярный комплекс 86
передние 88
центральное 86
дорсальное 86
медиальное 86
подушка 86, 89, 90
претектальное заднее 86
релейные 86, 87
— несенсорные 88, 89
— сенсорные 87
ретикулярное 86, 88, 92
ромбовидное 86
срединный центр 86, 91, 92
субмедиальное 86
центральное медиальное 86
— центральное серое вещество 86, 99
Тау-волны см. Сверхмедленные физиологические процессы, тау-волны
Темперамент 455—457, 471
— акцентуация 462
Тета-волны см. Электроэнцефалограмма, тета-волны
Тракт дорсальный спинно-мозжечковый 83
— контраполатеральный рубробульбарный 85
— кортикоруброспинальный 89
— пирамидный 77
— руброретикулооливарный 85
— руброспинальный 85
— спиноталамический 87
— тригеминальный 87

Условно-негативное отклонение потенциала 30, 151, 169, 262, 371, 372, 428, 429, 448
Я-волна 372
0-волна 372
органические поражения мозга 367
психопатические расстройства 368
Устойчивое патологическое состояние 18, 23, 46, 120, 411, 412

Фактор личности 457
лабильная эмоциональность—динамическая уравновешенность 457
невротизм—стабильность 459, 465
низкая—высокая тревожность 457
подчиненность—независимость 457
экстраверсия—интроверсия 457—459, 465
Факторный анализ структуры индивидуальности 456, 457
Фармакологические пробы 49—52
Феномен искусственного заикания см. Эффект Бернарда Ли
Фонационно-артикуляционный аппарат 609, 610, 617, 638
Фонация 609
Фонема 611, 653—654
Форманта 583, 615
— высокая певческая 594
— гласных звуков 615
Формантоскатель 585
Функциональная асимметрия мозга, речевая функция 600—602, 627
Функциональное состояние мозга 17, 118—125, 300—303, 305—310, 505
виды 310—315
— вызванные потенциалы 276, 361, 362
гипнотическое 567
динамика формирования 346—350
динамического рассогласования 311, 312
импульсная активность нейронов 362—364
интегративные механизмы формирования 342—346
компоненты 322—324
коррекция 353—355
— мобилизации 311
модуляции 27
оперативного покоя 344
операционные 324—331
патологические 311, 312
— — — периферические механизмы реализации 315—318
— показатели 318
— постоянные цели* 305—309, 342
программа реализации 351
реактивные 312, 313
— — — сверхмедленные физиологические процессы 364—366
— — — — патологические изменения 366—368
структура 339—342, 346
устойчивость 320, 322

- phantomные 311, 312
электроэнцефалограмма 360, 361
организма 358
- Хвостатое ядро *см.* Неостиратум
Хроногенное растормаживание 539
- Черная субстанция *см.* Средний мозг
Четверохолмие *см.* Средний мозг
- Шизофрения 352
- Экстраверсия 459
Экстрапирамидная система 85
Элективная иррадиация *см.* Иррадиация
Электрополяризации 45
Электростимуляции лечебные импульсные 33, 34, 42–44, 46, 47, 55, 56, 245, 273, 274
подкорковых структур 126, 127
 миндалины 100, 105
 септума 80, 106
 хвостатого ядра 132
 центрального серого вещества 80
 эмоциогенных зон 274, 275
 эпилепсия 34
Электросубкортиковограмма (ЭСКоГ) 19, 198, 362
Электросудорожный припадок лечебный 542, 548, 550, 625
Электроэнцефалограмма (ЭЭГ) 18, 19, 21–28, 474, 475
— активность веретенообразная 120
— пароксизмальная 23–25
 пик-волна 25, 474
 эпилептиформная 23–25, 362
— альфа-ритм 26, 120, 442–445, 448, 450, 470–480, 497, 508
 депрессия 505
 стабильность 360
— бета-волны 472, 473, 477–480, 508
— взаимодействие ритмов 475
— дельта-волны 118, 120, 470, 472, 473
— индивидуально-типологические особенности 467
— медленные волны 22
— оценка функционального состояния 359–361
— полиморфная 361, 368
— пространственная синхронизация 461
— реакции 560
— синхронизация 509
— спектральные характеристики 468
— структура взаимодействия компонентов 476–479
— тета-волны 118, 343, 441, 442, 445, 469–473, 475, 477–479, 508
— типы 468, 469, 472, 473
— фоновая 467
— энтропийная устойчивость 465, 479–481
Эмоции 17, 29, 115
— безотчетные 506
— отрицательные 469, 510
— электростимуляции 35, 269, 270, 273
 подкорковых структур 274, 275
Эмоциогенные тесты 41, 275
Эмоциональная активация 442
— возбуждение 314, 506, 511, 512
— значимость 497
— интонация 591, 592
— реакция 29, 30, 268–284, 380, 505, 509, 514
 спонтанная 268
— слух 593
— состояние 269–284, 345, 346
Эндорфины 307, 345
Энкефалины 307, 317
Эпилепсия 48, 49, 367
Эпилептогенез 103
Эпилептогенный очаг 13, 23–25
Эпиллон-волны *см.* Сверхмедленные физиологические процессы, эпиллон-волны
Эпиталамус *см.* Ствол мозга
Этимиазол 130, 134, 135
Эффект Бернарда Ли 598, 599
— Ломбарда 597
— правого уха 599
— Томатиса 597, 598
Эхолалия 598

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Предисловие (Я. П. Бехтерева, Ю. Д. Кропотов).	5
Вместо введения. Изучение механизмов деятельности мозга человека: прошлое, настоящее и будущее (Я. Я. Бехтерева)	10
Общие положения	10
Методологические принципы в физиологии мозга человека	18
Ближайшие перспективы в физиологии мозга человека на основе ее сегодняшних возможностей	52
Литература	63
Глава 1. Структурно-функциональная организация головного мозга (В. М. Смирнов, Т. Я. Резникова)	71
Нейроны и глиальные клетки — элементы мозга	71
Глубокие структуры мозга	75
Кора	107
Межполушарные отношения	114
Функциональное состояние мозга	118
Артифициальные стабильные функциональные связи	125
Литература	141
Глава 2. Нейрофизиологические механизмы психической деятельности	151
Нейрофизиологические механизмы восприятия и памяти: вызванные потенциалы (А. М. Иваницкий)	151
Нейрофизиологические механизмы восприятия и памяти: импульсная активность нейронов (Я. Я. Бехтерева, Ю. Д. Кропотов)	170
Кодирование содержания мыслительной деятельности в частоте, паттернах разрядов и в характеристиках взаимодействия нейронов мозга (Я. Я. Бехтерева, Ю. Л. Гоголицын, С. В. Медведев)	196
Нейронные механизмы словесно направляемого движения (С. Я. Раева)	245
Мозговая физиологическая организация эмоций (Я. Я. Бехтерева, Д. К. Камбарова)	267
Литература	289
Глава 3. Функциональные состояния головного мозга человека (В. И. Медведев)	300
Функциональные состояния мозга и методология их исследований	300
Организация системного ответа и его стадии, интегративные механизмы	339
Реализация программы функционального состояния мозга	350
Литература	355

Г л а в а 4. Физиология функциональных состояний головного мозга человека в норме и при патологии (В. А. Илюхина)	358
Нейрофизиологические корреляты нормальных и патологических состояний головного мозга человека	360
Состояние активного бодрствования, современные подходы к изучению их нейрофизиологических основ	369
Сверхмедленные физиологические процессы коры и подкорковых образований при изучении структурно-функциональной организации мозговых систем обеспечения психической и двигательной деятельности	378
Полиметодический подход к изучению механизмов регуляции функциональных состояний головного мозга человека	383
Исследование функциональных состояний головного мозга человека способом сравнительного анализа разных видов сверхмедленных физиологических процессов	384
Основные закономерности интрацеребральной организации нейродинамики в состоянии спокойного бодрствования человека	398
Принципы организации нейродинамики и механизмы мозгового обеспечения состояний спокойного и активного бодрствования человека	404
Литература	416
Г л а в а 5. Формирование психофизиологических функций в онтогенезе (Д. А. Фарбер, Н. В. Дубровинская)	426
Электрофизиологический анализ процесса восприятия	427
Онтогенетические особенности и нейрофизиологические механизмы внимания	440
Литература	451
Г л а в а 6. Психофизиологические основы индивидуально-типологических особенностей человека (Н. И. Василевский, С. И. Сороко, А. М. Зингерман)	455
Индивидуально-типологические особенности психофизиологического статуса человека	456
Проблема индивидуально-типологических различий в нейрофизиологии	466
Литература	484
Г л а в а 7. Осознаваемые и неосознаваемые формы высшей нервной деятельности человека (Э. А. Костандов)	491
Физиологическая основа осознания окружающей действительности	493
Неосознаваемые формы высшей нервной деятельности	504
Выработка временных связей с помощью неосознаваемых раздражителей	511
Межполушарные функциональные отношения и бессознательное	517
Литература	524
Г л а в а 8. Нейрофизиологические основы взаимодействия сигнальных систем (Н. Н. Трауготт, А. Н. Шепovalьников)	527
Традиционные направления в экспериментальном изучении взаимодействия сигнальных систем	529
Морфофункциональная организация взаимодействия сигнальных систем	540
Формирование взаимодействия сигнальных систем в процессе индивидуального-развития ребенка	552

Типы взаимодействия сигнальных систем	561
О некоторых спорных вопросах изучения сигнальных систем	567
Литература	573
Г л а в а 9. Психоакустические аспекты изучения речи (В. П. Морозов)	578
Различные акустические параметры речевого сигнала и их значение для восприятия	579
Экстралингвистическая информация и восприятие вокальной речи	590
Восприятие собственной речи говорящим как сигнала обратной связи	596
Особенности восприятия речи в условиях дихотического прослушивания	599
Литература	604
Г л а в а 10. Нейрофизиологические основы речевой деятельности (И. А. Варташян)	608
Центральная и периферическая организация речевой функции	608
Структурно-функциональные основы взаимодействия речевой и слуховой систем	631
Нейрофизиологические показатели восприятия речи	643
Проблема речевого диалога	655
Литература	659
Предметный указатель	667

Научное издание

**МЕХАНИЗМЫ
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МОЗГА ЧЕЛОВЕКА**

4.1. НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

(Основы современной физиологии)

Утверждено к печати Отделением физиологии
Академии наук СССР

Редактор издательства Б. Н. Ушаков

Художник О. Б. Разулович

Технический редактор Н. А. Кругликова

Корректоры Г. А. Александрова,

Н. И. Журавлева и Г. И. Суворова

ИБ № 32975

Сдано в набор 06.11.87. Подписано к печати 20.04.88. М-38126. Формат 60 X 907ц. Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 42.5. Усл.-кр.-от. 43.5. Уч.-изд. л. 52.06. Тираж 5150. Тип. зак. 2165. Цена 5 р. 70 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство «Наука» Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12